

# HISTOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE

VON

HANS PETERSEN

MIT 1091 ZUM TEIL FARBIGEN  
ABBILDUNGEN



MÜNCHEN  
VERLAG VON J. F. BERGMANN  
1935

ISBN-13:978-3-642-90234-5 e-ISBN-13:978-3-642-92091-2  
DOI: 10.1007/978-3-642-92091-2

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG  
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.

COPYRIGHT 1935 BY J. F. BERGMANN, MÜNCHEN.

SOFTOVER REPRINT OF THE HARDCOVER 1ST EDITION 1935



## Vorwort.

Mit der Schlußlieferung möchte ich vor allem dem Verlage meinen Dank aussprechen für die große Geduld, die er während der vielen Jahre der Ausarbeitung dieses Buches gehabt hat. Ich habe mich bemüht, möglichst viel selbst zu sehen oder aber mich auf Autoren mit eigener ausgedehnter Erfahrung zu stützen. Bei den Sinnesorganen, zum Teil auch beim Nervensystem, hat diese Stütze auf Andere naturgemäß einen größeren Umfang annehmen müssen. Dies ist leicht aus der relativen Zahl übernommener Abbildungen zu ersehen. Im übrigen mußte schließlich überall einmal ein Ende gefunden werden. Daß vieles in den Abbildungen und den ihnen zugrunde liegenden Präparaten bei einem weiteren Jahrzehnt hätte besser gemacht werden können, ist selbstverständlich.

Ein Wort noch über die Schreibung der lateinischen Namen. Dort wo das lateinische Wort Glied eines deutschen Satzes wurde, insbesondere auf deutsche Weise mit Artikel versehen und dekliniert wurde, habe ich statt c, k und z geschrieben, zumal heute im lateinischen c stets wie k gesprochen wird. Daß dabei allerlei Willkür unterläuft, weil man in zweifelhaften Fällen doch nur eines drucken kann, ist selbstverständlich. Im übrigen machen Nomenklatur und ihre Schreibung nicht das eigentliche Leben einer Wissenschaft aus, man kann dieses sogar damit abwürgen.

Geschrieben im 10. Todesjahre († 28. XI. 24) von Hermann Braus, dessen Andenken dieses Buch im ganzen gewidmet bleiben möge.

Würzburg, Dezember 1934.

**Hans Petersen.**

# Inhaltsverzeichnis.

## Erster Abschnitt.

	Seite
<b>Das Mikroskop</b> . . . . .	1
1. Scheinbare Größe gesehener Gegenstände, Auflösung . . . . .	1
2. Abbildung durch Linsen . . . . .	2
3. Die Lupe . . . . .	3
4. Chromatische und sphärische Aberration . . . . .	3
5. Dioptrik des zusammengesetzten Mikroskops . . . . .	5
6. Bedeutung von Okular und Objektiv für die Auflösung . . . . .	5
7. Die Abbesche Theorie der mikroskopischen Abbildung . . . . .	6
8. Aufbau des Mikroskops und seine Handhabung . . . . .	9
9. Auswahl der Objektive und Okulare . . . . .	11
10. Zeichnen . . . . .	12
11. Mikroskopie im Hellfeld . . . . .	12
12. Mikroskopie im Dunkelfeld . . . . .	15
13. Projektion und Photographie . . . . .	17
Literatur zu 1—13 . . . . .	17

## Zweiter Abschnitt.

<b>Die Zelle, ihr Bau, ihre Leistungen (Allgemeine Histologie)</b> . . . . .	18
14. Unsere Aufgabe . . . . .	18
<b>Anatomie der Zelle</b> . . . . .	19
15. Zellenlehre, Pflanzenzelle . . . . .	19
16. Organisation der tierischen Zelle . . . . .	21
17. Der Kern . . . . .	23
18. Protoplasma, Allgemeines und Grundplasma . . . . .	24
19. Organe vom Fibrillentypus . . . . .	26
20. Organe des Granulumentypus . . . . .	28
21. Die Zentren . . . . .	32
22. Ein- und Anlagerungen . . . . .	33
<b>Theorie der lebendigen Struktur</b> . . . . .	35
23. Chemie der lebendigen Substanz . . . . .	35
24. Physikalischer Zustand der lebenden Substanz . . . . .	36
25. Disperse Systeme . . . . .	37
26. Theorie der Gallerten . . . . .	38
27. Das Protoplasma als disperses System höherer Ordnung . . . . .	40
28. Die Rolle der Lipide in der Zelle . . . . .	41
29. Die lebende Maschine . . . . .	42
30. Elementarorganismen niederer Ordnung als die Zelle . . . . .	45
<b>Die Methoden der mikroskopischen Untersuchung</b> . . . . .	46
31. Beobachtung lebender Teile . . . . .	46
32. Vitalfärbung . . . . .	47
33. Die Methoden des „histologischen Präparates“ . . . . .	48
34. Die Fixierung . . . . .	49
35. Die Färbung . . . . .	53
36. Das Fixations-Färbungsbild der Zelle . . . . .	57
<b>Die Zelle und der Körper</b> . . . . .	62
37. Eigenleben und Berufsleben der Zellen . . . . .	62
38. Die Gewebearten . . . . .	63
39. Nichtzellige Gebilde . . . . .	66
40. Die Zelle und „das Ganze“ . . . . .	70

	Seite
Lebenserscheinungen an den Zellen . . . . .	74
41. Die allgemeinen Lebenserscheinungen . . . . .	74
42. Bewegungen . . . . .	76
43. Sekretion . . . . .	80
Wachstum und Zellteilung . . . . .	85
44. Wachstum . . . . .	85
45. Die Zellteilung als Verdoppelung . . . . .	86
46. Die „Amitose“ . . . . .	86
47. Mitose oder Karyokinese . . . . .	87
48. Die erste Furchungsteilung, Zyklus der Zentrosomen und Chromosomen . . . . .	88
49. Vorgänge am Kern, die chromatische Figur . . . . .	90
50. Die achromatische Figur . . . . .	93
51. Die teilenden Kräfte . . . . .	94
52. Dauer und Richtung der Teilung . . . . .	97
53. Ursachen der Zellteilung . . . . .	98
54. Bedeutung der Chromosomen . . . . .	99
55. Die Chromosomen als Vererbungsträger . . . . .	101
Das Werden der histologischen Formenwelt (Das Problem der Entwicklungsmechanik in der Histologie) . . . . .	103
56. Das Materialproblem in der Entwicklungsmechanik . . . . .	103
57. Der allgemeine Ablauf der Ontogenie . . . . .	104
58. Die Funktion als formbildender Faktor . . . . .	106
59. Das Schicksal der Zellstämme . . . . .	108
60. Die Frage nach den Potenzen und der Determination . . . . .	109
61. Entwicklungsmechanik der Extremität. Harmonisch äquipotentielle Systeme . . . . .	109
62. Der Gang der Determination . . . . .	111
63. Das Materialproblem im harmonisch-äquipotentiellen System . . . . .	113
64. Die Rolle der Zelle bei den Potenzen . . . . .	114
65. Die Mittel der Determination . . . . .	117
66. Entwicklungsmechanik und Vererbung . . . . .	117
67. Der Begriff der Regulation . . . . .	119
68. Das Werden der Zellformen . . . . .	119
69. Die Gewebefunktion der Keimblätter . . . . .	121
70. Das Verhalten der Gewebe beim Wachstum des Körpers . . . . .	123
71. Differenzierung und Teilungsfähigkeit der Zellen . . . . .	124
72. Regeneration . . . . .	125
73. Metaplasie . . . . .	128
74. Absterbeerscheinungen . . . . .	129
Literatur zu 14—74 . . . . .	130

Dritter Abschnitt.

Spezielle Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen.

<b>Epithelien, Drüsen und mechanischer Apparat . . . . .</b>	<b>133</b>
Prolegomena, Epithelien und Drüsen . . . . .	133
75. Funktioneller Aufbau und Entstehungsregeln . . . . .	133
76. Definition des Epithels, Rolle der Zelle im Epithel . . . . .	133
77. Epithel und Endothel . . . . .	134
78. Formen des Epithels . . . . .	134
79. Ersatz der Zellen des Epithels . . . . .	138
80. Besondere Zellformen im Epithel . . . . .	139
81. Zwischenzellstrukturen . . . . .	139
82. Unterlage der Epithelien . . . . .	141
83. Cuticulae . . . . .	142
84. Polare Differenzierung des Epithels . . . . .	142
85. Oberflächenvergrößerung . . . . .	142
86. Formen der Drüsen . . . . .	143
87. Entstehung, Wachstum und Gliederung der Drüsen . . . . .	145
88. Sekretkanälchen . . . . .	146
89. Funktionsarten der Drüsen . . . . .	147
90. Entleerung der Drüse . . . . .	149
Literatur zu 75—90 . . . . .	150

	Seite
<b>Gewebe und Organe der physiologischen Systeme</b> . . . . .	150
Der mechanische Apparat. Der statisch-kinematische Apparat, Binde- und Skelettsubstanzen . . . . .	150
Allgemeiner Aufbau und Leistungen . . . . .	150
91. Das embryonale Bindegewebe, seine Zellen . . . . .	150
92. Die Grundsubstanz . . . . .	152
93. Ausgestaltung der embryonalen Gewebe . . . . .	154
94. Die Fasern der Binde substanz . . . . .	154
95. Optisches und chemisches Verhalten der kollagenen Faser . . . . .	156
96. Die elastische Faser . . . . .	161
97. Elastische Formänderung . . . . .	162
97a.*) Elastisches Verhalten von kollagenem und elastischem Gewebe . . . . .	163
98. Technologie der mechanischen Gewebe des menschlichen Körpers . . . . .	164
99. Entstehung der beiden Faserarten . . . . .	166
100. Einteilung der Binde substanz . . . . .	169
Das ungeformte Bindegewebe . . . . .	170
101. Verbreitung und Aufgaben . . . . .	170
102. Aufbau des ungeformten Bindegewebes, die Zellen . . . . .	172
103. Anordnung der Fasern . . . . .	175
104. Die Grundsubstanz im engeren Sinne . . . . .	175
105. Das Fettgewebe, Aufbau und Verbreitung . . . . .	177
106. Entwicklung des Fettgewebes . . . . .	180
107. Das retikuläre Bindegewebe . . . . .	181
Die geformten Binde substanz (Eigentliche mechanische Gewebe) . . . . .	183
108. Material der Sehnen, Bänder und Kapseln . . . . .	183
109. Bau der Sehnen und Bänder . . . . .	184
110. Elastische Bänder . . . . .	186
Der Knorpel . . . . .	187
111. Die verschiedenen Arten des Knorpels . . . . .	187
112. Der hyaline Knorpel, seine Zellen . . . . .	187
113. Die Grundsubstanz . . . . .	190
114. Aufbau der Knorpelringe der Trachea . . . . .	194
115. Entstehung und Wachstum des hyalinen Knorpels. . . . .	196
116. Alterserscheinungen im Knorpel . . . . .	201
117. Saftstrom im Knorpel . . . . .	203
118. Der elastische Knorpel . . . . .	203
119. Die verschiedenen Arten des Faserknorpels, chordoide und chondroide Gewebe . . . . .	207
120. Gelenkzwischen scheiben und Pfannenlippen . . . . .	208
121. Schambeinfuge und Zwischenwirbelscheibe . . . . .	209
Der Knochen . . . . .	214
122. Die Zellen, Knochenhöhlen . . . . .	214
123. Die Grundsubstanz . . . . .	216
124. Anordnung der Fibrillen im Knochen . . . . .	218
125. Lamellensysteme, das Osteon oder Knochenröhrchen . . . . .	221
126. Entwicklung der knöchernen Skeletteile . . . . .	227
127. Freie Knochenbildung . . . . .	229
128. Ersatz knorpeliger Skeletteile durch knöcherne . . . . .	232
129. Weitere Umbildung und Wachstum des Knochenstückes . . . . .	240
130. Umbau der Knochen substanz . . . . .	242
131. Bau der knöchernen Skelettstücke . . . . .	245
132. Verbindungen der Knochen, Synarthrosen . . . . .	253
133. Gelenke, Diarthrosen . . . . .	254
134. Das Problem der Umwandlung der verschiedenen Arten der Stütz substanz einander . . . . .	259
Literatur zu 91—134 . . . . .	261
Die Muskulatur . . . . .	263
135. Arten und Vorkommen des Muskelgewebes . . . . .	263
136. Die glatte Muskulatur, Bau ihrer Elemente . . . . .	263
137. Zusammenhang der glatten Muskelzellen im Gewebe . . . . .	265

\*) Das doppelte Vorkommen der Nr. 97 ist bei der Korrektur übersehen, daher die zweite Nr. 97 als 97a geführt wird.

	Seite
138. Die quergestreifte Faser . . . . .	268
139. Rote und weiße, trübe und klare Muskelfasern . . . . .	273
140. Das Problem der Kontraktion . . . . .	273
141. Das Sarkolemma und die Verbindung der Muskelfaser mit der Sehne . . . . .	276
142. Der Bau des Muskels . . . . .	278
143. Entwicklung der Muskelfasern . . . . .	281
144. Die Herzmuskulatur . . . . .	282
Literatur zu 135—144 . . . . .	285

#### Vierter Abschnitt.

<b>Organe des Stoffverkehrs . . . . .</b>	<b>287</b>
<b>Das Gefäßsystem . . . . .</b>	<b>287</b>
145. Rolle des Stoffverkehrs im Körper . . . . .	287
146. Entwicklung des Gefäßsystems . . . . .	287
147. Die Kapillaren . . . . .	289
148. Zu- und ableitende Gefäßstrecken . . . . .	293
149. Überblick über die Mechanik des Blutstroms in den Arterien . . . . .	293
150. Beanspruchung der Wand der Arterien . . . . .	295
151. Allgemeiner Aufbau der Arterienwand . . . . .	297
152. Die Membranae elasticae und die Media . . . . .	297
153. Die Intima . . . . .	301
154. Gefäßscheide und Adventitia . . . . .	302
155. Gefäße und Nerven der Arterienwand . . . . .	302
156. Feinere Beziehung des Baues der Wand zur Beanspruchung . . . . .	304
157. Bau der verschiedenen Arterien des menschlichen Körpers . . . . .	305
158. Arterien von besonderem Bau . . . . .	307
159. Verzweigungen und Astabgabe . . . . .	312
160. Die Venen, allgemeine Verhältnisse des Venensystems . . . . .	314
161. Bau der Venenwand . . . . .	315
162. Die verschiedenen Arten der Venen . . . . .	319
<b>Das Lymphgefäßsystem . . . . .</b>	<b>320</b>
163. Allgemeiner Aufbau des Systems . . . . .	320
164. Bau der Lymphgefäße . . . . .	322
<b>Das Herz . . . . .</b>	<b>323</b>
165. Gliederung der Wand . . . . .	323
166. Endokard . . . . .	324
167. Myokard . . . . .	326
168. Reizleitungsfasern . . . . .	326
169. Klappen . . . . .	327
170. Gefäße und Nerven . . . . .	333
171. Epikard . . . . .	333
<b>Blut und blutbildende Organe . . . . .</b>	<b>333</b>
172. Bestandteile von Blut und Lymphe . . . . .	333
173. Die Erythrozyten . . . . .	334
174. Die Leukozyten . . . . .	336
175. Lymphatische Gruppe . . . . .	338
176. Myeloische Gruppe . . . . .	338
177. Histiocytengruppe . . . . .	341
178. Die Blutplättchen . . . . .	341
179. Die Lymphe . . . . .	342
180. Embryonale Blutbildung . . . . .	342
181. Schwierigkeiten der Genealogie der Blutzellen . . . . .	344
<b>Das myeloische System . . . . .</b>	<b>345</b>
182. Vorkommen und Bau . . . . .	345
183. Erythropoese . . . . .	346
184. Leukopoese . . . . .	348
185. Riesenzellen . . . . .	348
<b>Das lymphatische System . . . . .</b>	<b>350</b>
186. Vorkommen . . . . .	350
187. Entwicklung der Lymphknoten . . . . .	353
188. Bedeutung der Keimzentren, Zellformen des Lymphknotens . . . . .	355
189. Die Kanalsysteme der Lymphknoten . . . . .	357

	Seite
190. Inhalt des Sinus . . . . .	360
191. Kapsel und Balken, Funktion . . . . .	360
Die Milz . . . . .	361
192. Leistungen der Milz . . . . .	361
193. Allgemeine Gliederung des Milzgewebes . . . . .	363
194. Kreislauf in der Milz . . . . .	364
195. Lymphatisches Gewebe der Milz . . . . .	368
196. Milzsinus . . . . .	368
197. Pulparetikum . . . . .	373
198. Feinerer Bau der Hülsenarterien . . . . .	375
199. Das Blut der Milzgefäße . . . . .	375
200. Zusammenfassung . . . . .	375
Phagozyten und Fremdkörperspeicherung, Beziehungen von Blut und Bindegewebe. (Retikulo-endothelialer Apparat) . . . . .	376
201. Verbreitung der Phagozyten . . . . .	376
202. Der retikulo-endotheliale Apparat . . . . .	376
203. Freie Endothelphagozyten . . . . .	378
204. Das mesenchymatische Retikulum . . . . .	379
205. Verarbeitung der Kohle in der Lunge . . . . .	380
206. Blutzellen und Bindegewebszellen . . . . .	382
Organe mit innerer Sekretion . . . . .	383
207. Spezifische endokrine Drüsen . . . . .	383
Die Thymusdrüse . . . . .	385
208. Entwicklung und allgemeiner Aufbau . . . . .	385
209. Feinerer Bau von Mark und Rinde . . . . .	386
210. Blutgefäße und myeloisches Gewebe in der Thymus . . . . .	390
211. Veränderungen im Organ . . . . .	390
Die Schilddrüse . . . . .	392
212. Entwicklung und Bau des epithelialen Teiles . . . . .	392
213. Gefäße, Nerven . . . . .	393
Die Beischilddrüsen, Epithelkörperchen (Glandula parathyroidea) . . . . .	395
214. Bau und Entwicklung . . . . .	395
Die Nebennieren (Paranephros) . . . . .	396
215. Entwicklung und vergleichende Anatomie, allgemeiner Aufbau . . . . .	396
216. Bau der Rinde . . . . .	398
217. Bau des Marks . . . . .	400
218. Blutgefäße und Nerven . . . . .	401
219. Chromaffine Organe . . . . .	403
Der Hirnanhang (Hypophyse) . . . . .	403
220. Entwicklung, allgemeiner Aufbau . . . . .	403
221. Feinerer Bau des Vorderlappens (einschließlich des Zwischenlappens) . . . . .	406
222. Hinterlappen . . . . .	407
Spezifisch innersekretorische Teile in Organen anderer Funktionen . . . . .	407
223. Die Pankreasinseln . . . . .	407
224. Geschlechtsorgane, Zirbel . . . . .	407
Literatur zu 145—224 . . . . .	409
Organe der Stoffaufnahme . . . . .	411
Die Mundhöhle . . . . .	411
225. Allgemeines über den Bau der Eingeweide . . . . .	411
226. Allgemeiner Bau des Darmrohres . . . . .	412
227. Bau der Mundhöhle . . . . .	412
228. Die Schleimhaut der Mundhöhle . . . . .	415
229. Die Drüsen der Mundhöhle, Lage und Aufbau . . . . .	418
230. Ausführungsgänge und Endstücke . . . . .	420
231. Die kleinen Drüsen der Mundhöhle . . . . .	422
232. Die großen Drüsen der Mundhöhle . . . . .	423
Die einzelnen Wandteile der Mundhöhle . . . . .	432
233. Lippen und Wangen . . . . .	432
234. Der Gaumen . . . . .	433

	Seite
235. Die Zunge . . . . .	437
236. Die lymphoepithelialen Organe der Mundhöhle . . . . .	444
Die Zähne . . . . .	454
237. Zusammenhang mit der Schleimhaut, allgemeiner Bau . . . . .	454
238. Die Hartsubstanzen des Zahnes . . . . .	454
239. Die Weichteile des Zahnes . . . . .	463
240. Entwicklung des Zahnes . . . . .	468
Schlund und Speiseröhre . . . . .	479
241. Der Schlund . . . . .	479
242. Die Speiseröhre . . . . .	481
Der Darm vom Magen bis zum After . . . . .	484
Sein Aufbau aus Schichten und Geweben . . . . .	484
243. Übersicht über die Schichten, Gefäßversorgung . . . . .	484
244. Muskularis und Serosa . . . . .	486
245. Die Submukosa . . . . .	488
246. Die Nerven des Darmes . . . . .	489
247. Die Schleimhaut . . . . .	491
248. Das Stratum proprium . . . . .	491
Die einzelnen Abschnitte des Darmes . . . . .	494
249. Der Magen . . . . .	494
250. Die Übergangszonen . . . . .	502
251. Der Dünndarm . . . . .	507
252. Der Dickdarm . . . . .	512
253. Der Wurmfortsatz . . . . .	515
Der Anus . . . . .	515
254. Übersicht . . . . .	515
255. Zona cutanea und intermedia . . . . .	522
256. Zona columnaris . . . . .	522
257. Venenplexus und Muskeln der Schleimhaut . . . . .	523
Die Bauchspeicheldrüse . . . . .	523
258. Allgemeine Gliederung, Ausführungsgänge . . . . .	523
259. Die sekretorischen Endstücke . . . . .	523
260. Inselapparat . . . . .	527
Die Leber . . . . .	528
261. Entwicklung, Läppchenbau . . . . .	528
262. Parenchym- und Gallengangsystem . . . . .	531
263. Das Gefäßsystem der Leber . . . . .	535
264. Die Lymphgefäße der Leber . . . . .	540
265. Die Nerven der Leber . . . . .	540
266. Der feinere Bau der kapillaren Sinus des Parenchyms und die Kupfferschen Sternzellen . . . . .	540
267. Die Gallenblase und die großen Gallenwege . . . . .	543
Die Atmungsorgane . . . . .	544
Luftwege . . . . .	544
268. Allgemeine Charakteristik der Luftwege . . . . .	544
269. Die Schleimhaut der Luftwege . . . . .	545
270. Nasenhöhle . . . . .	545
271. Der Nasenteil des Schlundes (Epipharynx) . . . . .	550
272. Der Kehlkopf . . . . .	551
273. Die Luftröhre . . . . .	556
Die Lunge . . . . .	557
274. Allgemeiner Bau der Lunge . . . . .	557
275. Die Luftwege innerhalb der Lunge . . . . .	558
276. Bronchioli . . . . .	562
277. Die Gliederung des Lungengewebes . . . . .	562
278. Feinerer Bau der atmenden Teile . . . . .	566
279. Der mechanische Apparat des atmenden Gewebes . . . . .	567
280. Blutgefäße und Nerven . . . . .	568
281. Zusammenfassung des Baues der Alveolarwand . . . . .	570
Literatur zum 225—281 . . . . .	570

	Seite
Die serösen Häute . . . . .	572
282. Allgemeine Übersicht . . . . .	572
283. Das Mesothel . . . . .	574
284. Die einzelnen serösen Häute . . . . .	576
Literatur zu 282—284 . . . . .	579
Die Organe der Ausscheidung (Harnorgane) . . . . .	579
Die Niere . . . . .	579
285. Die Anordnung der Feinbauteile . . . . .	579
286. Übersicht über den Verlauf der Harnkanälchen . . . . .	584
287. Die feinere Beschaffenheit und ihre Verteilung auf den Verlauf des Harnkanälchens . . . . .	586
288. Der feinere Bau des Markes . . . . .	592
289. Das interstitielle Gewebe in der Niere . . . . .	593
290. Die Blutversorgung der Niere . . . . .	594
291. Die Lymphgefäße und Nerven . . . . .	597
Die Harnwege . . . . .	598
292. Abschnitte, allgemeiner Bau . . . . .	598
293. Die einzelnen Abschnitte . . . . .	600
Literatur zu 285—293 . . . . .	601

#### Fünfter Abschnitt.

<b>Fortpflanzungsorgane</b> . . . . .	602
Die männlichen Fortpflanzungsorgane . . . . .	306
Der Hoden . . . . .	602
294. Allgemeiner Bau, Stützgerüst, Zwischenzellen, Nerven und Gefäße . . . . .	602
295. Die Spermatogenese . . . . .	606
296. Funktions- und andere Zustände des Hodens . . . . .	612
Die Ausführungsgänge . . . . .	614
297. Ausführungsgänge im Hoden . . . . .	614
298. Nebenhoden . . . . .	618
299. Anhänge des Nebenhodens . . . . .	621
300. Vas deferens, Ductus ejaculatorius und Samenblase . . . . .	622
301. Die Prostata, Colliculus seminalis . . . . .	624
Urethra (Harnröhre) und Penis . . . . .	628
302. Die Urethra . . . . .	628
303. Die Schwellkörper und die Gefäße . . . . .	629
304. Die Glans penis . . . . .	638
305. Haut und Faszien . . . . .	640
306. Die Nerven des Penis . . . . .	641
Die weiblichen Fortpflanzungsorgane . . . . .	641
Der Eierstock (Ovarium) . . . . .	641
307. Vergleich mit dem Hoden, Übersicht über den Bau . . . . .	641
308. Die Follikel und die Oogenese . . . . .	643
309. Die Rückbildung von Follikeln . . . . .	646
310. Das Corpus luteum . . . . .	647
Die ableitenden Wege (Geschlechtswege) . . . . .	647
311. Allgemeines . . . . .	647
312. Eileiter, Tube (Tuba uterina) . . . . .	647
313. Uterus . . . . .	650
314. Die periodischen Veränderungen in der Schleimhaut . . . . .	654
315. Die Plazenta . . . . .	658
316. Die Vagina . . . . .	663
Die äußeren weiblichen Geschlechtsorgane . . . . .	663
317. Vulva und Labia minora . . . . .	663
318. Klitoris . . . . .	663
319. Schwellgewebe . . . . .	666
320. Urethra, Orificium urethrae . . . . .	669
321. Labia majora . . . . .	671
Literatur zu 294—321 . . . . .	671



## Sechster Abschnitt.

	Seite
<b>Organe der Reizbearbeitung</b> . . . . .	673
Die Haut . . . . .	673
Oberhaut und Lederhaut . . . . .	673
322. Überblick über Bau und Leistung . . . . .	673
323. Epidermis . . . . .	673
324. Die Keimschicht . . . . .	674
325. Hornschicht und Verhornung . . . . .	677
326. Lederhaut und Unterhaut . . . . .	682
327. Die Felder und Furchen der Haut, das Corpus papillare und die Befestigung der Epidermis an der Kutis . . . . .	686
328. Die Muskulatur der Haut . . . . .	692
Die Blutgefäße der Haut . . . . .	694
329. Übersicht . . . . .	694
330. Arterien . . . . .	696
331. Die Papillargefäße . . . . .	697
332. Die übrigen Kapillargebiete . . . . .	701
333. Das Venensystem der Haut . . . . .	703
334. Zusammenfassung . . . . .	705
Die Drüsen der Haut . . . . .	706
335. Arten und Vorkommen . . . . .	706
336. Die Schweißdrüsen . . . . .	706
337. Die apokrinen Knäuldrüsen . . . . .	708
338. Talgdrüsen . . . . .	709
339. Die Milchdrüse . . . . .	713
Die Haare . . . . .	719
340. Die Behaarung . . . . .	719
341. Übersicht über den Bau der Haare . . . . .	721
342. Die Entstehung und Bildung des Haares . . . . .	731
Die Nägel und die Tastballen . . . . .	734
343. Übersicht über die Haut der Extremitätenenden . . . . .	734
344. Die Tastballen . . . . .	735
345. Nagel und Nagelglied . . . . .	735
346. Die Hoyer-Grosserschen Organe (sog. arteriovenöse Anastomosen) . . . . .	742
Literatur zu 322—346 . . . . .	743
Das Nervensystem . . . . .	744
Die Elemente (Ganglienzellen und Neuroglia) . . . . .	744
347. Besonderheit des Nervengewebes, Neuron . . . . .	744
348. Histologie der Ganglienzelle . . . . .	745
349. Das Neuroplasma und die Neurofibrillen . . . . .	750
350. Die Neuroglia . . . . .	755
351. Die Methode der Darstellung der Bestandteile des Nervensystems . . . . .	757
Das zentrale Nervensystem . . . . .	759
Allgemeiner Aufbau . . . . .	759
352. Entwicklung . . . . .	759
353. Bau der grauen Substanz . . . . .	763
354. Bau der weißen Substanz . . . . .	768
Hirnhäute, Liquor, Blutgefäße . . . . .	770
355. Entwicklung . . . . .	770
356. Wirbelkanal und Rückenmarkshäute . . . . .	771
357. Schädel und Dura mater cerebri . . . . .	773
358. Die weichen Hüllen von Gehirn und Rückenmark . . . . .	774
359. Die Arachnoidalzotten (Granulationes arachnoidales Pachioni) . . . . .	777
360. Die Blutgefäße der grauen und weißen Substanz . . . . .	780
361. Binnenräume. Telae chorioideae . . . . .	783
362. Die Entstehung des Liquors, Blut und Nervensubstanz und Blut-Liquor- schranke . . . . .	784

	Seite
Die einzelnen Abschnitte des Zentralnervensystems . . . . .	786
363. Abgrenzung des Stoffes . . . . .	786
364. Das Rückenmark . . . . .	787
365. Der Hirnstamm . . . . .	790
366. Kleinhirn . . . . .	793
367. Großhirn . . . . .	797
368. Die Epiphyse . . . . .	812
Das periphere Nervensystem . . . . .	823
Bahnen und Ganglien . . . . .	823
369. Entwicklung . . . . .	823
370. Zerebrospinales und autonomes Nervensystem . . . . .	824
371. Die weißen Nervenfasern . . . . .	824
372. Degeneration und Regeneration der weißen Nervenfasern . . . . .	829
373. Die grauen Nervenbündel . . . . .	829
374. Der Aufbau der Nerven . . . . .	830
375. Die Spinal- und Hirnnervenganglien . . . . .	836
376. Die Ganglien und Nerven des autonomen Systems . . . . .	837
Die Verbindung der Nervenfasern mit den Erfolgsorganen . . . . .	843
377. Die motorischen Endigungen am quergestreiften Muskel . . . . .	843
378. Die Endigungen des autonomen Nervensystems . . . . .	845
Literatur zu 347—378 . . . . .	849
<b>Organe der Reizaufnahme (Rezeptoren, Sinnesorgane) . . . . .</b>	<b>850</b>
379. Allgemeines . . . . .	850
Haut- und Schleimhautrezeptoren . . . . .	851
380. Übersicht . . . . .	851
381. Intraepitheliale Endigungen . . . . .	851
382. Die „eingekapselten“ Nervenendigungen . . . . .	852
383. Freie Nervenendigungen . . . . .	857
Rezeptoren der Tiefensensibilität . . . . .	857
384. Übersicht . . . . .	857
385. Einkapselte und freie Endigungen . . . . .	857
386. Muskel- und Sehenspindeln . . . . .	857
Die Organe der chemischen Sinne (Chemorezeptoren) . . . . .	861
387. Die Geschmacksknospen . . . . .	861
388. Die Riechschleimhaut . . . . .	864
Das Ohr . . . . .	867
389. Übersicht, Entwicklung . . . . .	867
390. Übersicht über das Labyrinth . . . . .	869
Das Gehörorgan . . . . .	870
391. Die Schnecke . . . . .	870
392. Der Bau des Cortischen Organs . . . . .	875
393. Die Innervation des Cortischen Organs . . . . .	877
394. Die Paukenhöhle, Tube und Trommelfell . . . . .	879
395. Das äußere Ohr . . . . .	882
Das Vestibularorgan . . . . .	882
396. Die Maculae acusticae . . . . .	882
397. Die Bogengänge und die Cristae ampullares . . . . .	884
Das Auge . . . . .	885
398. Entwicklung und Übersicht . . . . .	885
Der Augapfel . . . . .	889
399. Die Retina (Netzhaut) . . . . .	889
400. Der Sehnerv und die Papilla nervi optici . . . . .	893
401. Die Chorioidea . . . . .	895
402. Die Regenbogenhaut (Iris) . . . . .	898
403. Der Ziliarkörper (Corpus ciliare) . . . . .	900
404. Augenkammern und Kammerwinkel . . . . .	902
405. Die Linse . . . . .	905

	Seite
406. Die Zonula ciliaris (Zinnii) . . . . .	906
407. Der Glaskörper . . . . .	907
408. Faserhaut und Hornhaut . . . . .	907
409. Blutgefäße und Nerven des Augapfels . . . . .	908
Lider und Tränenorgane . . . . .	913
410. Die Augenlider . . . . .	913
411. Die Tränenorgane . . . . .	917
Literatur zu 379—411 . . . . .	920

Anhang:

<b>Anweisungen zur Herstellung mikroskopisch-anatomischer Präparate . . .</b>	<b>920</b>
412. Übersicht . . . . .	920
413. Chemikalien und Glassachen . . . . .	921
414. Über Sparsamkeit in der histologischen Werkstatt . . . . .	923
415. Fixierungsmittel . . . . .	924
416. Schnitttechnik . . . . .	926
417. Die Färbung . . . . .	928
418. Isolationsmethoden . . . . .	930
419. Untersuchung lebensfrischer Teile . . . . .	931
Literatur zu 412—419 . . . . .	931
<b>Sachverzeichnis . . . . .</b>	<b>932</b>

## Erster Abschnitt.

# Das Mikroskop.

Das Gebiet der Histologie und mikroskopischen Anatomie wird durch das Mikroskop erschlossen. Es ist daher angezeigt, Sinn und Wirkungsweise dieses Instruments kurz zu entwickeln. Wir wollen dabei die Grundlagen der geometrischen Optik als bekannt voraussetzen und nur die für das Verständnis unseres Instruments wichtigen Punkte kurz andeuten.

**1. Scheinbare Größe gesehener Gegenstände, Auflösung.** Die Wahrnehmung eines Gegenstandes hängt bekanntlich davon ab, daß der optische Apparat des Auges ein Bild von ihm auf der Netzhaut entwirft. Dieses Bild ist um so größer, je näher der Gegenstand dem Auge liegt. Das Maß für die Größe ist der Gesichtswinkel. Wir können ihn ohne große Fehler durch den Winkel bestimmen, den die beiden in Betracht kommenden Punkte des Gegenstandes mit dem Hornhautscheitel bilden (Abb. 1). Wenn wir an den Gegenstand herantreten, wird jedoch nicht nur die Umrißfigur größer, sondern wir nehmen auch mehr Einzelheiten innerhalb dieses Umrisses wahr. Treten wir z. B. in ein Zimmer, so sehen wir den Fenstervorhang als gleichmäßig gefärbte Fläche mit nur wenigen schattenhaften Einzelheiten darauf. Wir treten näher hinzu, erkennen das Muster, und wenn wir den Stoff in die Hand nehmen, so sehen wir die Fäden des Gewebes. Eben dieser Einzelheiten wegen treten wir an den Gegenstand heran. Wollen wir die Form als Ganzes sehen, den Überblick über das ganze Ding gewinnen, so bleiben wir besser in einigem Abstände stehen. Das gilt für jede Art des Sehens. Dem Landmann, der ein Stück Vieh kauft, dem Baumeister, der ein Haus betrachtet, kurz, jedem, der seine Augen zu gebrauchen versteht, ist das geläufig. Das Hervortreten der Einzelheiten innerhalb des Umrisses nennen wir Auflösung. Eine Fläche wird in eine Mannigfaltigkeit neuer, bisher nicht gesehener Dinge aufgelöst. Daß nicht gleich alles gesehen wird, hängt vor allem von dem Bau der Netzhaut ab. Der Lichtreiz wird von den Stäbchen und Zapfen aufgenommen. Jedes dieser Elemente gehört je einer Zelle an. Damit zwei Punkte noch getrennt wahrgenommen werden, müssen ihre Netzhautbilder auf zwei verschiedene Netzhautelemente fallen. Dadurch wird bestimmt, ob man zwei getrennte Punkte wahrnimmt, oder ob diese zu einem Punkt zusammenfließen.

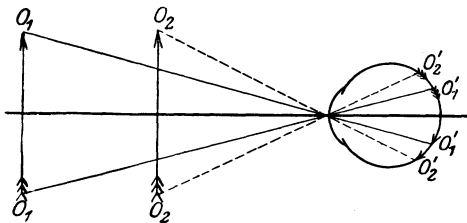


Abb. 1. Auge und Schwinkel nach v. Frey 1873, verändert. Von zwei Gegenständen  $O_1-O_1$  und  $O_2-O_2$  werden Bilder auf der Netzhaut entworfen, vom fernen ein kleineres  $O'_1-O'_1$ , vom näheren ein größeres  $O'_2-O'_2$ .

Die eben erwähnte Art des Auflörens findet bald ihre Grenze. Wir dürfen den Gegenstand nicht näher an das Auge heranbringen, als bis zum Nahepunkt. Das Netzhautbild wird sonst unscharf. Aber in der kürzesten Entfernung können wir den Gegenstand nicht lange betrachten. Die Anstrengung des Akkommodationsapparates läßt das Auge bald ermüden, und so sind wir für die Betrachtung der Einzelheiten an die Entfernung des deutlichsten Sehens, c. a. 25 cm, gebunden.

Um mehr zu sehen, müssen wir Linsen oder Linsensysteme zu Hilfe nehmen. Apparate, die unsere Wahrnehmung ins Gebiet des Kleinen, über die dem Auge gezogenen Grenzen hinauszurücken gestatten, nennen wir Mikroskope. Wir unterscheiden einfache — Lupen — und zusammengesetzte Mikroskope — Mikroskope im engeren Sinne.

**2. Abbildung durch Linsen.** Die geometrische Optik betrachtet das Licht als zusammengesetzt aus gradlinigen Strahlen, die, wenn sie diese schiefwinklig schneiden, an den Grenzflächen zweier Medien gebrochen werden. Ein „Strahlenbündel“ geht kegelförmig von einem leuchtenden Punkte aus. Den Spitzenwinkel des Kegels nennt man die Öffnung oder die Apertur des Bündels. Stammen die Strahlen des Bündels von einem Punkte, so ist das Bündel homo-

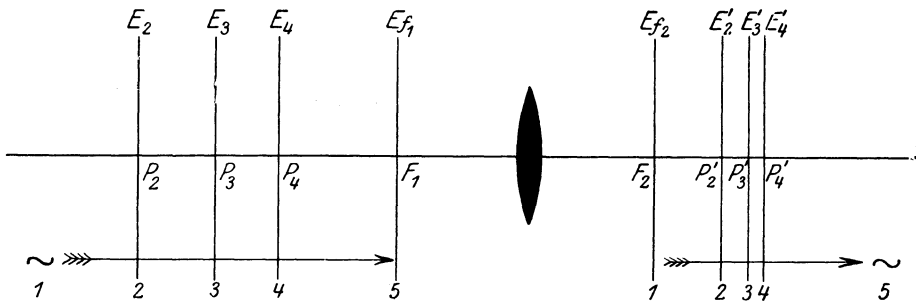


Abb. 2. Konjugierte Punkte und Ebenen, nach Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Die konjugierten Punkte  $P$  und Ebenen  $E$  tragen dieselben Nummern;  $P_2$  ist  $P'_2$ ,  $E_4$   $E'_4$  zugeordnet. Die der Brennebene zugeordnete Ebene liegt im Unendlichen, dasselbe gilt vom Brennpunkt. Durch die Pfeile soll angedeutet werden, wie ein Objekt, links, aus dem Unendlichen (Lage 1) über die Lagen 2, 3, 4 in die Brennebene wandert, Lage 5. Dann wandert das Bild (rechts) von der Brennebene (Lage 1) über 2, 3, 4 ins Unendliche.

zentrisch. Tritt ein solches homozentrisches Bündel durch eine Linse hindurch, so werden die Strahlen in einem Punkte wieder vereinigt. Diesen Vorgang bezeichnet man als Abbildung. Ein Objekt wird also durch eine Linse mittels der von jedem seiner Punkte ausgehenden Bündel punktwise abgebildet. Es gilt für die geometrische Optik das Prinzip der Umkehrbarkeit des Strahlenganges. Wird der Gegenstand an die Stelle des Bildes gebracht, so entsteht das Bild an dem Ort, an dem vorher der Gegenstand sich befand. Jedem Objektpunkt entspricht so ein zugeordneter Bildpunkt, jeder Objektebene eine zugeordnete Bildebene. Wir betrachten die Abb. 2. Einem Achsenpunkt  $P_2$ , in endlicher aber nicht zu geringer Entfernung von der Linse, ist ein Punkt  $P'_2$  auf der anderen Seite zugeordnet. Verschieben wir ihn gegen die Linse zu (Lagen  $P_3$ ,  $P_4$ ), so entfernt sich der zugeordnete Punkt von der Linse. Entferne ich ihn umgekehrt, so wandert der zugeordnete auf die Linse zu. Der Grenzfall für dieses Lageverhältnis ergibt die Brennpunkte. Dies sind die Punkte, in denen die achsenparallel einfallenden Strahlen vereinigt werden. Der dem Brennpunkt jeder Seite zugeordnete Punkt liegt also auf der anderen Seite in unendlicher Entfernung. Die Lage dieses Brennpunktes, die Brennweite,

ist die Strecke, durch die eine Linse oder ein Linsensystem hauptsächlich charakterisiert wird.

Aus den eben erörterten Beziehungen ergibt sich, daß einem Punkt zwischen Scheitel und Brennpunkt kein Punkt auf der anderen Seite der Linse zugeordnet ist. Das Bündel bleibt nach dem Durchtritt durch die Linse divergent, aber seine Apertur ist verringert. Es bleibt auch homozentrisch. Der Vereinigungspunkt des Bündels nach dem Durchtritt ist demnach nach rückwärts, entgegen der Fortpflanzungsrichtung des Lichtes, aufzusuchen. Dieser Punkt, der also dem ersten zugeordnet ist, liegt demnach auf derselben Seite der Linse. Von ihm scheinen die Strahlen des Bündels nach der Brechung herzukommen. Man nennt ihn einen virtuellen Bildpunkt, während der auf der entgegengesetzten Seite der Linse gelegene Bildpunkt, in dem die Strahlen wirklich vereinigt werden, ein reeller Bildpunkt heißt.

**3. Die Lupe.** Befindet sich ein Gegenstand zwischen Brennpunkt und Linse, so werden die von ihm ausgehenden Bündel durch die Brechung enger, sie verhalten sich

so, als ob sie von weiter entfernten Punkten kämen. Gleichzeitig sind diese virtuellen Bildpunkte auseinandergerückt (Abb. 3). Diese Wirkung ist das, was wir brauchen, um über den Nahepunkt des Auges hinüberzukommen. Ein Instrument, das so wirkt, ist eine Lupe oder ein Vergrößerungsglas. Das Objekt wird zwischen Brennpunkt und Linse gebracht. Die Strahlen der von ihm ausgehenden Bündel werden konvergenter und können vom Auge auf der Netzhaut vereinigt werden (Abb. 4). Das Objekt wird so zur Lupe orientiert, daß die Vereinigungspunkte der Bündel — die virtuellen Bildpunkte — in die Entfernung des deutlichsten Sehens zu liegen kommen. Dadurch bestimmt sich zugleich die Vergrößerung. Starke Lupen sind unbequem zu handhaben, auch sind der Auflösung durch Lupen bald Grenzen gesetzt.

**4. Chromatische und sphärische Aberration.** Bevor wir von der Optik des zusammengesetzten Mikroskops handeln, müssen wir am Beispiele einer einfachen Konkavlinse zwei Abbildungsfehler besprechen, die durch den Vorgang der Brechung selbst entstehen und unvermeidlich damit verbunden sind. Es sind das die chromatische und die sphärische Aberration. Bei der Brechung wird der Lichtstrahl zerlegt, sodaß ein Spektrum erscheint. Die Brechbarkeit

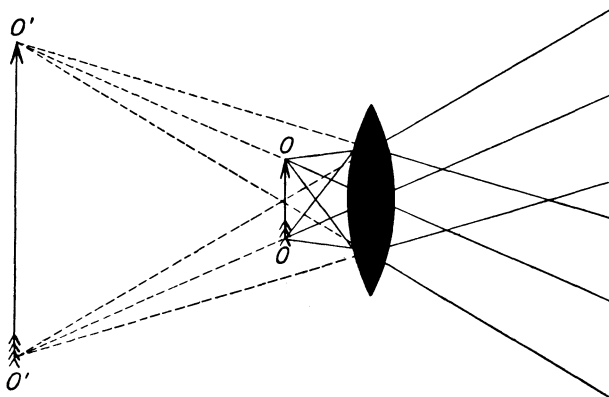


Abb. 3. Virtuelles Bild ( $O'-O'$ ) eines Gegenstandes ( $O-O$ ), der sich zwischen Linse und Brennpunkt befindet. Nach v. Frey 1873.

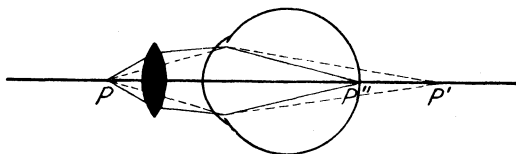


Abb. 4. Wirkung der Lupe (nach v. Frey 1873). Optische Achse von Lupe und Auge fallen zusammen. Das Brechungsvermögen des Auges reicht nicht aus, ein von  $P$  ausgehendes Bündel (punktirt) auf der Netzhaut zu vereinigen ( $P'$ ). Eine zwischen Objekt und Auge gesetzte Lupe arbeitet dem Auge sozusagen so weit vor, daß das Bündel nunmehr auf der Netzhaut vereinigt werden kann ( $P''$ ).

der verschiedenen Farben ist verschieden, so, daß die Farben mit der kleineren Wellenlänge stärker gebrochen werden als die mit der größeren. So kommt die mit der Brechung verbundene Farbenzerstreuung, die chromatische Aberration zustande. Beim Durchgang durch eine Linse wird also das Licht zerlegt, und die Homozentrität des Büschels ist nach dem Durchgang schon aus diesem Grunde verloren gegangen. Die violetten Strahlen werden zuerst vereinigt

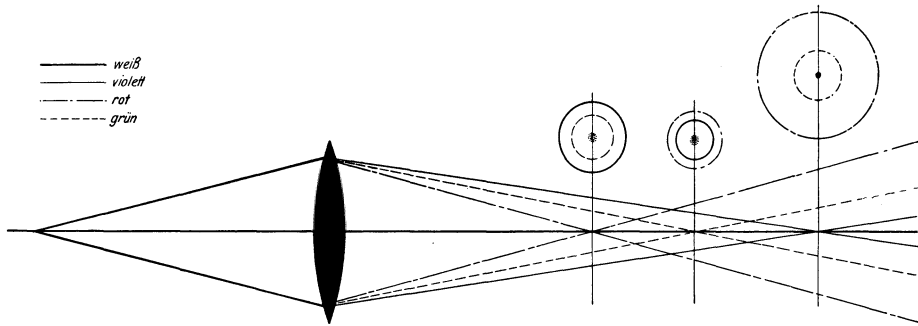


Abb. 5. Chromatische Aberration (Schema).

und dann der Reihe nach die übrigen Farben des Spektrums. Fängt man das Bild eines leuchtenden Punktes auf, so erhält man niemals wieder einen Punkt, sondern einen Kreis mit farbigem Rand. Die Farben dieses Randes sind verschieden, je nach der Lage

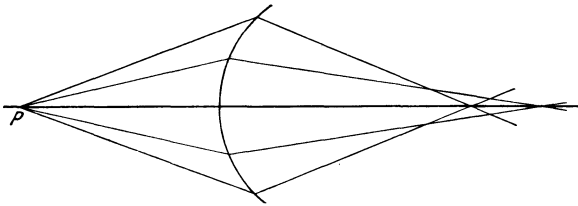


Abb. 6. Sphärische Aberration, Unterkorrektion (Schema).

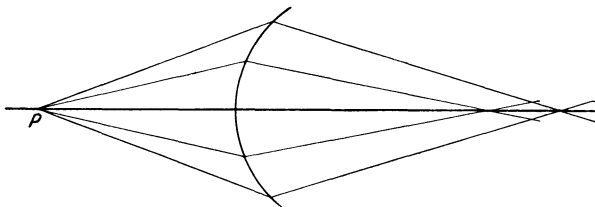


Abb. 7. Sphärische Aberration, Überkorrektion (Schema).

durch eine Linse die Strahlen eines Büschels, selbst von Licht derselben Wellenlänge — monochromatischem Licht — wieder homozentrisch zu vereinigen. In Wirklichkeit gilt das nur für ganz enge Büschel. Wir werden aber erfahren, daß es gerade bei der Konstruktion der optischen Systeme für das Mikroskop darauf ankommt, weitgeöffnete Büschel nach Möglichkeit homozentrisch zu vereinigen. Den Abbildungsfehler, der darauf beruht, daß die verschiedenen Teile eines Büschels nach dem Durchtritt durch brechende Kugelflächen nicht auf einen Punkt vereinigt werden, nennt man sphärische Aberration. Es werden z. B. zuerst die Randstrahlen und dann der Reihe nach die nach innen folgenden Strahlen des Büschels vereinigt (Abb. 6). Diesen Zustand nennt

verschieden, je nach der Lage der auffangenden Fläche (Abb. 5). Die Möglichkeit, diesen Abbildungsfehler zu beseitigen, beruht darauf, daß Brechungs- und Zerstreuungsvermögen der verschiedenen Gläser unabhängig voneinander variieren. Eine Linse kann also aus je einer Sammel- und Zerstreuungslinse so zusammengesetzt werden, daß nur eine von beiden Wirkungen, in unserem Falle also die Farbenzerstreuung, aufgehoben wird.

Alle bisherigen Erörterungen setzten voraus, daß es überhaupt möglich sei,

man Unterkorrektion. Werden zuerst, d. h. von der Linse aus gerechnet, die Zentralstrahlen, dann die Randstrahlen vereinigt, so nennt man diesen Zustand Überkorrektion (Abb. 7). Welche Art der Strahlenvereinigung eintritt, hängt davon ab, wie der Krümmungssinn der Grenzflächen mit dem Wechsel der Brechungsexponenten der aneinander grenzenden Medien vereinigt ist.

Jedes Bündel weißen Lichtes ist aus so viel verschiedenen Bündeln zusammengesetzt zu behandeln, als verschiedene Wellenlängen in dem Bündel enthalten sind. Jede Farbe hat ihren besonderen Strahlengang. Für jede Wellenlänge gilt dann einzeln das Gesetz der sphärischen Aberration. Man nennt das chromatische Differenz der sphärischen oder sphärische Differenz der chromatischen Aberration.

Die sphärische Aberration wird so beseitigt, daß eine Überkorrektion durch eine Unterkorrektion aufgehoben wird. Gleichzeitig müssen die chromatischen Differenzen nach Möglichkeit weggeschafft werden, da die Bilder sonst farbige Säume aufweisen und unscharf werden. Allen diesen Anforderungen vollständig und restlos zu genügen, ist unmöglich. Es sind nur Annäherungen an den idealen Korrektionszustand möglich.

Solange man nur zwei oder doch sehr wenige Glassorten, Crown- und Flintglas zur Verfügung hatte, war der Fortschritt in der Beseitigung dieser Fehler sehr gering. Es ist eine der großen Leistungen E. Abbes gewesen, die Fabrikation neuer Glassorten zu optischen Zwecken angeregt und mit den so gewonnenen Mitteln, sowie unter Benutzung des Fluorits, optische Systeme von großer Vollkommenheit des Korrektionszustandes konstruiert zu haben (Apochromate). Heute steht eine große Menge verschiedener Gläser zur Verfügung. Man kann die Gläser nach ihren optischen Eigenschaften in eine Tafel einordnen, indem man die gleichen Zerstreuungen in dieselbe Längs-, die gleichen Brechungen in dieselbe Querreihe schreibt. So kann für viele Fälle das erforderliche gefunden werden. Durch diese Vereinigung chemischer und optischer Industrie allein ist es möglich gewesen, die Mikroskope, speziell die deutschen Mikroskope, auf den Stand ihrer heutigen Vollkommenheit zu bringen. Wir wenden uns jetzt der Betrachtung des zusammengesetzten Mikroskopes selber zu.

**5. Dioptrik des zusammengesetzten Mikroskops.** Das zusammengesetzte Mikroskop besteht aus zwei Linsen oder Linsensystemen. Das dem Objekt zugewendete System ist das Objektiv, das dem Auge zugewendete das Okular. Die dioptrische Wirkung dieser beiden Systeme ist kurz folgende: das Objektiv entwirft von einem kurz vor seinem vorderen Brennpunkt gelegenen Gegenstande ein umgekehrtes, vergrößertes reelles Bild. Von diesem Bild gehen Bündel aus, die vom Okular zu einem virtuellen Bilde in der Entfernung des deutlichsten Sehens vom beobachtenden Auge vereinigt werden. Das gesehene Bild ist also umgekehrt. Man kann das auch so ausdrücken, daß das Auge durch das als Lupe dienende Okular jenes reelle Bild betrachtet. Die Größe dieses virtuellen Bildes ergibt dann die Vergrößerung des Mikroskops. Sie kommt durch Multiplikation der Einzelvergrößerungen von Objektiv und Okular zustande. Die Abbildung 8 zeigt, um das Wesentliche der Dioptrik darzustellen, einfache Linsen als Okular und Objektiv. Selbst die einfachsten und schwächsten Okulare und Objektive bestehen aus mehreren, die stärksten Objektive aus vielen Linsen.

**6. Bedeutung von Okular und Objektiv für die Auflösung.** Für den Vorgang der vergrößernden Abbildung erscheinen zunächst Okular und Objektiv gleichwertig. Das ist jedoch nicht der Fall; eine kurze Überlegung läßt erkennen, daß das Okular keinesfalls mehr zeigen kann, als schon durch das Objektiv gegeben ist. Wir betrachten mit dem als Lupe dienenden Okular ja nicht das Objekt, sondern ein vom Objektiv entworfenes Bild. Was dieses Bild nicht



enthält, kann man mit dem besten Okular nicht daraus hervorlocken. Die Vergrößerung ist eben nicht das, worauf es ankommt. „Die Vergrößerung, die das Mikroskop gewährt, dient ausschließlich zur Ausbreitung des mikroskopischen Bildes auf einen gewissen Schwinkel, welcher dem Auge eine deutliche Unterscheidung des im Bilde enthaltenen Details gestattet. Der Inhalt des Bildes selbst ist durch ganz andere Ursachen bestimmt; die stärkste Vergrößerung fügt diesem Inhalte nichts hinzu, ebensowenig, wie die geringe Vergrößerung ihm etwas hinwegnimmt. Eine bestimmte Höhe der Vergrößerung ist nur erforderlich, damit ein Auge von bestimmter Sehschärfe Einzelheiten noch unterscheiden könne, welche bei einer geringeren Bildausbreitung unter sonst gleichen Bedingungen nicht mehr oder nicht deutlich unterschieden werden können. Die Vergrößerung geht ins Leere, sobald die für diesen Zweck im einzelnen Falle erforderliche Ziffer überschritten ist“ (Abbe 1878). Durch einen Vergleich läßt sich dieses Verhältnis noch deutlicher machen: eine Karte, etwa im Maßstabe 1 : 300000 zeigt gewisse Einzelheiten des Geländes. Man bedient sich einer Lupe, um gewisse Dinge, z. B. Beschriftungen, besser lesen zu können. Man kann aber niemals etwas zu sehen bekommen, etwa in den die Dörfer anzeigenden Kreisen die Lage von Straßen, Kirchen und Häusern, wenn nicht diese in der Karte gezeichnet sind. Will man diese Dinge sehen, so muß man ein Meßtischblatt betrachten, worin sie ausgezeichnet sind.

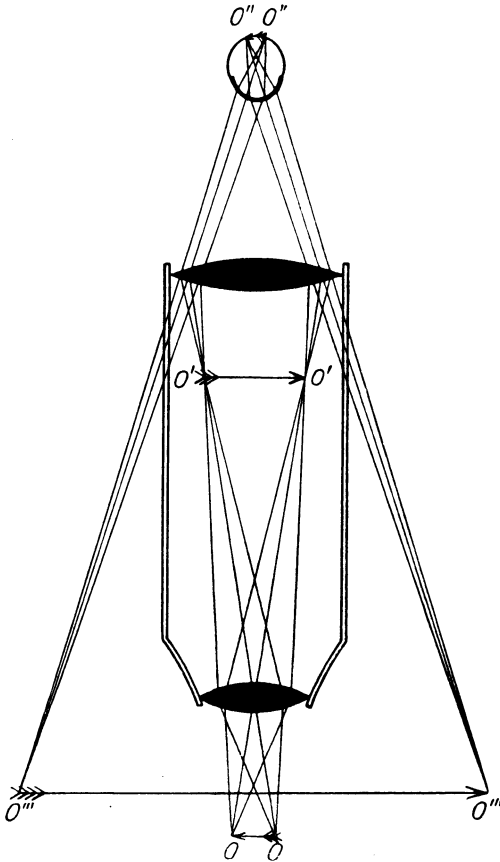


Abb. 8. Schema des Mikroskops mit Strahlengang (nach O. Fischer 1913, Fig. 240, vereinfacht).  $O-O'$  ist das Objekt,  $O''-O'''$  das vom Objektiv entworfene Bild; über dem Okular befindet sich das Auge, das die aus dem Okular kommenden Bündel auf der Netzhaut vereinigt  $O''-O'''$ . Diese Bündel scheinen von  $O'''-O'''$  herzukommen,  $O'''-O'''$  ist also das gesehene vergrößerte Bild.

lösungsvermögen (S. 1) des Objektes abhängig ist.

Ernst Abbe hat diese Verhältnisse aufgeklärt. Vor ihm ging man in der Theorie der mikroskopischen Abbildung von falschen Voraussetzungen aus. Die von ihm nachgewiesenen Zusammenhänge bilden den Inhalt der Abbeschen Theorie.

**7. Die Abbesche Theorie der mikroskopischen Abbildung.** Die alte Theorie der mikroskopischen Abbildung behandelte das in das Mikroskop eintretende

Das führt uns zu der Frage, wovon es denn abhängig ist, ob neue und feinere Dinge von einem Objektiv abgebildet werden, die ein anderes schwächeres nicht zeigt. Es handelt sich darum, zu untersuchen, wovon das Auf-

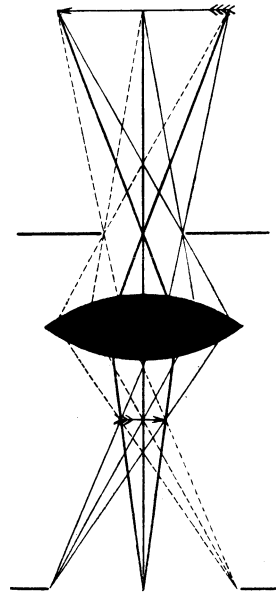
Licht so, als ob es von den Punkten eines selbstleuchtenden Objektes ausgegangen wäre. Das ist jedoch gar nicht der Fall. Das Präparat wird von einer unter ihm befindlichen leuchtenden Fläche durchleuchtet. Eine solche Fläche ist der Spiegel des Mikroskops, wenn er Licht von einer geeigneten Lichtquelle reflektiert. Von jedem Punkt dieser leuchtenden Fläche gehen Strahlenbüschel aus. Das vom Mikroskop abgebildete leuchtende Objekt ist also diese leuchtende Fläche. Ihr Bild erscheint als ein helles Scheibchen über dem Objektiv. Es ist leicht zu beobachten, wenn man das Okular abnimmt und nun in den Tubus schaut. Es wird als „Austrittspupille“ des Objektivs bezeichnet. Die Begrenzung der Austrittspupille wird entweder durch die Begrenzung der leuchtenden Fläche oder die Fassung des Objektivs und die in ihm enthaltenen Blenden gegeben. Der vom Objektiv abgebildete Teil der leuchtenden Fläche ist die Eintrittspupille. Austritts- und Eintrittspupille liegen in einander zugeordneten Ebenen.

In der Abbildung 9 sind drei Büschel gezeichnet und durch verschiedene Auszeichnung der Linien hervorgehoben. Das Objekt wird von der leuchtenden Fläche aus durchleuchtet. Jeder Punkt des Objektes bekommt von jedem Punkt der Lichtfläche einen Lichtstrahl, von der ganzen Fläche also einen Lichtkegel, dessen Spitze im Objekt liegt. In der Abbildung erhält er von jedem der drei von der leuchtenden Fläche ausgehenden Büschel einen Strahl. Diese Strahlen gehen dann wie ein Büschel von den Objektpunkten aus und werden in der der Objektebene zugeordneten Ebene zum Objektbild vereinigt. Dieselbe Überlegung gilt für das Okular und das ganze Mikroskop. Die Austrittspupille des ganzen Systems von Okular und Objektiv ist als ein helles Scheibchen über dem Okular zu beobachten.

Man erhält so eine Reihe von Lichtquellenbildern — Öffnungsbildern — und von Objektbildern, die einander zugeordnet sind und in ihren Eigenschaften voneinander abhängen.

Das eben angeführte Objektbild kommt zum Teil dadurch zustande, daß die Lichtstrahlen beim Durchgang durch das Präparat teilweise absorbiert werden. Neben dieser Absorption liegt jedoch eine eigenartige Beugungswirkung vor. Beugungserscheinungen kommen an engen Spalten zustande, an „Gittern“, und wie ein solches Gitter wirkt auch das Präparat mit seinem Wechsel durchlässiger und undurchlässiger Stellen, seinen Fibrillen und Körnchen, zwischen denen feinste Lücken sich befinden. Das in ein sehr enges Loch von einer entfernten Lichtquelle aus eintretende Licht kann man wie einen einzigen Strahl behandeln. Beim Durchtritt des Strahles durch die feine Lücke kommt die Beugungswirkung zustande. Jeder Strahl wird dabei aufgelöst in eine divergierende Strahlengruppe mit großer Winkelausbreitung. Dabei tritt eine Phasendifferenz in der Wellenbewegung des Lichtes ein, aus dem die einzelnen Teile eines solchen Beugungsbüschels bestehen.

Diese Strahlengruppen oder Beugungsbüschel sind es nun, die nach Abbes



(Abb. 9. Eintritts- und Austrittspupille eines Objektivs (durch eine Linse dargestellt). Nach O. Fischer 1913, Abb. 279.) Der kleine Pfeil ist das Objekt. Es liegt in den Lichtstrahlen, die von der unteren Öffnung, der Eintrittspupille, ausgehen. Die Austrittspupille ist durch die Blende über der Linse gekennzeichnet, das Objektbild durch den vergrößerten Pfeil. Vgl. im übrigen den Text.

grundlegenden Entdeckungen für die Abbildung der mikroskopischen Strukturen von Bedeutung werden. Wenn die Lichtstrahlen also vom Spiegel aus durch das Präparat hindurchgegangen sind, sind sie in lauter Beugungsbüschel aufgelöst.

Die Vereinigungspunkte dieser Büschel liegen im Präparat. Sie treten in das Objektiv ein und werden von diesem in der der Objektebene zugeordneten Bildebene vereinigt. Wir hörten, daß die Teile dieser Büschel Gangunterschiede aufweisen. Es kommt also bei der Vereinigung Interferenz zustande. Die Bildebene wird erfüllt von hellen und dunklen und farbigen Lichterscheinungen, wie sie die Interferenz liefert. Diese Interferenzerscheinung in der Bildebene ist nach Abbe die mikroskopische Abbildung. Wir betrachten dieses Interferenzbild dann mit dem Okular.

Für die Güte dieses Bildes ist zunächst, ganz wie bei der Abbildung auf geometrisch-optischem Wege, der Korrektionszustand des Objektivs maßgebend. Es kommt aber noch etwas anderes hinzu. „Wenn alle Strahlen, in welche die Beugungswirkung des Objektivs außerhalb des Linsensystems das einfallende Licht zerlegt hat, von dem Linsensystem sämtlich aufgenommen und wieder gesammelt werden, wenn also die Öffnung des letzteren die durch Beugung entstandene Strahlengruppe in solchem Umfange aufzunehmen gestattet, daß kein Teil von merklicher Intensität verloren geht, so wird das Interferenzbild identisch mit einer Flächenprojektion des Objekts.“ Es kommt also darauf an, alle Teile der entstehenden Beugungsbüschel durch ein Objektiv von großer Öffnung einzufangen. Ganz ist das aber für die allerfeinsten Strukturen nicht möglich. Die mikroskopischen Bilder allerfeinsten Strukturen sind also nicht objekt-treu. Man muß eben daran denken, daß für das mikroskopische Bild nicht das Objekt unmittelbar, sondern ein durch dieses hervorge-rufenes Beugungsphänomen maßgebend ist. „Je kleiner die linearen Maße einer Struktur werden, eine desto geringere Anzahl von Beugungsbüscheln kann auch beim größten Öffnungswinkel (des Objektivs) effektiv werden, desto weniger bestimmt wird dasjenige, was von der wirklichen Struktur aus dem Bilde rückwärts erschlossen werden kann“. (Abbe 1873). Es können Strukturen sichtbar werden, die nicht im Objekt vorhanden sind, und ein optisch

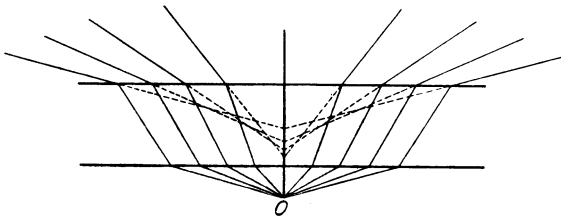


Abb. 10. Wirkung des Deckglases auf ein von O ausgehendes Bündel. (Nach Nägeli und Schwendener.)

leeres Feld kann da erscheinen, wo optisch wirk-same Strukturen vorhanden sind. Das sind schon starke Trugbilder. Das wichtigste aber ist, daß andere Struk-turen sichtbar werden kön-nen, als es den am Objekt vor-handenen entspricht. Diese Dinge lassen sich mittels willkürlich erzeugter, also

bekannter, verhältnismäßig grober Strukturen und mit Objektiven von ver-hältnismäßig kleiner Öffnung experimentell nachweisen. Es mag erwähnt werden, daß die Größenordnung mancher Streifungsphänomene des quergestreiften Muskels schon durchaus innerhalb der Grenzen liegt, in denen eine objekt-treue Abbildung selbst durch die besten und stärksten Systeme aus Gründen, die auf der Wellennatur des Lichtes beruhen, nicht mehr möglich ist.

Die Konstruktion und Einführung der homogenen Immersionen beruht auf dieser Abhängigkeit der Auflösung vom Öffnungswinkel des Objektivs. Die mikroskopischen Objekte befinden sich für gewöhnlich in Wasser oder in einem Einschlußmittel von höherem Brechungsindex, Glycerin, Harz. Tritt

ein Büschel aus diesem Medium in Luft über, so wird es nach den Brechungsgesetzen stärker geoffnet (Abb. 10). Bringt man nun eine Flüssigkeit zwischen Frontlinse und Deckglas, so hebt man die erwähnte Erscheinung ganz oder teilweise auf, je nachdem, ob noch ein Brechungsunterschied zwischen Einschlußmittel und Immersionsflüssigkeit übrig bleibt oder nicht. Es ist also möglich, durch solche Tauch- oder Immersionssysteme größere Teile der entstehenden Beugungsbüschel einzufangen als mit Trockensystemen. So erzielt man eine größere Auflösung.

Die Leistungsfähigkeit eines Objektivs wird im wesentlichen durch das Auflösungsvermögen bestimmt. Dieses wird gemessen durch den Abstand zweier Punkte, die noch gerade getrennt abgebildet werden. Für diesen Abstand gilt  $d = \frac{\lambda}{a}$  für gerade Beleuchtung. Bei schiefer Beleuchtung nimmt

$d$  ab, bis es bei äußerst schiefer Beleuchtung den Wert  $d = \frac{\lambda}{2a}$  erhält.  $d$  ist

der Abstand der beiden Punkte,  $\lambda$  die Wellenlänge des verwendeten Lichts und  $a$  die numerische Apertur. Die numerische Apertur ist das Produkt des Sinus des halben Öffnungswinkels ( $u$ ) des Objektivs, das heißt der Winkelöffnung desjenigen Büschels, das noch gerade vom Objektiv aufgenommen wird, multipliziert mit dem Brechungsindex des Mediums, das sich zwischen Frontlinse und Deckglas befindet  $\left(a = n \cdot \sin \frac{u}{2}\right)$ . Bei Trockensystemen ist

die numerische Apertur unter 1,0; Immersionssysteme haben eine numerische Apertur, die größer ist als 1,0. Das Auflösungsvermögen ist proportional der numerischen Apertur, die Helligkeit proportional dem Quadrate dieser Größe. Da bei den homogenen Immersionen außerdem die Reflexionen an der Frontlinse und die totalen Reflexionen an der Deckglasoberfläche wegfallen, so erfüllen diese Systeme auch noch dieserhalb in Bezug auf die Helligkeit des Bildes höhere Anforderungen als die Trockensysteme. Hinzu kommt noch, daß man bei ihrer Benutzung von der Deckglasdicke unabhängig ist, die bei Benutzung der stärkeren Trockensysteme sorgfältig berücksichtigt werden muß.

Damit hätten wir das nötige Rüstzeug zum Verständnis der optischen Leistungen des Mikroskops gewonnen und können uns dem Aufbau des Mikroskops als optischem Apparat und seiner Verwendung zuwenden.

**8. Aufbau des Mikroskops und seine Handhabung.** Man unterscheidet an einem vollständigen Mikroskop den Tubus, das Stativ und die Beleuchtungsvorrichtung. Der Tubus ist eine Röhre, die an ihrem einen Ende ein Gewinde trägt. In dieses Gewinde werden die Objektive unmittelbar eingeschraubt, oder eine Auswechsellvorrichtung für diese wird zunächst daran befestigt (Revolver, Schlittenobjektivwechsler). In die andere Seite ist eine zweite Röhre so hineingeschoben, daß sie aus- und eingezogen werden kann. Der ganze Tubus läßt sich also verlängern und verkürzen und seine Länge ist an einer Einteilung am Auszug abzulesen. Dabei muß die Höhe der Auswechsellvorrichtung berücksichtigt werden. In den Auszug wird das Okular hineingesteckt. Der Tubus ist der Träger der Optik und am Stativ beweglich angebracht. Das Stativ trägt den Objektisch, der in der Mitte durchbohrt ist. Eine Kippvorrichtung dient der Bequemlichkeit, um den Tubus für die Beobachtung schief zu stellen. Unter der Tischöffnung befindet sich der Beleuchtungsapparat. Im einfachsten Falle ist das ein Spiegel, mittels dessen Licht von unten durch die Tischöffnung geworfen wird. Zwischen Tisch und Spiegel können Blenden von verschiedener Weite eingesetzt werden, oder es ist eine Irisblende angebracht, die man auf verschiedene Weite einstellen kann. Eine bessere Regulation

der Beleuchtung erhält man durch den Abbeschen Beleuchtungsapparat. Der Hauptteil dieser Einrichtung ist ein sogenannter Kondensator, ein Linsensystem, das im wesentlichen wie ein Objektiv von großer Apertur gebaut ist und das von der Lichtquelle ein Bild in der Objektebene entwirft. Unter ihm befindet sich eine Irisblende. Sie begrenzt das einfallende Licht und bestimmt somit die Eintrittspupille des ganzen Mikroskops (Abb. 11 und 12).

Das zu untersuchende Präparat befindet sich in fast allen Fällen auf einer Glasplatte — dem Objektträger — in einer Flüssigkeit, z. B. Wasser und ist von einem dünnen Glasplättchen bedeckt — dem Deckglas. Das Präparat wird über die Tischöffnung gelegt, und mit dem Spiegel von unten her durchleuchtet. Dann wird „eingestellt“, indem man den

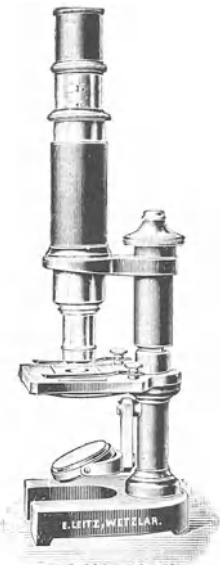


Abb. 11. Kleines Stativ. Bewegung des Tubus mit der Hand.

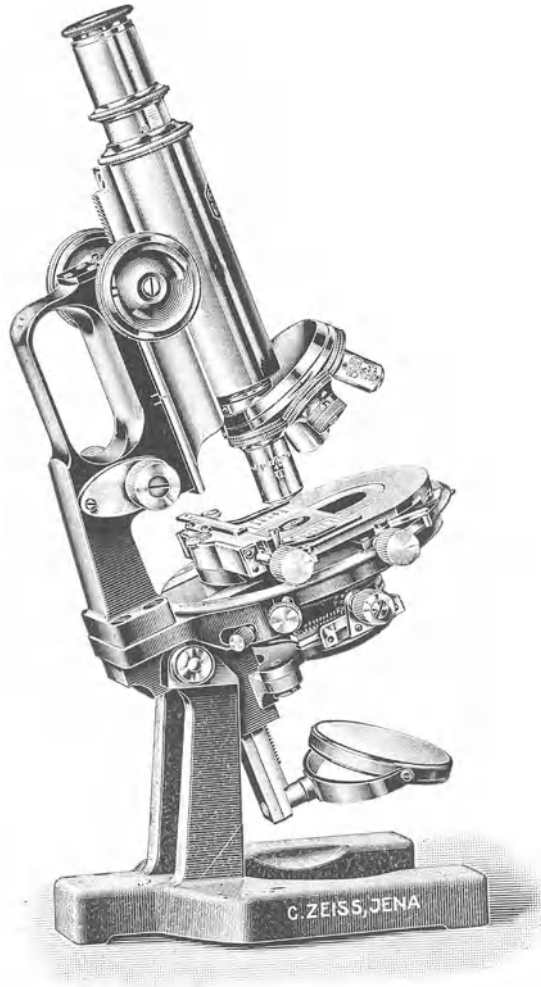


Abb. 12. Großes Stativ.

Tubus auf und nieder bewegt, bis das Bild deutlich sichtbar ist. Bei großen Stativen ist diese Einstellung durch Bewegung des Tubus mittels Zahn und Trieb sehr einfach. Bei kleineren schiebt man mit der Hand den Tubus in einer federnden Hülse nach unten. Er wird zur Überwindung der Reibung gedreht, und man muß etwas mehr achtgeben, daß man nicht das Präparat — oder gar die Frontlinse des Objektivs — zertrümmert.

An allen Mikroskopen ist noch eine feine Einstellvorrichtung vorhanden, die Mikrometerschraube. Sie dient nicht dazu, das Objektiv dem Objekt bis zum Erscheinen des Bildes zu nähern, sondern einem ganz anderen Zwecke.

Jedes Präparat hat eine bestimmte Dicke. Das mikroskopische Bild aber ist flächenhaft und entwirft jeweils nur von den in einer Ebene des Objekts vorhandenen Gebilden ein Bild (optischer Schnitt). Die dritte Dimension, die Tiefe des Objektes, erschließt man dadurch, daß man den Tubus auf und ab bewegt. Diese feine Auf- und Abbewegung zu ermöglichen, ist der Sinn der Mikrometerschraube. Nur schwache Objektive haben ein gewisses „Tiefenunterscheidungsvermögen“. Die ständige Benutzung der Mikrometerschraube, vor allem bei den stärkeren Objektiven, gehört zur Kunst des Mikroskopierens. Es ist ein Zeichen völliger Unkenntnis im Gebrauch des Mikroskops, wenn die Mikrometerschraube unbenutzt bleibt. Die Durchmusterung des Präparats in der Fläche geschieht durch Verschieben des Objektträgers auf dem Objektische. Dazu genügt vollständig die Hand. Man muß beachten, daß das Bild umgekehrt ist, und man daher in der dem gewünschten Erfolg entgegengesetzten Richtung zu verschieben hat. Daran gewöhnt man sich bald. Eine Verschiebevorrichtung (z. B. ein Kreuztisch) dient in den meisten Fällen nur der Bequemlichkeit.

**9. Auswahl der Objektive und Okulare.** Es ist nun unbedingt erforderlich, daß ein Satz von Objektiven zur Verfügung steht. Man unterscheidet praktisch: schwache, mittlere und starke Trockensysteme und Immersionen. Letztere gehören vorwiegend zu den starken Systemen. An den Leistungen des Objektivs unterscheiden wir Vergrößerung, gemessen durch die Brennweite, Auflösung, gemessen durch die numerische Apertur und Gesichtsfeld. Das Gesichtsfeld ist der zentrale Teil des durch das Objektiv abgebildeten Flächenstückes des Präparates, der von der Sehfeldblende des Okulars begrenzt wird.

Es ist wünschenswert, über je ein System der drei ersten Arten zu verfügen. Für zytologische und bakteriologische Untersuchungen sind Immersionen nicht zu entbehren. Ein größerer Satz von Okularen ist für die meisten Zwecke unnötig. Es genügt eins der niederen Nummern, z. B. 1, 2 oder 3 der Firmen Zeiß und Leitz. Bei Apochromaten und stärkeren Achromaten verwendet man zur Vermeidung der chromatischen Aberration die Kompensationsokulare. Nicht genug kann betont werden, daß die Vergrößerung nicht das für die Leistung des Mikroskops Maßgebende ist, sondern die Auflösung. Wenn das Okular alles sichtbar gemacht hat, was das Objektivbild zeigt, so ist die „förderliche Vergrößerung“ erreicht, das Bild weiter auseinander zu zerren hat keinen Zweck. Der Gebrauch starker Okulare hat aber drei wirkliche Nachteile. Einmal wird das Bild immer dunkler, ferner das Gesichtsfeld immer kleiner und schließlich hat die große Engigkeit der aus dem Okular austretenden Büschel noch einen physiologischen Nachteil. Die in jedem Auge vorhandenen Trübungen werfen bei sehr engen Büscheln Schatten auf die Netzhaut. So erhält man entoptische Erscheinungen, zumal wenn die Schatten gerade auf die Stellen des schärfsten Sehens fallen. Auch wirken dann schon ganz geringfügige Verunreinigungen des Okulars (Stäubchen) sehr störend. Unter schwachen Objektiven versteht man solche von 50–25 mm Brennweite, die Vergrößerungen von 4fach bis 50fach gestatten; mittlere sind solche von 15–7 mm Brennweite und 50–250facher Vergrößerung; starke solche von 4,5 bis 2 mm Brennweite und 250–900facher Vergrößerung. Unter den Immersionen unterscheidet man Wasserimmersionen und Öl- oder homogene Immersionen. Sie liefern keine stärkeren Vergrößerungen als die starken Trockensysteme, jedoch ist ihrer größeren numerischen Apertur wegen das Auflösungsvermögen ein besseres. Es hat im allgemeinen keinen Zweck, für die Betrachtung des Präparates mit starken Trockensystemen (num. Ap. 0,9) über eine Vergrößerung von 950, mit Immersionssystemen (num. Ap. 1,3) über eine solche von 1300 hinauszugehen.

Wonach regelt sich nun die Benutzung der verschiedenen Objektive und Vergrößerungen? Nun, genau so, wie die Benutzung von Landkarten verschiedenen Maßstabes oder wie die Art, in der ein Gelände mit dem Auge studiert wird.

Die Größe des Gesichtsfeldes ist im allgemeinen um so größer, je größer die Brennweite ist. Je stärker die Vergrößerung, um so kleiner ist das Gesichtsfeld. Die Kunst der Mikroskopie beruht nun darin, mit möglichst schwachen Systemen möglichst viel zu sehen und zu erkennen. Der Überblick ist mit starken Vergrößerungen außerordentlich erschwert; es ist genau soviel schwerer in einem Präparat, womöglich in einem unbekanntem, mit einer starken Vergrößerung sich zurechtzufinden wie es etwa einer Ameise schwerer ist in einem Kornfeld sich zu orientieren, als einem Menschen, der frei darüber blickt. Die starke Vergrößerung ist dazu da, Einzelheiten zu studieren an Stellen, die man mit der schwächeren Vergrößerung herausgesucht hat. Den Überblick und die Gesamtkenntnis des Präparates vermitteln allein die mittleren und die kleineren Vergrößerungen. Die Auswechsellvorrichtungen erleichtern deshalb das Mikroskopieren sehr, da sich ein fortwährender Wechsel zwischen den Objektiven nötig macht.

**10. Zeichnen.** Ein sehr wertvolles Mittel, sich eine eingehende Kenntnis des Präparates und charakteristischer Einzelheiten daraus zu verschaffen, ist, zu zeichnen. Da das mikroskopische Bild vollkommen eben ist, so zeichnet man wie nach einer Vorlage. Es sind nur einige Winke für den Anfänger zu beobachten: man zeichne mit einem gut gespitzten, nicht zu weichem Bleistift auf glattem Papier Skizzen; schematisiere ein wenig von vornherein und führe im allgemeinen niemals die ganze Zeichnung in allen Einzelheiten aus. Vollständig ausgeführte Zeichnungen, wie sie z. B. als Grundlage für Lehrbuchabbildungen dienen, erfordern viele Stunden oder Tage Arbeit und ziemlich viel Technik. Will man sich mit einem anderen über ein Präparat verständigen, so ist ein Blatt Papier und ein Bleistift unbedingt nötig, wie denn überhaupt für den Mikroskopiker und jeden, dessen Arbeitsgebiet hauptsächlich durch das Sichtbare gegeben ist, der Zeichenstift ein der Sprache durchaus gleichwertiges Ausdrucks- und Mitteilungsmittel ist.

Zur Ausführung größerer und genauerer Zeichnungen ist ein Zeichenapparat nötig. Durch eine Kombination spiegelnder Flächen werden das Zeichenpapier und das mikroskopische Bild gleichzeitig mit einem Auge gesehen. Es ist so leicht, das Gesehene mit dem Stift zu umfahren und Größe und Lage seiner verschiedenen Inhalte genau in ihrem Verhältnis zueinander festzulegen.

**11. Mikroskopie im Hellfeld.** Beim gewöhnlichen Gebrauche des Mikroskops betrachtet man dünne, durchsichtige Objekte in durchfallendem Licht. Dann ist das ganze Gesichtsfeld mit Licht erfüllt. Das Objekt befindet sich z. B. in Wasser. In einem solchen Falle erscheinen die meisten Bildelemente dunkler als die Teile des Gesichtsfeldes, in denen sich nur das Einschlußmittel befindet, also die Umgebung des Präparates und die Löcher in ihm. Man bezeichnet das Bild als negatives Bild und die Art der Verwendung des Mikroskopes als Mikroskopie im Hellfeld.

Das Bild kommt einmal dadurch zustande, daß die Objektteile gegeneinander und gegen das Einschlußmittel verschiedenes Brechungsvermögen besitzen. Daraus ersieht man, daß das Bild in weitem Maße abhängig ist vom Einschlußmittel. Ist dieses so stark lichtbrechend wie das Objekt, so fallen die Ablenkungen der beleuchtenden Strahlen zum großen Teil fort, sie treten ungehindert hindurch, das Objekt erscheint durchsichtig; es ist aufgehellt. Dabei verschwinden also die meisten auf Brechungsunterschieden beruhenden Strukturen.

Man kann sich das am besten durch die Untersuchung eines nicht zu dünnen Flöckchens Watte in Luft klar machen (Schaffer). Durch Ablenkung der Lichtstrahlen im Objekt erscheint das ganze Gesichtsfeld dunkel. Verdrängt man nun die Luft zwischen den Fäden durch verdünntes Glycerin, so werden die Brechungsunterschiede im Objekt kleiner, das Licht tritt hindurch und man kann die einzelnen Fäden unterscheiden.

Die Brechungsunterschiede als bilderzeugende Eigenschaft kommen im wesentlichen für ungefärbte Teile in Betracht. Man studiert solche Dinge am besten zunächst an bekannten Objekten, Luftblasen in Wasser und Harz, Öltropfen in Wasser, Glasfäden in Luft, Wasser und Harz oder Glycerin. Die dabei entstehenden Bilder sind bei verschiedenen Einstellungen verschieden. Die kugelförmigen oder zylindrischen Objekte wirken dabei zum Teil wie Sammel- oder Zerstreuungslinsen (Abb. 13). So kann es kommen, daß stark lichtbrechende Körperchen heller erscheinen als das licht-erfüllte Hellfeld selbst. Beim Bewegen der Mikrometerschraube funkeln diese Gebilde in farbigem Licht. Die Farben rühren daher, daß diese Gebilde natürlich weder sphärisch noch chromatisch korrigiert sind. Gute Objekte, um sich das anschaulich zu machen, sind z. B. die stark lichtbrechenden Körnchen in weißen Blutzellen aus dem eigenen Blute, das man mit Ringerlösung verdünnen kann (Abb. 14). Die zweite Eigenschaft der Objekte, die für die Bilderzeugung in Betracht kommt, ist die Absorption. Das Farbenbild kommt dadurch zustande. Die Objekte der mikroskopischen Anatomie werden vorwiegend an gefärbten Schnittpräparaten studiert. Die meisten Bilder, mit denen es der mikroskopierende Anatom also zu tun hat, sind Absorptionen.

Es ist jedoch nicht unwichtig, darauf hinzuweisen, daß für das Studium der lebenden Substanz, also lebensfrischer Zellen und der Zellprodukte, das farblose Brechungsbild das wichtigste ist. Die im Anfang der Histologie fast allein geübte Mikroskopie ungefärbter lebensfrischer Präparate im Hellfeld, das durch enge Bündel erleuchtet wird, wird immer von großer Bedeutung bleiben und sollte unter keinen Umständen über dem Studium fixierter und gefärbter Präparate vernachlässigt werden.

Die Beleuchtung hat nach den Anforderungen zu wechseln. Es stehen Hohl- und Planspiegel zur Verfügung, dazu unter Umständen der Beleuchtungsapparat, um verschiedenartige Beleuchtungswirkungen zu erzielen. Durch diese Vorrichtungen werden leuchtende Flächen unter dem Präparat hergestellt, die Spiegelflächen oder das Öffnungsbild des Kondensors.

Der Hohlspiegel liefert eine hellere Fläche als der Planspiegel.

Von dem zu untersuchenden Objekt kommt bei Verwendung der mittleren und starken Systeme nur ein sehr kleiner Teil als Gesichtsfeld in Betracht. Jeder Punkt dieses Feldes erhält einen Strahlenkegel mit der leuchtenden Fläche als Basis. Neben der Helligkeit der beleuchtenden Fläche ist die Apertur dieser Bündel für den Beleuchtungseffekt maßgebend. Sie wird durch Blenden eingeschränkt.

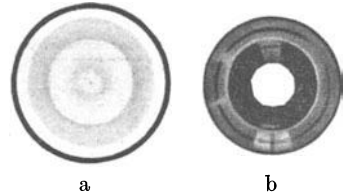


Abb. 13. Bild eines Öltropfens (a) und einer Luftblase in Wasser. Einstellung auf das von den kugelförmigen Objekten gelieferte Bild der Irisblende (die scharfe schwarze Begrenzung) ist das Öffnungsbild (V).



Abb. 14. Weißes Blutkörperchen in verdünnter Salzlösung (Ringerlösung). Das Bild entspricht dem Öltropfen, Abb. 13a. Der schwarze Ring um das Objekt ist das Öffnungsbild; jedes der groben Granula läßt bei scharfer Einstellung wieder ein Öffnungsbild erkennen (P).



Die Wirkung des Kondensors ist allein die, die Apertur der beleuchtenden Büschel zu erhöhen. Ein einfaches Schema des Vorganges entwirft die Abb. 15. Die größte Apertur erhält man, wenn das Öffnungsbild des Kondensors in das Präparat fällt. Dabei wird die Lichtquelle, die Spiegelfläche, im Präparat abgebildet.

Zum Studium des Brechungsbildes im Hellfeld ist eine kleine Apertur der beleuchtenden Büschel erforderlich. Das hängt mit der verschiedenen Beugungswirkung brechender und absorbierender Strukturen zusammen<sup>1)</sup>. Durch weit geöffnete Büschel tilgt man das Brechungsbild vollständig aus. Hat man also ein schwach oder gar nicht gefärbtes Präparat vor sich, so benutzt man eine enge Blende. Durch die starke Ablendung wird das Gesichtsfeld verhältnismäßig dunkel. Dabei werden geringe Helligkeitsunterschiede gut wahrgenommen. Durch schiefe Beleuchtung werden, abgesehen von der stärkeren Auflösung (S. 9) oft wertvolle Lichtkontraste im Objekt erzielt. Die stärker lichtbrechenden Teile scheinen dann heller als die freien Flächen des Gesichtsfeldes. Man spricht dann von einem partiellen Dunkelfeld.

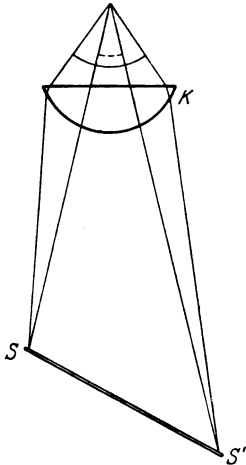


Abb. 15. Wirkung von Spiegel  $S-S'$  und Kondensor. Der ausgezogene Winkelbogen bezeichnet die große Öffnung der vom Kondensor gelieferten Beleuchtungsbüschel, der punktierte Bogen die Öffnung des engeren, vom Spiegel allein gelieferten Büschels.

Für stark gefärbte Objekte, mit intensiven Farbunterschieden ist die Verwendung weit offener Beleuchtungsbüschel vorzuziehen. Jedoch soll der Öffnungswinkel der beleuchtenden Büschel nicht größer sein als der des benutzten Objektivs (Abb. 16a). R. Koch nutzte zuerst zum Studium stark gefärbter Bakterienpräparate die Möglichkeit aus, das Brechungsbild durch weit offene Beleuchtungsbüschel vollständig wegfällen und die farbigen Objekte in einem hellleuchtenden Gesichtsfeld stark hervortreten zu lassen. Das Absorptionsbild wird durch starkes Licht, das Brechungsbild durch schwaches Licht kontrastreicher. Bei Verwendung von Immersionen ist die Herstellung einer vollständigen Immersion oft von großem Nutzen. Es wird nicht nur die Luft zwischen Frontlinse des Objektivs und Deckglas, sondern auch zwischen Objektträger und Frontlinse des Kondensors durch Wasser oder Zedernholzöl verdrängt. Apertur der beleuchtenden Büschel und Lichtmenge — durch Fortfall aller Reflexionen — werden dadurch erhöht.

Eine besondere Besprechung erfordert die Beleuchtung bei der Verwendung ganz schwacher Systeme. Das Gesichtsfeld ist sehr groß, und so kommt es darauf an, die ganze Tischöffnung gleichmäßig mit Licht zu erfüllen. Hohlspiegel und Kondensor sind deshalb nicht zu verwenden. Mitunter hilft ein Blatt weißen Papiers an Stelle des Spiegels aus. Den größeren Stativen sind Mattscheiben beigelegt, die in den Blendenträger des Beleuchtungsapparates eingelegt werden.

Nicht nur bei fehlendem oder mangelhaftem Tageslicht, sondern auch um eine stets gleichmäßige und helle Beleuchtung zu erzielen, ist man auf die Benutzung künstlichen Lichtes angewiesen. Die Mikroskopierlampen, die von den verschiedenen Firmen in den Handel gebracht werden, erfreuen sich deshalb einer wachsenden Verbreitung. Man kann jede gute Lampe dazu verwenden. Die Einfügung eines Farbfilters, einer Wasserkühlung, sowie einer Sammel-

<sup>1)</sup> Abbe, ges. Abhandl. XXI.

linse ist nötig. Alles wird vereint in einer sogenannten Schusterkugel. Das ist ein Rundkolben, den man mit Wasser oder einer Farblösung füllt. Für die meisten Zwecke ist ein leichtes Blaufilter nützlich<sup>1)</sup>. Auch Gelb- und Grünfilter muß man in einzelnen Fällen versuchen.

In jedem Falle, ob man bei Tageslicht oder künstlichem Licht arbeitet, muß der Beleuchtung die größte Aufmerksamkeit zugewendet werden. Bei der Einstellung eines jeden Präparates müssen die verschiedenen Beleuchtungsmöglichkeiten solange ausprobiert werden, bis die jeweils günstigste Beleuchtung hergestellt ist.

**12. Mikroskopie im Dunkelfeld.** Zwei Objekteigenschaften bringen das optische Bild hervor, und zwar Unterschiede im Brechungs- und Unterschiede im Absorptionsvermögen der einzelnen Objektelemente untereinander und gegenüber dem Einschlußmittel, wie sie durch Dichte, Dicke und Färbung der Objekte hervorgerufen werden. Sind für jeden Ort des Gesichtsfeldes Absorptions- und Brechungsindex bestimmt, so sind alle Eigenschaften des betreffenden Präparates, soweit sie überhaupt mit dem Mikroskop wahrgenommen werden können, bekannt. Wir hatten Absorptionsbild und Brechungsbild unterschieden. Beide Bilder haben verschiedene günstigste Bedingungen für

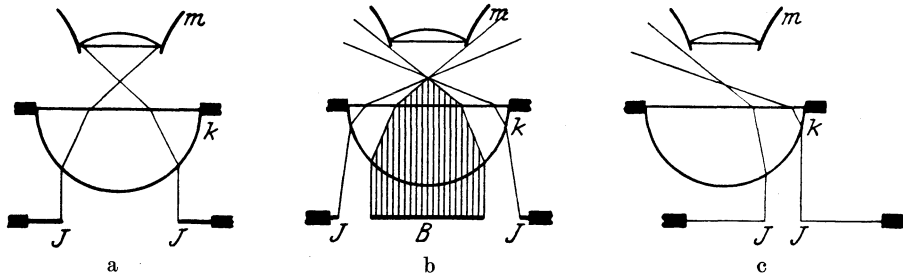


Abb. 16. Benutzung des Kondensors zu Hell- und Dunkelfeldbeleuchtung. a) Hellfeld; b) Dunkelfeld unter Benutzung einer Sternblende *B*, c) Dunkelfeld durch so schiefe Beleuchtung erzielt, daß das beleuchtende Bündel an der Frontlinse vorbeigeht. *J*—*J* Öffnung der Irisblende, *K* Kondensor, *M* Mikroskop mit der Frontlinse des Objektivs. (Nach Scheffer, verändert.)

ihr Zustandekommen. Im Hellfeld lassen sich sowohl Brechungs- wie Absorptionsbilder studieren. Jedoch sind im Hellfeld für das Absorptionsbild die günstigsten Bedingungen vorhanden. Hier wird wirklich ein rein negatives Bild, durch Lichtabsorption an verschiedenen Stellen, hervorgebracht.

Feine Brechungsstrukturen werden bei schiefer Beleuchtung oft besser studiert. Diese wird dadurch erzeugt, daß man enge Bündel schief zur optischen Achse des Mikroskops in das Objekt wirft. Die Lage der dabei entstehenden Beugungsbündel gestattet es, noch Teile von ihnen mittels des Objektivs einzufangen, die sonst nicht mehr in dieses gelangen würden. Schiefe Beleuchtung liefert der Spiegel, den man bei mäßig enger Blende aus der optischen Achse herausbewegt. Beim Abbeschen Beleuchtungsapparat wird der Blendenträger verschoben, so daß die Öffnung der Blende exzentrisch steht. Die Einrichtung ist beide Male so getroffen, daß die schiefe Beleuchtung in verschiedenem Winkel

<sup>1)</sup> Als Blaufilter verwendet man am besten eine Methylenblaulösung, die man sich in beliebiger Verdünnung — für verschiedene Zwecke verschieden — herstellt. Zum Studium blau-rot gefärbter Präparate ist ein Filter folgender Zusammensetzung zu empfehlen: Kupfersulfat, kristallisiert, und Chromalaun zu gleichen Teilen in Wasser gelöst, auch hier probiert man eine geeignete Konzentration aus, indem man eine etwa 5% von jedem Salz enthaltende Stammlösung nach Bedarf verdünnt. Gelbfilter liefert eine Pikrinsäurelösung, Grünfilter Pikrinsäure und Kupfersulfat.

und von jeder Richtung der Windrose einfallen kann. Es ist das Wesen des Abbeschen Beleuchtungsapparates, daß durch ihn jeder Teil des ganzen Strahlenkegels, dessen Basis der Spiegel bildet, einzeln verwendet werden kann. Stellt man die Beleuchtung so schief ein, daß kein Licht mehr unmittelbar ins Objektiv fällt, so wird der Untergrund schwarz (Abb. 16c). Das Licht gelangt nur durch Brechung und Beugung an den Konturen und Strukturen des Objektes ins Mikroskop. Das Bild erscheint hell auf dunklem Grunde, man hat ein positives Bild im Dunkelfeld vor sich, Dunkelfeldbeleuchtung. Im Hellfeld bestehen für das auf Absorptionsunterschieden beruhende Bild, im Dunkelfeld für das auf Brechungsunterschieden beruhende die günstigsten Bedingungen. Das beste Dunkelfeld wird so hergestellt, daß von allen Richtungen aus Strahlen, die in gerader Verlängerung am Objektiv vorbeigehen, in das Präparat geworfen werden. Am einfachsten erhält man ein Dunkelfeld durch Anwendung einer Sternblende (Abb. 16b, 17). Sie wird in den Diaphragmenträger eingelegt, und läßt nur die

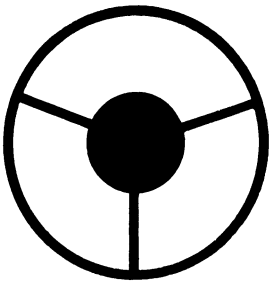


Abb. 17. Sternblende zum Einlegen in den Diaphragmenträger des Objektivs. Um sich aus Pappe eine Blende auszuschneiden, pause man die Abbildung durch und schneide sie aus, sie besitzt die richtige Größe. (Nach Scheffer.)

Randstrahlen in den Kondensor eintreten. Der Kondensor wird bis zum Anschlag heraufgedreht und durch einen Tropfen Wasser Kondensorimmersion hergestellt. Man kann sich Sternblenden aus steifem Papier selbst schneiden. Mehrere von verschiedenem Durchmesser der zentralen Blendungscheibe sind herzustellen. Der aus dem vom Kondensor gelieferten Strahlenkegel abgeblendete Teil muß gerade so groß oder ein wenig größer sein als die Apertur des Objektivs. Man kann deshalb auch nur Objektive kleiner Apertur verwenden. Die passenden Objekte sind lebende Organismen, Infusorien z. B. und Algen, die so ein sehr hübsches und instruktives Bild geben.

Vollkommenere Dunkelfelder, die auch mit Objektiven von großer Apertur betrachtet werden können, werden durch Dunkelfeldkondensoren erzielt. Künstliche Beleuchtung (unter Umständen Bogenlicht) ist dabei erforderlich. Ein je geringeres Lichtbrechungsvermögen die Objekte haben, um so lichtschwächer erscheinen sie im Dunkelfeld<sup>1)</sup>. Ein gutes Dunkelfeld für sehr kleine und lichtschwache Objekte herzustellen, erfordert große Aufmerksamkeit. Vollständig saubere Gläser sind dabei die Hauptsache. Es sind noch eine Reihe von Punkten dabei zu beachten, Objektträgerdicke, Dicke der Schicht zwischen Deckglas und Objektträger usw. Sie sind in den von den optischen Firmen darüber herausgegebenen Druckschriften angegeben.

Die Dunkelfeldkondensoren gestatten nun noch, isolierte Körperchen sichtbar zu machen, die im Hellfeld nicht abgebildet werden können, da sie kleiner als eine Lichtwelle sind. Es geschieht das nach Art des Sonnenstäubchenphänomens. Fällt ein Lichtstrahl in das Zimmer, und blickt man durch ihn hindurch gegen einen dunklen Hintergrund, so sieht man die bekannten Sonnenstäubchen ihre Tänze aufführen. Man nimmt dabei nicht das Stäubchen selbst wahr, sondern ein Beugungsphänomen, das jedes Stäubchen, das man mit bloßem Auge nicht wahrnehmen könnte, von einer Aureole, einem Beugungscheibchen umgeben erscheinen läßt. Diese Erscheinung tritt auch als „Tyndalkegel“ in Flüssigkeiten auf, in denen Teile von anderer Lichtbrechung als das Einschlußmittel suspendiert sind, wenn man einen Kegel intensiven Lichtes hineinwirft. Er erscheint auch in solchen Flüssigkeiten, die im durchfallenden

<sup>1)</sup> Die Lichtstärke ist außerdem der 4. Potenz des Durchmessers der Teile proportional.

Licht vollständig optisch leer erscheinen, weil die Teilchen sehr klein sind (kolloidale Lösungen). Dieses Phänomen muß auch im Dunkelfeld zur Erscheinung kommen; dabei erscheint aber nicht eine diffuse Trübung, sondern durch die Vergrößerung kann jedes Beugungsscheibchen für sich wahrgenommen werden. Das Dunkelfeld wirkt dann als Ultramikroskop, es werden ultramikroskopische Teilchen, zwar nicht in ihrer wahren Gestalt, aber so wahrgenommen, daß man sie zählen kann. Für die Histologie hat die Ultramikroskopie kaum Bedeutung, wohl aber für die Kolloidchemie, während die Dunkelfeldbeleuchtung für das Studium physiologischer Probleme von großer Wichtigkeit geworden ist.

**13. Projektion und Photographie.** Jedes Mikroskop kann auch als Projektionsapparat benutzt werden. Am einleuchtendsten erscheint eine solche Projektion durch das Objektiv allein. Dieses entwirft ja ein reelles Bild, das man auf einem Schirm auffangen kann. Durch veränderte Tubuseinstellung kann man das Bild an beliebigen Orten hinter dem Objektiv erzeugen. Auch mit einem Okular ist das möglich. Die Einstellung des Tubus muß dann nur so erfolgen, daß das Objektivbild zwischen die beiden Brennpunkte, des Okulars und des Objektivs, zu liegen kommt. Dann entwirft auch das Okular ein reelles

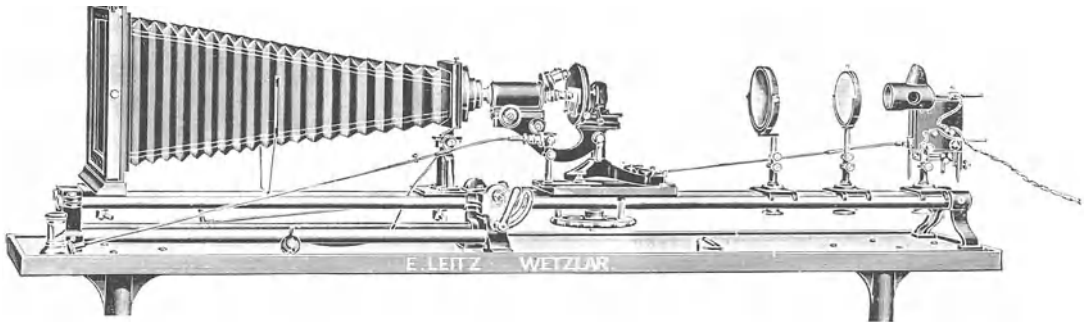


Abb. 18. Benutzung des Mikroskops zur Mikrophotographie.

Bild. Für Projektionszwecke werden eine starke Lichtquelle mit Blenden und Sammellinsen und das um  $90^\circ$  geneigte Mikroskop auf einer optischen Bank montiert. Diese Einrichtung wird unmittelbar zur Mikrophotographie verwendet. An Stelle des Schirmes, der das Bild auffängt, treten Mattscheibe und Platte. Tubusende und Platte werden durch einen Balg auszug vereinigt (Abb. 18).

Für manche Zwecke des Unterrichts und der wissenschaftlichen Arbeit ist die Mikrophotographie unentbehrlich. Für sehr viele Zwecke leistet jedoch eine Zeichnung dasselbe oder besseres. Die Zeichnung ist nicht nur eine Wiedergabe, sondern auch eine Ausdeutung des mikroskopischen Bildes. Es können in ihr verschiedene Ebenen des mikroskopischen Bildes vereinigt werden. Außerdem läßt sich sagen, daß eine Zeichnung nicht nur sehr viel billiger, sondern im allgemeinen auch sehr viel weniger zeitraubend in der Herstellung ist als eine gute Aufnahme, und nur eine solche kann der Zeichnung Konkurrenz machen. Dem Anfänger kann nur geraten werden, sich lieber mit dem Zeichenstift ans Mikroskop zu setzen, als Zeit und Geld mit ungeeigneten Apparaten an photographische Versuchen zu verschwenden.

#### Literatur zum ersten Abschnitt.

E. Abbe, Gesammelte Abhandlungen, Bd. I, Jena 1904.  
Kataloge und Druckschriften der Firma C. Zeiß.

- Siedentopf, Übungen zur Mikroskopie, herausgegeben von der Firma C. Zeiß, Jena. Derselbe, Über einen neuen Fortschritt in der Ultramikroskopie. Verhandl. d. deutsch. physik. Ges. XII. 1910.
- Derselbe, Über das Auflösungsvermögen der Mikroskope bei Hellfeld- und Dunkelfeldbeleuchtung. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie. Bd. 32, H. 1. 1911.
- W. Scheffer, Wirkungsweise und Gebrauch des Mikroskops, Leipzig. Teubner. 1911.
- O. Fischer, Medizinische Physik. Leipzig. 1913.
- Ambrohn, Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops. Leipzig. 1892.
- Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. Leipzig. 1877. 2. Aufl.
- M. v. Rohr, Die optischen Instrumente. Aus Natur und Geisteswelt. Nr. 88. Leipzig. Teubner. 1911.
- Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena 1915.

## Zweiter Abschnitt.

# Die Zelle, ihr Bau, ihre Leistungen. (Allgemeine Histologie.)

**14. Unsere Aufgabe.** Leben ist ein Vorgang, der an den lebenden Wesen sich abspielt, die wir eben deshalb und solange das geschieht, so bezeichnen. Er ist eine Einheit, dieser merkwürdige Vorgang; als einheitliche Tatsache tritt er in die Erscheinung, gerade wie der Menschenkörper, der seine Grundlage ist. Das hindert nicht, verschiedene Einzelvorgänge daraus abzutrennen, die einzelnen Lebenserscheinungen, die aber in durchgängiger Abhängigkeit voneinander stehen und durchgehends aufeinander abgestimmt sind. Seiten des Gesamtlebens sind sie, können wir auch sagen. Die naturwirklichen Dinge oder Gegenstände, an denen diese Vorgänge ablaufen, sind die Organismen. Schon durch die Bezeichnung betonen wir eine Besonderheit in ihrem Aufbau. Organisation ist nicht Mannigfaltigkeit der Zusammensetzung schlechthin, wie sie auch ein Stück Granit besitzt, mit seinem verwickelten Gefüge aus Quarz und Silikaten, sondern die Abstimmung der Teile aufeinander ist es, der wir mit diesem Ausdruck gerecht werden wollen.

Die Anatomie — die makroskopische und die mikroskopische Anatomie — ist die Lehre von der Beschaffenheit dieser Organisation, Histologie insbesondere ist deren Verfolgung bis zu den Grenzen, die unseren Sinnen und Methoden jeweils gesetzt sind.

Wir wollen uns in diesem Buche nicht unmittelbar mit dem „Leben“ befassen, sondern mit der materiellen Beschaffenheit der Dinge, die die Lebenserscheinungen zeigen, wie sie teils notwendige Vorbedingung für den Lebensablauf ist, teils sein sichtbarer Ausdruck. Die „Struktur“ der Lebewesen bis zur Grenze des Erkennbaren ist unsere Aufgabe. „Struktur“ nennen wir dabei zunächst alles das, was wir als Verschiedenheit in der materiellen Beschaffenheit nachweisen können. Strukturen sind entweder bleibender Bestand der Organisation oder kommen und gehen im Strom der lebendigen Ereignisse.

Strukturierte Gebilde bezeichnet man in der physikalischen Chemie als Systeme und zwar dann, wenn die Teile, aus denen sie bestehen, deren Nebeneinander, ihre „Struktur“ ausmacht, voneinander abhängig sind. So nennt man Wasser und ein Salz, etwa Natriumsulfat, die man in einem Gefäß zusammenbringt, ein System, und es ist bekannt, wie die Menge beider „Phasen“ — z. B. mit der Temperatur — wechselt, wie ein Gleichgewichtszustand für jede Temperatur eintritt usw. Ein System hat man deshalb auch den Organismus genannt, ein lebendes System. Nicht daß eine Struktur überhaupt besteht,

ist das Wichtige, sondern daß ihre Teile zueinander in Beziehung stehen, voneinander abhängig sind und sich gegenseitig bedingen. Der sichtbare Aufbau des lebenden Körpers steht in der engsten Wechselwirkung mit dem Lebensvorgang, der an ihm abläuft, wenn auch, vor allem an den Objekten der Histologie, eine vorsichtige Kritik nur Vermutungen über das Wie dieser Beziehungen äußern kann.

Wenn nun unsere Darstellung auf das Sichtbare des Aufbaues sich beschränken muß, so muß dennoch der Versuch gemacht werden, seine Beziehungen zur Tatsache des Lebendigseins aufrecht zu erhalten. Die Darstellung des Organismus als lebendiges Ganzes aus lebendigen Teilen ist also unsere allgemeinste Aufgabe.

Ihrer Lösung nähern wir uns durch einen Überblick über die Grundorganisation des Körpers, die in der Lehre von der Zelle ihren Ausdruck findet. Was über die Zelle und vor allem ihre Beschaffenheit im einzelnen bekannt ist, oder behauptet wird, ist unlösbar verknüpft mit den Methoden, durch die es zum Teil erst gelingt, der Zellorganisation beizukommen. Deren kritische Würdigung ist also unumgänglich nötig, wenn wir zu einer Möglichkeit gelangen wollen, uns in der Menge der Behauptungen zurechtzufinden, die einander so oft widersprechen wie auf keinem Gebiet irgend eines naturwissenschaftlichen Faches. Erst dann wird die Möglichkeit bestehen, eine Reihe von Fragen aus der Lehre von der Zellorganisation zu behandeln.

Die Vereinigung der Zellen zu den Materialien, wie sie zum Aufbau des Körpers unmittelbar Verwendung finden, die Formen, die die Zelle dabei annimmt, bildet den Gegenstand des nächsten Schrittes. Dabei wird eine Erörterung nötig, die die Berechtigung des Zellbegriffs und die Grenzen seiner Anwendbarkeit prüft. Das umfangreiche Gebiet der an den Zellen sichtbaren Lebenserscheinungen, wozu auch die bei der Vermehrung der Zellen zu beobachtenden Strukturfolgen gehören, macht den Beschluß des allgemeinen Teiles.

Der spezielle Teil hat dann den Aufbau der Organe des Menschenkörpers aus den mikroskopischen Bestandteilen zu behandeln.

## Anatomie der Zelle.

**15. Zellenlehre, Pflanzenzelle.** Unseren Körper als Ganzes hatten wir als lebendes System bezeichnet. Er ist gegliedert, untergeteilt, in Körperteile und Organe, die ihrerseits wieder für sich lebende Systeme bilden. Mit Hilfe des Mikroskops erkennen wir, daß dieser Aufbau der Systeme höherer Ordnung aus Gruppen von lebenden Systemen niederer Ordnung sich weiter fortsetzt. Die letzten lebenden Systeme, zu denen wir gelangen und von denen wir mit Sicherheit wissen, daß sie selbst noch selbständig lebensfähige Systeme darstellen, sind die Zellen.

Sie sind die letzten lebenden Elemente, die wir kennen, Elementarorganismen (Brücke 1861). Der tierische Körper ist aus Zellen aufgebaut. Dies gilt streng für lange Zeiten des embryonalen Lebens (Abb. 19). Man bezeichnet sie deshalb auch als Bausteine des Körpers. Diese Bausteine entstehen niemals neu, sondern nur durch Teilung bereits vorhandener Zellen: *omnis cellula e cellula* (R. Virchow 1858).



Abb. 19. Querschnitt durch einen Hühnerembryo. Der Körper besteht nur aus Zellen. Photographie.

Äußere Form und innerer Aufbau des menschlichen Körpers kommen zustande aus der Anordnung seiner Zellen und ihrer Produkte; seine Leistungen aus der Summe der Einzelleistungen eben derselben Zellen. Dies ist in kurzem der Inhalt der Zellenlehre, die von Schleiden (1804—1881) und Schwann (1810—1882) in den 30er Jahren des vorigen Jahrhunderts begründet und in den darauffolgenden Jahrzehnten weiter ausgebaut wurde. Von dieser Lehre wollen wir ausgehen.

Die Zusammensetzung der lebenden Körper aus Zellen wurde zuerst an Pflanzen entdeckt. Von der Pflanzenzelle rührt der Name: *Cellula* = Kämmerchen. Ihre Entdecker meinten, diese Wandungen seien die Hauptsache und bei der Übertragung der Zellenlehre auf die tierischen Strukturen war das Suchen nach ebensolchen Wandungen zunächst der leitende Gedanke. Schon bald sah man ein, daß diese Wandungen etwas Nebensächliches sind, daß der eigentliche Träger der Lebensvorgänge, der Elementarorganismus, durch das dargestellt wird, was von diesen Wandungen eingeschlossen wird (Leydig 1856, weiter vertieft von H. v. Mohl, Kölliker, Remak, Max Schultze).

Nicht das Kämmerchen, sondern die Bewohnerin dieses Kämmerchens nennen wir jetzt die Zelle.

Die Pflanzenzelle, von der auch wir in der Betrachtung der lebenden Elementarsysteme ausgehen wollen, ist in den meisten Fällen ein viereckiger Kasten. Seine Wandungen sind glashell, durchsichtig. Die senkrecht zum Beschauer stehenden Wände erscheinen im Mikroskop als Liniensysteme, während man durch Boden und Deckel frei hindurchsieht (Abb. 20). In jungen wachsenden Teilen wird die ganze Kammer ausgefüllt von lebender Substanz, dem Protoplasma, in dem meist ein rundes Körperchen oder Bläschen, der Kern zu erkennen ist. In diesen Teilen sind auch alle Kammern bewohnt, sie sind ganz aus lebenden Zellen aufgebaut.

Später ist das anders. In einem erwachsenen vielzelligen Pflanzenkörper sind von vielen Zellen nur die Zellmembranen erhalten, der lebende Bewohner fehlt, ist tot, und die starren Wände dienen als Stützgerüste oder Leitungsröhren weiter.

Vom lebenden Zellinhalt sieht man auch in den bewohnten Kammern oft nur den Kern.

Abb. 20. Zellengefüge eines Moosblattes (*Bryum* sp.). Photographie nach dem lebenden Objekt. Das Blatt besteht nur aus einer Zelllage. *w* sind die Wände, *i* der Zellinhalt mit Chlorophyllkörnern.

Das kommt daher, daß ein großer Flüssigkeitstropfen, der Zellsaft, vorhanden ist. Auch dieser Zellsaft ist nicht der eigentliche lebende Zellinhalt. Dieser wird vielmehr dargestellt durch einen dünnen Wandbelag, dessen Leben zuerst daran bemerkt wurde, daß er vielfach Bewegungen zeigt. In diesem Wandbelag liegt der vorhin genannte Kern. Den Wandbelag bezeichnen wir als den Protoplasten oder das Protoplasma. Bei unseren Pflanzenzellen steht der schlauchförmige Protoplast mit der Zellwand unter einem Druck von innen, der durch den osmotischen Druck des salzreichen Zellsaftes geliefert wird. So wird der Schlauch an die Zellwand angepreßt und man bekommt nichts von ihm zu sehen. Hebt man diesen Binnendruck dadurch auf, daß man die Zelle in eine starke Salzlösung bringt, so schnurrt der Protoplast und oft auch die gedehnte Zellhaut zusammen (Plasmolyse [Abb. 21]). Der Protoplast ist dann gut sichtbar. Er ist also das, was wir jetzt die Zelle

nennen. Sie besteht aus Kern und Protoplasma (Max Schultze 1861). Das Protoplasma nennen wir auch den Zelleib. Bei der Pflanzenzelle kommt in den weitaus meisten Fällen eine Membran, aus Zellulose bestehend, hinzu, und bei den älteren Zellen auch der Zellsaft. Beide sind Ausscheidungsprodukte des Protoplasmas.

Die älteren Autoren verstanden unter dem Begriff Protoplasma eine Substanz im chemischen Sinne, die, obwohl nicht einheitlich, doch verhältnismäßig einfach zusammengesetzt gedacht war (ein Klümpchen Eiweiß!). Man sagte, daß dieses Protoplasma bei den verschiedenen Organismen, Tieren und Pflanzen „dasselbe“ sei. Man kann sich bei diesem Satze, wenn man den Gedanken weiterdenkt, eigentlich sehr wenig Genaueres vorstellen. Denn das Protoplasma ist weder eine einheitliche Substanz, noch auch dieselbe bei verschiedenartigen Zellen desselben Körpers. Wir werden später sehen, daß es ein sehr verwickeltes System aus sehr vielen Substanzen ist, und daß gerade auf der Verschiedenheit der Protoplasmen die Verschiedenheit der Organismen beruht. Dennoch war dieser Gedanke von großer Fruchtbarkeit und Tragweite. Er drückte die Erkenntnis aus, daß es in allen Organismen Substanzkomplexe gibt, die als eigentliche Träger des Lebens miteinander vergleichbar sind und gewisse gemeinsame Grundeigenschaften haben. Die Schaffung des Protoplasma-begriffes als des stofflichen eigentlichen Lebenssubstrates oder Lebensträgers war eine der größten Taten der Biologie des 19. Jahrhunderts.

**16. Organisation der tierischen Zelle.** Wir wollen den Aufbau der Zelle an tierischen Zellen weiter erörtern (Abb. 22). Im Gegensatz zur Pflanzenzelle sind diese in den weitaus meisten Zellen nackt, sie haben kein Membranhäusle, das sie von allen Seiten umgibt. Als weiches Klümpchen Protoplasma liegt die einzelne tierische Zelle vor uns. Man darf sich jedoch keineswegs etwas Einfaches darunter vorstellen. Nur ein ganz ungeheuer verwickelter Aufbau kann sie zu ihren mannigfachen Leistungen befähigen. Wenn das Gesamtleben des Körpers durch das Zusammenklingen der Einzelleben seiner Zellen zustande kommt, so birgt eben jede dieser Zellen alle Lebensprobleme. Wir werden erst nach und nach sehen, was das bedeutet.

Wir unterscheiden an der Zelle mannigfache Teile, und es ist sicher, daß diese Teile zu besonderen Leistungen in Beziehung stehen. Diese Gliederung ist also eine Organisation.

Unter Struktur hatten wir früher alle materiellen Verschiedenheiten in einem System verstanden. Wir wollen diesen Ausdruck von jetzt an beschränken auf die Verschiedenheiten in der materiellen Zusammensetzung, deren Größenordnung innerhalb des kolloidalen Zerteilungszustandes liegt. Die „Struktur“ wird damit ultramikroskopisch (Ultrastruktur)<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Vgl. Tabelle S. 37.

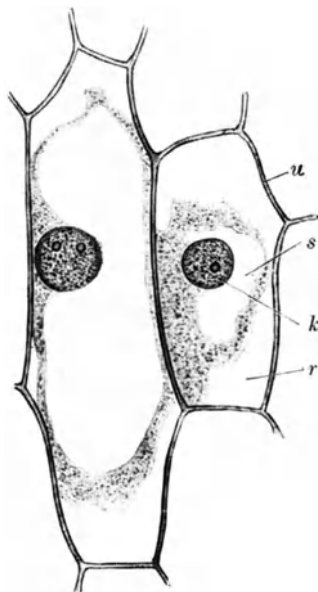


Abb. 21. Zwei Zellen aus der Oberhaut einer Zwiebelschuppe. Durch starke  $\text{KNO}_3$ -Lösung sind die Zellen zur Plasmolyse gebracht, mit  $\text{OsO}_4$  fixiert, mit Karmin gefärbt. *w* die Zellwand, *s* der Saffraum, *k* der Kern mit 1 bzw. 2 Kernkörperchen, *r* der durch die Plasmolyse entstandene Raum zwischen Zellwand und Protoplasten. (P.)



Die sichtbaren Zellteile nennen wir Zellorgane. Sie besitzen also selbst eine Struktur. Auf der Ultrastruktur baut sich die Organisation der Zelle auf, wie sie in den sichtbaren Zellorganen zum Ausdruck kommt. Es mag schon gleich hier hervorgehoben werden, daß diese ultramikroskopische Struktur auch eine Organisation ist, d. h. um es zunächst so auszudrücken, eine zweckmäßige Konstruktion. Es fängt wohl erst im Bereich der Atome das nicht organismische<sup>1)</sup>, physikalische Gebiet an. Oberhalb dieses Gebietes ist nirgends ein Zustand vorhanden, den man etwa durch Zusammenmischen

von Substanzen in einem Glase erhalten könnte. Der lebende Organismus ist durchkonstruiert, durchorganisiert bis zum letzten Atom.

Außer den Zellorganen bemerkt man an vielen Zellen noch Gebilde, die nicht Bestandteile der lebenden Zellorganisation sind, sondern in diese eingelagert, wie z. B. die Stärkekörner in vielen Pflanzenzellen und ähnliches, das wir später ausführlicher besprechen werden. Wir wollen sie Zelleinlagerungen („Zelleinschlüsse“) und Zellanlagerungen nennen. Sie verleihen vielen Zellen ein charakteristisches Aussehen. Was wir mit dem Mikroskop an der Zelle unterscheiden können, sind also teils Zellorgane, teils Ein- und Anlagerungen. Beides, die Zellorgane und die Ein- und Anlagerungen, bedingen in ihrer Gesamtheit das, was wir Bau, Aufbau oder Architektur der Zelle nennen.

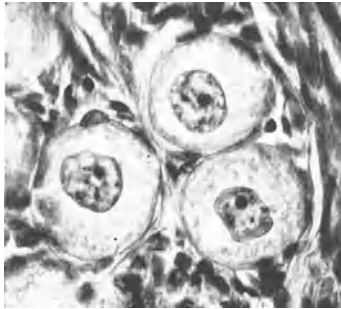


Abb. 22. Junge Eizellen aus dem Eierstock der Katze. Vergr. 900  $\times$ . Man sieht den Kern mit den Kernkörperchen, den Zelleib als helles Feld mit dunkleren Teilchen. Die Außenschicht ist fester (Krusta). Ihr liegen Zellen an, Follikelzellen. (Photographie.)

Wir müssen noch einer kleinen Schwierigkeit im Gebrauch der Namen gedenken. Sie betrifft das Wort Protoplasma oder Plasma. Jede Zelle hat einen Kern. Die Zelle besteht so aus Zelleib und Kern. Die häufigste Anwendung des Wortes Protoplasma setzt Zelleib = Protoplasma, dann sagt man auch Zytoplasma. Oft wird dann auch vom Karyoplasma = der Materie des Kerns gesprochen. Daneben gibt es einen Protoplasmabegriff, der Protoplasma = lebende Substanz setzt. Wir werden später von einer Strukturtheorie des Protoplasmas hören. Man meint damit keineswegs einen Bau des Zelleibes im Gegensatz zu dem des Kerns. In durchaus folgerichtiger Weise wendet man diese Theorie auch auf den Kern an. Ebenso ist von der Chemie und Physik des Protoplasmas die Rede, und wiederum ist auch der Kern gemeint. Es gibt also einen weiteren und einen engeren Protoplasmabegriff (= lebende Substanz und = Zelleib oder Substanz des Zelleibes). Ich glaube, man kann ohne Herbeiführung störender Mißverständnisse beide Begriffe nebeneinander gebrauchen. Wenn Mißverständnisse auftauchen können, so steht das unmißverständliche Wort Zelleib zu Verfügung.

Die Zellorgane haben eine sehr verschiedene Beständigkeit im Zellenleben. Es gibt Organe, die nur aus ihresgleichen entstehen, die also von Zelle zu Zelle weitergegeben werden. Wir können sie als Dauerorgane aus der Menge der übrigen herausheben. Das gilt sicher für den Kern (eigentlich nur für Teile von ihm) und die Chlorophyllkörner der Pflanzenzelle. Es wird das noch für andere Gebilde behauptet, z. B. die Zentren und die Plastosomen. Andere Zellorgane werden nach der Fortpflanzung der Zelle neugebildet, nach der Behauptung einiger aus Dauerorganen. Dahin gehören Muskelfibrillen und Wimperhaare. Daneben gibt es noch eine ganze Menge von Gebilden, die einmal nicht (wie eine Muskelfibrille oder der Kern), scharf von der Umgebung abgegrenzt sind, sondern unscharf in die Umgebung übergehen, Gebilde, die in den meisten Fällen nur sehr kurzlebig sind, entstehen und wieder verschwinden. Da aber dieses verschiedene Verhalten für jede einzelne Erscheinung in der Zelle strittig

<sup>1)</sup> Der Ausdruck organismisch im Sinne Rhumblers (1914).

ist, so ist es kaum möglich, darnach eine Einteilung der Organe, ein System der Organisation zu entwerfen.

Was im folgenden geschildert wird, ist nur z. T. an der lebenden Zelle zu erkennen, sondern durch Methoden sichtbar gemacht, bei deren Anwendung die Zelle getötet wird. Dadurch entstehen neue Probleme. Erst, wenn wir diese Methoden kennen gelernt haben, können wir ihnen kritisch zu Leibe gehen. Jetzt wollen wir das wesentliche der beschriebenen Organisation kennen lernen.

**17. Der Kern.** Die von Max Schultze (1861) gegebene Zelldefinition besagt, daß die Zelle „ein mit den Eigenschaften des Lebens begabtes Klümpchen Protoplasma sei, in welchem ein Kern liege“. Die lebende Substanz ist fast überall in Kern und Protoplasma gegliedert. So vielgestaltig auch die Zelleiber sind, die Kerne sind sich durch das ganze Reich der Organismen außerordentlich ähnlich. Die Verschiedenheit erstreckt sich nur auf nebensächliche Dinge. Das ist eine sehr bemerkenswerte Tatsache und zeigt, wie wenige, die enge Zusammengehörigkeit, die innere Wesensgleichheit alles Lebendigen. Die Gliederung in Kern und Protoplasma ist auch als morphologischer Dualismus der lebenden Substanz bezeichnet worden (Lidfors 1915). In den meisten Fällen — nicht immer — ist der Kern in der lebenden Substanz im Hellfeld als heller, gleichmäßig aussehender Fleck erkennbar (vgl. Abb. 14). Dieser Fleck ist der Kernbezirk oder Kernraum. Meistens, es ist fraglich ob immer, wird der Kernraum von einer deutlich abgrenzbaren Membran umschlossen, der Kernmembran, die, wenn es gelingt den Kern vom Protoplasma frei zu bekommen, ihn als Bläschen erscheinen läßt. Bei der Teilung der Zelle verschwindet die Kernmembran zeitweilig. Sie ist kein Hauptstück des Kerns.

Als dieses, als den biologisch wichtigsten Teil, sieht man das Kerngerüst an. Allerdings ist es am lebenden Kern meist nicht zu erkennen, sondern erst nach Behandlung mit Reagenzien und Färbung (Abb. 23). Zwischen den Teilen des Gerüsts befindet sich die Grundsubstanz des Kerns. Oft ist sie flüssig (Kernsaft). Ihr verdankt die Kernmembran ihre Spannung (Turgor). Durch wasserentziehende Mittel faltet sich die Membran.

Das Kerngerüst nennen wir auch „chromatisches“ Kerngerüst (Chromatin, Basichromatin), nach seiner Eigenschaft, basische Anilinfarben stark aufzunehmen und festzuhalten. Es ist ein besonderer, im Kernraum ausgebreiteter Apparat, von dem wir noch hören werden, daß man ihn für die Erscheinungen bei der Vererbung verantwortlich macht (Idioplasma, Vererbungsträger). Er kann verschiedenes Aussehen haben, ebenso, wie seine Masse sehr verschieden sein kann. Ist der chromatische Apparat in einen Klumpen zusammengeballt, so spricht man auch wohl von einem — basichromatischen — Pseudonukleolus, zum Unterschied von den echten Nukleolen.

Diese Nukleolen oder Kernkörperchen (Abb. 22, 23) sind länger bekannt, als das chromatische Gerüst. Wo sie überhaupt vorhanden sind, sieht man sie am lebensfrischen Kern, da sie stark lichtbrechend sind und sich oft als einzig sichtbarer Stukturteil aus dem optisch leeren Kernraum abheben. So kannte man den Nukleolus der Eizelle (Abb. 22) schon vor den Zeiten der ausgebildeten Zellenlehre und unterschied ihn als „Keimfleck“ im „Keimbläschen“ (dem Kern). Auch diese Gebilde sind, wie fast alles in der Organisation der Zelle in ihrer Bedeutung umstritten. Viele halten sie nicht für einen Bestandteil der

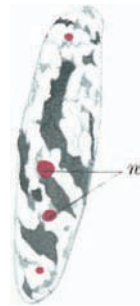


Abb. 23. Kern einer Muskelfaser von der Salamanderlarve (Carnoy, Triacid). Das Kerngerüst ist schwarz gezeichnet, die Nukleolen (n) rot. (950 ×.) (P.)

lebenden Kernorganisation, sondern für Reservematerial, für Stoffwechsellend- oder Zwischenprodukte, die im Kern gestapelt würden. Sie verschwinden bei der Kernteilung, treten nachher wieder auf und erleiden mancherlei Umwandlungen.



Abb. 24. Haarzelle von einer Kürbisknospe. Vierling gez. nach dem Leben.  $350 \times$ . Die Zelle ist zylindrisch und enthält einen großen Saffraum. Vom Wandbelag aus erstrecken sich Protoplasmafäden durch den Saffraum; in der Mitte darin aufgehängt liegt der Kern mit einem Nukleolus. Das Protoplasma ist trüb (Mikrosomen), die grünen Gebilde sind Chlorophyllkörner.

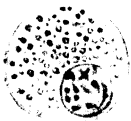


Abb. 25. Leberzelle vom Frosch, frisch zerzupft in Ringerlösung. ( $600 \times$ .) (P.) Man sieht den Kern mit Membran und Andeutungen eines Kerngerüsts. Im Protoplasma zahlreiche Körnchen, einige davon dunkel (Pigmentkörnchen).

Die Form des Kernes schließt sich meist der Form der Zelle an; er ist kugelig, wenn diese nach allen drei Dimensionen annähernd gleich entwickelt ist, länglich bei gestreckten, linsenförmig bei flachen Zellen. Doch kommen auch Kerne von unregelmäßiger, verzweigter Gestalt vor (Abb. 81). In den meisten Zellen ist ein Kern vorhanden; Zellen mit mehreren Kernen beobachtet man unter anderem regelmäßig in der Leber der Wirbeltiere.

**18. Protoplasma, Allgemeines und Grundplasma.** Alles, was in der Zelle nicht Kern ist, fassen wir mit dem Namen Zelleib, Zytoplasma, Protoplasma im engeren Sinne zusammen. Dieser Teil übertrifft an Volumen meistens den Kern. Sein Aussehen in der lebenden Zelle ist verschieden. Er kann glashell sein oder getrübt bis zur vollständigen Undurchsichtigkeit. Körnchen und Tröpfchen von anderer Lichtbrechung als die Substanz, in die sie eingebettet sind, rufen die Trübung hervor (Abb. 24 und 25). Der Kern kann ganz von solchen Gebilden verdeckt sein. Feinste Stäubchen werden als Mikrosomen, größere als Granula bezeichnet. Es darf damit jedoch keine weitere Vorstellung, als die der äußeren Erscheinung dieser Dinge verbunden werden. Dinge verschiedener Art können das gleiche Aussehen haben.

Wir wollen zunächst von Zellorganen aussondern, was sich irgendwie als Organ von einiger Dauer ansehen läßt. Es sind zunächst Organe verschiedener Art beschrieben, die meist als Granula oder auch als Stäbchen und Gerüste in die Erscheinung treten. Wir nennen sie Organe des Granulums. Ferner ist ein Organ oder Organsystem hervorzuheben, das wir als Zytozentrum kennen lernen werden, endlich eine Gruppe, die vor allem Bewegungsorgane oder Organe der Reizleitung sind. Ihrer Gestalt nach nennen wir sie Organe vom Fibrillentyp. Nachdem wir schließlich noch alles, was unter die Rubrik Zelleinschluß und Anlagerung gebracht werden kann, ausgeschieden haben, verbleibt uns immer noch ein erheblicher Rest. Er ist

anscheinend nicht mit einer besonderen Aufgabe des Zellenlebens betraut. Seiner Gestalt nach bildet er das Negativ von allem übrigen. Er schließt alle übrigen Zellorgane ein und ist immer vorhanden. Meist wird er als indifferentes Protoplasma bezeichnet. Wir wollen ihn das Grundplasma der Zelle nennen. Je nach dem Ausbildungszustand der Zelle ist sein Anteil verschieden groß, je jugendlicher die Zelle ist, desto mehr tritt er hervor.

Man unterscheidet am Grundplasma die äußere Schicht, die mit der Umgebung der Zelle in Verkehr steht, das Ektoplasma von der inneren Masse, Endoplasma. Sie ist meist hell (Hyaloplasma), ohne sichtbare Struktur, fester und von stärkerer Lichtbrechung als das Endoplasma. Ist das Ektoplasma besonders derb, so spricht man von einer „Krusta“ (Abb. 22).

Im Endoplasma sind zuweilen mit tropfbarer Flüssigkeit erfüllte Hohlräume vorhanden, Vakuolen. Der Saftraum der Pflanzenzelle ist eine solche große Vakuole. Die Vakuolen sind von Wänden umgeben, die sich ähnlich wie das Ektoplasma verhalten (Tonoplast). Vakuolen mit kontraktile Wand (bei Infusorien) leiten über zu den eigentlichen Zellorganen. Die meisten Einlagerungen sind wohl unter Bildung solcher Wandschichten gegen das Grundplasma abgesetzt, sie liegen also in Vakuolen.

Es besteht eine umfangreiche Literatur darüber, ob dem Grundplasma eine besondere Architektur zukomme und welcher Art diese sei. Die verschiedenen Theorien machen mehr oder minder den Anspruch auf Ausschließlichkeit, jedes Protoplasma genüge der Theorie.

Von diesen Theorien besitzen die Altmannsche Granulattheorie und die Flemmingsche Filatheorie nur noch historisches Interesse. Sie sind verlassen und auch ohne größeren Einfluß auf den Fortschritt der Wissenschaft gewesen. Das gilt um so mehr von Bütschlis Lehre von der Waben- oder Schaumstruktur des Protoplasmas und der lebenden Substanz überhaupt.

Wir werden im nächsten Kapitel den physikalischen Zustand der lebenden Substanz kennen lernen, der auf seiner Natur als dispersem System von hauptsächlich kolloidaler Größenordnung beruht. Wir werden von einer ultramikroskopischen Struktur zu handeln haben, bei der die Größe der einzelnen Strukturteile sich in der Gegend der Lichtwellenlänge bewegt ( $5-100 \cdot 10^{-6}$  mm).

Die Bütschliche Protoplasmatheorie wurde vor der genaueren Erforschung des kolloidalen Zustandes der Materie entwickelt. Sie ist von sehr großer Bedeutung gerade dafür geworden, ist sie doch selbst eine Lehre, die eine Fülle von Besonderheiten eines Systems auf den Zerteilungszustand der Phasen ineinander zurückführt.

Es muß jedoch betont werden, daß Bütschlis Waben weit über der Größenklasse des Kolloidalen liegen. Wenn auch der Urheber der Theorie an ein solches Verhältnis nicht gedacht hat, so muß doch daran festgehalten werden, daß die Bauelemente der Wabentheorie, ebenso wie der anderen Theorien, eine Ultrastruktur dieser Elemente zulassen. Diese Ultrastruktur ist unbedingt vorhanden. Daß aber nicht nur das Grundplasma, sondern auch die anderen Zellorgane noch eine überall gleichartige Organisation oder Architektur besitzen, Granula, Fila oder Waben, die sich zwischen die sichtbare Zellorganisation und die Ultrastruktur gleichsam einschleibt, muß als allgemeine Eigenschaft der lebendigen Systeme verneint werden.

Wegen ihrer großen Bedeutung für die Geschichte der Protoplasmatheorie betrachten wir die Wabenlehre näher, der noch neuerdings für das Verständnis des Protoplasmas als physikalischem System eine grundlegende Bedeutung zugemessen wurde (Rhumler 1914). Das bekannteste Beispiel eines Schaumes ist der Seifenschaum. Er besteht aus einem Gemenge von Luft und Seifenlösung, so daß Luftblasen von dünnen Flüssigkeitswänden umgrenzt werden. Jede Wand begrenzt zwei Luftkammern. Ein Gas und eine Flüssigkeit sind zu einem Systeme vereinigt, das neue, von beiden abweichende physi-

kalische Eigenschaften hat, z. B. in gewissen Grenzen formbeständig ist. Das kommt durch die Spannung zustande, unter der die Flüssigkeitslamellen stehen (Oberflächenspannung). Man kann auch Schäume aus zwei, nicht miteinander mischbaren Flüssigkeiten herstellen, wenn man nach dem Vorgang von Bütschli fettsäurehaltiges, d. h. ranziges Öl und Pottasche ( $K_2CO_3$ ) miteinander verreibt<sup>1)</sup>. In Wasser gebracht, nimmt das Gebilde Wasser auf. Es bilden sich dabei Kaliseifen. Wir erhalten einen Schaum mit Kammern, deren Größe von der Feinheit der Verreibung abhängt. Das Öl bildet die Kammerwände, eine wässrige Lösung von Pottasche und Seife den Kammerinhalt. Ein Tropfen eines solchen Systems hat in seinen optischen und mechanischen Eigenschaften große Ähnlichkeit mit dem Protoplasma, vor allem von Protozoen (Rhizopoden).

Der Anblick eines solchen Schaumes unter dem Mikroskop zeigt ein Netzwerk. Die Netzlinien sind die optischen Durchschnitte der Wabenwände, von denen je drei in einer Kante, vier Kanten in einer Ecke unter konstanten Winkeln zusammenstoßen. Bütschli zeigte zuerst, daß Strukturen, die in dem lebenden Protoplasma von Infusorien und anderen Gebilden beobachtet werden können, allen Anforderungen genügen, die man an das optische Bild einer Schaumstruktur stellen muß. Bütschli deutete das Bild als Wabenwerk. Da die Theorie viele Eigenschaften der lebenden Substanz zu erklären geeignet war, so fand sie bald allgemeine Anerkennung. In der Folgezeit wurden dann an vielen Objekten Wabenstrukturen gefunden (Abb. 26 a und b). Es besteht kein Zweifel, daß dabei viele Irrtümer unterlaufen sind. Viele Wabenbilder liegen an der Größe des Auflösungsvermögens der Mikroskope und sind daher nicht als objekt-treue Bilder anzusprechen. Vor allem hat nicht jede im Körper vorkommende Substanz eine sichtbare Wabenstruktur (z. B. nicht der Knochen). Es ist weiterhin sicher, daß das lebende Grundplasma und der Kern kaum einer Zelle der mehrzelligen Organismen Wabenbilder zeigen, ebenso, daß die Waben und Netzstrukturen des „fixierten“ Protoplasmas erst durch die Behandlung mit Reagenzien entstehen (Hardy). Auch können die Wabenstrukturen, die durch die Einlagerung von Tröpfchen und Körnchen in das Grundplasma zustande kommen, für die Theorie des wabigen Baues dieses Zellteiles nicht herangezogen werden. So ist man von der allgemeinen Gültigkeit der Wabentheorie zurückgekommen, jedenfalls, was eine Wabenstruktur (Sponoidbau, Rhumbler) im Größerenbereich des Sichtbaren anbetrifft. Das, was sie theoretisch leistet, die Erklärung der plastischen Eigenschaften (Rhumbler) des Protoplasmas, wird durch eine umfassende Theorie, die sich auf die Ultrastruktur der lebenden Substanzen bezieht, ebenfalls geleistet. Es mag aber zugegeben werden, daß viele Grundplasmen und manche Kerne wohl eine Schaumarchitektur besitzen.

Abb. 26. Schaumstrukturen. a Protoplasmastrang aus den Haarzellen einer Malve (vgl. Abb. 23). b Pseudopodium eines Rhizopoden, *Rotalina*. (Beides nach Bütschli 1892, aus Gurwitsch 1904). Sehr starke Vergrößerung.

**19. Organe vom Fibrillentypus.** Weder das System der Waben, wenn ein solches besteht, noch die Körnchen und Tröpfchen, die man im Grundplasma wahrnimmt, sind eine Dauerorganisation.

Form, Größe und Lage dieser Teile wechselt. So ist die Architektur des Grundplasmas in fortwährendem Fluß. In ihr tauchen vielfach fädige Gebilde auf. Sie leiten über zu den fadenförmigen Organen. Als Grundlage der feinen Fortsätze (Pseudopodien, speziell Filipodien) durch die gewisse Protozoen sich fortbewegen, treten stark lichtbrechende Fäden auf (Abb. 27). Sie werden beim Vorstrecken der Fäden zuerst gebildet, und verschwinden, wenn das Filipodium eingezogen wird. Aus Gewebezellen verschiedener Tiere (Darmzellen vom Frosch) werden Fadengebilde im Grundplasma beschrieben. Nach Koltzoff erhalten feste Fäden die Formen der meisten Zellen aufrecht. Sie bilden für die

<sup>1)</sup> Ein geeignetes Öl verschafft man sich, wenn man Olivenöl in einem offenen Uhrsälchen 1–2 Wochen in den Thermostaten (ca. 30–40°) stellt.

dem flüssigen Zustand nahestehende lebende Substanz eine Art von Stützgerüst (Spermienköpfe). Jedenfalls sind solche Dinge weit verbreitet. Tonofibrillen sind Dinge genannt, die in Deckepithelien beobachtet wurden. Sie ziehen von Zelle zu Zelle und überbrücken die zwischen diesen befindlichen Räume. Sie verlaufen dabei in Fortsätzen des Protoplasmakörpers. Vielleicht gehören sie in dieselbe Gruppe, wie die Bindegewebsfibrillen, die wir bei den Ein- und Anlagerungen erwähnen werden. Man schreibt ihnen auch eine ähnliche — mechanische — Aufgabe zu.

Wenn wir ein größeres Infusorium unter dem Mikroskop beobachten, so

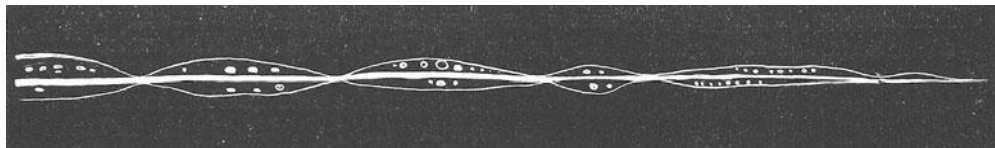


Abb. 27. Achsenfaden im Pseudopodium eines Rhizopoden, Aktinosphaerium im Dunkel-  
feld. (Nach Doflein 1916.)

fallen uns die schnellen Formänderungen dieser Tiere auf. Solche „zuckenden“ Bewegungen sind überall, z. B. auch in unseren Muskeln, gebunden an Fibrillen, die in den die Bewegungsorgane zusammensetzenden Zellen liegen. Wir wollen sie unter dem Namen Myofibrillen zusammenfassen (Abb. 28). Bei den Muskelfasern der erwachsenen höheren Tiere nehmen sie den größten Teil des ganzen Gebildes ein. Die Bewegung geschieht dadurch, daß sie kürzer und

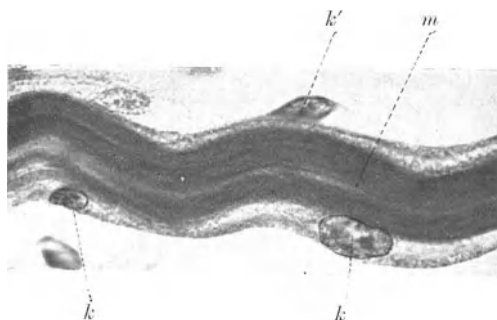


Abb. 28. Myofibrillen aus einer längsgeschnittenen Muskelfaser. *k* Kerne der Muskelfaser, *k'* anliegender Bindegewebskern, *m* Myofibrillen. (Musc. interhyoideus einer Kaulquappe von *Rana esculenta*, Eisenalyzerinfärbung, Phot.)

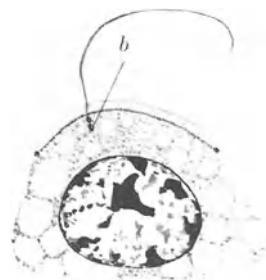


Abb. 29. Geißelzelle aus der Niere von Salamandra mit Zentralgeißel. *b* Basalkörnchen.  
Nach Heidenhain.

dicker werden, wie ein in die Länge gezogener Gummifaden, wenn er zusammenschnurrt (Kontraktion). Solche kontraktile Gebilde sind auch die Wimperhaare (Zilien) und Geißeln (Abb. 29). Wo feste Zellmembranen vorhanden sind, werden die Wimpern durch Löcher in diesen herausgestreckt. Sie bewirken durch ihre schwingende Bewegung im umgebenden Medium die Fortbewegung. Neurofibrillen sind feinste Fäden, die in den Nervenzellen und ihren Fortsätzen gefunden werden (Abb. 30). Man schreibt ihnen die Reizleitung in diesen zu. Alle diese Organe werden vom Grundplasma der Zelle nach Bedarf neugebildet. Zwar erhält bei der Teilung eines Infusoriums jedes Teilstück einen Teil der Zilien des früheren Bestandes. Die anderen jedoch bildet es neu. Es ist also



keinesfalls so, daß diese Dinge nur aus ihresgleichen hervorgehen könnten, wie der Kern immer aus einem anderen Kern entsteht.

**20. Organe des Granulumentypus.** Von Zellorganen des Granulumentypus sind mannigfache Dinge beschrieben worden. Es ist eines der dunkelsten Gebiete der Zellorganisation, in das wir uns hier begeben. Dies liegt einmal daran, daß die fraglichen Bildungen fast alle nur mit bestimmten Methoden nachweisbar sind, von denen es sicher ist, daß sie das Gefüge des Zellbaues stark verändern. Man weiß also nicht, wieweit die beschriebenen Gebilde Kunstprodukte sind. Außerdem ist es schwer zu entscheiden, ob die ihrer Wirkung nach gänzlich dunklen Methoden nicht ganz verschiedene Dinge, Zelleinschlüsse, veränderliche Architekturteile des Grundplasmas als dasselbe erscheinen lassen. Dabei ist die Methode in vielen Fällen überhaupt das einzige, was ein Wiedererkennen

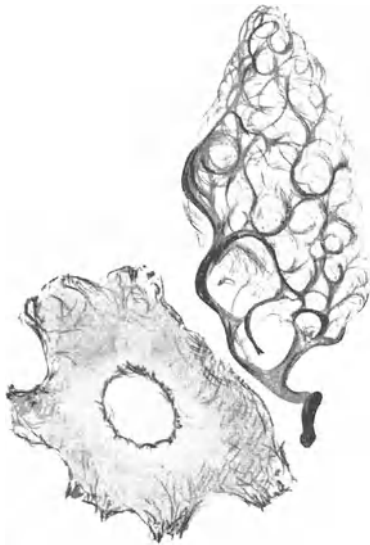


Abb. 30. Neurofibrillen in Ganglienzellen aus dem Ganglion nodosum, Nerv. X der Katze. Färbung nach Bielschowsky, mod. Nach einem Präparat nach Prof. Elze. 900  $\times$ . (P.)

ermöglichen könnte. Ein Körnchen, Granulum, das keine sichtbare Struktur besitzt, ist eben so wenig charakterisiert, daß man kaum etwas bestimmtes darüber aussagen kann. „Die Morphologie (im weitesten Sinne als stoffliche Erforschung) setzt zur sicheren Identifizierung einen gewissen und nicht unbedeutenden Grad von (morphologischer) Kompliziertheit ihrer Objekte voraus“ (Gurwitsch 1913). Hinzu kommt, daß diesen Dingen (vor allem den Plastosomen) eine solche Fülle von Aufgaben, Fähigkeiten und Tätigkeiten zugeschrieben wird, daß man die größten stofflichen Verschiedenheiten erwarten müßte; es erscheinen in den Präparaten stets nur Kügelchen, kurze oder längere, gerade oder gewundene Zylinder. Dabei sollen die verschiedenen Formen nicht mit der Verschiedenheit der Aufgaben dieser Gebilde zusammenhängen. Wenn es heißt, diese Granula seien „das-selbe“, so soll das vor allem einen entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang andeuten. Jedoch bleibt die Entstehung nur aus ihresgleichen, „omne granulum e granulo“, wie das für den Kern und die

Chromatophoren der Pflanzenzelle durch Beobachtung des Lebenden sicher gestellt ist, hier nur eine vielleicht annehmbare Hypothese, vom Wert einer beobachteten Tatsache ist sie weit entfernt. Es kommt noch eins hinzu, das uns die Lehre von diesen Zellorganen als ein so widerspruchsvolles Chaos erscheinen läßt. Es gibt verschiedene Schulen oder Gruppen von Histologen. Jede verfißt mit Eifer die außerordentliche Bedeutung gerade ihrer Objekte, und ist geneigt, die Resultate und Bilder jeder anderen als fehlerhafte Darstellungen und fehlerhafte Deutungen der von ihr postulierten Gebilde zu bezeichnen. Nach diesen kritischen Vorbemerkungen<sup>1)</sup> wollen wir uns an die Betrachtung der Erscheinungen selber machen.

Arnoldsche Granula, Plasmosomen. Als erste Gruppe wollen wir die besonders von Arnold dargestellten und studierten Granula betrachten (Plasmosomen). Durch Färbungen, besonders des überlebenden Objekts, aber auch durch andere Methoden und durch Experimente zeigte dieser Autor, daß Granula in vielen Zellen dargestellt werden können. Die verschiedenen Teile

<sup>1)</sup> Sie schließen sich vor allem an Gurwitsch an (1913).

des Stoffverkehrs in der Zelle, Aufnahme, Ausscheidung, aber auch pathologische Vorgänge seien an sie geknüpft. Er identifiziert sie z. T. mit den von anderen Autoren beschriebenen Gebilden (Mitochondrien). Abb. 31 zeigt die granulagefüllte Zelle vom äußeren Epithel einer Froschlarve (Fischel).

Plastosomen (Mitochondrien, Chondriokonten, Chondriosomen, Plasto-

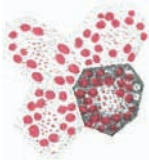


Abb. 31. Lebend gefärbte Granula aus der Epidermis einer Froschlarve. 400 ×. Nach Fischel. Die schwarzen Pünktchen sind Pigmentkörner.

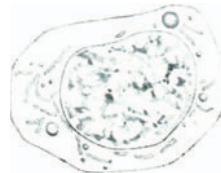


Abb. 32. Lebende Knorpelzelle einer Salamanderlarve. Die runden Plasmaeinschlüsse sind Fetttropfchen, die Stäbchen Plastosomen. 1300 ×. (P. V.)

chondrien, Plastokonten, Chondriom, Ergastoplasma): Sie sind in den letzten Jahrzehnten Gegenstand eines eingehenden Studiums gewesen. Es wurden in den männlichen, dann auch in den weiblichen Geschlechtszellen Körner entdeckt, die sich z. T. schon am überlebenden Objekt beobachten lassen (Abb. 32). Sie wurden dann in vielen darauf untersuchten Zellen gefunden. Sie sind an lebenden Zellen sichtbar und auch durch Vitalfärbung hervorzuheben. Bei der Befruchtung wird derjenige Teil des Samenfadens, der die Plastosomen enthält (das Mittelstück) mit in das Ei eingeführt. Hier sollen sie dann wieder frei werden, sich mit den Plastosomen des Eies mischen und von diesem Bestand sollen sich durch Teilung der Körnchen und Übertragung auf die Tochterzellen bei der Zellteilung alle Plastosomen des erwachsenen Tierkörpers herleiten. In den Zellen des Embryos sind die Plastosomen fadenförmig (Abb. 33, 34). Abb. 32 zeigt Plastosomen einer lebenden Knorpelzelle, Abb. 35 die schon lange bekannten „Basalfilamente“ einer Speicheldrüs-



Abb. 33. Fadenförmige Plastosomen aus den Mesenchymzellen eines Hühnerembryo. Nach Meves 1908. 2200 ×.



Abb. 34. Plastosomen (p) in einer Ur-geschlechtszelle aus dem Hoden eines neugeborenen Hundes, teils einzeln, teils zu Fäden aneinandergereiht. Fixiert nach der Vorschrift von Meves, Bendafärbung. 1800 × (P.).



Abb. 35. Zellen aus der Glandula submaxillaris eines Menschen (Hingerichteter). Fixation Flemming, Bendafärbung. 1200 ×. (V.) s Sekretgranula, b Basalfilamente.

zelle, die ebenfalls Plastosomen sein sollen. Die Plastosomen lagern vorzugsweise in unmittelbarer Nähe des Kernes, diesen umgebend oder eine Gruppe von Granulis in seiner Nähe bildend. Solche Komplexe sich von der Umgebung



abhebender Gebilde sind mit verschiedenen Namen benannt worden (Nebenkern, Dotterkern, Pseudochromosom). Jedenfalls werden von Vertretern der Plastosomenlehre alle diese Dinge als durch besondere Anordnung der Plastosomen bedingte Architekturbilder der Zelle in Anspruch genommen. An den Plastosomen ist am gefärbten Präparat hin und wieder eine Innenschicht von einer Außenschicht unterscheidbar. Wir werden später (S. 55) sehen, wie unsicher solche Färbungen (Spiegelfärbungen, A. Fischer) sind. Lipoidkörpern kommt beim Aufbau der Plastosomen sicher eine hervorragende Bedeutung zu, ob aber eine größere als den übrigen Teilen des Zellkörpers, bleibe dahingestellt. Vielleicht haben sie eine Hülle aus solchen Körpern; es gelingt nämlich Plastosomen mit Fettfarbstoffen hervorzuheben.

Man nimmt wohl nicht mit Unrecht an, daß Plasmosomen und Plastosomen wichtige Organe der chemischen Synthese in der Zelle sind. Es werden in und an ihnen besondere im Zellenleben, im Zwischenzellenleben und für den Verkehr mit der Außenwelt wichtige Stoffe gebildet. Solche Stoffe sind: Speicherprodukte für den Stoffwechsel, Drüsensekrete, und auch die Skelettsubstanzen. Wenn es sich

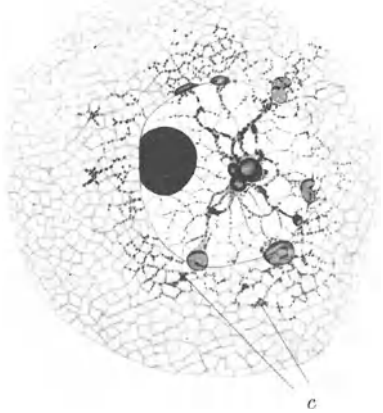


Abb. 36. Chromatinemission bei der Eibildung einer Meduse. Nach Schaxel 1910. 2250  $\times$ . *c* aus dem Kern ausgetretenes „Chromatin“.

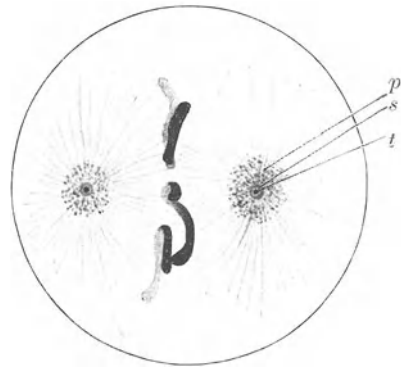


Abb. 37. Zellteilung von *Ascaris* mit den Zentren und Sphären. Nach Boveri 1900. 1400  $\times$ . *p* Zentrosphäre, *s* Zentrosom, *t* Zentriol.

bewahrheiten sollte, daß auch die Chlorophyllkörner der Pflanzen zu den Plastosomen gerechnet werden müssen, eine besonders große Art dieser Organe sind, so wird diese Ansicht von der Bedeutung für die Synthesen in der Zelle der Plastosomen besonders gestützt. Die Chlorophyllkörner sind gerade die synthetisierenden Organe *κατ' ἐξοχήν*, in denen die Grundsynthese für das ganze Reich des Lebendigen vollzogen wird: Formaldehyd aus Kohlensäure, Wasser und Sonnenlicht. Von den Chlorophyllkörnern (Trophoplasten, Leukoplasten) wissen wir ganz bestimmt, daß immer eins aus dem anderen entsteht, niemals neue aus dem Protoplasma gebildet werden. Das wird auch von den Plastosomen behauptet. Es hat aber große Schwierigkeiten, das nachzuweisen. Zwei dicht nebeneinanderliegende, oder scheinbar zusammenhängende Körnchen können bei der außerordentlichen Kleinheit und Menge der Gebilde hierfür keinen Beweis abgeben.

Wenn nun solche Stoffwechselorgane, Organe der Synthese spezifischer Nutzstoffe, sowohl von der Samenzelle wie vom Ei, in den aus der Vereinigung beider entstehenden neuen Organismus mitgebracht werden, so kann man wohl sagen, daß sie die Eigenschaften des neuen Organismus bestimmen helfen und somit eine Rolle bei der Vererbung spielen.

Wo in der Konstitution der verschiedenen Gewebezellen und beim Vollzug ihrer Leistungen diesen Plastosomen besondere Bedeutung zukommt, werden wir sie dort zu erwähnen haben.

Chromidien, Chromidialapparat: Als Chromidien sind von R. Hertwig (zuerst 1899) Granula bezeichnet worden, die sich bei Protozoen in der Umgebung des Kerns finden und von denen er auf Grund ihres Verhaltens gegen Farbstoffe annahm, daß sie aus dem Kern stammen. Sie seien „Chromatin“, das den Kernraum verlassen habe und an wichtigen Vorgängen in der Zelle besonderen Anteil hätten<sup>1)</sup>. Die Natur der Plastosomen als Zellorgane eigener Art ist durch das Studium dieser Gebilde am lebenden Objekt wohl sichergestellt. Ob alles, was als Plastosomen beschrieben oder dafür in Anspruch genommen worden ist, auch dazu gehört, ist eine andere Sache. Es ist z. B. zweifellos, daß in wachsenden Eiern Substanzen, vielleicht Nukleine und Nukleinsäuren, aus dem Kernraum austreten und für die Ablagerung der oft ungeheuren Dottermengen im Zytoplasma eine Bedeutung gewinnen (Abb. 36).

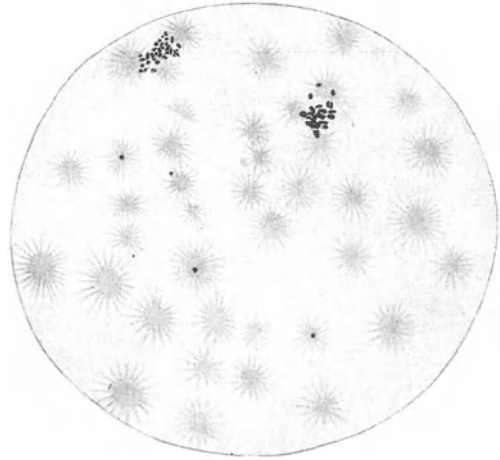


Abb. 38. Neugebildete Zentren in einem mit  $\text{CO}_2$  behandelten Seesternei. Aus Büchner 1915.

Eine Gruppe schwedischer Forscher (Holmgren und seine Schüler) beschrieben Saftkanälchen in den Zellen, die sie Trophospongien nannten. Auch davon wurde behauptet, sie seien Chromidien oder Plastosomen, deren besondere Erscheinung durch die Technik bedingt sei. In diese Trophospongien sollen Ausläufer anliegender Zellen hineinragen. So werde ein Ernährungsapparat für die trophospongienhaltige Zelle gebildet. Binnennetze („Apparato reticolare interno“) nannten Golgi und seine Schule ein Gebilde, das er durch seine „schwarze Reaktion“ (Niederschlag von  $\text{Ag}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$  in und um Teile von Geweben, siehe S. 54) in Ganglienzellen sichtbar machte. Solche Binnennetze wurden auch in anderen Zellen gefunden.



Abb. 39. Diplosom in einer Hodenzwischenzelle des Menschen. Um das Diplosom eine besondere Anordnung des Protoplasmas (Archoplasmata). 1300 $\times$ . (P.)



Abb. 40. † Diplosom in einer Wanderzelle aus dem Dünndarmepithel des Menschen. Operationsmaterial. 1700 $\times$ . (P.)

Was diese Gebilde bedeuten, ist unbekannt, wieweit sie Gebilden in den lebenden Zellen entsprechen, ebenfalls. Auch sie wurden als Chromidien oder Plastosomen angesprochen.

<sup>1)</sup> Diese Theorie wurde von ihm, Goldschmidt, Popoff u. a. zur Lehre vom Chromidialapparat der Zelle ausgebaut. Er wurde von vielerlei verschiedenartigen Zellen beschrieben. Von dieser Schule wurde dann weiter behauptet, daß die als Mitochondrien usw. beschriebenen Gebilde, ebenso, wie die Dotterkerne, Nebenkerne usw. solche Chromidien seien. Sie alle sollten aus dem Kern herkommen. Diese Ansicht ist wohl inzwischen von den meisten verlassen worden.

**21. Die Zentren.** Bei der Teilung der Zelle treten im Zytoplasma (im Grundplasma) Strahlungen auf, d. h. man sieht Liniensysteme von einer Stelle aus nach allen Seiten ausgehen. Diese Liniensysteme können aus der

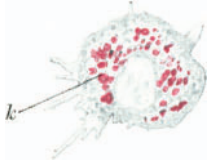


Abb. 41. Leukozyt vom Frosch, der Karminkörner aufgenommen hat. Karminaufschwemmung in den Rückenlymphsack des Frosches injiziert, Lebendbeobachtung der sich bewegenden Zelle. 1200  $\times$ . (V.)

radiären Anordnung gestreckter Netz- oder Schaummaschen bestehen. Auch wirkliche Fäden oder aneinandergereihte Granula können Strahlungen bilden. Diese Anordnung geht bei der Teilung von zwei Polen aus (Abb. 37). Die Pole werden von besonderen Körperchen gebildet, die an

einzelnen lebenden Objekten (Eier vom Pferdespulwurm) als stark lichtbrechende Körnchen wahrgenommen werden können (Boveri). Sie werden Zentren oder Zentrosomen genannt. Der sie umgebende Strahlenkranz heißt Sphäre. Ein dem Zentrosom benachbarter Teil gewinnt dem übrigen Grundplasma gegenüber zuweilen besondere Selbständigkeit (Archoplasma oder Idiozom). Im Innern der Zentrosomen wurden ein oder zwei Körner als Zentriol beschrieben. Der ganze Komplex — Sphärenapparat — wird als Teilungsorgan der Zelle auf-

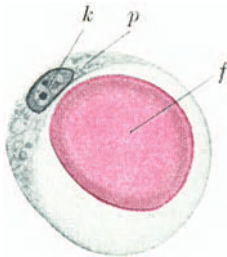


Abb. 42. Fettzelle aus dem großen Netz eines sehr mageren Menschen. Sudanfärbung. *k* Kern, *p* Protoplasma, *f* Fetttropfen, um diesen ein Hohlraum. 700  $\times$ . (V.)

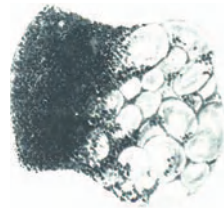


Abb. 43. Zelle aus der Epidermis einer sehr jungen Froschlurve mit Dotterkörnchen darin. Isolierung durch Zerzupfen, Lebendbeobachtung. Das Schwarze ist Pigment. 1200  $\times$ . (P.)

gefaßt. Auch für dieses Organ soll gelten, daß es nur aus einem anderen hervorgehe. Die Zentrosomen entstünden also wie der Kern, wie die ganze Zelle nur durch Fortpflanzung. Dem steht entgegen, daß man Sphären mit Zentrosomen darin in Vielzahl entstehen lassen kann (Abb. 38).



Abb. 44. Hodenzwischenzelle vom Menschen mit Eiweißkristall. 900  $\times$ . (P.)

Die Hypothese, Zentren entstünden nur durch Fortpflanzung, führt als Forderung nach sich, daß auch in der nicht in Teilung begriffenen Zelle, Zentren nachzuweisen seien. Das ist auch in der Tat in vielen Zellen der Fall. Im allgemeinen kommt jeder Zelle im Tierkörper ein solches Organ zu. Viele enthalten Doppelkörnchen (Diplosomen) (Abb. 39, 40). Die mit den Wimpern und Geißeln zusammenhängenden Basalkörnchen sind ebenfalls als Zentren gedeutet worden. Für die Schwanzgeißel des Samenfadens ist diese Deutung richtig.

Welcher Art nun aber die Funktion unseres Organs ist, ist ganz dunkel. Unter einem „Bewegungszentrum“, wofür es vielfach ausgegeben wird, kann man sich gar nichts vor-

stellen. Seine Bedeutung für die Teilung ist sicher, aber seinem Wesen nach dunkel, und nur das Äußerliche ist uns bekannt. Die Zellen der höheren Pflanzen haben keine Zentren.

**22. Ein- und Anlagerungen.** Als letzte Kategorie der in den Zellen wahrnehmbaren Gebilde hatten wir Dinge übrig gelassen, die nicht lebendige Zellbestandteile, sondern dem lebendigen Protoplasma als tote Materialien eingelagert sind. Diese Bestimmung verlangt, daß man einmal nachweisen kann, was von den Zellbestandteilen lebendig ist und was nicht, und zweitens, daß man weiß, was das heißen soll, lebendig und nicht lebendig. Das Dilemma, in das wir da geraten, taucht bei vielen Fragen der Zellbiologie auf. Es ist ohne philosophische Besinnung nicht zu erörtern. Es ist aber, ohne allerdings die dabei auftauchenden erkenntnistheoretischen Bedenken zu zerstreuen, wohl möglich, einen einfachen Sinn mit dieser Unterscheidung zu verbinden.

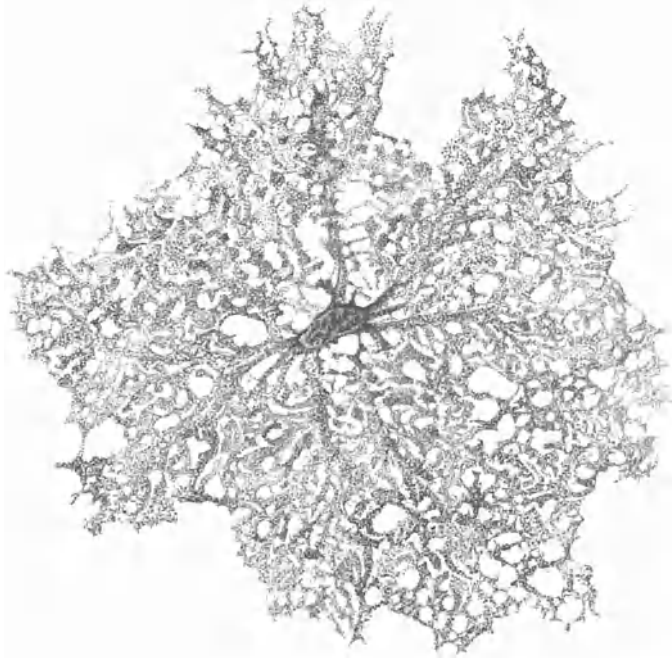


Abb. 45. Chromatophore aus dem Schwanz einer Tritonlarve. 580 $\times$ . (V.) Nach einem Dauerpräparat.

Zunächst ist sicher tote Einlagerung, was von außen aufgenommen wird und in derselben Form in der Zelle liegt, z. B. die Karminkörner, die ein weißes Blutkörperchen aufgenommen hat (Abb. 41). Auf dieselbe Art in die Zelle eingelagert sind nun viele Dinge, die von der Zelle selbst gebildet worden sind. Dahin gehören Depots von Nahrungs- und Nutstoffen, die die Zelle für sich selbst oder für den übrigen Körper zur Verfügung hält, die Stärkekörner der pflanzlichen (Getreide, Kartoffel), Glykogen und Fett der tierischen Zellen (Abb. 42). Die Zellen sind oft ganz mit den Reservestoffen angefüllt. Auch Eiweiß kommt z. B. in Form von Körnern, Kristallen oder kristallähnlichen Gebilden in Zellen vor (Abb. 43, 44).

Die Substanzen, die die Färbung der Haut — z. B. auch beim Menschen — bewirken, sind in Form von Körnchen („Pigmentkörnchen“) Zellen eingelagert,

Zellen der Körperbedeckung (Epidermiszellen) oder besonderen Zellen (Chromatophoren) (Abb. 45).

Weiterhin liegen Stoffe in den Zellen, die nur kurze Zeit darin verweilen, da sie ausgeschieden werden. Die mannigfachen Produkte der Drüsentätigkeit sind als Sekretgranula oder Sekretvakuolen so in der Zelle sichtbar (Abb. 46).

Alle diese Körper hat die Zelle aufgebaut. Bei der Besprechung der in der Zelle sichtbaren Lebenserscheinungen werden wir diese Art der chemischen Auftätigkeit als Sekretion kennen lernen, ihre Produkte als geformte oder ungeformte Sekrete.

Geformte Sekrete sind auch die Skelettsubstanzen, die als Kalkskelette, Kieselskelette bei niederen Tieren eine solch bedeutende Rolle spielen. Vielfach (Protozoen) liegen sie in den Zellen, in den meisten Fällen aber werden sie an der Oberfläche der Zellen aufgebaut, liegen ihnen an. Wir haben deshalb diese ganze



Abb. 46. Schleimgranula aus einer Becherzelle von Salamandra. *g* Sekretgranula. Nach Heidenhain.

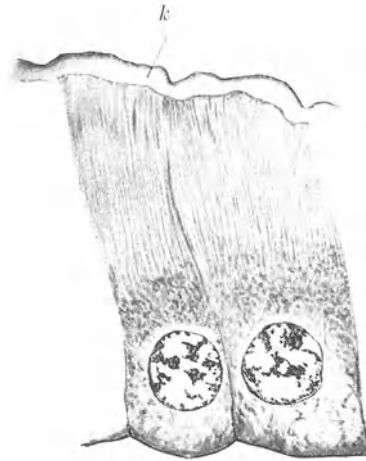


Abb. 47. Enddarm der Biene, Epithelzellen mit Chitinkutikula. *k* Kutikula. 1300 $\times$ . (P.)

Gruppe Zelleinlagerungen und Zellanlagerungen genannt. Das Lageverhältnis an sich ist etwas Unwesentliches. Die Skelettsubstanzen, auch die des menschlichen Körpers (Bindegewebsfasern usw.), stehen zu Zellen in demselben Verhältnis, wie andere geformte Sekrete auch. Auch die verschiedenen Membranen, Kutikulae, gehören hierher, die bei Tieren, meist einseitig, Epithelien bedecken (Abb. 47), bei Pflanzen als Zellmembranen jede Zelle umgeben, und einen so wichtigen Bestandteil des Pflanzenkörpers bilden.

Allen diesen Gebilden ist gemeinsam, daß sie aus chemisch greifbaren Substanzen verhältnismäßig einheitlich aufgebaut sind. Keineswegs sind sie, wenn sie auch vielfach quellbare Körper sind, so kompliziert strukturiert, wie es auch die allereinfachsten Zellorgane sein müssen. Sie sind im Verhältnis zu den Dimensionen der Zellorgane derbe und grobe Gebilde. Dabei ist es auch ohne weiteres vorstellbar, wieso sie nicht unmittelbar im Zellenleben drinstecken. Sie atmen z. B. nicht. Das lebendige Getriebe in der Zelle geht an ihnen vorbei

und es bedarf meist eines besonderen Verdauungsvorganges (fermentative Aufspaltung, z. B. Stärke in Glukose), um sie ihm wieder einzufügen. „Aber genauer im Protoplasma abzugrenzen, wo das Leblose aufhört und das Lebendige anfängt, ist unmöglich“ (Höber 1919). Diese ganze Unterscheidung wird nämlich sehr anfechtbar, wenn wir ins Gebiet der ultramikroskopischen oder gar molekularen Größenordnung übergehen. Von einem Fettsäuremolekül zu sagen, es sei lebendig oder nicht lebendig, entbehrt jedes verständlichen Sinnes. Die Lebenserscheinungen laufen nur an kompliziert gebauten Komplexen, nur an Systemen aus sehr vielen Molekülen und Molekülgruppen ab, und jedes Zellorgan ist eben ein solches, lebendiges System, an dem noch das Wesentliche der vitalen Struktur vorhanden sein muß. Es wird daher um so nötiger, daß wir uns der Betrachtung dieser Struktur des Lebendigen zuwenden.

### Theorie der lebendigen Struktur.

**23. Chemie der lebendigen Substanz.** Wir haben im vorhergehenden Kapitel die sichtbare Zusammensetzung der Zelle aus verschiedenen Teilen kennen gelernt. Ihre Organisation hatten wir das genannt und dabei schon erwähnt, daß diese Organisation sich auf einer besonderen Struktur aufbaut. Diese Struktur ist nicht mit dem Mikroskop sichtbar, aber wenigstens ihrem Prinzip nach erschließbar. Ihr wollen wir uns jetzt zuwenden, und müssen dafür vorher einen kurzen Blick auf die chemische Zusammensetzung der lebenden Substanz werfen. Diese Übersicht kann nur kurz sein. Es ist Aufgabe der Physiologie, speziell der physiologischen Chemie, die Chemie der Zellen und Gewebe zu behandeln.

Die Hauptmenge der lebendigen Substanz ist Wasser. Der Wassergehalt der Organe und vor allem der ganzen Organismen ist verschieden, doch beruht ein geringerer Wassergehalt auf der größeren Menge wasserarmer Zellmembran- oder Skelettsubstanzen. Der Wassergehalt der lebenden Zellen der Wirbeltiere bewegt sich von ungefähr 75% an aufwärts, bis zu 95% und mehr (Muskel 78–79%).

Der charakteristischste Bestandteil des Zellkörpers sind Eiweißkörper. Man hat früher die Zelle als ein Klümpchen Eiweiß bezeichnet, hat von der lebenden Substanz als lebendem Eiweiß gesprochen. Wir werden jedoch sehen, daß das so nicht zutrifft. Eiweißkörper sind Stoffe von sehr hohem Molekulargewicht. Ihre Moleküle sind aus Hunderten von Atomen zusammengesetzt, und daher sehr groß. Sie enthalten eine große Menge verschiedenartiger reaktionsfähiger Gruppen („Seitenketten“).

Man muß annehmen, daß viele Eiweißmoleküle in der Zelle keine konstante Zusammensetzung haben, sondern sich — wenigstens in der Peripherie der Moleküle — in ständigem Zerfall und Wiederaufbau befinden. Reaktionsketten, Umlagerung und Trennung der Bindungen gehen wie in einer Chaine anglaise über ganze Abschnitte der Zellorgane hin. Von den vielen Arten der Eiweißkörper seien, weil für den Histologen von besonderer Wichtigkeit, nur die phosphorhaltigen Nukleoproteide erwähnt, saure Verbindungen der Eiweißarten mit Nukleinsäure. Ihrer Anwesenheit verdankt das chromatische Kerngerüst sein Verhalten gegen basische Farbstoffe.

Zu den Eiweißkörpern gehören wahrscheinlich auch die meisten Fermente. Das sind Körper, die Reaktionen beschleunigen oder auch verlangsamten können. Jede Reaktion oder doch Reaktionsgruppe hat ihr besonderes Ferment. Sie können sich auch außerhalb der Zellen betätigen. Dabei werden sie dann aus der Zelle (Drüsen) hinausbefördert, um in den Hohlräumen der Organe ihre

Tätigkeit zu entfalten (Verdauungsfermente, Pepsin des Magensaftes, Trypsin der Bauchspeicheldrüse).

Erst in verhältnismäßig neuerer Zeit ist man auf die große Bedeutung aufmerksam geworden, die für den Aufbau der lebenden Substanz und die Vorgänge in ihr die Lipoidkörper besitzen. Darunter faßt man sehr verschiedenartige Körper zusammen, die nur das gemeinsam haben, daß sie in Wasser entweder ganz unlöslich sind oder doch nur in geringer Menge. Keineswegs sind sie quellbar wie die Eiweißkörper. Sie lösen sich in den sogenannten lipoidlösenden Flüssigkeiten, Äther, Benzin, Benzol usw., Chloroform, Schwefelkohlenstoff. Zu dieser Gruppe gehören einmal die Neutralfette und Fettsäuren. Diese sind jedoch im wesentlichen als Brennmaterial wichtig, nicht für den Aufbau der lebenden Struktur. Das sind hingegen die Phosphatide. Sie enthalten Stickstoff und Phosphor als Phosphorsäure. Lecithin gehört hierher.

Trotz ihres, verglichen mit dem der Eiweißkörper einfachen Baues, sind sie doch sehr mannigfaltig, artspezifisch, d. h. verschieden bei verschiedenen Tierarten und für diese charakteristisch. Weiße Blutkörperchen bestehen zu 14% ihrer Trockensubstanz aus Lecithin. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die wirksamen Bestandteile mancher inneren Sekrete (Hormone) zu dieser Gruppe gehören. Cholesterin (ein einwertiger Alkohol) gehört auch zu dieser Gruppe, er ist in vielen Zellen vorhanden (7,4% der Trockensubstanz der weißen Blutkörperchen).

In jedem Zellkörper sind auch anorganische Salze vorhanden, und zwar teils in einer Art Bindung an organische Körper, teils als freie Ionen.

Die lebende Zelle enthält weiterhin wohl immer eine Reihe wasserlöslicher organischer Körper. Unter den letzteren sind Zuckerarten, Kohlehydrate — in polymerisiertem Zustande, der Speicherform, als Zelleinschluß häufig — als Verbrauchsmaterial für den Energiewechsel von besonderer Bedeutung. Sie kommen wohl gelegentlich in allen Zellen vor oder gehen durch sie hindurch. Außerdem sind die Produkte des Eiweißumbaus — Abbaus und Aufbaus — vorübergehend in jeder Zelle vorhanden. Hierher gehören Aminosäuren, Amide, Ammoniak.

Alle diese Stoffe nehmen nun Teil am Aufbau der Zellstruktur. Diese Struktur wird aus dem besonderen physikalischen Zustand des Protoplasmas erschlossen. Ihm wollen wir uns jetzt zuwenden.

**24. Physikalischer Zustand der lebenden Substanz.** In vielen Beziehungen verhält sich die Zellsubstanz wie eine Flüssigkeit und es kann kein Zweifel bestehen, daß viele Teile des Zellkörpers flüssig sind. Nur der flüssige Zustand erlaubt die ständige chemische Umsetzung, die Bewegung von Stoffen im Zellleib, die mannigfachen Strömungserscheinungen in ihm. Eine Reihe von charakteristischen Eigenschaften der Flüssigkeiten sind besonders von Rumbler für das Protoplasma nachgewiesen. Dieser flüssige Zustand erlaubt es, das Protoplasma in vieler Hinsicht als wässrige Lösung zu bezeichnen. Damit stimmt sein großer Wassergehalt überein. Die Salze sind darin gelöst und in ihre Ionen zerfallen.

Die mechanischen Eigenschaften der lebenden Substanz zeigen jedoch wieder vieles vom festen Aggregatzustand. Es muß hier bemerkt werden, daß die Aggregatzustände durch eine ganze Reihe von physikalischen Größen gekennzeichnet werden. Die Werte dieser Größen sind für die verschiedenen Zustände verschieden und können in verschiedener Weise miteinander kombiniert sein. So sind Reihen von Zwischenstufen zwischen fest und flüssig möglich und als eine solche Zwischenstufe kann auch die lebende Substanz bezeichnet werden. Es sei nur die Formbeständigkeit angeführt, als eine bei der mikroskopischen Betrachtung besonders auffallende Eigenschaft. Eine ideale Flüssigkeit ist

bekanntlich ohne feste Form, da sie in sich vollkommen und widerstandslos verschieblich ist. Das ist beim Protoplasma keineswegs der Fall, es besitzt eine gewisse Formelastizität, gibt aber bei längerer Einwirkung nach, wie ein Stückchen feuchten Tons (Plastizität, Rhumbler). Die innere Reibung ist bedeutend größer als bei tropfbaren Flüssigkeiten, aber wieder viel kleiner, als bei festen Körpern, z. B. einem Kristall. Solche Zwischenstufen zwischen fest und flüssig sind charakteristisch für Gebilde, die aus mehreren verschiedenen Substanzen bestehen. Lösungen, Gemische, Zerteilungen von Substanzen miteinander und ineinander verhalten sich so. Die Lehre von den Zerteilungen ist daher von großer Bedeutung geworden für das Verständnis der lebenden Substanz und für die Theorie ihres Aufbaues aus verschiedenen chemischen Substanzen, ihrer Struktur.

**25. Disperse Systeme.** Wir wollen deshalb hier eine Übersicht über die wichtigsten Begriffe aus der Lehre von den Zerteilungen, des dispersen Zustandes der Materie bringen. Einen Abriß der Kolloidchemie zu geben, kann nicht Aufgabe dieses Buches sein, sondern nur eine Rekapitulation dessen, was für uns, den mikroskopierenden Biologen mit der Grundrichtung auf das Konstruktive im Organischen von Bedeutung ist und was wir zu einer Theorie der lebenden Substanz brauchen.

Als Beispiel für ein disperses System sei an ein bekanntes Ding erinnert, ein Stück feuchten Ton oder Lehm. Es ist ein Gemisch aus Wasser und in der Hauptsache Kaolin (Ton, Tonerdehydrosilikat), wobei der Ton in Wasser zerteilt ist. Er ist plastisch, formbar und kann alle Zwischenstufen zwischen fest und flüssig einnehmen, je nach dem Mengenverhältnis der beiden Anteile.

Im allgemeinen kann jeder Stoff in jedem anderen zerteilt sein. Die Bestandteile sind die Phasen; feuchter Ton ist ein zweiphasisches System. Es sei daran erinnert, daß die Phasen die Rollen wechseln können. Öl kann in Wasser, Wasser in Öl zerteilt sein, derselbe Stoff kann als disperse Phase (Dispersum) und als dispergierende Phase (Dispersens, Dispersionsmittel) auftreten.

Die physikalisch bedeutsamste Einteilung der dispersen Systeme ist die nach der Feinheit der Zerteilung, dem Zerteilungsgrade. Wir geben eine Tabelle, im wesentlichen nach v. Tschermak (kombiniert).

1. Zerteilungs- oder Disper- sitätsgrad	2. Dimensional- bezeichnung des Systems	3. Charakter- bezeichnung der Teilchen	4. Charakter- bezeichnung des Systems	5. Durchschnitt- liche Größe der Teilchen	6. Optische Größenklasse
I. fein	Dispersid oder Lösung	1. Ionen 2. Moleküle	1. Ion- disperses, 2. Molekular- disperses System	unter $5 \mu\mu$ ( $5 \cdot 10^{-6}$ mm)	Amikronen (auf keine Weise sichtbar zu machen)
II. mittel	Kolloide oder Dispersoide	Molekular- verbindung (meist), Mizellen	Kolloidales System	$6 \mu\mu$ — $140 \mu\mu$	Ultra- oder Sub- mikronen (im Ultramikroskop u. U. sichtbar)
III. grob	Dispersion, Aufschwem- mung, Emulsion, Schaum	Partikel, Tröpfchen, Bläschen	Grobdisperses System	über $100 \mu\mu$	Mikronen (im Mikroskop sicht- bar) Supermikronen (mit freiem Auge sichtbar)



Wir wollen uns nur mit den Systemen befassen, bei denen eine Substanz in einer Flüssigkeit zerteilt ist. Die Systeme der Gruppe I sind die „echten“ Lösungen. Ist bei der Gruppe II und III die disperse Phase eine Flüssigkeit, so heißen sie Emulsionen (III) oder Emulsoide (II), ist sie fest, Suspensionen (III) oder Suspensoide (II). Die kolloidale Lösung ist also ein Spezialfall einer unendlichen Reihe von Möglichkeiten. Wir verweisen im übrigen auf die Lehrbücher der Kolloidchemie.

Eine Eiweißlösung ist ein disperses System. Nach der Größenklasse der Teilchen der dispersen Phase gehört sie zu den kolloidalen Lösungen. Dabei können die dispergierten Teile einzelne Moleküle sein, die bei den Eiweißkörpern außerordentlich groß sind, so groß, daß sie in die kolloidale Größenordnung fallen. Die Größe der Teile, nicht ihre Zusammensetzung aus einem oder mehreren Molekülen in chemischem Sinne, ist für die physikalische Natur des Systems maßgebend. Das Dispergieren ist Wasser oder eine verdünnte Salzlösung. Durch verschiedene Mittel, Salze von Schwermetallen, Hitze wird das Eiweiß ausgeflockt, koaguliert. Es ist dann nicht wieder löslich. Das ausgeflockte Eiweiß ist ein Gel, und zwar ein irreversibles Gel. Es ist ohne chemische Veränderung (Aufspaltung) nicht wieder in Lösung zu bringen. Die Gelteilchen sind formlose Flocken und enthalten Wasser (siehe 26). Die Eiweißlösung, von der wir ausgingen, war eine frei in sich bewegliche Flüssigkeit, wir können sie umrühren, durch Zugießen des Dispersionsmittels verdünnen. Solche Systeme sind Sole. Sie besitzen eine Struktur, Eiweißteilchen getrennt durch Wasserschichten. Sie sind flüssig, vollkommen unstarr.

**26. Theorie der Gallerten.** Wir betrachten jetzt ein anderes Beispiel eines dispersen Systemes. Wir legen ein Stück trockene Gelatine in Wasser; es wird weicher und gewinnt an Masse. Es hat Wasser aufgenommen. Wir bezeichnen diesen Vorgang als Quellung. Die Definition der Quellung ist die Aufnahme einer Flüssigkeit durch einen festen Körper, bei der dieser seinen Zusammenhang bewahrt. Er wird zur Gallerte. Es gibt unbegrenzt quellbare Körper, die sich schließlich in eine — meist kolloidale — Lösung des Stoffes im Quellungsmittel umwandeln. Dahin gehören Gummi arabicum, Zelloidin in Äther-Alkohol. Begrenzt quellbar ist ein Gelatinestück in Wasser und in der Kälte. Wir haben in den so entstandenen Gebilden disperse Systeme vor uns, in denen ein ursprünglich fester Körper auf eine besondere Weise mit einer Flüssigkeit vereinigt ist. Auch die Struktur irreversibler Gelflocken<sup>1)</sup> entspricht wohl der begrenzt quellbarer Körper.

Der Zustand, in den ein solcher Körper durch Quellung gelangt, ist sehr nahe verwandt mit einem anderen, den man typisch auf andere Weise erhält. Wenn wir ein Gelatinestück in Wasser erwärmen, so erhalten wir ein Sol, das beim Erkalten zu einer Gallerte erstarrt. Ein solches Gebilde wird auch ein reversibles Gel genannt, da es ohne chemische Veränderung wieder in Lösung zu bringen ist. Auf diese Weise entstehen vielerlei Gallerten, z. B. aus Seife, Stärke, Kieselsäure. Gallerten entstehen also auch aus Solen. Der Übergang aus dem einen in den anderen Zustand erfolgt allmählich und ist hauptsächlich durch das Ansteigen der inneren Reibung charakterisiert. Ein Zwischenzustand wird bei starken Verdünnungen, lange erhitzten Kleistern usw. beibehalten, und ist jedermann von einem nicht ordentlich fest gewordenen Flammeri her bekannt.

Die typische Gallerte, z. B. eine erstarrte Leimlösung, ist fest, sie zeigt eine bestimmte Form, die sie nach Deformation wieder einnimmt (Formelastizität). Sie läßt sich zerschneiden, keineswegs wie eine Flüssigkeit umrühren und ver-

<sup>1)</sup> Zu solchen irreversiblen Gelen gehören wohl manche Faserstoffe, z. B. Seide.

dünnen. Sie muß eine ganz besondere Struktur besitzen, die von der eines Sols verschieden ist. Jedoch bestehen alle Übergänge zu diesem. In unserem mißratenen Flammeri läßt sich z. B. umherrühren. Man erhält dann einzelne getrennte Teile, die sich aber, wenn man das Ganze stehen läßt, wieder zu einem gleichmäßigen Gebilde vereinigen, wie die Tropfen einer Flüssigkeit. Die Gallertenstruktur muß sich also kontinuierlich in die eines Sols umwandeln lassen.

Die Gallerten bilden den Schlüssel zum Verständnis der lebenden Substanz. Wir wollen deshalb die Theorie der Gallertstruktur näher erörtern. Die Theorie hat zu berücksichtigen, daß die Gallerten frei verschiebliches Wasser enthalten, also untereinander zusammenhängende Hohlräume, in denen eine wässrige Lösung sich bewegen kann. Man kann einen Wasserstrom durch Gallerten hindurchschicken (Ultrafiltration). Lösliche Körper diffundieren in eine Gallerte hinein, und ihre Diffusionsgeschwindigkeit ist bei geringer Molekulargröße (Salze) nicht kleiner als in reinem Wasser. So können in Gallerten Ionen und gelöste Moleküle sich frei bewegen und miteinander reagieren.

Man kommt für die Gallertstruktur so zu einer Art Gerüsttheorie, die meist in der Form der Mizellartheorie Nägelis ausgesprochen wird. Mizelle nannte Nägeli Molekülgruppen, in denen die Moleküle eine dem Kristallgefüge ähnliche Anordnung besitzen <sup>1)</sup>. Zwischen den Mizellen befindet sich das frei verschiebliche Wasser, die Mizelle selbst bilden das Gerüst. Nägeli erdachte seine Theorie, um das Wachstum der Pflanzenzellhäute durch Einbau (intussuszeptionelles Wachstum) zu erklären.

Zu dieser Grundanschauung tritt nun alles das, um das wir auf Grund der Untersuchungen der Kristallstruktur mit Röntgenstrahlen, sowie der Koordinationslehre und der neueren Valenztheorie unsere Vorstellungen über den Bau der Materie bereichert haben. Diese Vorstellungen erlauben, ein sehr viel freieres und veränderlicheres Bild unserer Mizellarstrukturen zu denken, als es etwa zu Nägelis Zeiten möglich war.

In einem Kristall ist der Molekularverband in seiner Abgegrenztheit nach außen gleichsam aufgehoben. So sind in einem Kochsalzkristall die NaCl-Moleküle gleichsam nur potentia enthalten. Der Kristall besteht aus einem Raumgitter von Na- und Cl-Atomen. Die Kräfte, die diesen Bau zusammenhalten, sind von derselben Art, wie die chemische Bindung (letzten Endes als elektrische Kräfte gedacht). Es fällt also im Kristall der Unterschied zwischen den inter- und intramolekularen Bindungen fort, die Bausteine der Materie werden in einem Kristall prinzipiell überall durch Kräfte derselben Art zusammengehalten, der Kristall ist sozusagen ein Riesenmolekül. Dabei zeigt die Lehre von den flüssigen Kristallen, daß diese typische Raumgitteranordnung nicht den starren Körper der Mechanik zur Voraussetzung hat.

Die neuere Lehre von den Valenzen erlaubt nun, über das Gebäude, das sich aus Atomen, Atomgruppen und Molekülen aufführen läßt, sehr mannigfache Bilder zu entwickeln. Die Valenz ist nicht mehr eine starre Einheit, sondern eine Summe von Bindungsmöglichkeiten kann in Haupt- und Nebenvalenzen aufgeteilt werden <sup>2)</sup>. Es werden nicht nur Atome und Atomgruppen mit freier Valenz angelagert, sondern auch solche Gruppen, deren Bindungsmöglichkeiten bisher als abgesättigt angesehen wurden, d. h. Moleküle. Das Wassermolekül ist hier von ganz besonderer Bedeutung (Kristallwasserbindung u. ä.). Es wird weiterhin dem Gedanken Raum gegeben, daß viele Erscheinungen, die bisher im Rahmen der Vorstellungen von den dispersen Zu-

<sup>1)</sup> Für die Zellmembranen, für die Nägeli seine Theorie erdachte, ist eine „mikro-kristalline“ Struktur wirklich nachgewiesen.

<sup>2)</sup> Im einzelnen muß hier auf die am Schlusse des Abschnittes angeführte Literatur verwiesen werden.

ständen (Kolloidchemie) erörtert wurden, sich ebenfalls und besser mit diesen Valenztheorien erklären lassen (Knoevenagel).

Es ist uns hier von Wichtigkeit, daß die Grundvorstellungen der Strukturchemie dabei alle erhalten, ja noch ausgebaut werden, z. B. in der Lehre von den äußeren und inneren Zonen, in denen die gebundenen Komplexe sich befinden. Das Wichtige, das uns der Ideenkreis der Chemie leistet, ist dieses: Sie erläutert uns spezifische Reaktionen von materiellen Gebilden (Begriff der chemischen Verwandtschaft und seine Abwandlungen), insbesondere führt die organische Strukturchemie spezifische Potenzen auf eine spezifische Struktur, d. h. Raumanordnung der materiellen Bausteine zurück. Es gibt außer der Chemie kein Begriffssystem, das das leistet, und die beiden soeben erläuterten Gedankensysteme gestatten, diese chemische Vorstellung sozusagen ins Grosse zu erweitern und auszubauen.

Wir denken uns also die Mizelle einer Gallerte aus Molekülen aufgebaut. Diese Moleküle werden unter sich, wie in sich durch das Zusammengehalten, was man chemische Bindung nennt. Nichts hindert, diese Bindungen auch von Mizell zu Mizell gehen zu lassen, so daß das Mizell lediglich zu einer Hilfsvorstellung wird, die uns gewisse kleinere Abschnitte des ganzen gerüstartigen Gebäudes, Bälkchen oder etwas ähnliches bezeichnen. Der ganze Bau wird sozusagen zu einem einzigen Molekül, wie ein Kristall. In den Poren dieses Gerüsts befindet sich das frei bewegliche Wasser oder auch eine Salzlösung. Es ist das intermizellare Wasser. Jedoch auch das Gerüst besteht zu einem großen Teil aus Wasser, dem intramizellaren Wasser. Solches, z. B. an Eiweißmoleküle gebundene Wasser wird in der Kolloidchemie als Hydrationswasser bezeichnet. Es ist prinzipiell dasselbe wie Kristallwasser. Es wird angenommen, daß auch in Eiweißsolen die Eiweißmoleküle oder Molekülgruppen reichlich Wasser gebunden oder angelagert haben. Die Koordinationslehre zeigt, wie solche Anlagerungen zu denken sind.

Wenn ein solches Mizellagerüst nun weiter Wasser aufnimmt, so kann sowohl das inter- wie das intramizellare Wasser vermehrt werden. Das Gerüst reckt und streckt sich, die Poren werden größer, das Ganze lockerer, weicher. Es ist nicht zu sagen, wann der Augenblick eintritt, daß das ganze Gerüst auseinanderreißt, die Gerüstteile frei umherzuschwimmen anfangen, kurz aus der Gallerte ein Sol wird. Dasselbe, nämlich die Sprengung des Mizellagerüsts, findet beim Erwärmen statt. Die Erfahrung zeigt, daß diese Grenze vollkommen unscharf ist, daß unser Gelatinepudding sich beim Erwärmen ganz allmählich verflüssigt.

**27. Das Protoplasma als disperses System höherer Ordnung.** Wir hatten im letzten Kapitel von der Struktur der lebendigen Substanz gesprochen und der Organisation der Zelle. Wir hatten gefunden, daß diese Struktur eine Ultrastruktur sei, nämlich ein Aufbau aus chemisch und physikalisch verschiedenen Teilen, deren Größenordnung den kolloidalen Zerteilungsgrad nicht überschreitet. Damit war bereits angedeutet, daß alles Lebendige aus kolloidalen Systemen besteht. Es kommen jedoch, wenn man nicht nur einzelne Zellorgane, sondern die ganze Zelle betrachtet, alle drei Klassen des Zerteilungsgrades darin vor, die wir auf unserer Tabelle S. 37 unterschieden hatten. Ion- und molekular-disperse Zerteilung, kolloidale und grobe Zerteilungen sind vorhanden. Vor allem kommen auch jene Umwandlungen der kolloidalen Form darin vor, die wir als irreversible Gele bezeichnet hatten, Ausflockungen, die dann durch fermentative Spaltung wieder in den Wirbel des lebendigen Geschehens gezogen werden können.

Welcher Art sind nun die ineinander dispergierten Phasen? Ineinander-dispergiert sind: Wasser, und zwar eine wässrige „echte“ Lösung sehr vieler

verschiedener Substanzen, das ist eine Phase. Diese ist also an sich schon ein disperses System (der 1. Klasse), das wir als eine Phase behandeln. Die zweite Phase bilden hydratisierte Eiweißkörper und die dritte die Lipoide. Die Zellsubstanz ist also im wesentlichen ein dreiphasisches System der kolloidalen Größenordnung.

Dieses dreiphasische System ist nun wieder strukturiert, so daß Größenklasse der Zerteilungsart, Mengenanteile und chemische Natur der Phasen von Ort zu Ort wechseln. Diese neue Mannigfaltigkeit, die sich auf der soeben erörterten dreiphasigen Struktur aufbaut, ist das, was wir die Organisation der Zelle genannt hatten. Es ist dabei nicht an eine scharfe Trennung der Mannigfaltigkeitsgruppen zu denken. Der sehr große Kern ist ein Organ, die an die unterste Grenze der Sichtbarkeit herunterreichenden Plastosomen sind ebenfalls Organe; es sind Unterorgane dieser verschiedenen Gebilde denkbar, die nur wenig über die kolloidale Größenklasse herüberreichen, so daß sie also nur aus wenigen Ultra- oder Submikronen bestehen. Die Organisation erst ermöglicht jenes Neben- und Durcheinander und sich Überkreuzen des Geschehens, das für das Leben so charakteristisch ist. Beide einander überlagernde Anomogenitäten — die Organisation und die Ultrastruktur — sind notwendige Voraussetzungen für das Lebendigein. Ohne eine, wenn auch einfache Organisation und ohne jene dreiphasige kolloidale Struktur kennen wir kein Leben.

Zwaardemaker nannte das Protoplasma ein hochkompliziertes, heterogenes System koexistenter Phasen. Wir wollen es mit einem einfacheren Ausdruck ein disperses System höherer Ordnung nennen. Wir drücken damit aus, daß verschiedenartige, meist kolloidale Systeme auf besondere Art darin sowohl ineinander wie nebeneinander aufgebaut sind. Für Organisation können wir jetzt auch Struktur höherer Ordnung sagen. Für diese Struktur höherer Ordnung gilt dann genau so das, was wir früher (S. 22) über die Ultrastruktur gesagt haben, jene ist noch viel mehr eine Konstruktion wie diese.

**28. Die Rolle der Lipoide in der Zelle.** Der Rolle der wasserunlöslichen oder wasserfeindlichen (lyophoben) Lipoide in der Zelle ist man erst in den allerletzten Jahrzehnten gerecht geworden. Disperse Systeme mit Fettkörpern sind meist leicht veränderlich. Darauf beruht wohl zum Teil die Leichtigkeit, mit der viele Zellen geschädigt werden können. Albrecht u. a. haben auf die „Myelinfiguren“<sup>1)</sup> hingewiesen, die in „überlebend“ beobachteten Zellen, auf chemische Einwirkungen hin, auftreten. Längere Zeit hat die Theorie von Overton Geltung gehabt, nach der die Zelle von einer Lipoidhaut umgeben sein soll. Diese Theorie ist in ihrer Strenge aufgegeben worden, jedoch sind sicher für die Außenhaut der Zelle Lipoide von größter Bedeutung.

Es ist eine charakteristische Eigenschaft vieler kolloidaler Systeme, z. B. der meisten Eiweißlösungen, Oberflächenhäutchen zu bilden. An Grenzflächen pflegen sich die Teilchen der dispersen Phase anzusammeln, Adsorption oder Sorption nennt man das. Die Häute können sehr dick werden, z. B. die Haut gekochter Milch an der Luft-Milch-Grenze. Dabei haften dann die Teilchen an festen Grenzflächen vielfach fest, wie man das im histologischen Laboratorium leicht an Farbstoffen beobachten kann, z. B. an Methylenblaulösungen, deren Farbstoff an den Glaswänden haftet. Die Kräfte dieser Adsorptionserscheinungen sind wohl von den Kräften der chemischen Bindung nicht prinzipiell verschieden.

<sup>1)</sup> Myelinfiguren entstehen in den Markscheiden von Nerven, die überlebend in nicht ganz indifferenten Medien untersucht werden. Ein in diesen Scheiden enthaltener Lipoidkörper (Myelin) entmischt sich und bildet schlierenartige Figuren.

Solche Häute also, die Anhäufungen der nicht wässerigen Phasen sind, bilden die Oberflächen auch der Zellen. Die Krustae (S. 25) sind erst die Träger dieser Häute und nicht mit ihnen zu verwechseln. Wie die äußeren Oberflächen der Zelle sind auch die inneren beschaffen, die Grenzen gegen Vakuolen und Saft-räume und wohl auch die Schicht, die die Kernvakuole vom Protoplasma trennt. Wenn auch die Außenhaut nicht überall ganz aus Lipoiden besteht, die Zelle nicht von einem Lipoidpanzer umgeben ist, so sind doch in diesen Membranen Lipoide sicher vorhanden. Wir erwähnten schon, daß man von den Plastosomen annimmt, sie seien von einer Lipoidschicht umkleidet. Daß mit Hilfe der Lipoide gerade auch die Strukturen höherer Ordnung zustande kommen, zeigt sich vielleicht auch darin, daß Osmiumsäure und Chromsäure, die mit Lipoiden in eigenartiger Weise reagieren, für die Erhaltung der Zellarchitektur von besonderer Bedeutung sind.

**29. Die lebende Maschine.** Wir wollen jetzt versuchen, eine genauere Vorstellung über die Struktur der lebenden Substanz, eine Theorie der lebendigen Struktur zu entwickeln.

Eine solche Theorie muß zunächst einmal den tatsächlichen Beobachtungen über diese Substanz gerecht werden, sie darf mit keiner wirklichen Tatsache in Widerspruch stehen. Sie muß aber auch weit genug sein, um für mannigfache Vorstellungen Raum zu geben, muß gleichsam ein Gehäuse sein, in das sich mancherlei einordnen läßt. In unserem Falle soll diese Theorie aber noch etwas ganz besonderes leisten. Sie soll uns die Forderung nach einer Lebensmaschine erfüllen. Mit dem Wort Maschine verstehen wir hier ein System aus materiellen Teilen, durch deren Anordnung und Eigenschaften die Leistungen dieses Systems als notwendige Folgen ebenso notwendiger und eindeutiger Änderungen in diesem System begreifbar werden. Alles was geschieht, soll innerhalb der raumzeitlichen von Materie erfüllten Mannigfaltigkeit nicht nur ablaufen, sondern auch bestimmt werden.

Der Vitalismus leugnet nicht diese Maschine, dieses komplizierte materielle System. Er bestreitet nur, daß diese Maschine und eine Maschine überhaupt das leisten könne, was tatsächlich von einem lebendigen Organismus, auch dem einfachsten, den wir kennen, geleistet wird. Wir müssen dieses Problem hier unerörtert lassen, jedoch die Forderung erheben, solange, wie wir irgend können, innerhalb der materiellen Welt des Naturforschers zu bleiben und so viel aus ihr zu erklären, wie sich irgendwie erklären läßt. Die Theorie einer lebenden Maschine, und das muß die Strukturtheorie des Protoplasmas letzten Endes sein, ist also eine der wichtigsten Angelegenheiten der Biologie.

Dieses Problem tritt sofort hervor, wenn wir die Möglichkeit erwägen, ob das Protoplasma oder der Kern etwa ein Sol sei. Am Kern können wir diese Frage am besten erörtern und zwar deshalb, weil ihm mit guten Gründen die Rolle des Vererbungsträgers zugeschrieben wird, wie wir später (S. 101) noch näher erörtern werden. Von den Bestandteilen des Kerns kommt nur der chromatische Apparat als Vererbungsmaschine in Frage. Die Vorstellung von den Schicksalen dieses Apparates von einer befruchteten Eizelle zur anderen durch alle Zellgenerationen der Keimbahn<sup>1)</sup> hindurch, stimmt so gut zu den Tatsachen der Vererbungslehre (Mendelismus), daß diese mit ihr, wie mit einer gesicherten Tatsache, rechnet (Goldschmidt). Nun behauptet eine Gruppe von Forschern (v. Tellyesnitzky 1905, Růžicka, Gurwitsch), es gäbe im Kern zwischen den Teilungen — im Arbeitskern, wie wir ihn in diesem Zustande nennen wollen — keinen chromatischen Apparat. Die Kernvakuole

<sup>1)</sup> Keimbahn ist die Kette derjenigen Zellen, die eine zur Fortpflanzung gelangende Zelle (im allgemeinen eine Geschlechtszelle) mit der befruchteten Eizelle, der Mutterzelle des ganzen Organismus, verbindet.

sei vielmehr erfüllt von einem Sol, aus dem vor der Teilung die Chromosomen entstanden.

Ist der Kern als Vererbungsmaschine denkbar, wenn er ein Sol ist? In einem Sol sind alle Phasenteilchen gegeneinander verschieblich, das ist die physikalische Definition einer Flüssigkeit: Ich kann darin herumrühren. Das Sol im ganzen kann also die Maschine nicht sein, ein Topf voll Flüssigkeit, wenn auch noch soviel darin gemischt ist, ist keine Maschine. Was in ihm an chemischen Reaktionen möglich ist, läuft ab, da die reagierenden Teile nicht voneinander ferngehalten werden können. Dieses Voneinandergetrenntbleiben reaktionsfähiger Teile ist eine Grundbedingung der lebenden Maschine (Hofmeister). Aus den Mischungsbestandteilen eines Sols läßt sich die verlangte Maschine nicht aufbauen, denn diese wimmeln ja beständig durcheinander.

Die Vererbungstheorie verlangt als Vererbungsmaschine eine spezifische und typische Struktur (im Sinne W. Roux'), nicht unähnlich einer außerordentlich komplizierten chemischen Strukturformel (Johannsen). Diese spezifische Struktur muß durch alle Zellgenerationen sowie aufeinanderfolgenden Tiergenerationen erhalten bleiben. Sie kann dauernd im Umbau begriffen sein, so, daß für den Abbau eines Abschnittes ein anderer aufgebaut wird usw. Es muß jedoch die historische Kontinuität der spezifischen Struktur, von deren Eigenart die spezifische Selbsttätigkeit abhängig gedacht wird, gewahrt werden und das ist in einem Sol nicht möglich.

Ist diese Maschine vielleicht in die einzelnen Teile des Sols, also etwa in die einzelnen Eiweißsubmikronen (vgl. Tab. S. 37) verlegbar? Das Eiweißmolekül, soweit wir es kennen, hat bereits etwa die Größe solcher Submikronen. Es reicht bei weitem nicht aus, um in ihm ein materielles System von der geforderten Kompliziertheit unterzubringen. Wir müssen Platz haben mit unserer Maschine, sonst setzt uns der Vitalismus mit dem, was der Organismus leistet, sofort schachmatt.

Es bleibt nichts übrig als ein Gebilde, wie der chromatische Apparat, um ihn als Vererbungsmaschine im Kern in Anspruch zu nehmen. Die Rolle der Chromosomen und mit ihnen des Kerns als Vererbungsmaschine steht und fällt mit der Kontinuität des chromatischen Apparates von Teilung zu Teilung. Besteht sie nicht und leistet der Kern dennoch, als ein mit wirklicher Flüssigkeit gefülltes Bläschen, die Vorgänge, die wir Vererbung nennen, so ist die immaterielle Maschine, d. h. der Vitalismus schon hier unvermeidlich.

Was wir vom Kern und dem chromatischen Apparat in ihm gesagt haben, gilt in derselben Weise vom Protoplasma. Ein System aus beliebig verschieblichen Teilchen ist auch hier nicht anzunehmen. Man kann ja auch im lebenden System nicht herumrühren, ohne es zu zerstören, ebenso, wie man es durch Zerquetschen und Auseinanderdrücken tatsächlich tötet. Von einer allgemeinen freien Verschieblichkeit seiner Teilchen kann also durchaus nicht die Rede sein.

Zwar kann man für das, was im Protoplasma geschieht, den Kern, für das, was im Kern geschieht, das Protoplasma verantwortlich machen. Damit gibt man aber dann für die betreffenden Teile das auf, was wir mit W. Roux für eins der wesentlichen Kennzeichen der lebenden Substanz halten müssen, seine Selbsttätigkeit (Autoergasie). Irgendwohin muß die typische Struktur verlegt werden mit ihrer historischen Kontinuität und einer Größe erheblich oberhalb der der Moleküle des Eiweißes, um die merkwürdigen Leistungen der lebenden Zellen wenigstens einigermaßen verständlich erscheinen zu lassen. Sonst ist man gezwungen, mit seinen determinierenden Faktoren (Roux) aus der materiellen Welt herauszugehen.

Gurwitsch hat durch die Tatsache, daß man bei einem Amphibienei die schweren Dotterbestandteile aus dem Protoplasma herauszentrifugieren kann,

ohne die Entwicklungsfähigkeit zu zerstören, den flüssigen — Sol- — Zustand dieses Protoplasmas beweisen wollen, da sich vor allem auch die zur Entwicklung kommende Zone an Wasser angereichert erweist. Diese Tatsache zeigt indessen nur, daß das lebende System so gedacht werden muß, daß derartige Körper, wie Dotterplättchen sich in ihm verschieben lassen, ohne das System zu zerstören.

Rhumbler hat gezeigt, daß man durch einen Schaum aus Luft und zäher Flüssigkeit Eisenfeilspäne und Schrotkugeln hindurchfallen lassen kann, ohne das Schaumkammersystem zu zerstören. Die Teile wanderten in den Kammerwänden entlang. Dies führt uns wieder auf die Wabentheorie, den Spumoidbau des Protoplasmas (Rhumbler). Die von Bütschli und anderen studierten künstlichen Spumoiden bestanden aus zwei ineinander dispergierten Flüssigkeiten. Bütschli vor allem verlegte das eigentliche lebendige Ereignis in die Kammerwände. Diese sind aber in den Spumoiden der einzig mögliche Verbindungsweg im Protoplasma und es kann kein Zweifel bestehen, daß es solche Wege mit frei zirkulierendem Wasser im Protoplasma gibt (Möllendorff). Sie müßten also in den Wabenwänden liegen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß das dort der Fall ist, wo wir einen solchen Schaumbau wirklich nachweisen können. Damit wird aber offenbar, daß die Schaumtheorie der lebenden Substanz nicht die von uns gesuchte Vorstellung einer Lebensmaschine ist.

Wenn auch zugegeben werden muß, daß sicher manche Teile von Zellen dauernd oder zeitweilig in dem Zustand eines wahren Sols sich befinden, so liegt doch für die wichtigsten Teile, die funktionierenden Zellorgane die Annahme einer Gallertstruktur am nächsten, und zwar der Zustand einer Gallerte, die sich in der Nähe des Umschlagspunktes zum Sol befindet.

Wir hatten oben die Theorie einer solchen Gallerte entwickelt. Sie war eine Gerüsttheorie, bei der die Größenordnung der einzelnen Phasen nicht oder nicht weit über den der kolloidalen Zerteilung hinausgeht (Mizellen). Wir müssen uns die Mizellen aus sehr vielen verschiedenen Stoffen aufgebaut vorstellen, unter denen die Klassen der Eiweiß- und der Lipoidkörper die wichtigsten sind. Der Raum zwischen den Mizellen (Poren) ist das System der Wasserbahnen, die wir uns von kolloidaler Größe bis ins Gebiet des Sichtbaren reichend vorzustellen haben. Die von Möllendorff nachgewiesenen, jedenfalls ständig offenen Bahnen des Wasserverkehrs in der Zelle sind in diesen Vorstellungen ohne weiteres unterzubringen. Vakuolen können durch Auseinanderweichen des Gerüsts oder durch Einschmelzen von Gerüstkomplexen entstehen.

Wenn wir uns ein anschauliches Bild der Sache machen wollen, so können wir an das Labyrinth des Minos im Gebiet großer, oder an ein Ameisennest im Gebiet kleiner Dimensionen denken. Ein Gewirr unzähliger Räume, Kammern, Gänge, Säle, Galerien und Säulenhallen steht in durchgängiger Verbindung miteinander. In ihm befindet sich das Wasser, teils in Strömung, teils in Ruhe. In diesem Wasser schießen Ionen mit großer Geschwindigkeit umher, Zuckermoleküle, Moleküle von Amidon und zahlreichen anderen Substanzen sind darin enthalten<sup>1)</sup>.

Das Wichtigste aber sind die Gerüstteile selbst, die Wände der Labyrinthkammern. Eigentlich bilden sie zusammen ein Riesenmolekül, denn die Kräfte, die die sie aufbauenden Atomgruppen zusammenhalten, sind zwischen allen Wandteilen von derselben Art (Valenzkräfte). Die Wände sind keineswegs starr, sondern deformierbar zu denken. Wie die einzelnen Mizellkonstituenten in der Wand verteilt sind, braucht nicht genauer vorgestellt zu werden. Jedoch wird man wohl daran zu denken haben, daß man den Lipoidkörpern vielfach die Rolle einer Tapete zuzuschreiben hat und daß man sich mit ihrer Hilfe vor allem den Abschluß von Kammern und ganzen Labyrinthabschnitten

<sup>1)</sup> In diesen Kammern lassen sich auch die in Brownscher Bewegung befindlichen Submikronen unterbringen, die Gaidukow an pflanzlichen Protoplasmen beobachtet haben will.

gegen andere Teile bewirkt denkt. In die Kammern und Galerien ragen nun reaktionsfähige Atomgruppen wie Polypenarme hinein, wie die organische Chemie sie so vielfach in ihren Strukturformeln kennen lehrt. Mit ihrer Hilfe werden aus der intermizellaren Lösung ständig die verschiedensten Dinge herausgefischt, die in die Wand einwandern. Dafür wandern andere aus usw.<sup>1)</sup>

Ein Abreißen und Einschmelzen ganzer Wände und Wandsysteme kann zu großen, mit echten Solen erfüllten Räumen führen, ebenso wie solche durch ein sich bildendes Mizellargerüst in Gang- und Kammersysteme zerlegt werden können. Gewahrt bleibt trotz allen Umbaus die historische Kontinuität im Aufbau des ganzen Gebäudes.

Die statischen Eigenschaften der lebenden Substanz entlehnt unsere Theorie der Lehre von den dispersen Zuständen, die dynamischen dem chemischen Vorstellungskreise. Die chemische Vorstellungswelt wird auch immer das wichtigste bleiben. Nur sie gibt uns Analogien zu spezifischen Reaktionen, zu Auswahlleistungen, die doch das Charakteristische an den Stoffbewegungen im lebendigen Getriebe sind. Gerade für das, was wir für die Theorie der lebendigen Struktur verlangen, die Zurückführung von Potenzen eines Systems auf eine spezifische Struktur gibt uns die organische Chemie die einzige Analogiebasis. In dieser Erkenntnis ist die bei der Vererbung weitergegebene Maschinerie, der Genotypus, d. i. eine Summe spezifischer Reaktionsarten, geradezu mit einer chemischen Strukturformel verglichen worden (Johannsen). Denken wir an ein kompliziertes Molekül, z. B. das des Chinins. Das was das Chinin im Körper des Menschen leistet<sup>2)</sup>, führen wir auf seine besondere räumliche Struktur aus verschiedenartigen Bausteinen der Materie zurück. Die neuere Entwicklung der Chemie, insbesondere des Valenzbegriffes, erlaubt, eine solche typische Struktur aus Molekülen und Molekülgruppen über beliebig große Räume hin aufzuführen.

Es ist noch eine wichtige Vorstellungsreihe zu erwähnen, die sich zwanglos der Mizellartheorie der lebenden Substanz einordnen läßt. Das ist die Lehre von den Hormonen (Botenstoffen) und ähnlichen Dingen, Immunkörpern, Fermenten. Es ist nämlich gar nicht zu begrenzen, wie groß die Teile des Mizellargerüsts sein können, die etwa im Säftestrom des Menschenkörpers auf die Reise gehen können. Ganze Zellen können sich aus einem Zellverbände lösen (Entwicklung der Blutzellen), sichtbar große Teile von Zellen (Blutplättchen) können dasselbe tun, von echten Molekülen und Submikronen ist es uns geläufig. Nichts verbietet, Mizellen und Mizellarverbände jeder Größenordnung auf die Wanderschaft zu schicken, und an anderen Stellen des Körpers die oft so wunderbaren Wirkungen entfalten zu lassen, die wir im Zusammenleben der Körperteile bewundern. Die Hauptsache bei einer solchen Theorie ist wohl die, daß sie einerseits dem Wunsch nach Anschaulichkeit und dem nötigen materiellen Rückgrat naturwissenschaftlichen Denkens genügt, andererseits nicht die Möglichkeit beschränkt, mannigfachen Vorstellungen Raum zu gewähren.

**30. Elementarorganismen niederer Ordnung als die Zelle.** Man kann aus theoretischen Gründen kaum eine Vermutung darüber äußern, welches die

<sup>1)</sup> Die wertvollen Vorstellungen, die das Bild der Biogentheorie bringt (Verworn), ebenso wie das, was von der Seitenkettentheorie Ehrlichs als dauernder Gewinn betrachtet werden darf, werden also in unsere Vorstellung aufgenommen werden. So enthalten die in den vorangegangenen Absätzen entwickelten Vorstellungen alle wertvollen Bestandteile früherer Theorien der lebenden Substanz. Sie stehen wohl mit keiner Tatsache, die über die physikalische und chemische Natur der lebenden Substanz ermittelt ist, in wirklichem Widerspruche.

<sup>2)</sup> Seien das nun chemische Reaktionen im engeren Sinne oder sogenannte kolloid-chemische Vorgänge, Agglutinationen usw.



untere Größe für ein selbständig lebendes System ist. Ein gewöhnlicher Eitererreger (*Staphylococcus*) hat einen Durchmesser von  $0,8 \mu$ . Es gibt jedoch noch kleinere Gebilde. Der Erreger der Maul- und Klauenseuche wächst in deutlich sichtbaren Kolonien auf Nährböden. Er ist aber nur im Dunkelfeld sichtbar. Weiter gibt es filtrierbare Vira, d. h. man kann den Impfstoff durch ganz enge Filter laufen lassen, ohne seine Infektionskraft zu schädigen. Das Wesen einer Infektion im Gegensatz zur Vergiftung ist, daß der Infektionskeim sich vermehrt und das ist doch wohl ein entscheidendes Kriterium für ein lebendes Wesen. Immerhin werden wir uns ein solch kleines Lebewesen immer noch so groß vorstellen müssen, daß es aus einem System von Mizellen und Inter-mizellarräumen bestehend gedacht werden kann.

Jedenfalls sind die kleinsten bekannten Lebewesen sehr viel kleiner als die Zelle des Wirbeltierkörpers. Das ist nicht ohne Interesse für eine Reihe von Theorien, die die Zelle selbst als ein Aggregat aus selbständigen Einzelwesen auffassen, gerade wie die Zellenlehre das für den vielzelligen Körper tut, in Bezug auf seine Zusammensetzung aus Zellen. Die Lehre von den Bioblasten (O. Hertwig), den Protomeren (Heidenhain), die Granulalehre Altmanns gehören hierher. Die Zelle soll nach dem Wiederholungsprinzip gebaut sein, wie der Körper aus der Wiederholung vergleichbarer Einzelzellen.

Es gibt keine biologische Erfahrung, die zu dieser Anschauung nötigte. Wir haben also keinen Anlaß, sie zu erfinden. Die Zellenlehre oder richtiger Zellenstaatlehre des Metazoenkörpers steht auf ganz anderen Füßen als die Lehre von den Protomeren oder Bioblasten. Wir werden uns später (S. 62ff.) noch eingehend mit ihr zu beschäftigen haben. Es ist jedoch ein Irrtum, zu glauben, die Probleme, die der menschliche Körper als Ganzes bietet, und es gibt wenige Erscheinungen, bei denen er nicht als Ganzes beteiligt wäre, würden durch die Zellenstaattheorie auch nur um etwas einfacher. Die einzelne Zelle, z. B. die Furchungszelle im Beginne der Entwicklung, kann so vielerlei, daß es schwer wird, den dazu nötigen Apparat sich in ihr untergebracht zu denken. Warum man die Maschinerie nun noch verkleinern soll, ist nicht einzusehen. Es ist erkenntnistheoretisch verfehlt, Dinge dadurch zu erklären, daß man sie Gebilden zuschiebt, von denen man gar nichts weiß.

Einen Aufbau der Zellen aus lebenden Einheiten niederer Ordnung anzunehmen, ist durch keine Erfahrung zwingend gemacht. Als Hypothese erklärt sie gar nichts. „*Entia praeter necessitatem non sunt multiplicanda.*“

## Die Methoden der mikroskopischen Untersuchung.

**31. Beobachtung lebender Teile.** Ein wirkliches Verständnis der Lehre von der Organisation der Zelle und eine kritische Stellungnahme zu den mannigfachen und widersprechenden Angaben der verschiedenen Forscher ist ausgeschlossen, wenn man nicht die Methoden kennt, mit denen man es versucht, einen Einblick in den Aufbau der Zellen zu gewinnen.

Die einfachste und naheliegendste Forderung ist, die Zellen eben lebend zu untersuchen. Sie ist aber durchaus nicht leicht zu erfüllen. Die Untersuchung der sogenannten Einzelligen und anderer durchsichtiger kleiner Objekte, die sich ganz und lebendig zwischen Deckglas und Objektträger bringen lassen, hilft uns für die Kenntnis der Zellen höherer Tiere, vor allem unseres eigenen Körpers sehr wenig. Bei diesen hängen die Zellen in Geweben fest zusammen. Die Gewebe der Wirbeltiere lassen sich bis auf wenige Fälle (Schwanz von Amphibienlarven und ähnliches) nicht unverletzt untersuchen. Man ist also genötigt, kleine Stückchen herauszuschneiden und auf dem Objektträger

auszubreiten oder zu zerzupfen, um so die einzelnen Zellen allein und ohne Überlagerung durch ihresgleichen oder andere Teile betrachten zu können. Es ist klar, daß das eine ganz grobe Mißhandlung der zarten Gebilde ist. Das zertrümmerte Gewebe wird in einer Flüssigkeit aufgeschwemmt. Man benutzt dazu Körperflüssigkeiten des Tieres oder eine isotonische Salzlösung, physiologische (0,9%) Kochsalzlösung oder Ringerlösung<sup>1)</sup>. Derartige Präparate sind sehr vergänglich. Von den Lebenserscheinungen ist daher nur wenig (Bewegungsvorgänge) zu beobachten. Sie wird ergänzt durch eine Methode, die längere Beobachtung ermöglicht. Es ist das die Deckglaskultur. An der Unterseite eines Deckglases wird ein kleiner „hängender Tropfen“ hergestellt, z. B. vom Blutplasma des betreffenden Tieres. Das Deckglas wird dann auf einen Glasrahmen gelegt, so daß sich der Tropfen in einem mit Luft gefüllten Kämmerchen befindet. Die Kammer wird luftdicht mit Vaseline abgeschlossen. Das Plasma wird in den meisten Fällen bald fest. Jedoch lassen sich Gewebe auch in isotonischen Salzlösungen oder in Nährlösungen züchten. Gleichzeitig hat man in diesen Tropfen kleine Gewebestückchen gebracht. Besonders bei Geweben von Embryonen gelingt es, daß diese unter dem Deckglas in dem Tropfen längere Zeit weiterleben, wachsen und die Zellen sich vermehren. Die Stoffe des Blutplasmas dienen zur Ernährung, die Luft des Kämmerchens zur Atmung. So können sehr wichtige Beobachtungen angestellt werden. Vor allem ist eine Entscheidung darüber, ob die beobachtete Zelle wirklich noch voll lebendig ist, sicherzustellen und so, ob eine beobachtete Struktur eben nicht doch schon eine Veränderung beim Absterben ist. Es ist dies nämlich eine große Schwierigkeit bei der Beurteilung dessen, was man an solch „überlebenden“ Zellen sieht. Es ist nicht selten, daß man zunächst an einem Präparat von lebendem Gewebe verhältnismäßig wenig unterscheidet, erst nach und nach erkennt man optische Unterschiede in den Objekten. Das kann seinen Grund sowohl darin haben, daß schon Entmischungen des lebendigen Systems entstehen, also auch in einer Gewöhnung des Auges, das erst allmählich die schwachen Unterschiede in Helligkeit und Farbe in den mikroskopischen Bildern auffaßt. Mit der Deckglaskultur scheint man diese Fragen lösen zu können. Was weiterlebt, war bei der Beobachtung sicher noch lebendig. Die Schwierigkeit der Methode liegt neben vielen Tücken des Objektes vor allem darin, daß eine Infektion des Tropfens mit Schimmelpilzen und anderen Keimen vermieden werden muß. Ihre Grenzen hat sie in dem Verhalten der Objekte selbst, ob diese eben sich züchten lassen oder nicht. Diese Methode scheint berufen, auf alle Fragen, die die Struktur und Organisation der lebenden Substanz betrifft, klärend zu wirken, und vor allem über den Lebensgang der Zellen und Gewebe, ihre Entwicklung und Veränderung ganz neue Einsichten gewinnen zu lassen.

**32. Vitalfärbung.** Das mikroskopische Bild der lebenden Zelle ist außerordentlich schwer zu deuten. Es läßt viele Auslegungen zu. Sie bauen sich auf theoretischen Vorstellungen auf, die dem Fixations-Färbungsbild der Zelle entnommen wurden. Die Deutung geschieht also in Wirklichkeit meist unter einer gewissen Voreingenommenheit. Eine andere Methode auf dem Wege der Mikroskopie des Lebendigen weiterzukommen, ist die sogenannte Vitalfärbung.

Sie ist etwas ganz anderes als die Färbung fixierter Präparate. Sie ist eine Reaktion der lebenden Zellen mit Farbstoffen, also ein physiologisches Experiment. Das Reaktionsergebnis wird beobachtet, es ist eine Farbenerscheinung an der Zelle. Gefärbte Gebilde in oder an ihr treten auf. Dabei

<sup>1)</sup> Die „sogenannte physiologische NaCl-Lösung“ ist für Säugetiere 0,9%ig. Sie ist isotonisch, aber nur das, da sie als reine NaCl-Lösung geradezu giftig ist. Die Ringerlösung besitzt die Zusammensetzung NaCl 0,6%, KCl 0,02%, CaCl<sub>2</sub> 0,02%, NaHCO<sub>3</sub> 0,025%; in ihr sind die Ionen in der richtigen relativen Menge enthalten.

kann man die in voller Funktion befindlichen Zellen mit den Farbstoffen reagieren lassen, indem man Farblösungen den Versuchstieren injiziert oder sie — bei Wassertieren — dem Wasser zusetzt, in dem sich diese befinden: Vitalfärbung. Die Sachlage ist im Prinzip dieselbe, wie wenn man irgendwelche anderen Chemikalien, Arzneistoffe, Gifte auf den Körper einwirken läßt. Hier kann man mit dem Mikroskop verfolgen, was mit dem Farbstoff im Körper geschieht. Es ist nicht verwunderlich, daß man ihn z. B. nach Injektion vor allem in den Zellen der Niere wiederfindet. Er ist auf dem Wege der Ausscheidung aus dem Körper. Aber auch andere Teile werden von dem Farbstoff beladen gefunden. Ein anderer Weg, lebende Gewebe und Zellen mit Farbstoffen reagieren zu lassen, ist der, isolierte und zerpufte Teile in einem der üblichen isotonischen Medien unter Hinzufügung von Farbstoffen zu beobachten, supravitale Färbung. Der Methode, nicht der Sache nach, findet dabei ein stetiger Übergang zur postvitalen Färbung statt. Beim Absterben ändert sich das Verhalten zu Farbstoffen, z. B. nimmt die lebende Zelle Neutralrot, die abgestorbene Methylenblau auf (Růžička). Die postvitalen Färbungen sind eben keine Reaktion des lebenden Protoplasmas, sondern den später zu besprechenden technischen Färbungen gleichzustellen. Es ist charakteristisch, daß die meisten Farbstoffe, z. B. Eosin, von lebenden Zellen nicht aufgenommen werden. Bei der echten vitalen und supravitalen Färbung reagieren also lebende Systeme mit den Farbstoffen. Die lebende Substanz ist aktiv beteiligt.

Es besteht ein Unterschied zwischen dem Verhalten gegen saure und gegen basische Farben. Saure Farben (z. B. Trypanblau) werden meist in der Zelle in Vakuolen abgelagert, die dabei erst entstehen, zu diesem Zweck gebildet werden, oder Teile eines vorgebildeten, mit der Außenwelt kommunizierenden Kanalsystems sind (Moellendorff). Es erscheinen so gefärbte Granula in der Zelle. Basische Farbstoffe werden wohl zum Teil ebenso behandelt. Es ist aber sicher, daß sie auch bereits bestehende Granula färben können (vgl. S. 28). Das geht daraus hervor, daß man die mit sauren Farben beladenen Granula sich mit basischen Farben umsetzen lassen kann, wobei (etwa das saure Trypanblau mit dem basischen Neutralrot) die Mischfarbe (violett) entsteht. Nicht aber umgekehrt. Wird die basische Farbe vor der sauren aufgenommen, so entstehen zweierlei Granula, rote und blaue (Moellendorff). Es eignen sich nur wenige Farbstoffe zur „Vitalfärbung“, z. B. Neutralrot, Bismarckbraun unter den basischen, Trypanblau, Wasserblau unter den sauren Farbstoffen. Alle sind synthetische, sogenannte Anilinfarbstoffe. Daß nur lipoidlösliche Farbstoffe aufgenommen werden (Overton, S. 41), hat sich nicht bestätigt. Wie alle unsere Anschauungen über das Leben und den Aufbau der Zellen, sind auch die über das Wesen der Vitalfärbung umstritten.

**33. Die Methoden des „histologischen Präparates“.** Das meiste, was als Bau der lebenden Substanz beschrieben worden ist, ist ermittelt durch Methoden, die mit der Tötung der lebenden Substanz beginnen. Das ist nun allerdings eine mißliche Angelegenheit und wie ein Verhängnis liegt diese Tatsache auf vielen Zweigen der Biologie, vor allem auf allen der eigentlichen Histologie. Um das lebende Gewebe zu untersuchen, muß man es zuerst einmal töten!

Die große Mehrzahl der Untersuchungen, nicht nur über den Bau der Organe, sondern auch der Gewebe und Zellen erfolgt an Präparaten, die einer langen Vorbehandlung unterworfen wurden und deren erster Akt immer darauf hinausläuft, auf irgend eine Art das Leben auszutreiben. Man glaubt zwar, und wir werden uns eingehend damit zu beschäftigen haben, durch besondere Kunstgriffe beim Töten der lebenden Zelle, diese zu „fixieren“, sie in einer dem lebenden Zustand entsprechenden Form zu erhalten. Wir werden sehen, wie weit sich das erreichen läßt.

Das mikroskopische Präparat der Zelle ist ein Kunstprodukt und es bedarf eingehender Kritik, um daraus auf den lebenden Zustand sich beziehende Dinge zu entnehmen.

Zu dieser Art des Studiums, am Präparat des Toten, nicht des Lebenden unmittelbar, ist man aus verschiedenen Gründen genötigt. Durch die früher

(31) mitgeteilten Methoden gelingt es, einzelne lebende Zellen und Gruppen von solchen, Zellprodukte usw. in eine Form zu bringen, daß man sie unter dem Mikroskop studieren kann. Über den Zusammenhang dieser Teile im Organ, den Aufbau des Organs aus Zellen und Geweben, erhält man dabei nur sehr unvollkommene Vorstellungen. Das alles wird an gefärbten Schnittpräparaten studiert. Für alles, was nicht Anatomie der Zelle ist, ist diese Methode auch vollkommen einwandfrei. Gewisse Schwierigkeiten, aus Schnittbildern ein Urteil über die Form einiger Bestandteile zu gewinnen, können durch das Studium von Mazerations- und Isolationspräparaten überwunden werden. Es ist nicht nötig, lebende Zellen dazu vor sich zu haben. In dem ersten Abschnitt dieses Lehrbuches soll jedoch die Grundlage der Lebenserscheinungen, die als Zelle organisierte lebende Substanz, besprochen werden. Wir können deshalb die Resultate der mikroskopischen Technik nicht unbezogen hinnehmen und müssen uns deshalb eine Übersicht über ihre Prinzipien zu verschaffen suchen. Eine Anleitung zur Ausübung dieser Technik ist nicht beabsichtigt, darüber gibt es Bücher genug, auf die im Anhang verwiesen ist, der eine kurze Anleitung zur Anfertigung einfachster Präparate gibt.

Durch die Anwendung der histologischen Methoden erreicht man folgendes: Das Mikroskop kann bekanntlich nur da etwas zeigen, wo optische Unterschiede vorhanden sind. Diese sind z. B. in vollkommen durchsichtigen Gebilden (Hornhaut) überhaupt nicht vorhanden, in anderen gering und die meisten lebenden Zellen lassen nur wenige undeutliche Teile in ihrem Innern erkennen. Das Ziel der zytologisch-histologischen Methoden ist, die Architektur der Zelle deutlicher zu machen, soweit sie am Lebenden schon geahnt werden konnte, dazu Neues zu zeigen, das vorher nicht sichtbar war, das Objekt „optisch zu differenzieren“. Das kann man nur dadurch, daß man Unterschiede im Brechungs- (Fixierung) und Absorptionsvermögen (Färbung) hervorruft. Das ist der erste und Hauptgesichtspunkt für das technische Verfahren. Weiterhin sind die Gewebe, auch schon die meisten Zellen, zu dick, um gut mikroskopiert werden zu können. Schnitte durch die Gewebe helfen dem ab, wobei gleichzeitig der anatomischen Forderung genügt wird, d. h. der Zusammenhang der Teile (Zellen- und Gewebsarten) erfaßt werden kann. Das Mikroskop gibt das Bild einer Ebene. Es werden verschiedene Ebenen etwa einer kugeligen Zelle nacheinander eingestellt. Man nennt das optische Schnitte. Solche Schnitte werden in der histologischen Technik realiter hergestellt, indem man dünne Scheiben aus den Objekten ausschneidet, wozu die Methoden der Mikrotomtechnik zur Verfügung stehen.

**34. Die Fixierung.** Wir hatten im vorigen Kapitel versucht, uns eine Vorstellung von der Struktur des lebenden Systems zu machen. Wir hatten es als disperses System höherer Ordnung gekennzeichnet und waren zu der Vorstellung gelangt, daß wichtige Teile dieses Systems, vielleicht die wichtigsten einer Gallerte in unmittelbarer Nachbarschaft des Umschlagpunktes zum Sol entsprechen. Große Teile einer Zelle sind sicher ein wahres Sol, andere festere Gallerten, noch andere irreversible Gele und feste Körper verschiedener Art. Eine wichtige Rolle spielen dabei Oberflächenhäutchen. Dies ganze System ist ein höchst unbeständiges Gebilde. Der dauernde Wechsel von Formzuständen und chemischem Aufbau machen ja gerade die Lebenserscheinungen aus.

Die Absicht bei der Fixierung ist nun die, dieses instabile System in ein stabiles überzuführen, das möglichst dem festen Zustand entspricht, und ohne weiter verändert zu werden, alle Prozeduren der Technik über sich ergehen lassen kann.

Die lebendige Struktur zu „fixieren“ ist allerdings nicht möglich, denn das hieße, durch irgendeine Art von Machtspruch in einem beliebigen Augen-

blick jedes Atom an seinen Platz zu bannen. Es kommt auch gar nicht darauf an, die Struktur zu erhalten, die liegt ja unterhalb der Grenze des Sichtbaren. Wir wollen die Organisation der Zelle sehen. Es würde also genügen, wenn wir die Ultrastruktur so verändern können, daß die Struktur höherer Ordnung, die Organisation erhalten bleibt. Da die letztere sich aber auf der ersteren aufbaut, so wird man von vornherein nicht allzuviel Hoffnung darauf setzen dürfen. Immerhin ist es in gewissen Grenzen möglich.

Unsere Fixierungsmittel sind solche Reagenzien, die aus Eiweißsolen das Eiweiß in denaturiertem Zustand zur Ausflockung bringen. An Stelle des Sols erscheint dabei eine klare Flüssigkeit mit einem Häufchen Gerinnsel am Boden.

Ist das Sol nun konzentrierter, so erstarrt die ganze Masse zu einem elastischen Gebilde, wie z. B. das Weiße des Hühnereies beim Kochen. Ebenso können Gallerten verändert werden, sie erstarren und können ihre Form dabei behalten. So ist es möglich, einen Zellteil, z. B. die Krusta, zur Erstarrung zu bringen, die Form, Größe und Lage der Zelle zu fixieren. Leider gewinnt die so fixierte Masse aber eine im Bereich des Sichtbaren liegende Struktur. Sie wird zu einem feinen Gerüstwerk (Abb. 48). Die Balken des Gerüsts bestehen aus

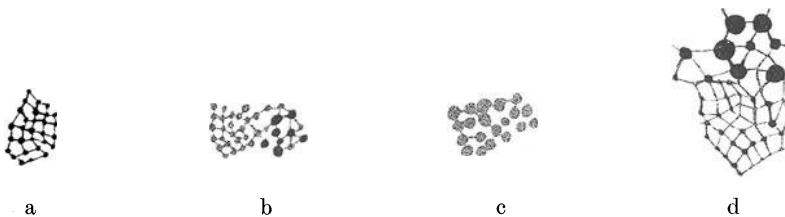


Abb. 48. a—c. Hühnereiweiß mit Sublimat gefällt (fixiert) und Eisenhämatoxylin gefärbt. Nach Hardy 1899. a dünne Lösung (13% Eiweiß). b stärkere Lösung (30%); die dickeren Körner sind Karminkörnchen, die darin verrieben wurden und die sich in den Netzknoten gelagert haben. c starke Lösung (60% Eiweiß). d Pankreas vom Frosch, ebenso behandelt. Teil einer Zelle. Alle Schnitte sehr dünn (angebl. 1  $\mu$ ).

dem ausgeflockten Eiweißgel, dazwischen ist Wasser. Diese sichtbare Struktur steht höchstwahrscheinlich mit der lebendigen Ultrastruktur (Mizellarbau der Gallerte, Emulsoidbau des Sols) in gar keinem Zusammenhang. Man hat diese Strukturen vielfach als Abbilder der Schaum- und Netzstrukturen des lebenden Protoplasmas oder künstlicher Gallerten gedeutet. Das ist sicher falsch. Die sichtbare Gerinnungsstruktur ist immer viel gröber als die im Bereich des Kolloidalen liegenden Strukturen der lebenden Gebilde. Auf diesem Absinken des Dispersitätsgrades (Steigen der Teilchengröße) beruht ja gerade die Ausflockung.

Nun wäre auch dies nicht weiter störend für die Analyse des Zellaufbaues, wenn sich zwischen Organisation und Struktur eine scharfe Grenze ziehen ließe. Das ist aber, wie wir wissen, nicht der Fall. Sehr viele lebende Zellen zeigen Architekturbestandteile (Fäden, Mikrosomen aller Art), die von der Größenordnung der erwähnten Gerinnsel sind. Die Gerinnungsstrukturen verwischen also das Bild einer vielleicht vorhandenen feineren Organisation. Wenn nun noch hinzukommt, daß die Fixierung der Zelle selbst die gröbere Organisation vielfach zerstört, manche Organe überhaupt nicht oder nicht in ihren Abgrenzungen gegen andere Teile erhält, so wird klar, daß das Fixationsbild der Zelle sich nur unter ständigem Vergleich mit dem Lebenden verwenden läßt, um die Organisation der Zelle zu erschließen.

Wir wollen zunächst die gebräuchlichen Fixierungsmittel kennen lernen. Wir teilen sie nach rein empirischen Gesichtspunkten in einige Gruppen:

1. Gruppe: Hitze, Äthylalkohol (Methylalkohol, Azeton).
2. Gruppe: Säuren, Essigsäure, Ameisensäure, Pikrinsäure, Mineralsäuren.
3. Gruppe: Formalin (Formol) und Osmiumsäure.
4. Gruppe: Schwermetalle, als Kationen oder Anionen ( $\text{HgCl}_2$ , Chromsäure und ihre Salze, Kupfersulfat, Platinchlorwasserstoffsäure).

Wir wollen diese Gruppen durch einige Worte näher charakterisieren. Der Äthylalkohol fällt, bringt wie die Hitze die Eiweißlösungen irreversibel zur Koagulation, d. h. die Gerinnsel sind, außer unter chemischer Veränderung durch starke Alkalien und Säuren, unlöslich. Das ist überhaupt eine der Grundbedingungen, die irgend einen Körper als Fixierungsmittel brauchbar erscheinen läßt, da man die Schnitte oder dünnen Lamellen hinterher mit wässrigen Farblösungen behandeln muß, wobei die Teile sich nicht verändern dürfen. Die Eiweißkörper werden bei allen diesen Fällungen nicht nur physikalisch, sondern auch chemisch verändert. Allem Anscheine nach ist diese Änderung aber durch den Äthylalkohol nicht sehr eingreifend, wenigstens was das Reaktionsvermögen der gefällten Stoffe anbetrifft. Für farbenanalytische und mikrochemische Untersuchungen wird diese Gruppe daher bevorzugt. Die Säuren setzen wohl teilweise schon bedeutendere chemische Veränderungen.

Von besonderem Interesse ist die 3. Gruppe: Formalin ist eine wässrige Lösung von Formaldehyd. Läßt man Formaldehyd auf eine starke Eiweißlösung wirken, so wird diese in eine durchsichtige Gallerte verwandelt. Ähnlich ist die Wirkung auf tierische Gewebe. Durchsichtige Seetiere bleiben bei Behandlung mit Formaldehyd wasserklar. Bei dieser Einwirkung werden die Eiweißkörper methyliert,  $\text{CH}_3$ -Gruppen werden angelagert. Bei der Einwirkung des Osmiumtetroxyds ( $\text{OsO}_4$ ) auf Zellen werden diese äußerlich ganz ähnlich verändert, wie bei der Formaldehydwirkung. Gleichzeitig wird das Osmiumtetroxyd reduziert, viele Teile des Gewebes werden geschwärzt oder gebräunt, durch Einlagerung sehr fein (kolloidal) verteilten metallischen Osmiums in die Teile.

Die letzte Gruppe, die Schwermetallsalze, die Chromsäure und ihre Salze verändern die Eiweißkörper sehr stark. Sie verbinden sich mit ihnen. Alle sind energische Fällungsmittel. Die feineren Vorgänge dabei sind nur sehr ungenau bekannt.

In den vorstehenden Bemerkungen wurden die zur Fixierung von Geweben angewandten Mittel vor allem nach chemischen Gesichtspunkten zu charakterisieren versucht. Danach wäre Alkohol das beste Fixierungsmittel. Es kommt aber für die weitaus meisten Fälle gar nicht darauf an, die die Zelle zusammensetzenden Stoffe chemisch unverändert niederzuschlagen. Das Ziel der Fixation ist vielmehr meistens ein morphologisches, nämlich die Organisation der Zelle möglichst zu erhalten. Dieser Forderung werden andere Mittel besser gerecht. Gewöhnlich wendet man Gemische an<sup>1)</sup>. Diese Gemische sind nach rein praktischen Erfahrungen zusammengesetzt, wie die ganze histologische Methodik mehr der Empirie einer Köchin gleicht, als dem rationellen und planvollen Walten des analysierenden Chemikers. Es scheint aber, als ob manche Gemische, die von verschiedenen Autoren angegeben wurden, den Aufbau der Zellen ganz gut erhalten<sup>2)</sup>.

Die Wirkung der Fixationsmittel experimentell zu erschließen, versuchte der Botaniker Alfred Fischer (sein Buch erschien 1899). Er untersuchte die Wirkung der Fixierungsmittel auf Lösungen verschiedener Eiweißkörper in Wasser. Seine Resultate führten ihn

<sup>1)</sup> Im Anhang einige Rezepte.

<sup>2)</sup> Z. B. die Chromosmiumessigsäure.

zu einem vernichtenden Urteil über die Eignung der histologischen Methoden, den Zustand und Aufbau der lebenden Zelle, des Protoplasmas, klarzustellen. Dieser Schluß ist nur zum Teil berechtigt, jedenfalls unvollständig. Das Protoplasma ist nicht eine einfache Lösung von Eiweißkörpern in Wasser, ein Hydrosol. Es gleicht, wie wir früher gesehen haben, mehr einem sehr stark gequollenen Körper, einer Gallerte, wenigstens befinden sich in allen Protoplasmen große Teile dauernd oder zeitweise in einem derartigen physikalischen Zustand. Die praktische Erfahrung zeigt, daß eine Zelle, die man mit geeigneten Fixierungsmitteln behandelt, nicht wie ein Tropfen einer dünnen Eiweißlösung ein Häufchen von Niederschlägen ergibt, sondern daß sie ihre äußere Gestalt fast in allen Fällen behält und vieles aus ihrer Organisation, soweit man sie am lebenden Objekt bereits erkennen konnte, erhalten bleibt. Es muß immer wieder betont werden, daß die ultramikroskopische Struktur der einzelnen Zellteile, ihr Aufbau als kolloidales System bei der Fixierung immer zerstört wird und daß etwas anderes, gröberes an seine Stelle tritt. Was bei den Untersuchungen des erwähnten Forschers auch ganz außer Betracht blieb, war, daß am Aufbau des Protoplasmas Fettkörper, die Lipoide, einen bedeutenden Anteil haben. Nun neigen zwar disperse Systeme mit Fetten sehr zu Änderungen ihres Baues und zur Entmischung. Es ist aber denkbar, daß gerade die Lipoide es dennoch in vielen Fällen möglich machen, selbst sehr zarte, d. h. sehr wasserreiche Zellorgane, zwischen Fetthäutchen, gleichsam wie in Formen zur Erstarrung zu bringen. Es sei hier an das Verhalten der Plastosomen erinnert, die man nur durch besondere Verfahren erhalten kann.

Um das ausgeführte zu verdeutlichen, diene die Analyse des Vorgangs bei der Fixierung des Kerns. Es sind darin früher ein Kerngerüst unterschieden worden, das aus verschiedenen Substanzen besteht, und der Kernsaft, der durch seinen Turgor die Membran gespannt hält. Wir setzen diese Ansicht als richtig voraus. Der Kernsaft ist dann ein Sol, eine frei in sich verschiebliche Flüssigkeit, das Kerngerüst eine mehr oder weniger wasserreiche Gallerte. Wenn ein solches System nun mit Fixierungsmitteln behandelt wird, so kann das Kerngerüst lediglich naturgetreu erhalten bleiben, gerade so, wie es möglich ist, einen dünnen Gelatinefaden zur Erstarrung zu bringen. Aus dem Eiweißsol aber wird ein Niederschlag flockig ausfallen und die Zwischenräume zwischen den Gerüstteilen mehr oder weniger dicht ausfüllen. Nur wenn die im Kernsaft gelösten Eiweißkörper vollständig entfernt werden, erscheint das Gerüst auf einem optisch leeren Hintergrund. Solche Gerinnsel entstehen in vielen Hohlräumen. Als Inhalt von mit Flüssigkeit erfüllten Hohlorganen sind sie eine gewöhnliche Erscheinung. Auch im Bindegewebe zwischen den Fibrillen sind sie oft zu bemerken. Diese Gerinnsel sind also insofern Kunstprodukte, als sie mikroskopische Strukturen vortäuschen, wo submikroskopische, kolloidal-disperse Inhomogenitäten, noch dazu in der frei verschieblichen Solform in der lebenden Zelle vorhanden waren. Sie sind keine reinen Kunstprodukte, als ja dort, wo sie entstanden sind, ausflockbare Körper vorhanden waren, deren chemische Natur unter Umständen an der Reaktion dieser Gerinnsel nachgewiesen werden kann. Man kann sagen, für den Biologen, der die Zellarchitektur studiert, haben solche Gebilde den Wert von Kunstprodukten, für die chemische Erforschung der Zellsubstanzen und deren Lokalisation sind sie jedoch keine. Diese etwas knifflische Unterscheidung muß gemacht werden, wenn überhaupt eine Verständigung über die Probleme der Zellarchitektur möglich sein soll.

Das Fixationsbild der Zelle ist also das Produkt der Einwirkung der Fixationsmittel auf das lebende System, insofern ist es ein Kunstprodukt. Der Zustand dieses Systems im Augenblicke der Fixation ist aber von außerordentlich großer Bedeutung. Wenn man genau wüßte, wie die Fixationsmittel auf die in Betracht kommenden dispersen Zustände der in der Zelle vorhandenen Stoffe und auf die Architektur, die sie aufbauen, einwirken, so könnte man aus dem Fixationsbild, das sicher ein sehr grobes Zerrbild des vorhanden Gewesenen ist, sehr vieles auf die Architektur der lebenden Zelle schließen. Leider ist das nicht der Fall. Es ist aber nicht aussichtslos, auf diesem Wege weiterzukommen.

Im Fixationsbild erscheinen mithin folgende Fehler:

1. Die in ihrer Form erhaltenen Zellorgane, vor allem das Grundplasma, zeigen an Stelle der Ultrastruktur eine grobe Gerinnungsstruktur.
2. Es sind Architekturteile der Zelle ganz beseitigt (herausgelöst), z. B. Glykogen nach Behandlung mit wässrigen Lösungen.
3. Form und Zusammenhang der Architekturteile werden verändert, z. B. Schrumpfung des Kerns, der ganzen Zelle.
4. Es treten neue Gebilde auf, z. B. Granula, an Stellen, an denen ein Sol sich befand (Übergang dieser Kategorie von Kunstprodukten zu Nr. 1).

Alles das kommt nebeneinander vor und ist eine Wirkung der Fixierungsmittel. Sie wird verstärkt durch die Behandlung mit Alkohol, Benzol, Xylol, Chloroform, heißem Paraffin, die bis zur Herstellung des fertigen Schnittpräparates nötig wird. Vor allem werden durch diese Mittel alle Lipoide, also sehr wesentliche Bestandteile des Zellkörpers entfernt.

Das erhaltene Bild, das dann durch die Färbung näher analysiert wird, ist also ein recht unvollkommenes Abbild der lebenden Zelle. Das gilt aber nur für die eigentliche feinere Anatomie der Zelle selbst. Die Anfertigung des Präparates hat ja nur in einem Teil der Fälle dieses Ziel. Wir müssen hier drei Stufen unterscheiden, in dem, was durch das Präparat gezeigt werden soll:

1. Zellanatomie.
2. Verhältnis der Zellen zueinander, Aufbau der Gewebe.
3. Aufbau der Organe aus Geweben.

Wir wollen das etwas näher auseinandersetzen. Ein gefärbtes Schnittbild durch die Magenwand soll den Aufbau dieses Organs aus den Schichten zeigen und die Gewebe in den Schichten deutlich erkennen lassen. Es ist dabei wünschenswert, daß die einzelnen Zellen in ihrer Form und Lage zueinander erhalten bleiben. Es ist aber keinesfalls nötig, daß die einzelnen Zellen ein getreues Abbild ihrer lebenden Organisation zeigen. Es genügt vielmehr, wenn wir von ihnen ein solches Bild gewinnen, daß sie immer wieder erkannt werden können. Was dieses Bild bedeutet, kann nur eine Spezialuntersuchung ergeben, die von der lebenden Zelle ausgeht. Gerade die Epithelzellen, die den Hohlraum des Magens begrenzen, sind dafür ein Beispiel. Wenn sie in lebensfrischem Zustande fixiert werden, so zeigen sie an ihrem freien Ende einen charakteristischen Pfropf. An diesem Pfropf können sie immer wieder erkannt werden, z. B. in den Magenschleimhautinseln der Speiseröhre. Es ist aber eine bisher ungelöste Frage, was dieser Pfropf bedeutet. Damit sei die Erörterung des Fixationsverfahrens abgeschlossen.

**35. Die Färbung.** Wir hörten, daß die Fixation die Zelle optisch differenziert. Sie tut das durch Herstellung von Brechungsunterschieden zwischen bestehenden oder künstlich erzeugten Bauteilen. Einige Fixationsmittel geben auch Färbungen, d. h. Unterschiede im Absorptionsvermögen der Teile. Die Osmiumsäure ist ein solches Mittel. Im allgemeinen benutzt man jedoch Farbstoffe, um solche Absorptionskontraste hervorzubringen. Der praktische Gang der Untersuchungen ist dann so, daß das Objekt fixiert, in dünne<sup>1)</sup> Schnitte zerlegt wird und daß diese dann gefärbt werden. Die Farbe wirkt also auf fixierte und mit mannigfachen Reagenzien behandelte Objekte ein. Der gefärbte Schnitt wird dann in der Regel aufgehellt und in diesem Zustand erst der mikroskopischen Untersuchung unterworfen.

Wir wollen die Farbstoffe in vier Gruppen teilen:

1. Farbstoffe aus Tieren und Pflanzen, Karmin, Hämatoxylin. Das Karmin war der erste Farbstoff, der zum Färben histologischer Objekte ver-

<sup>1)</sup> 5—20 · 10<sup>-3</sup> mm, selten dicker oder dünner.



wandt wurde. Gelegentlich einer Injektion der Gefäße mit einer durch Karmin rot gefärbten Injektionsmasse war Karminlösung durch die Gefäßwand durchgetreten und hatte die Kerne des umliegenden Gewebes gefärbt. Diese Beobachtung (Grenacher 1858, zitiert nach Frey 1873) zeigte die Möglichkeit, Gewebebestandteile durch Färbungen hervorzuheben und wurde zum Ausgangspunkt der Färbemethoden der Histologie. Diese selbst sind Nachahmungen der technischen Färbungen. Karmin, der zuerst ausschließlich angewandte Farbstoff, ist ein tierisches Produkt (aus *Coccus cacti*, der Koschenilleschildlaus). Der wichtigste Farbstoff dieser Gruppe ist das Hämatoxylin, ein Pflanzenfarbstoff (aus *Haematoxylon Campechianum*).

Als zweite Gruppe nennen wir: Die synthetischen Farben (sogenannte Anilinfarbstoffe oder Teerfarben).

Als dritte: Die Metallimprägnationen.

Als vierte: Die Metallniederschläge.

Die drei ersten Gruppen sind Färbungen im engeren Sinne. Die vierte Gruppe ist die von Camillo Golgi (1873) erfundene „schwarze Reaktion“, bei der ein Niederschlag von doppelchromsaurem Silber in kapillaren Spalträumen um Nervenzellen erzeugt wird. Auch Sekretkapillaren von Drüsenzellen können so als undurchsichtige Fäden dargestellt werden. Die Methode ist eine Silhouettenmethode. Wir werden ihrer bei Besprechung des Nervensystems noch Erwähnung tun.

Die Theorie der technischen und somit auch der histologischen Färbungen ist ein sehr umstrittenes Gebiet. Es stehen sich die Theorien der Färbung als einer chemischen Reaktion und als einer Adsorptionserscheinung, Bindung durch Oberflächenkräfte gegenüber. Viele Tatsachen zeigen indes die Abhängigkeit der Färbung von der chemischen Beschaffenheit, nicht nur vom physikalischen Zustand des zu färbenden Objektes und des Farbstoffes. Im übrigen hängt auch die Adsorption nicht nur vom Zerteilungsgrad, sondern auch von der Art der miteinander reagierenden Stoffe ab, und nach unseren früheren Bemerkungen<sup>1)</sup> ist diese Unterscheidung wohl nicht so grundlegend, wie es zunächst aussieht. Wir müssen uns hier auf die histologisch wichtigen Tatsachen und ihre Zusammenstellung beschränken.

Nach dem Vorgang von Ehrlich unterscheidet man saure und basische Farben. Beide Gruppen sind Salze. Bei den sauren Farben ist der Säurerest, bei den basischen der Basenrest der färbende Bestandteil. Die sauren sind also nach dem Schema  $\text{Na}-\text{R}$  gebaut, wobei R ein Farbsäurerest ist.  $\text{R}-\text{Cl}$  sind dann die basischen Farben; R bedeutet hier einen Farbbasenrest.

Basische Farben sind z. B. Methylenblau, Toluidinblau, Methylgrün, Saffranin (rot); saure Farben sind Eosin, Orange G, Fuchsin S, Lichtgrün. Ein Beispiel für eine Färbung als chemische Reaktion ist die Färbung des Knorpels mit Methylenblau oder anderen basischen Farben. Hier findet höchstwahrscheinlich eine Bindung des Farbstoffes an die Chondroitinschwefelsäure statt, oder an eine andere Säure, die man an deren Stelle in den Knorpel einführen kann (Hansen, Moellendorff). Auch die Färbung der Nukleine des Kerns durch Methylgrün und andere basische Farben scheint eine wirkliche chemische Reaktion zu sein.

Im allgemeinen ist es jedoch wahrscheinlich, daß ein großer Teil der Färbungen keine chemischen Reaktionen im gewöhnlichen Sinne sind, sondern Oberflächenwirkungen, Adsorptionen. Solche Wirkungen gehen vor allem von gequollenen Substanzen aus und Substanzen, die mit Wasser durchtränkt sind, wie es auch die Flöckchen der irreversiblen Gele sind, die in den

<sup>1)</sup> S. 40.

die Poren begrenzenden Wänden riesige Oberflächen entwickeln. An diese lagern sich die Farbstoffe an.

Kolloidale Färbungen sind auch die Metallimprägnationen<sup>1)</sup>. Die Färbung durch das kolloidale Metall erfolgt so, daß durch Reduktion von Metallsalzen (Gold- und Silbersalzen) im Objekt, das Metall in kolloidaler Zerteilung in den Geweben frei wird. So liefern z. B. Goldimprägnationen klare, blaue und violette Farbtöne. Durch Steigen der Teilchengröße des reduzierten Metalles ist der Übergang zu den Niederschlägen gegeben.

Die Schnelligkeit, mit der die Farbstoffe sich mit den verschiedenen Teilen vereinigen, ist sehr verschieden, ebenso die Zähigkeit, mit der sie festgehalten werden. Durch Kombination verschiedener Farben nacheinander und nebeneinander gelingt es, auch wenn keine chemischen Reaktionen im Spiele sind, wohlcharakterisierte Färbungen der verschiedenen Teile eines Dünnschnittes zu erhalten. Darauf nämlich kommt es an, bestimmte Teile durch die Färbung hervorzuheben. Ist alles fast oder ganz gleichmäßig gefärbt, so ist die Färbung unbrauchbar.

Das Farbenbild, das aus dem histologischen Präparat entsteht, ist also durchaus vieldeutig. Ein Gebilde kann fast nie durch Färbung allein charakterisiert werden. A. Fischer hat gezeigt, daß man große Körner eines mit einem Fixierungsmittel aus seiner Lösung gefällten Eiweißkörpers anders gefärbt bekommen kann als kleine, wenn man sie mit einem Zweifarbgemisch behandelt (Abb. 49). Dieser Effekt hängt wohl mit der Geschwindigkeit zusammen, mit der die Farbstoffe in die zu färbenden Gebilde ein- und aus ihnen auswandern.

Die Färbung ist überdies noch der Willkür preisgegeben. Man unterscheidet progressive und regressive Färbungen. Unter progressiver Färbung versteht man die Art der Färbung, bei der das Objekt so lange in der Farblösung bleibt, bis die gewünschte Färbung da ist. Dieser Zustand wird festgehalten und nur die anhängende Farblösung abgespült. Dabei hat man in der Dauer des Farbadetes ein Mittel in der Hand, Willkürliches zu erzielen. Färbt man lange genug, so bekommt man in den meisten Fällen alles dicht gefärbt. Umgekehrt geht die regressive Färbung vor. Sie färbt alles sehr stark („überfärben“) und zieht dann die Farbe, z. B. mit Alkohol, bis zum gewünschten Grade wieder aus. Auch dabei hat man es zum guten Teil in der Hand, was gefärbt, was nicht gefärbt wird. Die Schnelligkeit des Ein- und Auswanderns in die einzelnen durch die Fixation entstandenen Fällungsgebilde ist dabei das Ausschlaggebende. Sie hängt wohl zum Teil von der Größe der ultramikroskopischen Poren in den Gerinnseln ab. Für die Färbung, die bei einer dieser Färbungsmethoden zustande kommt, ist also die Reihenfolge maßgebend, in der sich die einzelnen fixierten Zellteile mit Farbe beladen und sie wieder abgeben. Als scharfe Reaktion ist eine Färbung nur dann zu gebrauchen, wenn viele Teile die Farbe überhaupt nicht annehmen oder vor allem überhaupt nicht wieder abgeben. Ob sie das tun, hängt natürlich von dem Mittel ab, mit dem die Farbe ausgezogen — womit „differenziert“ — wird. So ist man in der Lage, „spezifische“ Färbungen zu erzielen. Welcher Art die dabei ablaufenden Reaktionen im einzelnen Falle sind, darüber hat man kaum Vermutungen.

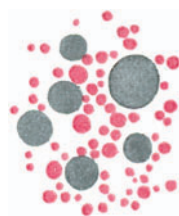


Abb. 49. Allmähliche Fällung einer 40%igen Deuteroalbumoselösung mit Platinchlorid durch steigende Konzentration. Färbung mit Methylgrün, Fuchsin S; große Granula grün (schwarz gezeichnet), kleine Granula rot. 600 $\times$ . Nach A. Fischer.

<sup>1)</sup> Farbstoffe und Metalle haben viele gemeinsame Eigenschaften (vor allem optische).

Der Erfolg der Färbung hängt auch von der Vorbehandlung ab, vor allem der Fixation. Hierbei mag auch die Dichte von Bedeutung sein, in der die Eiweißkörper gefällt wurden, die Porengröße, von der weiter oben die Rede war. Aber auch chemische Vorgänge spielen sicher mit, die Fixierung wirkt dann als Beizung.

In der Färbetechnik versteht man unter Beizung die Vorbehandlung der zu färbenden Faser mit einem Stoffe, wenn diese die Farbe nicht ohne weiteres aus dem Farbbade an sich zieht. Es gelingt in vielen Fällen, den Farbstoff fest mit der Faser zu verbinden, wenn man sie vorher mit der „Beize“ belädt. Solche Beizen sind Tannin, Aluminiumverbindungen, Chromverbindungen. Die Beize verbindet sich mit der Farbe zu einem unlöslichen Körper. Die so entstehenden Farben nennt man Farblacke. In der histologischen Technik wird von dieser Möglichkeit ausgedehnter Gebrauch gemacht.

Alle Hämatoxylinfärbungen sind Beizenfärbungen. Hämatoxylin färbt für sich allein überhaupt nicht oder nur diffus, d. h. alles gleichmäßig. Die meisten Hämatoxylinfarblösungen enthalten Alaun. Meist wird aus saurer Lösung (an der deutlich roten Farbe kenntlich) gefärbt, und die Farbe mit alkalischem Wasser, kalkhaltigem Brunnenwasser, im Schnitt fixiert. Die so entstehenden Farben sind Tonerdelacke. Auch Chromlacke, Eisen- und Kupferlacke sind im Gebrauch, sowie Lacke aus Hämatoxylin und Molybdänverbindungen.

Eine besondere Bedeutung hat eine Hämatoxylineisenlackfärbung (Heidenhain) erlangt. Sie wird erzielt, indem die Schnitte mit einer Eisen-(Ferri-)Salzlösung gebeizt und dann mit einer Hämatoxylinlösung gefärbt werden. Der Schnitt wird dabei ganz schwarz. Dann wird er mit derselben Eisenlösung differenziert. Dabei werden die verschiedenen Teile des Schnittes verschieden schnell entfärbt. Im Verein mit einer geeigneten Vorbehandlung (Fixierung) kann man so ziemlich alles mit dieser Farbe darstellen, was man will. Darauf beruht ihr Wert. Sie ist aber alles andere als spezifisch. Wenn man noch die „richtig gelungenen“ Stellen aus zahlreichen Präparaten, die dabei oft wahrhaft „aus einem Brautgemach ins andere gequält“ werden, heraus sucht, so kann man an den Präparaten damit zeigen, was man eben will (Boveri 1900, Stauffacher). Ähnliches gilt für das Molybdänhämatoxylin (Held).

Durch eine geeignete Zusammensetzung des ganzen Verfahrens kann man auf eine dieser Weisen spezifische Färbungen für bestimmte, vorher genau bekannte Gebilde herstellen, z. B. für Markscheiden von Nervenfasern und Bindegewebsfasern. Da die Hämatoxylinfärbungen meist sehr dunkel und gut haltbar sind, so haben sie für die mikroskopische Anatomie große Bedeutung gewonnen.

Doppel- und Mehrfachfärbungen werden viel angewandt. Vor allem solche Kombinationen, bei denen der eine Farbstoff den Kern, d. h. die chromatische Substanz des Kernes färbt, der andere mit größerer oder geringerer Auswahl und Verschiedenheit im Ton alles übrige. Wenn dabei Farben ausgewählt werden, die chemische Reaktionen mit den Bestandteilen der fixierten Gewebe eingehen, so kann man von einer mikrochemischen Differenzierung sprechen. Leider liegen nur die Anfänge dazu vor, es ist auch fraglich, ob man weiter kommen kann, als saure (basophile) und basische (azidophile) Gebilde zu unterscheiden. Von besonderer Bedeutung sind hier die Untersuchungen von Paul Ehrlich geworden. Ein von ihm und anderen angegebenes Gemisch aus zwei sauren und einer basischen Farbe (Fuchsin S, Orange G und Methylgrün, „Triazidfärbung“) wird zu solchen Untersuchungen viel gebraucht. Beim Mischen der Farblösungen setzen sich diese um und Farb-Basen und Säuren bilden neue Körper, die mit den fixierten Zellbestandteilen reagieren. Wie weit alles das aber wahre chemische Reaktionen sind, ist umstritten.

Mikrochemische Reaktionen auf andere als Eiweißkörper sind fruchtbringender geworden. Fette werden durch ihre Reaktion mit Osmiumsäure

(Schwärzung) erkannt oder durch sogenannte Fettfarbstoffe (z. B. Sudan). Das sind Farbstoffe, die in Alkohol etwas, in Wasser gar nicht löslich, in Fetten und fettlösenden Substanzen dagegen sehr leicht löslich sind. Nach den Gesetzen der Verteilung bei verschiedenen Löslichkeiten wandern sie in die Fetttropfchen ein, wenn man die Schnitte, die sie enthalten, mit der alkoholischen Lösung behandelt. Auch Kohlehydrate (Stärke, Glykogen, Zellulose) können mikrochemisch nachgewiesen werden. Ebenso gilt das für manche Ionen und Metalle, z. B. Eisen, das in der Form von Hydroxyd oder anderen Verbin-



Abb. 50. 4 Bilder derselben Zellform bei verschiedener Behandlung. Spermato gonien von *Helix hortensis* durch Ausschütteln aus der Zwitterdrüse isoliert, a frisch in Ringerlösung; b frisch in Ringerlösung, Zusatz von Neutralrot, Vitalfärbung; c frisch in Ringerlösung, Zusatz von verdünnter Essigsäure; d fixiert mit Sublimat-Formol, eingebettet, geschnitten, Färbung mit Methylgrün, Fuchsin S, Orange G (Triazid). (Die eckige Form der Zelle erklärt sich aus der Lage in der Drüse. Von der Färbung ist nur die rote Farbe wieder gegeben.) a, b, c 1000 $\times$ , d 1300 $\times$ .

dungen in manchen Zellen vorkommt. Immer handelt es sich hier aber um Dinge, die zwar wichtige Phasen des Zellenlebens, nicht aber die eigentliche Organisation der Zelle betreffen.

**36. Das Fixations-Färbungsbild der Zelle.** Wir haben im zweiten Kapitel eine Übersicht über die Zellorganisation uns zu verschaffen gesucht. Hier ist noch nun einiges nachzutragen, was erst nach Kenntnis der Methoden verständlich wird, mit denen die zugrunde liegenden Tatsachen gewonnen wurden.



Abb. 51. Zwei Kerne einer Salamandlarve. Fixierung mit Chromosmiumessigsäure (Rezept von Meves) 7 Tage. Färbung mit Saffranin. Das „Chromatin“ ist rot, das „Linin“ grau. Man beachte, daß in b das „Chromat“ in sehr viel weniger Klumpen zusammenge laufen ist als in a, in b ist also viel mehr „Linin“ zu sehen. a stammt aus dem Inneren eines Knorpels (Kopf), b aus dem Gewebe daneben. Wirkung des Fixierungsmittels! 1200 $\times$ . Vierl. gez.

Mit dem „Fixationsfärbungsbild“ der Zelle haben wir uns nun zu beschäftigen (Abb. 50).

Die Organisation des Kerns hatten wir im wesentlichen so dargestellt, wie sie im Fixations-Färbungsbild erscheint, eine Kernvakuole mit dem chromatischen Apparat in Form eines Gerüstes oder Netzwerkes. Diese Lehre geht im wesentlichen auf Flemming zurück. Chromatin nannte er den Bestandteil, den er nach seiner Methode <sup>1)</sup> rot gefärbt erhielt. Dieses Chromatin sollte auf einem nicht mit basophilen Farben färbbaren Fadenwerk auf-

<sup>1)</sup> Fixierung mit Chromosmiumessigsäure, Färbung mit Saffranin.

sitzen, dem Achromatin (Linin, Schwarz) (Abb. 51). Neben diesen Teilen finden sich die Nukleolen, meist dem Netz angelagert. Der übrige Teil der Kernvakuole wurde dann von Flüssigkeit, dem Kernsaft, erfüllt gedacht.

Zu diesen Bestandteilen kamen nun im Laufe der Zeit noch eine ganze Reihe von Dingen hinzu. Das Chromatin wurde färberisch so dargestellt, daß es aussieht, als wenn es aus kleinen Körnchen bestände, den Chromiolen. Zu dem Basichromatin, den Basichromiolen traten das Oxychromatin, die Oxychromiolen. Diese und Bestandteile des Nukleolus wurden auch als Plastin (Zacharias) dem Chromatin gegenübergestellt, genetische Beziehungen der einen Gebilde zu den anderen aus den Färbungsbildern herausgelesen, Theorien erdacht, die wesentliche Vorgänge des Zellenlebens auf Umsetzungen zwischen diesen Stoffen zurückführten (Růžička 1910).

Die Tatsachen, die das mikroskopische Bild des lebenden Kerns und sein Verhalten bei experimentellen Eingriffen (vgl. dazu Groß 1917), zur Theorie der Kernorganisation liefern, sind dürftig. Viele lebende Kerne sind optisch leer, auch im Dunkelfeld (Della Valle nach Spek, 1920). In anderen sieht man verschiedene Körperchen größerer und feinerer Art, zuweilen zahlreiche feine Körnchen<sup>1)</sup>. Ein Netz oder Gerüst ist meist nicht sichtbar, doch wird es bei O<sub>2</sub>-Mangel gerade so, wie der Umriß des Kerns deutlich (Zellen des Tritonschwanzes nach Groß). Da diese Zellen hinterher weiterleben, so kann man

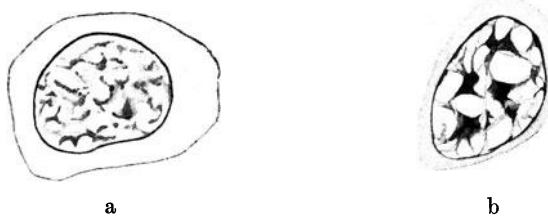


Abb. 52. Kerne aus demselben Knorpelstück einer Salamanderlarve. a lebensfrisch; b nach Fixierung mit Chromosmiumessigsäure und Färbung mit Triazid. 1000×. (P.)

nicht sagen, das Sichtbarwerden des Kerngerüsts sei eine Absterbeerscheinung. Dasselbe gilt für die Sichtbarkeit der Kernteilungsfiguren. Die Kerne und die Teilungsfiguren der Bindegewebszellen sind im Tritonlarvenschwanz immer sichtbar (vgl. Abb. 89). Bei den Epithelzellen ist das nur bei O<sub>2</sub>-Mangel der Fall. Da der Angelpunkt der ganzen Lehre vom chromatischen Apparat des Kerns dessen Verhalten bei der Teilung ist, so ist dieser Befund von Wichtigkeit. Bei der Besprechung der Teilung der Zelle (S. 90) werden wir den Chromatinzyklus näher betrachten und auch seiner Bedeutung für die Vererbungslehre einige Bemerkungen widmen. Es ist wohl sicher, daß der chromatische Apparat im lebenden Arbeitskern wirklich vorhanden ist, wenn auch nicht immer so, wie das Fixations-Färbungsbild ihn zeigt. Dasselbe gilt für die Nukleolen. Es ist kein Zweifel, daß die Sichtbarkeit der verschiedenen Gebilde eine Frage der Lichtbrechungsunterschiede ist. Sind solche nicht vorhanden, was bei stark hydratisierten Eiweißkörpern der Fall ist — alle Eiweißsole sind im Dunkelfeld optisch leer — so können doch mancherlei Grenzflächen zwischen chemisch und physikalisch verschiedenen Dingen da sein und man sieht doch nichts (vergl. Abb. 52).

Der flüssige Kernsaft ist auch sicher vorhanden. Vielleicht nimmt seine Stelle in manchen Fällen eine steife Gallerte ein (Groß 1917). Was ist nun aber mit den vielen anderen Dingen, die beschrieben worden sind?

<sup>1)</sup> Sie entsprechen nach Groß und Brüel den Oxychromiolen.

Die ganze Frage hängt zusammen mit dem unseligen Substanzbegriff, wie er durch die ältere Zellenanatomie geschaffen wurde. So bedeutet Chromatin ursprünglich eine Summe von körperlichen Gebilden, die auf eine besondere Weise sichtbar gemacht werden können, nämlich durch Färbung mit basischen Farben. Die Bezeichnung ist chemischen Begriffen nachgebildet und alle diese Ausdrücke, Chromatin, Plastin, Linin, Amphipyrenin<sup>1)</sup> sollen wohl auch eigentlich so etwas bedeuten, wie eine Substanz im chemischen Sinne. Man vergleiche Wortbildungen wie Albumin, Globulin usw. Das geht aber ganz und gar nicht an. Man darf sich nicht vorstellen, daß lebende Organe jemals aus nur einer Substanz im chemischen Sinne bestünden. So kommt es, daß Organisationsbegriffe mit chemischen Begriffen vermengt worden sind. Wir definieren heute mit Boveri das Chromatin oder den chromatischen Apparat als denjenigen Bestandteil des Kerns, der bei der Teilung der Zelle zu den Chromosomen umgebildet wird. Was das Linin oder Achromatin dabei zu bedeuten hat, ist zweifelhaft. Hat das Chromatin im Arbeitskern den Zustand einer wasserreichen Gallerte, so ist es sehr wohl möglich, daß bei bestimmten Fixierungen folgendes geschieht: Das disperse System, an dessen Aufbau auch Lipotide beteiligt sein werden, wird so entmischt, daß Brocken, die gewisse Bauanteile des zerstörten Systems vorwiegend enthalten, als Körnchen auf einem Fadenwerk sitzend gefunden werden. Fäden und Körnchen bestehen dann aus verschiedenen chemischen Substanzen. Solche Trennungen sind ja das Wesen einer Entmischung (Abb. 51).

Es wird meistens, und wohl mit Recht, angenommen, daß das Chromatin seine besondere Färbbarkeit seinem Reichtum an Nukleinen und Nukleinsäuren verdankt. Nun wird aus der Entwicklungsgeschichte der Eizelle ein Vorgang beschrieben, in dem Chromatin aus dem Kernraum auswandert (Abb. 36). Offenbar handelt es sich um einen Transport saurer Substanzen — andere Charakteristika stehen uns nicht zu Gebote — aus dem Kernraum in das Protoplasma. Auch das können Nukleine sein. Später läßt sich dann der chromatische Apparat des Eies nicht mehr basophil färben. Alles das kollidiert nur mit dem Begriff Chromatin = chemischer Substanz. Das Zellorgan, das wir den chromatischen Apparat nennen, bleibt erhalten, ob er nun viel oder wenig Substanzen enthält, die sich mit Methylgrün färben lassen. Das mag durch einen Vergleich mit den Verhältnissen des ganzen Körpers deutlicher gemacht werden. Der Knochen enthält, wie bekannt, normalerweise reichliche Mengen Kalksalze in seiner Grundsubstanz gebunden. Man kann sehr schöne Präparate des Knochenskelettes eines Embryos herstellen, wenn man es mit Alizarin färbt. Es ist dies eine Reaktion des Kalkes mit dem Alizarin. Nun gibt es Krankheiten, Osteomalazie, bei denen der Kalkgehalt dieses Organs schwindet. Ebenso wenig, wie man hier sagen kann, der Knochen sei fort, weil man im Präparat nichts Rotes mehr sieht, kann man sagen, der chromatische Apparat sei fort, weil man nichts Grünes oder Blaues mehr sieht. Das Chromatin oder besser der chromatische Apparat ist ebenso ein biologischer Organisationsbegriff, wie der Knochen.

Es mag noch hinzugefügt werden, daß in der befruchteten Eizelle die Menge der Kernsubstanzen während der Furchung zunimmt, während die Menge der Zelleibsubstanz sich gleichbleibt. Trotzdem ist die mit den analytischen Methoden der Chemie nachweisbare Menge der Nukleine zu Beginn und zum Schluß der Furchung gleich. Hier hat der chromatische Apparat eine große Massenvermehrung erfahren, es sind ja ebensoviele Kerne entstanden, wie Zellen, und jeder hat die Größe des Kernes der Mutterzelle erreicht. Der Bedarf an Nukleinen ist dabei offenbar aus dem im Zelleib befindlichen Vorrat gedeckt worden. Hier wird es besonders deutlich, was ein Vorgang der Organvermehrung (Wachs-

<sup>1)</sup> Die Substanz der Nukleolen.

tum, Neubildung, Neuorganisation) ist, im Gegensatz zu einem Stofftransport zwischen den Zellorganen.

Was ist nun aber das Oxychromatin? Der lebende Kern enthält sicher eine Flüssigkeit, die durch ihren Turgordruck die Kernmembran gespannt erhält. Das sieht man an isolierten Kernen, wie sie in einem frischen Zupfpräparat meistens umherschwimmen. Wird eine solche Flüssigkeit mit Fixierungsmitteln behandelt, so tritt das ein, was wir S. 52 bereits geschildert hatten, das Eiweiß wird ausgefällt und erscheint in Form von Flöckchen und Granulis zwischen den Maschen des basophilen Chromatins. Man kann von vornherein erwarten, daß der Kernraum im Fixationsbild nicht optisch leer erscheint (Abb. 53). Dann wäre das Oxychromatin ein Kunstprodukt nach

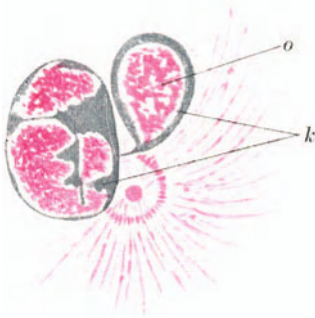


Abb. 53. Kern und Sphäre einer Wanderzelle von Salamandra. Sublimat, Triazid. 2300  $\times$ . Im Kern (*k*) das Basichromatin und das Oxychromatin (*o*, rot) (Nach Heidenhain.)

Art unserer Kategorie 4 (S. 53). Es ist aber noch etwas anderes möglich, das an die Punktierungsbilder des lebenden Kerns sich anschließt. Es wird dabei angenommen, daß die Punkte der optische Ausdruck von Mikrosomen oder großen Ultramikronen sind, was nach dem, was wir im ersten Abschnitt über die Theorie der optischen Abbildungen erfahren haben, durchaus noch nicht der Fall zu sein braucht. Diese Teilchen können ein Organ-system bilden, dessen Einzelorgane im Kernsaft schwimmen. Oder es handelt sich um Bruchstücke eines größeren Gerüstes, wie wir sie uns im Abschnitt über die Theorie der lebendigen Substanz ausgemalt haben. Was man im gefärbten Präparate sieht, sind dann solche agglutinierte und mit Gerinnseln verbackene Teilchen. Was sie aber zu bedeuten haben, weiß man nicht. Den Ausdruck Platin in seiner Vieldeutigkeit läßt man am besten ganz fallen.

Wir sind auf die Fragen des Kernbaues und seiner Erscheinung im Fixationsfärbungsbild etwas genauer eingegangen, weil sie von grundlegender Bedeutung dafür sind, was mit den Methoden der Fixations-Färbungshistologie erreicht werden kann, und was man im Auge behalten muß, wenn man ihre Resultate für ein wirklich biologisches Verständnis der Zelle und ihres Lebens erreichen will. Sie beziehen sich ganz ebenso auf die übrigen Zellbestandteile, so daß wir diese wesentlich kürzer behandeln können.

Was am Zelleib im fixierten und gefärbten Präparate wirklich der lebenden Struktur entspricht, ist vielleicht noch schwerer zu sagen, als beim Kern. Das betrifft vor allem das Grundplasma. Was die Autoren eine „gute“ Fixation zu nennen pflegen, wird meist nicht durch Vergleich mit dem lebenden Zustand (Heidenhain), sondern aus dem Fixationsbild durch Überlegung erschlossen. Daß dabei dann in manchen Fällen die Bilder die „guten“ sind, die das zeigen, was der Autor sich eben vorstellt, was er zeigen will, ist nur zu natürlich. Das Grundplasma besteht im fixierten und gefärbten Schnittpräparat in den weitaus meisten Fällen aus einem Aggregat von feinen Gerinnseln. Oft sind Netze sichtbar. Hardy (1899) hat gezeigt, wie solche Bilder bei der Fixation von dicken Solen entstehen. Daß sie mitunter Schaumstrukturen im Lebenden entsprechen, ist möglich. Wo sie durch Herauslösen von bestimmten Teilen, Sekretgranulis, zustande kommen, entsprechen sie natür-



lich dem lebenden Zustand. Daß aber auch typische Strukturen reine Kunstprodukte sein können, hat A. Fischer gezeigt. Er füllte die leeren Zellräume des Holundermarks mit Eiweißlösung (Nukleinsäure), fixierte dieses Objekt mit Osmiumsäure und erhielt die schönsten Strahlungsfiguren (Abb. 54).

Die Krusta der Zellen wird gewöhnlich bei der Fixation als solides Gebilde erhalten. Das Schnittbild zeigt dann die Form der Zelle gut erhalten, im Innern den Kern, aber das Grundplasma um den Kern herum nur als formlose Gerinnung (vgl. Abb. 22). So ist die fixierte Zelle häufig nur eine hohle Blase geworden.

In diesen formlosen Gerinnungen sind dann allerlei Granula sichtbar. Um sie geht vor allem der Streit. Wir haben im zweiten Kapitel darauf hingewiesen. Hier kann allein das Bild des Lebendigen entscheiden. Es muß für diese Dinge aber auf ein Postulat hingewiesen werden. Wenn ein Forscher Behauptungen über etwas aufstellt, z. B. über die Existenz und Bedeutung bestimmter Granula, so liegt ihm seinerseits der Beweis dafür ob. Nicht aber darf oder gar muß seine Behauptung bis zum Beweis des Gegenteils als erwiesene Tatsache hingenommen werden. Dieser Beweis ist nämlich meist ebenso schwer zu erbringen, wie der Beweis für die Behauptung. Es ist jedenfalls unzulässig, kritische Bedenken über die mangelnde Begründung von Behauptungen (Gurwitsch) als bequeme Skepsis hinzustellen (Duisberg). Dadurch bleibt unberührt, daß auch weniger begründete Behauptungen oft einen großen heuristischen Wert zur Erklärung anderer Phänomene und als Arbeitshypothese haben. Das betrifft aber mehr Theorien, als die Beschreibung neuer Befunde, deren Bedeutung als Abbilder lebender Bestandteile der Zelle strittig ist.

Die mancherlei Zellorgane des Fibrillentyps sind als tatsächlich dem lebenden Zustand entsprechende Gebilde weniger umstritten. Sie sind am lebenden Objekt oft auch in ihrer Funktion sichtbar.

Das Bild der fixierten und gefärbten Zelle ist also im großen und ganzen nur ein verzerrtes Abbild des lebenden Zustandes. Aus ihm diesen

zu erschließen sowie die Lebensvorgänge, die gerade abließen, als die Zelle fixiert wurde, ist sehr schwierig. Es ist das nur im engen Anschluß an das Studium des lebenden Objektes möglich. Es kann nicht geleugnet werden, daß das in einer allerdings wohl jetzt hinter uns liegenden Zeit zuweilen außer acht gelassen wurde. Die letzten zwei Jahrzehnte haben wertvolle Methoden dazu erst an die Hand geliefert (Deckglaskultur) oder doch ausgebaut (Vitalfärbung).

Die Klärung der Bedeutung des Fixations-Färbungsbildes für den lebenden Zustand braucht jedoch die Erforschung des mikroskopischen Körperbaues, der Gewebe und der Organe, sowie ihrer Entwicklung in den wenigsten Fällen abzuwarten. Für ihre Zwecke reicht ein „Äquivalentbild“ (Nißl) aus, von dem man nur zu wissen braucht, daß es zum lebenden Zustand in konstanter Beziehung steht. Wenn das Bild der Zellen im Präparat sich charakteristisch von dem anderer Zellen unterscheidet, so können wir sehr wohl damit operieren, ebenso mit charakteristischen Kernbildern, Farbenreaktionen usw. Wir wollen jedoch auch fernerhin das soeben erörterte Problem im Auge behalten. Wo es möglich ist und wo es eine Bedeutung hat, wollen wir das Studium des lebenden Zustandes in den Vordergrund stellen. Auch die Histologie soll ein Teil der Biologie, der Wissenschaft vom Lebendigen sein.

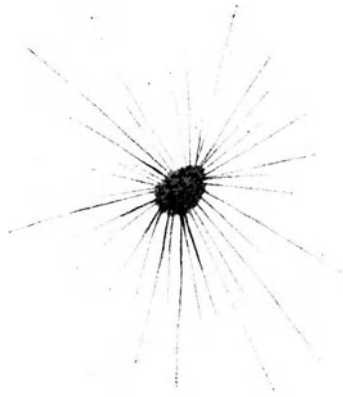


Abb. 54. Künstl. Strahlungsfigur aus einer Fällung von Deuteroalbumose mit  $\text{OsO}_4$  innerhalb von Holundermarkzellen.

Nach A. Fischer. 550  $\times$ .



## Die Zelle und der Körper.

**37. Eigenleben und Berufsleben der Zellen.** Wir haben bisher die Zelle als Einzelwesen betrachtet, losgelöst sozusagen aus dem Gesamtleben des Körpers. Wir haben deshalb auch von der Zelle im allgemeinen gehandelt, und, nur wo es galt, Beispiele für das Vorkommen der verschiedenen Arten von Zellorganen anzuführen, haben wir von unserer Kenntnis Gebrauch gemacht, daß es verschiedene Arten von Zellen gibt. Jetzt wollen wir dieser Tatsache weiter nachgehen. Die Zellen, aus denen der Körper des erwachsenen Menschen besteht, sehen sehr verschieden aus. Sie leisten auch für den Körper verschiedenes. Man pflegt diese Tatsache durch den Begriff der Arbeitsteilung zu kennzeichnen. Das ist ein Bild, das an die Zustände der entwickelten menschlichen Gesellschaft anknüpft und sich in das weitere Bild vom Körper als einem Zellenstaat einordnet. Wir haben dieses Bild bisher benutzt und werden erst am Schlusse dieses Kapitels zu prüfen versuchen, wie weit es berechtigt sei. Dem Begriff der Arbeitsteilung entspricht folgender Sachverhalt: Jede Zelle ist ein elementarer, mehr oder minder selbständiger Organismus und führt als solcher ein Eigenleben. Sie hat einen Stoffwechsel und Energiewechsel für sich selber. Sie nimmt Stoffe aus der Umgebung auf und gibt Stoffe an die Umgebung ab, alles zunächst für ihren eigenen Bedarf. Das gilt für jede Körperzelle. Über den Eigenbedarf hinaus leistet sie aber mehr, was erst mittelbar, über die Wohlfahrt des ganzen Körpers hinüber, ihr zugute kommt. Diese Leistung wechselt von Zellart zu Zellart. In diesen Leistungen sind die Arten spezialisiert und gerade das prägt ihnen die besondere Gestalt auf. Wir können diesen Teil des Zellenlebens ihr Berufsleben nennen. Jede Zelle hat ihren bestimmten Beruf im Körper.

Aber in dem Riesengebäude des Menschenkörpers verschwindet die Leistung der einzelnen Zelle. Erst durch viele Zellen zusammen kommt eine brauchbare Wirkung zustande. So sind nicht Einzelzellen mit besonderer Aufgabe das Konstruktionselement des Wirbeltierkörpers, sondern Verbände aus gleichartigen Zellen: Gewebe. Bei anderen Tiergruppen, von sehr viel geringerer Körpergröße, hat die Einzelzelle sehr wohl diese Bedeutung. Mit den anderen Größenverhältnissen werden andere Lösungen ihrem Wesen nach gleichartiger Konstruktionsaufgaben möglich.

Nicht die Zelle ist das Baumaterial des menschlichen Körpers, sondern das Gewebe. Die alten Histologen (Bichat), die den Zellbegriff noch nicht hatten, schufen den Begriff der verschiedenen Gewebe, aus denen die Teile des Körpers aufgebaut sind.

Ihre besondere Leistung ist der Gewebezelle aufgeprägt. Diese Leistung geht nach außen, d. h. auf die Umwelt der Zelle (zunächst nicht des Körpers). Der Zelleib ist der Teil, den diese Aufgabe vor allem trifft. Ein guter Teil der Organe des Zelleibes, die wir im zweiten Kapitel kennen lernten, sind solche Organe des Berufslebens, die Wimpern, die Muskelfibrillen, Nervenfibrillen, Organe der chemischen Synthese usw. So ergibt sich, daß sich die Verschiedenartigkeit der Zellen fast nur auf den Zelleib bezieht, auf das Protoplasma. Die Kerne sind in allen Zellen des Körpers einander außerordentlich ähnlich. Der Kern ist überall leicht wieder zu erkennen und da er außerdem durch charakteristische Färbung aus der Menge der anderen Dinge — der Zelleiber und der Zellprodukte — leicht hervorzuheben ist, so kommt es, daß sich an das Aufsuchen und Wiedererkennen der Kerne nicht nur die praktische Histologie, sondern auch der Entwicklungsgang der Theorie gehalten hat. Bei dieser Gleichartigkeit der Kerne in allen Zellen liegt der Gedanke nahe, daß an die Kerne

(und auch an das Grundplasma) sich die Seiten der lebendigen Vorgänge knüpfen, die allen Zellen gemeinsam sind, die also nicht so sehr das Berufsleben als das Eigenleben der Zelle betreffen. Da aber das Berufsleben nur inmitten des Eigenlebens möglich ist, sich auf ihm aufbaut, so sind auch diese Teile untrennbar in das Gesamtleben des Körpers hineinverflochten.

Es gibt aber Zellen im Körper, die aus dem soeben entwickelten Bilde herausfallen, die durch keinerlei Leistung zu dem Gesamtleben des Körpers beitragen, dem sie angehören. Das sind die Geschlechtszellen. Ihre Bestimmung liegt außerhalb des Getriebes aller anderen Körperzellen. Sie sind die Anlagen (Keime) für neue Körper. So sind sie auch nicht für ein Berufsleben im Körper ausgestattet. Das gilt vor allem für die Eizellen. Wir haben sie gerade deshalb als Typus der Zellen, als die Zelle an sich, abbilden können. Wohl sind die fertigen männlichen Geschlechtszellen für eine Leistung (Bewegung) besonders ausgebildet, aber sie kommt nicht dem Körper zugute, sondern ihnen selbst. Die Ausgestaltung als bewegliche Geißelzelle ermöglicht es ihnen, am Aufbau eines neuen Individuums, von der befruchteten Eizelle aus, teilzunehmen. Dadurch, daß die Geschlechtszellen sich vom Körper trennen, und ein neues Dasein beginnen können, fallen sie auch auf diese Art aus der Menge der übrigen Körperzellen heraus, die, wenigstens im gewöhnlichen Laufe der Ereignisse auf Leben und Sterben an den Körper gebunden sind. Damit ist nicht gesagt, daß die Anwesenheit der Geschlechtszellen ohne Bedeutung für den Körper ist, im Gegenteil. Aber sie sind dabei die Herren. Sie prägen dem Körper ihre Eigenart auf, ob er männlich oder weiblich sei. Sie zwingen sozusagen das Körperganze in ihren Dienst als Geschlechtswesen, nicht um des Körpers willen, sondern damit sie ihre Bestimmung als Keimzellen erfüllen können. Welches die Wege dieser Wirkungen sind, darüber werden wir im Kapitel über die Geschlechtszellen noch einiges erfahren.

**38. Die Gewebearten.** Wenn wir also ein physiologisches System der Gewebe, der Baumaterialien des Körpers entwerfen, so können die Geschlechtszellen dabei den ganzen übrigen Geweben gegenübergestellt werden. Die Einteilung in Keimzellen und Somazellen hat auch von dieser physiologischen Betrachtungsweise aus ihre Bedeutung.

Wir unterscheiden vier große Gruppen von Geweben:

Epithelien, Bindegewebe, Muskelgewebe, Nervengewebe.

Dieses System ist ein physiologisches, kein genetisches. Der Entstehung nach sind die Gruppen einander nicht gleich geordnet, sondern Epithelverbände sind das Muttergewebe für alle übrigen. Auch ist von diesem Gesichtspunkte aus die Gruppe des Muskelgewebes nicht einheitlich. Denn ein Teil der kontraktile Gewebe stammt mit den Bindesubstanzen aus dem Mesenchym, der andere, die Skelettmuskelfasern, geht typisch aus den Epithelien der Ursegmente hervor, nicht aus Mesenchym. Wir werden bei Betrachtung der speziellen Gewebelehre und der einzelnen Organe diesen Zusammenhängen einige Worte zu widmen haben.

Die Gewebe bestehen also aus Zellen, dies gilt jedoch nicht streng. Einmal kommen noch andere Dinge darin vor (Grundsubstanzen) und zweitens kann die Gliederung der lebenden Substanz in Einzelzellen aufgehoben sein. Es sind dann größere vielkernige Gebilde vorhanden, die Synzytien oder Plasmodien.

Epithelien sind flächenhafte Verbände aus Zellen und nichts anderem. Alle Oberflächen des Tierkörpers sind von Epithelien überzogen: Äußere und innere Oberflächen. Abb. 55 zeigt, was damit gemeint ist. Die Haut ist äußere, die Auskleidung des Darms innere Oberfläche. Dazu gehören auch alle Hohl-

organe, die an der Körperoberfläche oder in den Darm münden. Auch sie sind von Epithelien ausgekleidet. Die Aufgabe der Epithelien ist alles, was Oberflächen leisten können: Verkehr mit der Umwelt und dessen Verneinung, Abschluß, Schutz gegen diese. Im physiologischen Sinne ist alles

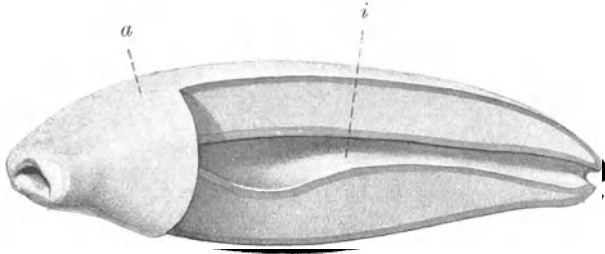


Abb. 55. Schema eines vielzelligen Tieres. *a* Äußere Oberfläche, *i* innere Oberfläche, dazwischen das eigentliche Körperinnere. *Vierl. gez.*

außerhalb des Körpers, was sich jenseits der die inneren und äußeren Oberflächen überkleidenden Epithelien befindet. Das betrifft die eigentliche Außenwelt, die die äußere Haut umgibt, wie auch den Inhalt des Darmes, der Blase, der Lunge. Aus der Umgebung können Stoffe aufgenommen werden: Stoffaufnahme, Resorption;

Stoffe können in sie ausgeschieden werden: Sekretion und Exkretion.

Alles das ist Aufgabe der Epithelien und die Stoffe müssen dabei von innen nach außen oder von außen nach innen, durch die Epithelien hindurch. Was sich im Innern des Darms befindet, wird erst durch ein besonderes Aufnahmeverfahren in den Säftestrom des Körpers aufgenommen. Es ist bekannt, daß die Epithelien der ableitenden Harnwege einen vollständigen Abschluß des eigentlichen Körperinnern gegen den ausgeschiedenen Harn bewirken. Wie das Blasenepithel bewirkt auch das Epithel der Haut einen fast vollständigen Abschluß nach außen. Solche Epithelien pflegen diese Aufgabe erleichternde Einrichtungen zu zeigen. Wir werden sie später kennen lernen. Wo der Epithel-

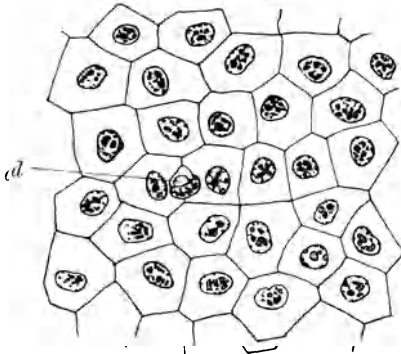


Abb. 56. Abgestoßene oberste Zellschicht der Haut von Triton. Totalpräparat von der Fläche; bei *d* eine Drüsenmündung. Man sieht den Verband der flachen Epithelzellen wie bei einem Kachelbelag. *Vierl. 250×.*

überzug der Oberfläche fehlt, besteht eine Wunde; an ihr sind ganz neue und besondere Verkehrsmöglichkeiten gegeben: der Abschluß durch die Epithelien erstreckt sich nicht nur auf Stoffe im chemischen Sinne, sondern auch auf Mikroorganismen, Bakterien, die dann von einer Wunde aus in den Körper einzudringen vermögen.

Verkehr mit der Außenwelt bedeutet nicht nur Stoffdurchgänge. Eine wichtige Aufgabe der Oberfläche ist auch die Aufnahme von Reizen. Sehr viele Sinnesorgane bestehen in ihrem wesentlichen Teile, dem Reizaufnahmeapparat aus Epithelgewebe: Sinnesepithelien. Alle diese verschiedenen Aufgaben (Deck-, Drüsen-, Sinnesepithelien) prägen sich der Gestalt der Epithelzelle auf. Einschichtige und mehrschichtige Epithelien verschiedener Gestalt werden diesen Anforderungen gerecht (Abb. 56–58).

Es gibt Tiere, die nur aus Epithelien bestehen (Hydra), bei denen auch die kontraktile und die reizleitenden Elemente dem Epithelverbande angehören. Viele Würmer bestehen ganz oder fast ganz aus Epithelien, Muskeln und Nerven. Erst mit dem Anwachsen der Körpermasse wird das Problem von Bedeutung, diese Massen durch eine besondere Einrichtung zu stützen.

So sehen wir denn auch, daß bei den Wirbeltieren die Entwicklung und histologische Ausgestaltung der einzelnen Abschnitte des Stützgerüsts — im weitesten Sinne — durchaus von der Körpermasse abhängt. Bei Landtieren kommt diese Masse erst eigentlich zur Geltung, da bei allem, was im Wasser lebt, nur das Übergewicht über die verdrängte Wassermasse für die statischen Probleme Bedeutung hat. Solch zarte Wesen, wie z. B. Froschlarven, sind

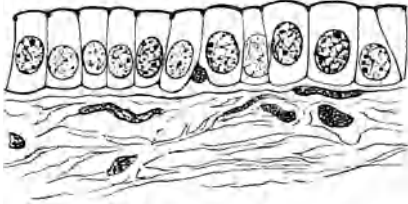


Abb. 57. Epithel aus einem Ausführungsgang des menschlichen Pankreas. Schnitt. Einsichtiges Zylinderepithel. 800 $\times$ . Vierl. gez.

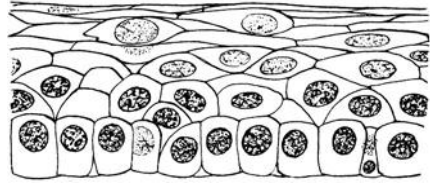


Abb. 58. Korneaepithel des Menschen. Schnitt. Geschichtetes Plattenepithel. 260 $\times$ . Vierl. gez.



nur im Wasser möglich. Diese Überlegungen sind nötig, wenn die Aufgaben verstanden werden sollen, die für den Stützapparat jedes einzelnen Körperteiles, wie des Körpers im ganzen entstehen.

Nur in wenigen Fällen werden diese Aufgaben von Zellen gelöst. Die lebende Substanz ist im allgemeinen ein zu weiches und zu wenig widerstandsfähiges Gebilde, um starke Beanspruchungen durch Zug, Druck usw. aushalten zu können. Diese greifen vielmehr an Produkte — geformte Sekrete (S. 34) — der lebenden Substanz an. In der Mehrzahl der Fälle befinden sich diese Produkte außerhalb der Zellen des Verbandes und so spricht man von Interzellularsubstanzen oder Grundsubstanzen (Abb. 59). Die Zellen sind für die Leistung des Gewebes

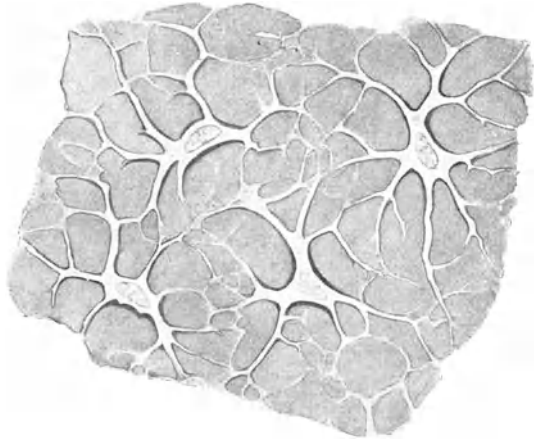


Abb. 59. Embryonales Bindegewebe, Mesenchymnetz, aus der Schwanzflosse einer Larve von *Hyla arborea*, Laubfrosch. Vierl. 540 $\times$ . Nach dem lebenden Tiere. Zwischen den verzweigten Zellen befindet sich eine gallertige Grundsubstanz (grau).

nebensächlich, für alles, was lebendige Reaktion des stützenden Apparates bedeutet, die Hauptsache („Baumeister“, Brüel). In allen Grundsubstanzen der Wirbeltiere kehren als mechanisch bedeutsamste Teile Fasern wieder, leimgebende Fasern (kollagene Fibrillen, Bindegewebsfasern) und elastische Fasern. Die faserigen Binde-substanzen (Bindegewebe im engeren Sinne, Sehnen) enthalten nur diese Fibrillen. Bei den Knorpelarten und dem Knochen kommen noch andere Dinge hinzu, die die besondere Beschaffenheit dieser Substanzen bedingen. Die Mannigfaltigkeit ist gerade in der Gruppe der Binde- und Skeletttgewebe so groß, wie in keiner anderen.

Die Binde-substanzen bilden zusammenhängende, ortsfeste Komplexe, Organe im Körper. Man gliedert ihnen meist eine Gruppe von Dingen an, für die die Ortszugehörigkeit nicht gilt. Sie bilden auch keine Zellverbände, sondern die Zellen sind voneinander unabhängig. Dies ist die Gruppe der Wanderzellen. Ihrer Entstehung nach hängen sie mit dem Bindegewebe zusammen. Sie kommen in allen Körperflüssigkeiten vor, wo also bei Tieren eine geschlossene Blutbahn und ein besonderes Blut sich findet, wie bei den Wirbeltieren, vor allem dort. In solchen Fällen (Wirbeltiere) gibt es dann auch Zellen unter ihnen, die keine eigene Beweglichkeit besitzen, sondern mit dem Blutstrom umgetrieben werden, die roten Blutzellen, Erythrozyten. Zellen mit aktiver Beweglichkeit — Wanderzellen im engeren Sinne — kommen nicht nur im Blute, sondern überall, vorzüglich im lockeren Bindegewebe vor. Es gibt aber keinen Ort im Körper, kein Gewebe, in dessen Verband sie nicht eindringen, und wo man sie nicht zuweilen auf ihren rätselreichen Bahnen anträte.

Die Muskulatur liefert den Bewegungsapparat im Körper und je nach der Konstruktion werden Gegenstände im Körper verschoben (Darm) oder der Körper gegen die Umgebung bewegt (Fortbewegungsapparate). Hier überall ist Muskulatur vorhanden.

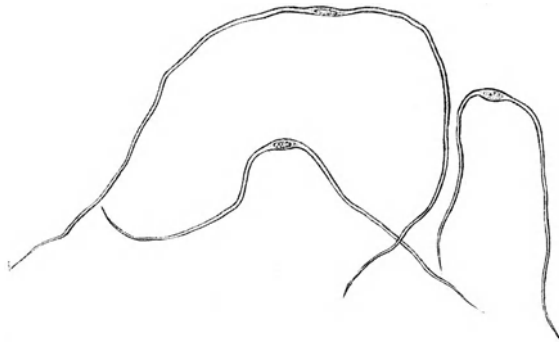


Abb. 60. Zellen der glatten Muskulatur des Darmes von einem Frosch. Mit Kalilauge isoliert. Vierl. gez. 200 ×.

Man faßt mit diesem Namen sehr verschiedene Dinge zusammen. Die quergestreifte Faser des Skelettmuskels, die ebenfalls quergestreifte Herzmuskulatur und die nicht quergestreifte — glatte — Muskulatur sind histologisch, wie auch in ihrem näheren physiologischen Verhalten sehr verschiedene Dinge. Die glatte Muskulatur

besteht aus typischen Zellen (Abb. 60), die Herzmuskulatur wird von einigen (z. B. Schaffer) als zusammenhängendes Synzytium aufgefaßt, von anderen als aus einzelnen Zellen bestehend (Zimmermann). Die Skelettmuskelfasern dagegen sind besondere Gebilde, Synzytien eigener Art (Abb. 61).

Wir haben das Nervensystem als Reizleitungssystem schon gekennzeichnet. Hier ist der Zellbegriff ohne Schwierigkeiten durchzuführen. Eine Nervenzelle mit ihren Fortsätzen heißt Neuron (Waldeyer) (Abb. 62). Von diesen Fortsätzen kann einer, der Neurit, besonders lang werden (meterlang). Er setzt die über lange Strecken hinführenden Reizleitungsbahnen zusammen, die „Nerven“, die den Körper durchziehen. Da die beiden Teile, der Zellkörper und der Neurit, bei der Untersuchung meist getrennt werden müssen und auch, wenn zusammengehörig, ganz verschiedenen Körperstellen entnommen werden können, so unterscheidet man von alters her in der Histologie Nervenzellen (Ganglienzellen) und Nervenfasern. Die Neurone und ihre beiden Anteile brauchen nicht immer mit ihresgleichen zusammen besondere Gewebe zu bilden, sondern kommen auch einzeln vor.

**39. Nichtzellige Gebilde.** In der quergestreiften Muskelfaser haben wir ein lebendes Bauelement des Wirbeltierkörpers kennen gelernt, auf das der Zellbegriff sich nicht ohne weiteres anwenden lassen will. Man hilft sich hier durch den Begriff des Synzytiums oder Plasmodiums. Solche Gebilde ent-

stehen durch Auswachsen aus einer Zelle (Muskelfaser) oder auch dadurch, daß die Leiber mehrerer Zellen mit Fortsätzen zusammenfließen (Mesenchymnetz, Abb. 59). Die Synzytien führen zahlreiche Kerne von demselben Bau und, was das Wichtigste ist, von derselben Größenordnung wie die der Zellen. In das Mesenchymnetz lassen sich Zellgrenzen ohne Vergewaltigung der Tatsachen hineinkonstruieren, wie denn auch Zellen sich bei verschiedenen Anlässen aus seinem Verbande freimachen. Bei einem Gebilde, wie der synzytialen

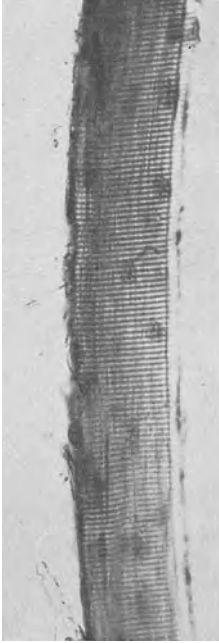


Abb. 61. Teil einer quergestreiften Muskelfaser des Menschen (*Musc. tibial. ant.*). Zupfpräparat eines mit Zenker'scher Flüssigkeit fixierten Objektes (Hingerichteter), das 18 Jahre in Alkohol gelegen hat. Färbung mit Hämalaun, Glycerineinschluß. Photogr. 350 $\times$ . Man sieht die Querstreifung und die vielen Kerne. Einige Bindegewebsfasern hängen außen an.

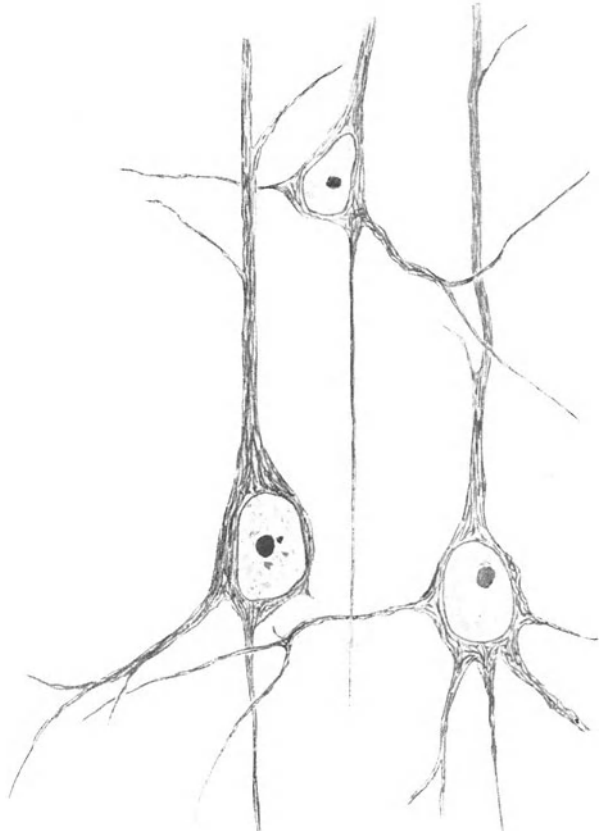


Abb. 62. Pyramidenzellen aus der Hirnrinde eines Kaninchens. Man sieht im Zelleib Neurofibrillen. Der gerade nach unten abgehende Fortsatz ist der Neurit. (Nach Ramon y Cajal aus Heidenhain.

Schicht der menschlichen Plazentarzotten (Abb. 63), ist das schon schwieriger, unmöglich bei der quergestreiften Muskelfaser (Abb. 62). Sie ist eine völlige Einheit in Bau und Leistung.

Die Grundsubstanzen der Bindegewebe machen der Zellenlehre keine Schwierigkeiten. Sie lassen sich durchaus befriedigend als Zellprodukte auffassen, sei es der Bindegewebszellen selbst (Fibrillen) oder aller Zellen des ganzen Körpers (Gewebsflüssigkeit). Daß die Gallerte des embryonalen Bindegewebes (Abb. 59) kein lebender Bestandteil des Gewebes ist, zeigt sich am besten dadurch, daß man sie durch künstliche Medien ersetzen kann. Im Explantat

breitet sich das Mesenchymnetz ganz so aus, wie in seiner eigenen Grundsubstanz. Nur die Zellen (das Synzytium) wachsen aus, die Grundsubstanz geht nicht mit in die Umgebung des explantierten Stückes hinaus (Abb. 64).



Abb. 63. Zottenquerschnitt aus einer reifen menschlichen Plazenta. Außen die synzytiale Schicht mit gestricheltem Außensaum (Härchensaum). Innen Bindegewebe, Blutgefäße und noch einzelne Zellen der inneren Zellschicht. P. 800  $\times$ .

Für den Körper des Wirbeltiers reicht also der Zellbegriff nicht mehr aus. Es gibt Komplexe lebender Substanz, die nicht Zellen sind (Muskelfasern), aber sich als ins große ausgewachsene Zellen betrachten lassen.

Dem Reich der Metazoen oder zellig gegliederten Tiere, auch Vielzellige genannt, stellt man das Reich der „Einzelligen“ (Protozoen) gegenüber. Es ist besser, „nichtzellige Organismen“ zu sagen (Bütschli, Sachs). Wohl läßt sich die einzelne einzellige Alge einem Teil des Algenfadens, eben einer seiner Zellen gleichsetzen, nicht aber geht es an, „eine hochdifferenzierte Siphonee, z. B. *Caulerpa*, welche mit ihrem kriechenden Stengel und ihren wurzel- und laubblattähnlichen Organen den allgemeinen Habitus einer hochdifferenzierten, vielzelligen Pflanze nachahmt, die aber

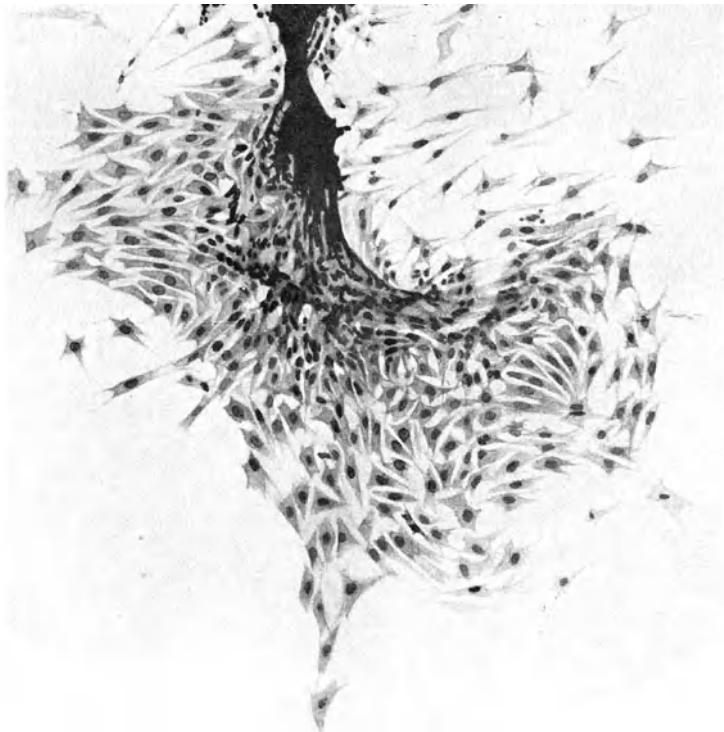


Abb. 64. Deckglaskultur von embryonalem Bindegewebe (Huhn), nach Lewis 1911, *Anatomical Record*, Vol. 8, Photogr. eines fixierten und gefärbten Präparates.

nichtsdestoweniger einen einheitlichen, unzerteilten Plasmakörper besitzt, als einzellig zu bezeichnen. Dies wäre eine gezwungene Auffassung. Die *Caulerpa*-

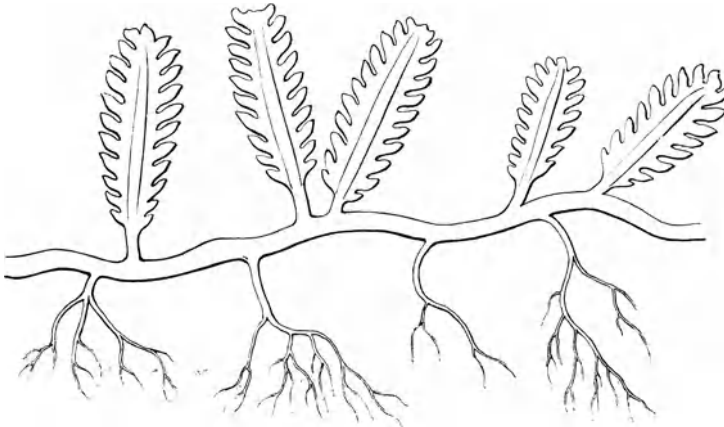


Abb. 65. *Caulerpa crassifolia*, eine Siphonee, Schlauchalge, aus dem Antillenmeer. Der Organismus ist nicht zellig gegliedert (natürl. Größe). Aus Kerner-Hansen, Pflanzenleben.

pflanze ist einer ganzen vielzelligen Pflanze zu vergleichen; ihr vielkerniger einheitlicher Plasmakörper entspricht der Summe der einzelnen, einkernigen Protoplasten eines vielzelligen Gewächses“ (Haberlandt), (Abb. 65). Wollen wir einen entsprechenden Vergleich für die Tierwelt durchführen, so bieten sich uns in einem Stentor (Abb. 66) und einem Rotator (Abb. 67), die denselben Tropfen bewohnen und in ihrer Leistungsfähigkeit inmitten ihrer Umgebung einander ungefähr entsprechen, ein ähnlicher Vergleich. Es ist eine Vergewaltigung der Tatsachen, den Stentor etwa einer einzelnen Epithelzelle des Rotators gleichzusetzen. Der eine der beiden Organismen ist nach dem Zellenstaatprinzip konstruiert, der andere nicht. Wollen wir uns den Werdegang der zwei Reiche, des der nichtzelligen und des der vielzelligen Konstruktionen vorstellen, so können wir das so ausdrücken: Von einem, einer Zelle entsprechenden Ausgangspunkt werden gleichsam zwei konstruktive Gedanken verwirklicht. Nach dem Wiederholungsprinzip wird der Metazoenkörper entwickelt. Hier hat die mit der

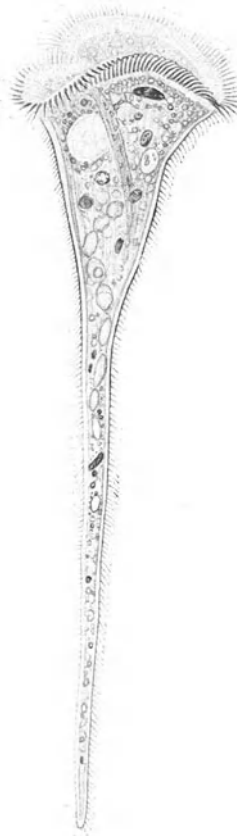


Abb. 66. *Stentor* sp., ein nichtzelliger Organismus (ciliates Infusor.). Vierling n. d. Leben. 160×.

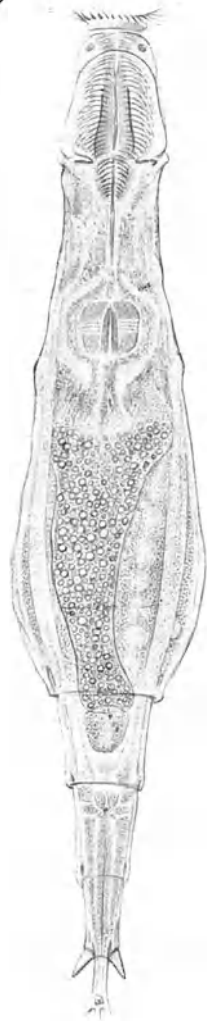


Abb. 67. *Rotifer vulgaris*. Ein zellig gegliederter Organismus von annähernd derselben Größe und denselben Lebensgewohnheiten (derselben „Merkwelt“ von Uexküll) wie Stentor. Vierling n. d. Leben. 160×. Das Räderorgan ist zum größten Teile eingestülpt. Man sieht im Innern Kaumagen und Dotterstock, Längsmuskeln.



Zunahme der Mannigfaltigkeit notwendig verbundene Massenzunahme so bald keine Grenzen. Der zellige Bau läßt die Vereinigung ungeheurer Massen lebender Substanz einheitlich in einem Individuum bewältigen (Säugetiere, Reptilien, besonders die Riesen des Mesozoikums). Die Massenzunahme ohne Unterteilung in Einzelzellen hat bald ihre Grenzen. Die Infusorien unter den Tieren stellen die höchste uns bekannte Ausgestaltung des nichtzelligen Baues dar. Unter den Pflanzen ist die Massenzunahme weitergetrieben, ebenso die Mannigfaltigkeit der äußeren Gliederung (Siphoneen, z. B. die schon genannte *Caulerpa* (Abb. 65), Pilze, Myxomyceten). Es sind wohl die statischen Probleme, die ohne Unterteilung in Zellen unlösbar werden. Aber auch im Reich des nichtzelligen Baues wird das Wiederholungsprinzip vielfach im Kernapparat angedeutet. Es werden viele Kerne in der großen Menge der lebenden Substanz verteilt (Siphoneen).

Es ist die Frage, ob es Organismen ohne Kern gibt. Der Kern ist ein Organisationsbestandteil. In ihm sind besondere Teile der lebenden Substanz (Chromatinapparat) räumlich vereinigt und gegen das übrige Protoplasma abgegrenzt. Wo das nicht der Fall ist, hat man kein Recht, von einem Kern zu reden. In diesem Sinne haben die Bakterien keinen Kern, wohl aber sind in ihnen Gebilde nachweisbar, die den Kernsubstanzen anderer lebender Systeme gleichzusetzen sind.

So sehen wir, daß die Mannigfaltigkeit der lebenden Systeme sehr groß ist und sich nicht ohne weiteres restlos mittels des Zellbegriffes einfangen läßt. Es hieße ihr Gewalt antun, wenn man jedes Konstruktionsprinzip in das Prokrustesbett der Zellenlehre zwingen wollte. Die grundsätzliche Ähnlichkeit alles Lebendigen bleibt trotzdem bestehen. Ihr wird jedoch nicht der Begriff der Zelle gerecht, sondern Max Schultzes Begriff des Protoplasmas.

**40. Die Zelle und „das Ganze“.** Wir haben uns bisher auf den Boden der Zellenlehre gestellt. Wir werden dieses wohnliche Gedankengebäude auch fernerhin keineswegs verlassen, das sei hier gleich vorweg bemerkt. Aber zu prüfen, wie weit wir berechtigt sind, noch darin zu hausen, werden wir doch nicht unterlassen können. Vor allem die Lehre vom Zellenstaat gibt uns zu Fragen Anlaß. Sind die Zellen wirklich Elementarorganismen, führen sie wirklich ein Einzelleben, so, daß unser Leben eine Summationserscheinung ist? Ist das Leben meines Körpers wirklich eine Summierung von Einzelleben? Sind die Zellen nicht vielmehr Organe des Körpers, so wie meine Leber ein Körperorgan ist oder wie mein Bein? Niemand wird sein Bein oder seine große Zehe als Elementarorganismus bezeichnen. Steht die Zelle zum Körper nicht genau in demselben Verhältnis wie ein Geißelfaden oder der Kern zu ihr selber? Die Botaniker haben derartige Gedanken vielfach geäußert (Sachs, Haberlandt). Gerade in der Pflanze erscheint die Zelle so sehr selbständig, eingeschlossen in das Gehäuse und nur durch den Säftestrom mit den anderen in Verbindung. Und doch ist die Pflanze ein einheitlicher Organismus, der gerade so einheitlich reagiert, wie eine Einzelzelle. Für das tierische Leben gilt diese Frage genau so. Wir wollen versuchen, sie von verschiedenen Seiten zu beleuchten.

Der ganze Menschenkörper ist ein lebendes System. Man kann ihn unterteilen in Partialsysteme (Avenarius), diese wieder in Partialsysteme niedriger Ordnung usw. Solche Partialsysteme sind auch die Zellen (erster Ordnung). Wenn man diese Partialsysteme nicht willkürlich abgrenzt, sondern, wie es die Anatomie von jeher zu tun strebt, sich dabei von der Organisation leiten läßt, so kann kein Zweifel bestehen, daß viele solche Partialsysteme, Organe, Selbständigkeit besitzen und ihr eigenes Leben, sogar außerhalb des Körpers führen können. Wir haben schon wiederholt auf die Explantate (Abb. 64)

hingewiesen. In vielen Kulturen fahren die Zellen der Gewebe auseinander und machen sich selbständig. Die Zellen sind damit als mögliche selbständige Lebewesen erwiesen. Aber auch Organe können sich ähnlich verhalten. Herzen von Unkenlarven, isoliert und unter dem Deckglas kultiviert (Braus), lösten sich durchaus nicht in Zellen auf, sondern lebten und wuchsen als typische Organe selbständig weiter, ganz wie die Einzelzelle nicht in ihre Organe auseinanderfährt. Ganz Ähnliches gilt von Transplantaten. Ein Bein bleibt Bein, und wächst als solches aus, auch wenn es als Knospe einem anderen Tier auf den Kopf gesetzt wurde (Braus). Wir sehen also, so groß ist die Sonderstellung des Partialsystems Zelle, verglichen mit anderen Partialsystemen (höherer Ordnung) in bezug auf Selbständigkeit und Einzelleben nicht.

Die eigentliche Begründung der Zellenlehre ist die Entwicklung des Metazoenkörpers. Der Ausgangspunkt dieser Entwicklung ist die Zelle, die aus der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Gameten (Geschlechtszelle) entsteht. Beide reifen Gameten entstehen als Zellen inmitten der Zellen des Körpers. Die weitere Entwicklung beginnt mit einer Reihe von Zellteilungen. Dies bedeutet nicht Aufteilung eines Systems in untergeordnete Partialsysteme, sondern wirkliche Verdoppelungen. Die entstehenden Zellen, z. B. beide ersten Furchungszellen, sind ohne unmittelbaren stofflichen Zusammenhang. Jede ist der Ausgangszelle gleich, was sich vor allem darin zeigt, daß bei der überwiegenden Masse der Tierarten jede der Furchungszellen — beim Seeigel noch bis zum 16-Zellenstadium — imstande ist, den ganzen Körper ebenso aufzubauen wie die befruchtete Eizelle, oder die durch chemische Mittel zur (parthenogenetischen) Entwicklung angereizte, unbefruchtete Eizelle. Der Metazoenkörper entsteht also durch sich wiederholende Verdoppelungen der Ausgangszelle, womit sich dann allerdings bald innere Umwandlungen der Teilprodukte verbinden. Diese sind bald — wenigstens bei den meisten Tieren — nicht mehr imstande, ihrerseits zum Ausgangspunkt einer neuen Entwicklung zu werden. Wir sehen also die Zellenlehre, die Lehre vom Zellenstaat, in den Tatsachen der Entwicklungsgeschichte verankert.

Die Zelle ist in der Tat ein in sich abgeschlossenes System. Der Körper ist nicht ein Kontinuum lebender Substanz. Das ist allerdings bestritten worden. In den der Furchung folgenden Embryonalstadien ziehen Protoplasmabrücken von Zelle zu Zelle, Plasmodesmen. Auch in vielen Pflanzenkörpern ist das der Fall. Aber sicher ist auch, daß viele Zellen völlig unabhängig voneinander sind und bleiben und sich im Embryonalkörper selbständig auf die Wanderschaft begeben. Die meisten Formbildungsvorgänge haben solche Wanderungen und Verschiebungen der Zellen, einzeln und in Kolonnen, zur Grundlage. Unmittelbar nach der Zellteilung ist auch die Pflanzenzelle selbständig und tritt erst nachträglich mit den Zellen der Umgebung in protoplasmatische Verbindung.

Der eigentliche Beweis der Selbständigkeit der Zellen ist die Lehre von den Chimären. Das sind Geschöpfe, die man aus Zellen aufbaut, die nicht von einer und derselben Eizelle abstammen, also künstlich zusammengesetzte Geschöpfe. Meist beschränkt man die Bezeichnung auf solche Produkte, die aus verschiedenen Arten zusammengesetzt sind. Sie sind also wirklich summenhafte Gebilde.

Jedes Pfropfreis auf seiner Unterlage zeigt das Prinzip. Vorzüglich solche Pflanzen sind aber gemeint, bei denen die einzelnen Organe, Blätter, Blüten, Früchte aus Geweben beider ineinandergepropfter Arten bestehen. Das kommt dann zustande, wenn aus der Pfropfstelle die Gewebe von Pfropfreis und Unterlage zusammen einen Vegetationspunkt aufbauen (Abb. 68).

Es gibt auch tierische Chimären. Spemann setzte solche aus zwei

Tritonarten zusammen, indem er die Gewebe in sehr junglichem Stadium (Gastrula) aufeinander transplantierte (Abb. 69). Er erzog z. B. so ein Tier, das zur Hälfte aus der einen, zur Hälfte aus der anderen Tritonart (Bastard) bestand.

Diese Chimären zeigen, daß von einer stofflichen Einheit des aus Zellen aufgebauten Körpers nicht die Rede sein kann. Die Zellen wohnen in ihnen zusammen, leben und vertragen sich. Der Körper entsteht hier ganz offensichtlich als Zellensumme, nicht als zelluläre Organisation eines einheitlichen lebenden Systems.

Seiner Entstehung nach ist also der Körper eine Summe von Einzelzellen und es erhebt sich nun die Frage, wie er denn zu einem einheitlich funktionierenden

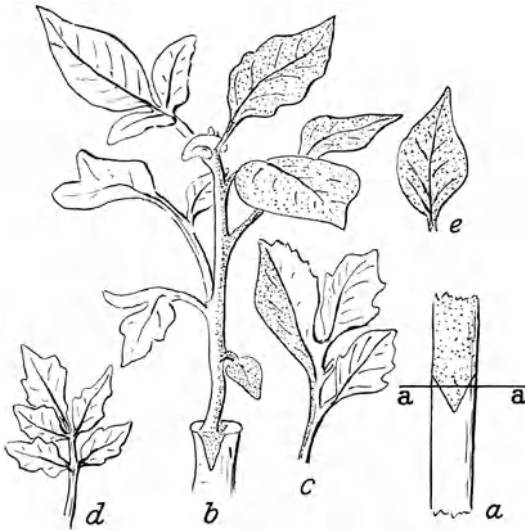


Abb. 68. Entstehung einer pflanzlichen Chimäre aus Nachtschatten (punktiert) und Tomate (weiß). *a* Propfstelle des Stammes und Schnittführung durch diese *a—a*. *b* Das aus der Propfstelle gesproßte Reis, halb Nachtschatten, halb Tomate, *c* Chimärenblatt, *d* Tomatenblatt, *e* Nachtschattenblatt. Aus Goldschmidt, Vererbungslehre nach Winkler.



Abb. 69. Kleiner Triton nach der Metamorphose, links Triton taeniatus, rechts Triton taeniatus ♀ × Triton cristatus ♂, entstanden durch Zusammensetzung der entsprechenden Gastrulahälften. Nach Spemann, Die Naturwissenschaften 1919, H. 32.

Ganzen zusammenschweißt wird, als das wir ihn doch kennen. Jeder erlebt sich selbst doch keineswegs als Summe, sondern als Einheit, als Individuum.

Ohne auf die merkwürdigen und erkenntnistheoretisch wichtigen Beziehungen einzugehen, die diese Begriffe erkennen lassen, wollen wir uns nur mit der zugrunde liegenden Tatsächlichkeit befassen. Zwei Wege sind es, auf denen die Teile des Körpers, vor allem seine selbständigen Einheiten, die Zellen, miteinander in Beziehung gesetzt werden. Der eine Weg ist der Säftestrom, der in jedem größeren Organismus den Stoffwechsel in Gang erhält. In der Lehre von den Hormonen (Reiz- oder Botenstoffen) wird dieser Weg zum Gesamtleben zusammengefaßt. Hormone sind Stoffe, die von den Zellen irgend eines Körperteils geliefert und durch den Säftestrom verbreitet werden und andere Teile zu bestimmten Leistungen zwingen. Da dabei alles ineinandergreift, wie die Räder einer Uhr, so werden solche Stoffe für das Zustandekommen vieler

Leistungen des Körpers notwendig. Hormone sind teils Abbauprodukte des Stoffwechsels, teils Produkte einer besonderen und hierauf gerichteten Synthese (innere Sekretion). Neben den jeder Zelle zukommenden Stoffwechselendprodukten ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ) liefern viele Organe bei ihrer Tätigkeit Abbauprodukte, die nur ihnen eigentümlich sind und die im Blute nachgewiesen werden können<sup>1)</sup>. Vom Blute werden alle Zellen erreicht, auch solche, die, wie die Wanderzellen nicht an das feste Netz eines Reiz-Leitungs-Verarbeitungs- und Verteilungssystems angeschlossen werden können.

Die oben erwähnten Plasmodemesmen bilden im Pflanzenkörper, vielleicht auch im Tierkörper (Braus) ein primitives Reizleitungssystem. Der eigentliche Träger dieser Leistung ist das Nervensystem. Die meisten Zellen sind aber nur einseitig daran angeschlossen, so daß teils Reize zu ihnen hin (Drüsen, Muskeln), oder von ihnen weg (Sinnesepithelien) laufen können, aber nicht umgekehrt<sup>2)</sup>; es bleibt bemerkenswert, daß die Bindesubstanzzellen überhaupt nicht an das Nervensystem angeschlossen sind. Was die einzelne Zelle tut und treibt, wird also vor allem durch den Hormonenverkehr geregelt.

Es ist nun fernerhin nicht zu verkennen, daß für viele Vorgänge (z. B. alle Regenerationen) dieser ganze Vermittlungsapparat nur als ein ganz schwerfällig funktionierendes Gebilde gedacht werden kann, daß die tatsächlich beobachteten Vorgänge durch ihn nur wenig verständlich werden. Vielleicht kann man überhaupt sagen, daß alle die Vorgänge, bei denen der Körper als Ganzes auftritt — und es gibt z. B. unter den krankhaften Vorgängen wenige, bei denen das nicht der Fall ist<sup>3)</sup> — durch die Zellenlehre, vor allem in ihrer Form als Zellenstaatllehre oder Lehre von den Zellen als Elementarorganismen nur schwer verständlich werden.

Denken wir uns einen nichtzelligen oder einzelligen Organismus. Wir können die an ihm zu beobachtenden Vorgänge so auffassen, als ob sie die Herstellung eines Gleichgewichtszustandes herbeiführten. Jede Änderung in der Umgebung z. B., die auf den Organismus wirkt, stört dieses Gleichgewicht und so lange, bis es wieder hergestellt wird, reagiert der Organismus. Dieser Ausgleich findet unmittelbar im ganzen System statt, wie in einem Flüssigkeitstropfen oder wie in einer Kerzenflamme<sup>4)</sup>, bei der ich ein Stück des Dochtes abgeschnitten habe.

Im Zellenstaat gilt dieses Gleichgewicht zunächst für jedes Element für sich. Der vielzellige Organismus verhält sich aber genau so, wie der ein- oder nichtzellige. Die Erscheinung der Regeneration oder besser Umorganisation einer verletzten Planarie (Abb. 70a) läßt den Körper genau so als einheitliches Gebilde erscheinen, wie eine einheitliche Protoplasmamasse (Stentor, Abb. 70b). Lösche ich in einem System von vielen kleinen Flämmchen eine Anzahl aus, so bedarf es der Annahme eines komplizierten Vermittlungsapparates, um die — verkleinerte — Herstellung des vorherigen Aufbaues als notwendig eintretend erscheinen zu lassen. Dieser Vermittlungsapparat, die Übertragung des Störungs- und Ausgleichsgeschehens von einer Zelle auf die andere ist es

<sup>1)</sup> Grundlage der Abderhaldenschen Reaktionen.

<sup>2)</sup> Das ist allerdings sehr fraglich. Die meisten mit dem Nervensystem überhaupt in Zusammenhang stehenden Organe erhalten von diesem einen „trophischen“ Einfluß oder Reiz. Trophische Nervenfasern sind bisher nicht aufgefunden. Wahrscheinlich läuft dieser Reiz über dieselbe Faser wie die anderen Reize. Die Faser leitet doppelsinnig. Dann ist der Anschluß an das Nervensystem vollständig wie der an die Telephonleitung, durch die man hören und sprechen kann. Vgl. Elze, Die Naturwissenschaften. 1921.

<sup>3)</sup> Man vgl. dazu Krehl, Patholog. Physiol. 10. Aufl. 1920.

<sup>4)</sup> Der hier durchgeführte Vergleich des Organismus mit einer Flamme stammt von W. Roux.

gerade, der alle diese Erscheinungen am vielzelligen System nur um so schwieriger begreiflich macht.

Seiner Entstehung nach ist der vielzellige Organismus also ein Zellenstaat, eine Summierung von Einzelorganismen. In der Art aber, wie er sich verhält, wie er lebt, arbeitet, sich unter den Angriffen der Umwelt behauptet und wieder

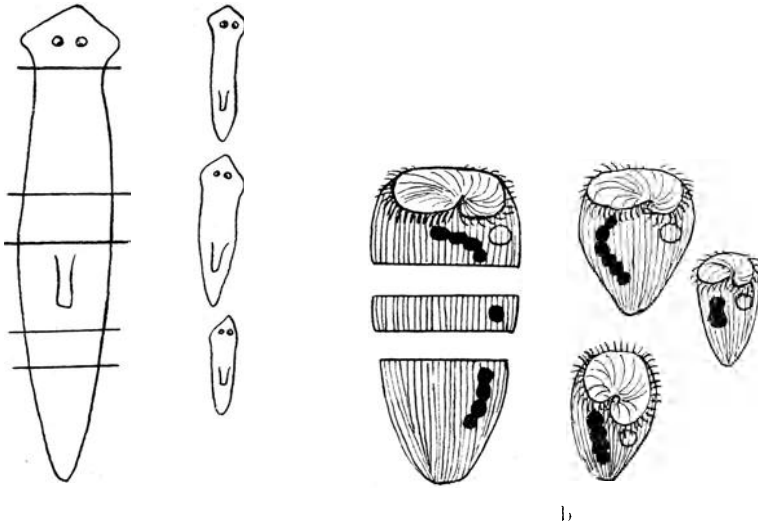


Abb. 70. a Regeneration von ausgeschnittenen Stücken einer Planarie. (Strudelwurm, vielzellig.) b Regeneration eines zerschnittenen Stentors. (Infusor, nichtzellig.) Nach Morgan aus Korschelt, Handwörterbuch der Naturw. Regeneration.

herstellt, sind die Zellen Organe eines einheitlichen Körpers. „Es hängt daher ganz von unserer Betrachtungsweise ab, ob wir die Zellen als selbständige, sogenannte Elementarorganismen oder bloß als Teile betrachten wollen“, sagt Julius Sachs 1887 von der vielzelligen Pflanze, und für das vielzellige Tier gilt dasselbe.

## Die Lebenserscheinungen an den Zellen.

**41. Die allgemeinen Lebenserscheinungen.** Wenn wir dem Leben eines Organismus als Beobachter zuschauen, so sieht es sehr mannigfaltig aus. Wir sprechen deshalb von verschiedenen Lebenserscheinungen und meinen damit das, was wir aus dem Knäuel der Lebensvorgänge als anscheinend selbständige Geschehensgruppen herauslösen können. Auch dann, wenn wir vielleicht die Ansicht nicht von vornherein ablehnen mögen, daß nicht alles am Leben aus den Änderungen einer räumlich-materiellen Mannigfaltigkeit restlos begreifen zu können sei, so müssen wir doch zugeben, daß es ohne solche Änderungen kein Leben gibt, daß zum mindesten das Leben sich in solchen Änderungen äußert.

Knüpfen wir an die im dritten Kapitel entwickelte Theorie der lebenden Substanz an und denken wir uns in unserem System eine physikalisch-chemische Änderung beliebiger Art. Nehmen wir an, es werde Energie dabei frei. Sie muß auf irgend eine Art in die Zelle hineingelangt sein. Wir wissen, daß das beim Tier immer als potentielle Energie geschieht, die in einem brennbaren Nahrungsstoff gebunden ist. Damit haben wir Energieeinfuhr und

Ausfuhr im lebenden System, und das bezeichnen wir als Energiewechsel. Die gedachte Änderung, nehmen wir weiter an, sei eine Verbrennung, Oxydation gewesen. Ihre Produkte werden aus dem System herausbefördert. Jedes Atom, das herauskommt, muß vorher hineingelangt sein. So geht ein Stoffstrom durch das System. Damit haben wir Stoffwechsel und Energiewechsel kurz gekennzeichnet, und es gibt keinen Lebensvorgang, der nicht gleichzeitig jeder dieser beiden Ketten als Glied angehörte, der nicht zugleich Energiewechsel und Stoffwechsel wäre.

Die meisten Zellen nehmen nur flüssige Nahrung auf und auch von dem Aufgenommenen ist im Innern der Zelle nichts zu bemerken. Man sieht, wenn überhaupt etwas, nur den Erfolg, eine Größenzunahme. Ganz Ähnliches gilt für die Stoffabgabe, auch sie erfolgt in wässriger Lösung. Einer der wenigen Körper, deren Aufnahmeweg wir zu verfolgen imstande sind, ist Fett. Es wird im Darm verseift, in Glycerin und Fettsäure gespalten. Diese Bestandteile werden zwar für uns unsichtbar aufgenommen, aber in der Zelle wieder zu Fett zusammengebaut und als Fetttropfen dann in ihr sichtbar. Die Abb. 71 zeigt ein solches Bild der „Fettresorption“ aus den Dünndarmzellen eines Frosches.

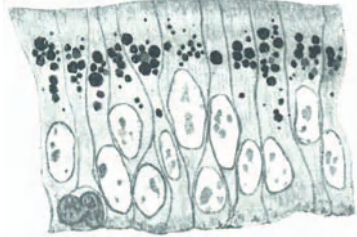


Abb. 71. Fett, durch Osmiumsäure geschwärzt und als runde Tröpfchen sichtbar. Darmepithel eines Frosches. 525 $\times$ . P.

Einige Zellen im Körper des Menschen können auch geformte Teilchen aufnehmen. Man bezeichnet sie als Fresszellen, Phagozyten, den Vorgang als Phagozytose. Die weißen Blutkörperchen (Leukozyten) sind die bekanntesten Phagozyten (Abb. 41). Es gibt aber noch andere (Abb. 72). Der Kohlenstaub, der mit der Atemluft in die Lunge gelangt, wird hier von besonderen Zellen aufgenommen. Man sieht ihn dann in ihnen als Häufchen schwarzer Körnchen liegen. Auch in der Milz gibt es Zellen mit derselben Fähigkeit, die nicht Leukozyten sind (Retikulumzellen).

Derselbe Vorgang, den wir vorhin von dem Gesichtspunkt des Energie- und Stoffwechsels aus betrachtet haben, kann auch von einem Bewegungsvorgang größerer Teile des Systems begleitet sein. Bewegungen sind eine weitere charakteristische Gruppe von Lebenserscheinungen. Die Umsetzung im System kann auch den Aufbau irgend einer Substanz zur Folge haben, die wir als Stärkekorn oder Kalkkristall sehen können, die uns aber auch wie ein in Wasser gelöstes Ferment, nur mittelbar zur Wahrnehmung gelangen kann. Solche Synthesen von Stoffen, die für den Organismus noch in irgend einer Weise von Nutzen sind, aber nicht zur lebendigen Substanz selbst gehören (S. 33—35), nennen wir mit Biedermann Sekretion.



Abb. 72. Staubzelle aus der Lunge des Menschen. 1170 $\times$ . P.

Werden bei dem gedachten Vorgang neue Teile in das lebende System eingebaut, so wird es größer und teilt sich schließlich gar in zwei Systeme. Damit haben wir eine andere Gruppe von Lebenserscheinungen vor uns, die wir Wachstum und Vermehrung nennen.

So kann man die verschiedenen Lebensäußerungen als Folgeerscheinungen von Änderungen unseres Systems auffassen.

Zwar gilt es als Charakteristikum des Lebens, daß diese soeben angedeuteten

Abläufe spontan, gleichsam von innen heraus, auftreten. Aber irgendwo ist doch immer in der Vorgeschichte des augenblicklichen Geschehens ein Anstoß von außen, ein Reiz, anzunehmen. Es gibt kein normales Leben und auf die Dauer überhaupt keines, ohne Reizaufnahme. Irgendwie kann man wohl jede Lebensäußerung als Antwort auf Reize auffassen.

Die Beantwortung des Reizes ist regulativer Art. Das heißt, der Lebensvorgang zielt oder hat die Richtung auf die Behauptung des Systems inmitten der die Reize setzenden Umwelt. Ob dabei allerdings im Einzelfall als Enderfolg eine solche Selbstbehauptung herauskommt, hängt von den Umständen ab. Sehr oft gelingt sie nicht, sonst gäbe es weder Krankheit noch Tod.

Reizbarkeit und Regulation drücken der einzelnen Lebenserscheinung ihren Stempel auf. Sie halten sozusagen das ganze Bündel lebendiger Ereignisse so zusammen, daß man von harmonischer Abstimmung sämtlicher, in allen Teilen des lebendigen Systems gleichzeitig ablaufender Vorgänge sprechen kann. Führt diese Harmonie zu Dissonanzen auseinander, so ist die Weiterexistenz des Systems gefährdet. Am Individuum macht sich das als Krankheit bemerkbar.

Wir wollen jetzt das Wichtigste dessen betrachten, was mit dem Mikroskope an Lebensäußerungen der Zelle wahrgenommen werden kann. Bewegungen und Sekretion wollen wir als erste Gruppe, Wachstum und Teilung als zweite Gruppe zusammenfassen. Dann bleiben noch die Vorgänge übrig, die die besonderen Formen der Zellen und Gewebe herbeiführen. Auch die Formbildungen sind Lebenserscheinungen und Leistungen des lebendigen Systems, die uns als letzte Gruppe dann zu beschäftigen haben werden.

**42. Bewegungen.** Wenn wir von Bewegungen sprechen, so meinen wir solche, bei denen ganze Zellteile, Zellorgane ihre Lage gegeneinander ändern und so Formänderungen herbeigeführt werden. Wenn dabei die formändernden Kräfte Widerstände an der Umgebung finden, so sind Lageänderungen relativ zu dieser die Folge, und zwar der Zellen oder auch des Körpers im ganzen. Wir nennen das Fortbewegungen.

Bewegungen sind vorübergehende Formänderungen. Wir werden im achten Kapitel finden, daß sie sich nicht scharf trennen lassen von solchen, die dauernde Veränderungen der Zellgestalt herbeiführen und so formbildend mitwirken.

In vielen Pflanzenzellen befindet sich der Inhalt in ständiger Bewegung. Haare, die die Oberfläche, z. B. der Kürbisblätter bedecken (Abb. 24), sind ein günstiges Objekt, um dieses Phänomen, die Protoplasmaströmung, zu beobachten. Die Haare bestehen aus einer Reihe von Zellen. Das Protoplasma in ihnen umschließt als Wandbelag den Saft Raum und durchzieht ihn in Strängen, in denen der Kern aufgehängt ist. Das trübe Protoplasma dieser Stränge bewegt sich, strömt, fließt. Die zahlreichen Körnchen, die darin enthalten sind, machen die Erscheinung noch deutlicher. Fortwährend ändert sich Form und Anordnung der Stränge, so daß das Bild von Minute zu Minute wechselt. Das Merkwürdigste ist dabei aber die Bewegung der Körnchen. Sie bewegen sich nicht gleichmäßig, sondern die Geschwindigkeit der Körnchen untereinander, wie gegen das strömende Grundplasma, ist verschieden. Oft sieht man ein Körnchen plötzlich davoneilen. Man hat das sehr passend als Glitschbewegung bezeichnet. Die Wandschicht und der Kern bleiben relativ zur Zellwand in Ruhe. Die Bewegung in Zellen mit einheitlichem Saft Raum wird als Rotationsbewegung bezeichnet. Das Protoplasma bewegt sich rund um den Saft Raum herum. Wieder ist hier der Kern und die Wandschicht in Ruhe oder nur in

geringer Bewegung. Die Blattzellen der Wasserpest (*Elodea*) sind ein geeignetes Objekt, um diese Bewegung zu betrachten.

Die amöboide Bewegung wird so genannt nach den niederen Organismen, Amöben, die sie zeigen. Nackte Zellen oder Zellteile zeigen sie. Auch bei ihr beobachten wir Strömungen im Protoplasma. Gleichzeitig ändert sich die Gestalt der Zelle, indem Fortsätze ausgestreckt und wieder eingezogen werden (Scheinfüßchen, Pseudopodien) (Abb. 73 u. 74).

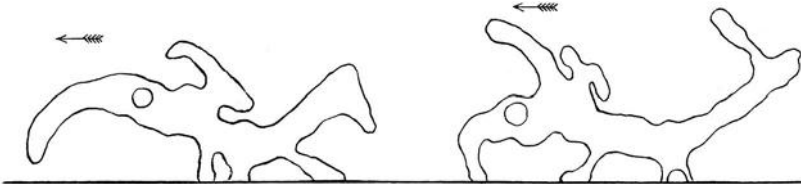


Abb. 73. Kriechende Amöbe im Profil. Aus Gurwitsch 1913 nach Dellinger. 2 Stadien, der Pfeil zeigt die Bewegungsrichtung. Der Kreis ist der Kern.

Weiße Blutkörperchen, Wanderzellen verschiedener Art sind gute Objekte, um amöboide Bewegungen an Zellen des Wirbeltierkörpers zu studieren. Bei Zellen des Warmblüters — z. B. den eigenen Leukozyten aus einem Tropfen Blut — bedarf man dazu eines auf Bluttemperatur ( $37^{\circ}$ ) geheizten Objektisches oder eines Wärmekastens, in den man das ganze Mikroskop hineinstellt. Die Abb. 74 zeigt einen großen granulierten Froschleukozyten, bei dem die Bewegung auch bei Zimmertemperatur sehr schön zu beobachten ist. Der Leukozyt hat unmittelbar nach der Herstellung des Präparates die Gestalt einer Kugel. Das rührt von den Reizen her, die ihn durch die Erschütterungen usw. getroffen haben. Sein Inneres ist trüb und enthält die Granula, die Außen-

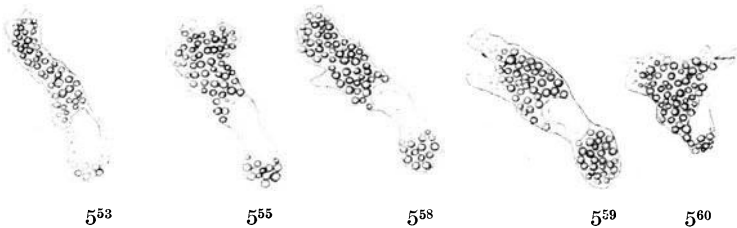


Abb. 74. Amöboide Bewegung eines großen granulierten Leukozyten vom Frosch in 5 aufeinanderfolgenden Bewegungsstadien während des Lebens gezeichnet. Die Zahlen darunter geben die Zeit an. Nach Skizzen (P) gez. von Vierl.  $800\times$ .

schicht ist hell und optisch leer (Ektoplasma und Endoplasma). Nach kurzer Zeit fängt das Ding an, seine Pseudopodien, meist an einer Seite, hervorstrecken. Sie bestehen aus Ektoplasma. Bald strömt das Endoplasma nach, neue, nur aus Ektoplasma bestehende Fortsätze werden wieder vorgestreckt usw. Da an der anderen Seite die Zellmasse nachgezogen wird, so kriecht das Gebilde auf der Unterlage dahin. Dieses Nachziehen geschieht oft ruckweise und dabei kann man deutlich sehen, wie die großen Granula im Innern durcheinanderkugeln und -wirbeln und ihre Lage um den Kern herum verändern. Auch der Kern wird im Innern der Zelle mit umhergewälzt. Bei allen Bewegungsphasen, die die Oberfläche vergrößern, wird Endo- zu Ektoplasma, bei allen, die die Oberfläche verkleinern, Ekto- zu Endoplasma (Ekto-Endoplasmaprozeß von Rhumbler). Der Übergang von Ekto- in Endoplasma



ist besonders deutlich bei der Bildung von Bruchsackpseudopodien, die an derselben Leukozytenart zuweilen beobachtet werden können (Abb. 75). Dabei breitet sich das Pseudopodium über die Zelloberfläche aus, die bedeckten Ektoplastmateile werden zu Endoplasma.

Die Fortsätze unserer grobgranulierten Leukozyten waren breit und kurz, die anderer Formen sind dünn, spitz und länger (Abb. 41, S. 32). Bei verschiedenen Gruppen von Rhipozoden kommen ganz lange dünne Pseudopodien vor. Solche „Filipodien“ enthalten feste Achsenfäden (Doflein, vgl. S. 27). Diese Achsenfäden werden zuerst und allein herausgestreckt, geradlinig oder im schwach gekrümmten Bogen. Dann strömt das Grundplasma auf den Achsenfaden hinauf. Auf den Filipodien entwickeln sich dann alle Erscheinungen der Plasmaströmung mit dem Wandern der Körnchen, den Glitschbewegungen usw.

Die amöboide Bewegung ist einer der wenigen Vorgänge am lebenden System,

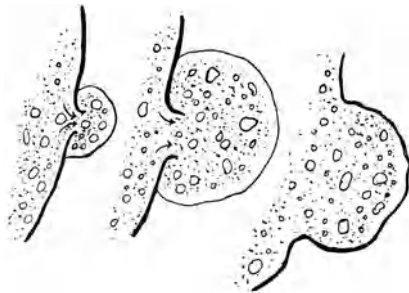


Abb. 75. Bruchsackpseudopodien einer Amöbe. Die Pfeile zeigen die Richtung der Strömung an. Nach R h u m b l e r 1898.

dessen physikalische Bedingungen einigermaßen zu übersehen sind. Sie wird allgemein als eine Erscheinung aufgefaßt, die durch das Spiel der Oberflächenkräfte hervorgerufen wird. Man kann analoge Erscheinungen an Flüssigkeitstropfen hervorrufen, wenn man die Oberflächenspannung lokal erniedrigt. Dann ist eine Störung im Gleichgewicht der Oberflächenkräfte des Tropfens gesetzt. Man muß sich das Innere des Tropfens unter einem Druck stehend vorstellen, gleichsam, als wenn eine elastisch gespannte Haut ihn umschlösse. Wird die Spannung an einer

Stelle herabgesetzt, so wird das Innere hervorgepreßt. Das ergibt genau das Bild eines Pseudopodiums<sup>1)</sup>. Es gelingt, noch einen anderen wichtigen Vorgang dabei nachzuahmen, die Aufnahme fester Körper in eine nackte Zelle. Die betreffenden Körperchen werden von den Pseudopodien berührt, erfaßt, festgeklebt, von ihnen umflossen und in das Innere der Zelle aufgenommen. Sie kommen dabei in eine Vakuole zu liegen. Diese Art der Aufnahme findet bei der Phagozytose statt, die wir früher (S. 32) schon kurz besprochen haben.

Die amöboide Bewegung ist weiter verbreitet, als man früher angenommen hat. Sie ist die charakteristische Fortbewegungsform der Rhizopoden, ein- oder nichtzelliger Organismen. Daß die Wanderzellen sich so bewegen, haben wir gehört. Aber auch sehr viele ortsfeste Zellen können sich bei besonderen Gelegenheiten amöboide bewegen. Es sind wohl alle Embryonalzellen amöboide beweglich. Die Verschiebungen und Wanderungen des Materials bei der Bildung der Organe im Körper des Embryos beruht auf aktiver Bewegung der Zellen und das kann nur eine amöboide Bewegung sein. Auch Zellen erwachsener Tiere können diese Eigenschaft noch besitzen. Eine Wunde wird gedeckt, indem sich die Epithelzellen des Wundrandes darüber breiten. Noch bevor eine ausgiebige Vermehrung einsetzt, ist in vielen Fällen, z. B. bei Larven von

<sup>1)</sup> Ein geeignetes Objekt ist ein Hg-Tropfen, den man in verdünnte HNO<sub>3</sub> bringt. Kristalle von K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub>, in die Nähe des Tropfens gebracht, locken dann Pseudopodien hervor. Wir müssen es uns versagen, diese Modellversuche hier weiter zu erörtern. Es sei besonders auf die Arbeiten von R h u m b l e r aufmerksam gemacht; sie sind angeführt in der Publikation von 1914.

Amphibien, die Wunde überhäutet. Das machen Zellen, die vom Rande her darauf kriechen und sich flach ausbreiten. Auch andere Zellen führen bei solchen Heilungs- und Regenerationsvorgängen allerlei Bewegungen aus, die alle nach dem amöboiden Typus verlaufen. Im Explantat fangen ebenfalls viele Zellen an, sich amöboid fortzubewegen. Man kann sagen, alle jugendlichen und sehr viele erwachsene Zellen sind amöboid beweglich.

Die feinen langen Pseudopodien vieler einzelliger Organismen mit ihren Achsenfäden haben große Ähnlichkeit, sowohl ihrer Entstehung wie ihrer Verwendung nach mit Zellorganen, die wir schon im zweiten Kapitel kurz erwähnt haben und die eine zweite, weit im Reiche der Organismen verbreitete Bewegungsart vermitteln. Es sind das die Flimmer- oder Wimperhaare (Zilien) und Geißeln. Flimmerhaare sind kurze, die in großer, Geißeln lange Anhänge, die in geringer Zahl vorkommen, und die häufig der freien Oberfläche von Epithelien aufsitzen. Solche Epithelien sind Flimmerepithelien, die z. B. auch die menschlichen Luftwege auskleiden.

Ein einzelnes Wimperhaar besteht aus einem Achsenfaden und einem Überzug, der unmittelbar in die Außenschicht der Zelle — das Ektoplasma oder die Krusta — übergeht. Der Achsenfaden durchbohrt diese Schicht mit dem „Zwischenstück“, und endet in einem „Basalkorn“. Von diesem aus gehen dann oft Fäden in das Innere der Zelle (Abb. 76).

Diese Härchen bewegen sich. Man unterscheidet Beugung und Streckung. Die Beugung erfolgt schnell und mit Gewalt, die Streckung langsam. Es ist wahrscheinlich, daß die Beugung durch eine Kontraktion in der Außenschicht des Flimmerhaares hervorgerufen wird, während der Achsenfaden als elastisches Widerlager dient und, wenn die kontrahierten Stellen erschlaffen, die Streckung besorgt. Das Wimperhaar ist also ein „kontraktileres“ Organ.

Der mechanische Erfolg der Bewegung kommt durch die Beugung zustande <sup>1)</sup>. Jedes Haar wirkt wie ein Ruder. So bewegt sich ein kleines Tier durch das Wasser fort, oder eine Flüssigkeitsschicht wird auf einer wimpernden Fläche verschoben. Die auf Abb. 66 und 67 abgebildeten Tiere, Rotifer und Stentor, zeigen beides. Haben sie sich mit dem Hinterende des Körpers festgeheftet, so strudeln sie einen Wasserstrom mit dem vorderen Wimperorgan in sich hinein, lösen sie dann diese Verbindung, so bewegen sie sich damit durchs Wasser, wie das Flugzeug mit seinem Propeller durch die Luft. In unserer Luftröhre wird die Schleimschicht durch das darunterliegende Flimmerepithel nach dem Kehlkopf zu bewegt, die Spermien schwimmen mit ihrer Schwanzgeißel in der Tube, sogar gegen den durch Flimmerhaare erzeugten Flüssigkeitsstrom in die Höhe.

Die Wirkung der Flimmerepithelien wird durch eine Zusammenarbeit (Koordination) aller der vielen einzelnen Haare ermöglicht, die darauf sitzen.

<sup>1)</sup> Die Reibung in einer Flüssigkeit ist proportional dem Quadrate der Geschwindigkeit des bewegten Körpers. So wird der Erfolg der schnellen Hinbewegung nicht wieder durch die langsame Herbewegung ausgeglichen. Darauf beruht jede Fortbewegung in Flüssigkeiten.



Abb. 76. Flimmerhaare u. binnenzelliger Hilfsapparat. *ob* obere, *ub* untere Basalkörner, *zw* Zwischenstück in der Krusta = Fortsetzung des Achsenfadens, *fw* Faserwurzeln, dazwischen ein Diplosoma. Darmepithel einer Muschel. Nach H. Eberhard, Arch. f. Zellforschung, 5, 1910, 2, 2250 ×.

Die in der Beugungsrichtung aufeinanderfolgenden Haare befinden sich stets in verschiedenem Bewegungszustand. Während das eine Haar am Ende der Bewegung angelangt ist, ist das folgende kurz davor, das dritte noch weiter zurück usw. So laufen über die Oberfläche des Wimperfeldes Wellen hin. Das Bewegungsbild ist dasselbe, wie das eines im Winde wogenden Kornfeldes, nur daß die Bewegung der den einzelnen Kornhalmen zu vergleichenden Wimpern von diesen selbst ausgeht, nicht von außen ihnen mitgeteilt ist (Abb. 77).

Der Vorgang in dem Wimperhaar, der zur Verkürzung einer Seite und somit zur Beugung führt, ist an sich unbekannt. Er ist um so schwerer verständlich, als der Bewegungstypus nicht nur verschiedener Wimpern bei verschiedenen Organen und Tieren sich voneinander unterscheidet, sondern vor allem, weil er bei einem und demselben Haar wechseln kann. Es gibt Geißeln, die sich nicht nur hakenförmig einkrümmen, sondern in verschiedener Weise zu Schraubenlinien deformieren können. Diese Tatsache macht es schwierig, für das betreffende Organ eine im einzelnen vorgebildete „Kontraktionsstruktur“ anzunehmen. Der Vorgang wird der amöboiden Bewegung seiner Natur nach



Abb. 77. Bewegungskoordination einer Wimperreihe nach Verworn.

ähnlich. Auch bei dieser ist die einzelne Bewegung nicht die Wiederholung einer früheren und damit ist ein die einzelne Bewegung vorbildender Bewegungsapparat ausgeschlossen.

Das ist nun ganz anders bei den Bewegungsorganen *κατ' ἐξοχήν*, den Muskelzellen und Fasern. Wir hatten sie auf S. 65 schon genannt. Sie wirken, indem sie sich zusammenziehen, d. h. kürzer und dicker werden. Beide Enden des langgestreckten Gebildes sind dabei „eingespannt“, d. h. fest mit den zu bewegenden Teilen verbunden und nähern bei der Kontraktion diese beiden Teile einander. Bei Muskelringen und Röhren aus zirkulären Fasern wird die lichte Weite des Ringes oder der Röhre verkleinert, während die Wandstärke zunimmt.

Der Verkürzungsvorgang, der unter Umständen mit erheblicher Kraft vor sich geht, findet nur in einer Richtung statt, in der Längsachse der Fasern und Zellen. Er wird den in den Fasern nachweisbaren Fibrillen zugeschrieben. In diesen findet eine Materialverlagerung statt, derart, daß jeder einzelne Fibrillenabschnitt kürzer und dicker wird. Welcher Art aber diese Verlagerung ist, wie die Bausteine der Materie dabei verschoben werden, ist unbekannt. Daß Wasserverschiebungen, Quellungs- und Entquellungsvorgänge dabei von besonderer Bedeutung sind, wird wohl allgemein angenommen. Das äußere Bild einer Kontraktion entspricht dem Zusammenschnurren eines gespannten und dann entlasteten Gummifadens.

**43. Sekretion.** Die Sekretionserscheinungen gehören zu den Vorgängen, denen wir mit dem Mikroskop zuschauen können. Der Typus der Sekretion ist die Tätigkeit einer Drüsenzelle. Wir werden uns bei Betrachtung der Epithelien mit der Morphologie der Drüsen zu beschäftigen haben. Was jedoch die Drüse zu dem macht, was sie ist, ist die Drüsenzelle mit ihrer besonderen Funktion. In ihr bildet sich das Sekret aus. Es wird dann auf eine epitheliale Oberfläche hin abgegeben. Das kann zunächst das Innere einer engen Röhre sein, das Lumen des Drüsen Schlauchs, schließlich aber gelangt es auf eine äußere oder innere Oberfläche, wie wir sie früher definiert hatten. Das ist

das Funktionsprinzip der exokrinen Drüse. Das Sekret, das Produkt ihrer synthetischen Leistung, ist meist in Form von Körnchen oder Tröpfchen — Granulis — in den Drüsenzellen zu sehen. Größe und Anordnung dieser Granula wechselt nach dem Funktionszustand und ist experimentell mit diesem zu beeinflussen. Hat die Zelle längere Zeit kein Sekret abgegeben, so ist sie mit Granulis gefüllt, hat man die Drüse etwa durch Reizung ihres Nerven gezwungen, einige Zeit zu sezernieren, so sind die Granula fast verschwunden, sie sind ebenso schnell ausgestoßen worden, wie sie in der Zelle haben nachgebildet werden können (Abb. 78).

Die Granula, die man in der Drüsenzelle sieht, betrachtet man nicht als das fertige Produkt, sondern als eine Vorstufe davon („Zymogenkörner“). Das fertige Sekret entsteht erst aus den Granulis, wenn sie aus der Zelle ausgestoßen werden. So ist auch der Schleim, ein weitverbreitetes Drüsenprodukt, das die meisten inneren Oberflächen unseres Körpers in dünner schlüpfriger Schicht überkleidet, nicht als die bekannte homogene fadenziehende Masse in den Drüsenzellen vorhanden, sondern in der Form von Granulis. Diese verquellen erst, wenn sie ausgestoßen werden, bei der Berührung mit Wasser, und dasselbe geschieht, wenn sie mit der Mehrzahl der Reagenzien in Berührung kommen, die gewöhnlich als Fixierungsmittel angewendet werden (Abb. 46).

Bei den exokrinen Drüsen wird also das Erzeugnis der in ihnen ablaufenden chemischen Synthese in die Außenwelt abgegeben, wie wir diese früher definiert hatten. Bei den endokrinen Drüsen gelangt es in den Säftestrom des Körpers. So unterscheidet man innere und äußere Sekretion. Solche inneren Sekrete sind die Hormone oder Botenstoffe, von denen im dritten Kapitel schon die Rede war.

Alle die Substanzen, von denen wir bisher gehandelt haben, sind formlos. Sie sind gelöst in Wasser und ihre Wirkung ist chemisch. Ihnen kann man die geformten Sekrete (Biedermann) gegenüberstellen. Sie werden nicht nur als Chemikalien im Körper verwandt, sondern ihre Form hat funktionelle Bedeutung. Das Heer der Baustoffe für die mechanischen Konstruktionen und das Werkzeugarsenal des Tierkörpers gehört in diese Kategorie.

Zwischen beide Reiche, die typischen ungeformten Drüsensekrete und die typischen Skelett- und Kutikularsubstanzen, wollen wir eine Gruppe von Zellprodukten einschieben, deren wir schon im zweiten Kapitel, bei der Betrachtung der Zellorganisation Erwähnung getan haben, die intrazellularen Speicherprodukte: Fett, Eiweißkristalle, Dotterkörner, Stärke, Glykogenschollen. Ihre Bildung innerhalb der Zelle erfolgt auf prinzipiell dieselbe Art, wie etwa die der Muzingranula in der Becherzelle (Biedermann). Die Speicherprodukte verlassen im allgemeinen die Zelle nicht in der Speicherform. Sollen sie wieder dem Stoffverkehr des Körpers zugeführt werden, so werden sie abgebaut. Glykogen und Stärke sind Polymerisationen des Traubenzuckers, der Glukose. Sie werden in der Zelle aus Glukose aufgebaut und wieder zu Glukose aufgespalten, wenn sie verbraucht werden sollen. Wir haben im Rahmen der sekretorischen Leistungen der Zelle hier also einen umkehrbaren Prozeß vor uns. Diese Möglichkeit des Wiederabbaus behält sich der

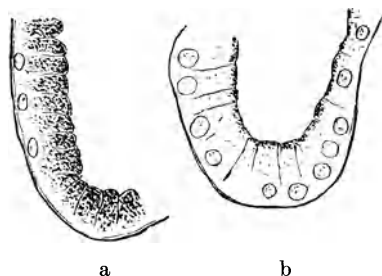


Abb. 78. Zungendrüsen von *Rana esculenta*, lebensfrisch; a Ruhe, b nach dreistündig. Reizung des Glossopharyngeus. Nach Biedermann aus Metzger in Nagels Handbuch der Physiologie.

lebende Körper auch bei vielen geformten Sekreten vor. Wir werden solchen Vorgängen bei den Stützsubstanzen begegnen.

Die geformten Sekrete im engeren Sinne sind die Skelettsubstanzen. Wir hatten von ihnen die Cuticulae kennen gelernt (Abb. 47). Membranen werden auf Epithelflächen abgeschieden und bilden hier Panzer und Außenskelette mit oft wunderbaren Skulpturen und Farben (Insekten, Krebse). Ähnlich verhalten sich die Schalen der Muscheln und Schnecken. Auch im Innern des Körpers befinden sich solche Gebilde. Abb. 79 zeigt die Entstehung von Kalknadeln im Innern eines Schwammes. Sie werden von besonderen Zellen — Skleroblasten — aufgemauert. Schließlich gehören auch die Skelettsubstanzen der Wirbeltiere hierher. Ihr wesentliches Bauelement

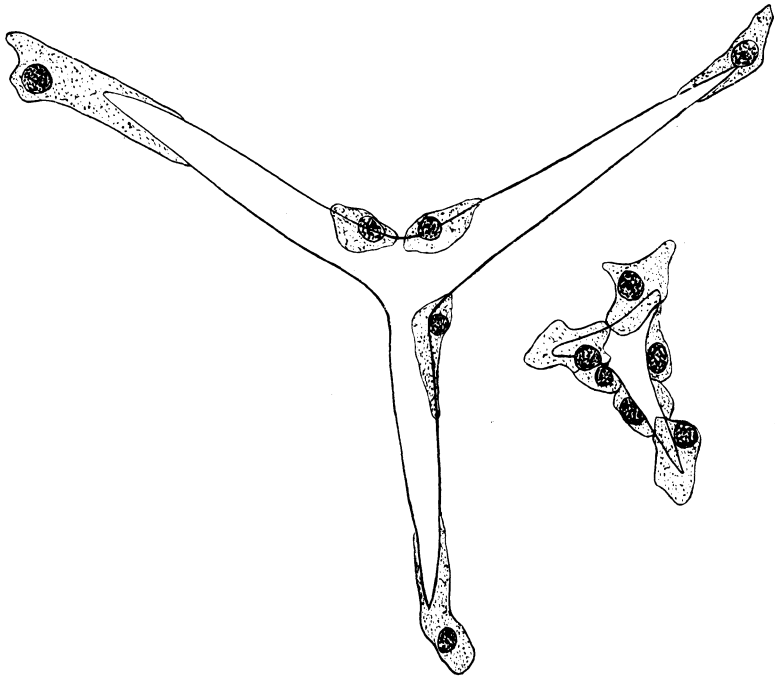


Abb. 79. Bildung von Kalknadeln in einem Kalkschwamm. Man sieht einen jungen (rechts) und einen älteren (links) Dreistrahler mit den Bildungszellen darauf. Nach Minchin aus Biedermann, Stützsubstanzen in Handb. d. vergl. Physiol.

ist die leimgebende, kollagene Fibrille. Diese hat gerade mit den Kalknadeln eine große Ähnlichkeit<sup>1)</sup>. Die Kalknadeln sind Kristalle. Auch den kollagenen Fibrillen kommt aller Wahrscheinlichkeit nach eine kristalline Struktur zu, d. h. die Moleküle und Atome sind in ihnen in regelmäßiger Weise orientiert. Die Fibrillen sind doppelbrechend. Knochen und Knorpel enthalten als wichtigsten mechanischen Bestandteil kollagene Fibrillen. Abb. 80 zeigt ihre Bildung beim Aufbau eines Schädelknochens einer Froschlarve.

Wir wollen noch einen Blick werfen auf das Verhältnis von Zelle und Sekret. Bekanntlich ist es das Ziel einer rationellen Fabrikation in „fortlaufendem

<sup>1)</sup> Für die Zellulosehaut der Pflanzenzelle ist eine mikrokristallische Struktur durch die in ihnen stattfindende Beugung von Röntgenstrahlen (Raumgitterwirkung) nachgewiesen. Auch diese ist doppelbrechend. Dasselbe ist neuerdings auch für Stärke und eine Anzahl Eiweißkörper (Fibrin) nachgewiesen worden. Vgl. Herzog und Janke, Die Naturwissenschaften 1921, Heft 18, S. 320 und Stübel, Pflügers Arch. 181, 1920.

Prozeß“ zu arbeiten. Man versteht darunter in der Industrie der chemischen Synthese ein Verfahren, das gestattet, an einem Ende einer Anlage fortlaufend das gewünschte Produkt zu entnehmen und das Reaktionsgemisch fortlaufend nachzufüllen. Das bekannteste Beispiel dafür ist ein Hochofen. Sehr viele Drüsenzellen arbeiten auf diese Weise. Die meisten Verdauungsdrüsen mit serösem Sekret sammeln zwar in der Ruhe, den Pausen zwischen den Nahrungsaufnahmen, Zymogenkörner an, aber auch nachdem diese ausgestoßen sind, geht die Sekretion fortlaufend weiter. Auf der einen Seite werden die Nahrungstoffe aus dem Blute in die Zelle aufgenommen, an der anderen Seite wird das Sekret abgegeben. Die Spinnrüsen einer Spinne z. B. liefern auf diese Weise ununterbrochen viele Stunden hindurch ihr Sekret, das dann an der Luft zum Faden erhärtet. Man kann diese Art der Drüsentätigkeit wohl als den vollkommeneren bezeichnen.

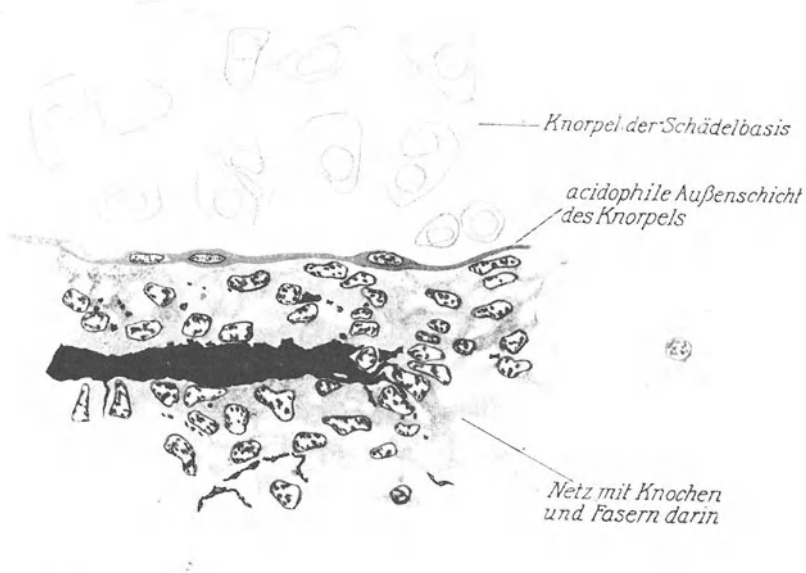


Abb. 80. Bildung des Parasphenoids bei einer Kaulquappe, der Knochen und die kollagenen Fasern schwarz. Man vergleiche die prinzipielle Übereinstimmung mit Abb. 79. Nach Petersen, Sitzungsber. d. Heidelb. Akad. 1919, Fürbringerfestschrift.

Ihm gegenüber steht eine andere Art, die am deutlichsten durch die Becherzellen des Verdauungs- und Atmungsapparates dargestellt wird. Der Sekretionsvorgang geht nicht in einem fort weiter, sondern ist intermittierend. Die gefüllte Drüse entleert ihr Sekret, dann füllt sie sich wieder und kann erst jetzt neues Sekret abgeben. Es ist bekannt, daß man in der Industrie solche unterbrochenen Verfahren zu vermeiden trachtet.

Es ist umstritten, ob die Becherzelle, die einmal entleert wurde, sich überhaupt wieder füllen kann oder ob es eine neue Zelle ist, die an die Stelle der entleerten tritt. Ist das in der Tat der Fall, so wäre der Typus der intermittierenden Sekretion kaum unter den Drüsen vertreten, sondern außer dem der fortlaufenden Sekretion nur der, bei dem die Drüsenzelle bei der Sekretion zugrunde geht. Vielfach wird das so ausgedrückt, daß die Drüsenzelle „sich in Sekret umwandle“. Dieser Ausdruck ist irreführend. Er setzt voraus, daß man bei der Synthese in der Zelle unterscheiden könne zwischen solchen

Synthesen, bei denen Teile der lebenden Substanz zum Aufbau des Sekretes benutzt werden, und solchen, bei denen das nicht der Fall ist. Diese Unterscheidung ist aber nicht möglich, denn wir können die Grenze zwischen lebender und nicht lebender Zellsubstanz im Bereich der ultramikroskopischen Dimensionen nicht ziehen, und es ist bisher nicht bewiesen, daß es überhaupt Synthesen in der Zelle gibt, bei denen der ganze synthetische Vorgang lediglich innerhalb der Wasserbahnen des lebenden Systems sich abspielt. Die lebende Struktur greift wohl immer ein<sup>1)</sup>. Es wandelt sich bei jeder Sekretion Material der Zelle in Sekret um, und wir wissen nicht, welche Rolle dieses vorher in der Zelle gespielt und wie es ihr eingelagert war, bevor es in die sekretorische Synthese eintrat.

Wir stellen unsere Einteilung also danach auf, ob die Zelle bei der Sekretion zugrunde geht oder nicht. Drüsen der ersteren Art nennt man holokrine, solche der zweiten Art merokrine Drüsen. Im charakteristischen Falle der holokrinen Drüsen sammelt sich Sekret in der Zelle an, und die Zelle zerfällt. Sie stirbt

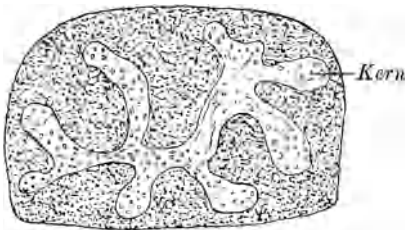


Abb. 81. Drüsenzelle aus der Spinn-drüse einer Schmetterlingsraupe mit verzweigtem Kern. Nach Korschelt aus Wilson, *The Cell in Development and Inheritance*.

und tote Zellen pflegen auch ohne Einwirkung von Fäulnisregnern zu zerfallen. So wird das Sekret frei. Die Zellen der Talgdrüsen sind das typische Beispiel für diese Art der Sekretion. Hier bleibt etwas übrig, das nicht Sekret ist, Kern- und Protoplasma-reste. Auch die Giftdrüsen in der Haut der Amphibien gehören hierher.

Es sind aber auch Fälle beschrieben, in denen Zellen sich vollständig in Sekret auflösen. Dazu gehören Zellen, die Schaffer aus den Knorpeln der Neunaugen beschrieben hat. Sie sollen vollständig in der Grundsubstanz verschwinden. Anders ist es bei der Verhornung. Hier gehen die Zellen als

lebende Wesen zugrunde, aber sie bleiben in der Form von Schüppchen erhalten. Die von den lebenden Schichten des Epithels der Oberhaut (Epidermis) gelieferte Hornschicht ist also nicht eine einheitliche Kutikula wie der Muskel der Krebse und Insekten, oder wie die hornähnliche Auskleidung des Muskelmagens der Vögel, sondern sie besteht aus lauter einzelnen Teilchen. Diese entsprechen den einzelnen Zellen, die bei der Bildung des verhornten Teils der Epidermis zugrunde gingen und eintrockneten. Man kann vielleicht sagen, daß die Verhornung im Bereich der geformten Sekrete dem Typus der holokrinen Drüsen entspricht, die Kutikulabildung dem der merokrinen Drüsen (Schaffer).

Wir müssen noch der Rolle gedenken, die der Kern bei den Synthesen der sekretorischen Prozesse in der Zelle spielt. Von der wachsenden Eizelle haben wir schon gehört, daß die basophilen Stoffe des Kerngerüsts bei der Dotterbildung beteiligt sind. Sie wandern aus der Kernvakuole aus, und sind irgendwie bei der Synthese der Dotterbestandteile beteiligt. Diese Beziehung des Kernapparates zum Sekretionsprozeß ist jedoch keineswegs eine Besonderheit der Dotterablagerung. Von vielen exokrinen Drüsen wird ein besonderes Verhalten des Kerns während der Sekretion beschrieben. Auch in der Kerngestalt kommt das zum Ausdruck. In den Zellen der Spinn-drüsen von Raupen und Spinnen, die sehr große Mengen von Sekret produzieren, gibt es verzweigte Kerne, so daß also eine große Oberfläche des Kernraumes gegen das Protoplasma erreicht wird (Abb. 81). Das hat sicher mit einem regen Stoffaustausch zwischen den beiden Zellbestandteilen zu tun.

<sup>1)</sup> Eine Ausnahme bildet wohl die Fettsynthese in der Darmepithelzelle. Sie nimmt Glycerin und Seife oder Fettsäuren auf, und bildet daraus Fett, das in Form von Tröpfchen in ihr „sezerniert“ wird (Abb. 71). Hierbei wird wohl kein Material der Zelle selbst in Sekret umgewandelt.

## Wachstum und Zellteilung.

**44. Wachstum.** Wachstum und Vermehrung sind eines der auffälligsten Kennzeichen der Organismen. Bei den zellig gegliederten Tieren, den Metazoen, ist die Massenzunahme in den ersten Zeiten ihres Daseins, d. h. während der embryonalen Entwicklung und in der Jugend am lebhaftesten. Aus einem, oft winzig kleinem, Keim wächst ein ansehnlicher Körper heran.

Man kann ganz allgemein sagen, daß bei dieser Massenzunahme zwei Vorgänge miteinander abwechseln, die Vermehrung und die Vergrößerung der Zellen. Eine Zelle entsteht immer aus einer anderen, so, daß die „Mutterzelle“ in zwei „Tochterzellen“ sich aufteilt. Dabei bleibt nichts übrig, die Mutterzelle geht restlos in die Tochterzellen auf. Diese wachsen heran, teilen sich wieder, und so greifen Wachstum und Vermehrung der Zellen ineinander, mit dem Erfolg einer allgemeinen Massenzunahme des vielzelligen Körpers.

Nicht immer entspricht die Massenzunahme des ganzen Körpers nur einer Vermehrung des in lebendige Zellen gegliederten Protoplasmas. Ausgiebige Wasseraufnahme ist vor allem bei schnellem Wachstum von besonderer Bedeutung. Das ist z. B. bei der Entwicklung der Larven der Stachelhäuter der Fall. Die Eier des Seeigels enthalten sehr wenig Dottermaterial. Trotzdem entsteht aus der Blastula die sehr viel größere Larve, ohne daß Nahrung aufgenommen würde. Diese Larve besteht aus dünnen Epithelblättern, zwischen denen mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume vorhanden sind. Der Keim bläht sich durch Wasseraufnahme in diese Hohlräume gewaltig auf.

Auch bei Froschlarchen ist etwas Ähnliches der Fall. Die Kaulquappe, die aus dem Ei, zunächst ohne zu fressen, heranwächst, ist sehr viel wasserreicher als dieses. Die mit Flüssigkeit — Lymphe — gefüllten Räume unter der Haut sind es vor allen, die diese Geschöpfe so groß erscheinen lassen und ihnen das bekannte rundliche Aussehen verleihen. Auch in die Grundsubstanz des embryonalen Bindegewebes werden große Mengen Wasser aufgenommen. Das alles ist ein sehr praktisches Verfahren, denn Wasser steht diesen Tieren in unbegrenzter Menge zur Verfügung und so bauen sie sich sozusagen aus Wasser schnell einen Körper auf, der dann ein selbständiges, von den Nahrungsquellen des mütterlichen Körpers unabhängiges Leben führen kann. Die Kaulquappe hat dabei zunächst noch innere Nahrungsquellen zur Verfügung, die Dotterkörnchen, die in allen Zellen eingelagert sind (Abb. 43). Sie werden allmählich verbraucht, und wenn das der Fall ist, ist auch, dank der ausgiebigen Verwendung von Wasser beim Aufbauen der Organe, das Tier imstande zu fressen, zu verdauen und zu resorbieren.

Auch die Embryonen der Säugetiere und des Menschen sind sehr wasserreich. Auch bei ihnen wird das Körpervolumen zu einem guten Teil durch die Zunahme der wasserreichen embryonalen Stützsubstanzen vermehrt. Wir werden bei der Betrachtung der Skelettsubstanzen und Organe noch eingehender kennen lernen, wie auch beim Menschen die Skeletteile durch den wasserreichen, „billigen“ Knorpel zunächst sozusagen im Modell hergestellt werden und dann erst in den an organischer und mineralischer Substanz reichen Knochen übergeführt werden.

Im späteren, vor allem außerembryonalen Leben kommt dann für das Wachstum neben der Zellvermehrung und Vergrößerung, sowie der Vermehrung der Körpersäfte noch die Zunahme der festen Bestandteile der Grundsubstanzen hinzu, die den mechanisch wichtigen Anteil der ausgebildeten Stützorgane ausmachen (Knochen, Bänder, Faszien, Sehnen).

Wir wollen uns in den folgenden Abschnitten nur mit dem Wachstum und der Vermehrung der eigentlichen lebenden Substanz, d. h. der Zellen befassen.



Das Wachstum haben wir bald besprochen. Es ist unserem Auge verschlossen, nur den Erfolg sehen wir. Wie die Organe und Strukturen der Zelle es machen, sich neue Atome und Atomkomplexe einzulagern, ohne ihren konstruktiven Aufbau zu ändern und ohne ihre Arbeit einzustellen, wissen wir nicht.

**45. Die Zellteilung als Verdoppelung.** Das Wachstum der Zellen ist begrenzt und so schieben sich beim Wachstum des ganzen Körpers Teilungen der Zellen dazwischen. Im allgemeinen haben die Tochterzellen dieselben Fähigkeiten wie die Mutterzelle<sup>1)</sup>. Wir haben früher (S. 42) das Postulat aufgestellt, an dem Prinzip — solange wie irgend möglich — festzuhalten, daß die Fähigkeiten der lebenden Systeme, also auch der Zellen auf ihrer Struktur und ihrer Organisation beruhen. Beide Tochterzellen gleichen der Mutterzelle. Bei der Zellteilung findet also eine Verdoppelung dieser Struktur und Organisation statt. Wir werden die Teilung der Zelle also unter dem Gesichtspunkt zu studieren haben, wie diese es fertig bringt, sich zu verdoppeln.



Abb. 82. Fremdkörperzelle an einem toten Knochenstück. Aus einem Transplantationsexperiment an einer Unkenlarve. *k* Knochen, *n* Kerne, *v* eine Vakuole im Leibe der Riesenzelle. 300 × vergr. (P. V.).

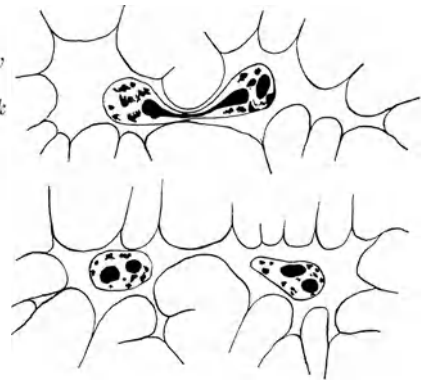


Abb. 83. Amitosenbilder aus der Sehne einer neugeborenen Maus. Vergr. 1000 ×. Nach Novikoff. Archiv f. Zellforschung 1910.

Eine Reihe der Organe der Zelle wird auf beide Tochterzellen verteilt. Sie entstehen also nicht neu, sondern aus ihresgleichen. Am längsten ist das vom Kern bekannt: *Omnis nucleus e nucleo*. Es gilt auch für die Chromatophoren der Pflanzenzelle. Von den Plastosomen weiß man, daß jede Tochterzelle bei der Teilung eine Portion davon mitbekommt. Ob sie aber selbst immer nur aus ihresgleichen hervorgehen können, ist bei der Winzigkeit der fraglichen Objekte schwer zu entscheiden. Alle anderen Organisationsbestandteile entstehen sicher neu aus dem Grundplasma.

Wenn man einer Zellteilung zuschaut, so sieht es aus, als ob die Zelle durch eine unsichtbare Fadenschlinge in zwei Teile geteilt würde, wie man das etwa an einem Quecksilbertropfen, mit einem wirklichen Faden, am besten unter Wasser, machen kann: Die Zelle schnürt sich durch. Vorher hat sie meist eine ovale Gestalt eingenommen.

**46. Die „Amitose“.** Die Erscheinungen, die dabei im Innern der Zelle sichtbar werden, sind sehr mannigfacher Art. Als einfachstes Bild wollen wir zuerst das behandeln, was als „Amitose“ bezeichnet zu werden pflegt und in Gegensatz zur „Mitose“ gestellt wird. Mit „Mitose“ oder „Karyokinese“ wird ein Teilungsmodus bezeichnet, bei dem besondere Anordnungen und

<sup>1)</sup> D. h. wenn wir von den Reifungsteilungen absehen.

Bewegungen fadenförmiger („Mitose“) Kernbestandteile, der Chromosomen, eine charakteristische Rolle spielen.

Bei der Amitose schnürt auch der Kern sich durch, er wird als Ganzes geteilt, ohne eine besondere Umbildung zu erleiden. Teilungen des Kerns in verschiedene Stücke kommen bei mancherlei Zellen vor, ohne daß eine Teilung des Zelleibes sich daran schließt. Die Kernzerstückelung hat hier wohl lediglich die Bedeutung einer Oberflächenvermehrung des Kernapparates. Umfangreiche Komplexe lebendiger Substanz mit vielen Kernen darin können so entstehen (Riesenzellen, Abb. 82).

Es ist jedoch auch beobachtet worden, daß an eine solche Kernzerschnürung sich eine Teilung des Zelleibes anschließt. Dann haben wir eine wahre amitotische Zellteilung vor uns (Abb. 83). Sie kann künstlich hervorgerufen werden, bei Zellen, die sich für gewöhnlich nach dem mitotischen Teilungsmodus teilen.

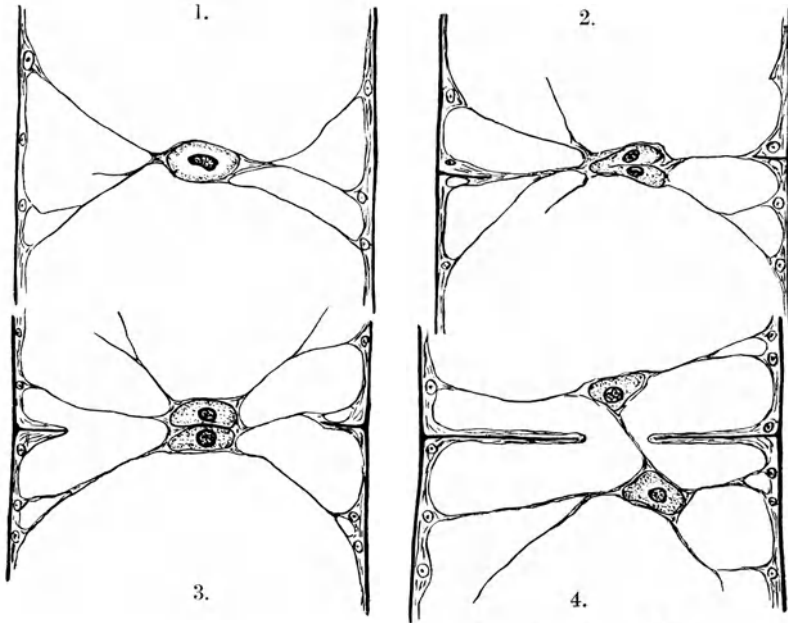


Abb. 84. Vier aufeinanderfolgende Stadien einer künstlich durch Äther hervorgerufenen Kern- und Zellteilung bei einer Alge des süßen Wassers (*Spirogyra*). Lebendbeobachtung einer Zelle. Nach Nathanson 1900 aus Godlewski 1909.

Es sind dabei weder im Kern noch im Protoplasmakörper besondere Anordnungen oder Umordnungen der Organisation nachweisbar, die es verständlich erscheinen lassen, wie bei diesen Vorgängen die Verdoppelungsaufgabe gelöst wird. Man hat deshalb die Behauptung aufgestellt, ein Zellenstamm, der einmal der Amitose verfallen sei, sei dem Untergange geweiht, könne keinesfalls wieder zum mitotischen Modus zurückkehren (Straßburger, Flemming, H. F. Ziegler). Das ist jedoch experimentell widerlegt. Man hat bei Algenzellen durch Behandlung mit einer Ätherlösung amitotische Teilungen hervorgerufen (Nathanson). Wurden die Algen dann wieder in reines Wasser zurückgebracht, so trat der sonst allein zu beobachtende mitotische Modus wieder ein, und zwar konnte er mit Sicherheit an solchen Zellen beobachtet werden, die durch den amitotischen Modus aus der Mutterzelle hervorgegangen waren (Abb. 84).

**47. Mitose oder Karyokinese.** Von einzelligen Organismen ist früher eine Durchschnürung ohne besondere Umbildung, d. h. der amitotische Teilungs-

modus vielfach behauptet worden. Genauere Untersuchungen haben aber bisher überall gezeigt, daß hier der Zellteilung ein Aufmarsch — zum mindesten der zu zerlegenden Kernorganisationen — vorangeht, so daß die wesentlichen Bestandteile dieser Organisationen gleichmäßig auf die Tochterindividuen übertragen werden (Abb. 85).

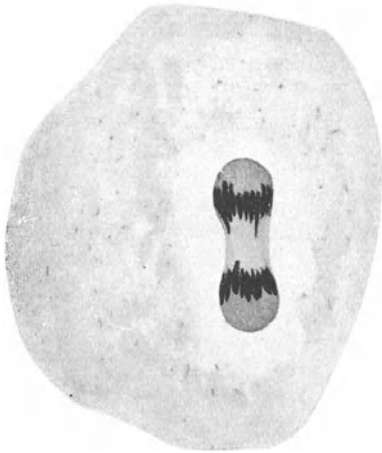


Abb. 85. Kernteilungsfigur einer Amöbe. Nach Wasiliewski und Kühn 1914.

Die weitaus häufigste Form der Zellteilung ist jedenfalls die Mitose oder Karyokinese. Vor allem die Teilungen des sich furchenden Eies verlaufen immer auf diese Art und sie haben denn auch dasjenige Objekt abgegeben, an dem die Zellteilung am genauesten, vor allem auch experimentell studiert werden konnte. Diese Objekte erlauben auch am besten die Beobachtung des Vorgangs am lebenden Objekt. Der eigentliche Entdecker der mitotischen Teilungsfiguren ist Bütschli (1876). Später wurden diese Vorgänge dann genauer studiert (Flemming, 80er Jahre, Name Mitose; Straßburger, Pflanzenzelle; van Beneden, C. Rabl, Boveri). Am Schluß des 19. Jahrhunderts war alles

Wesentliche der mitotischen Bilderreihe klargestellt. In das, was eigentlich vor sich geht, d. h. in das Spiel der Kräfte, und die Bedeutung der einzelnen sichtbaren Anordnungen, haben wir aber bisher nur eine geringe Einsicht.

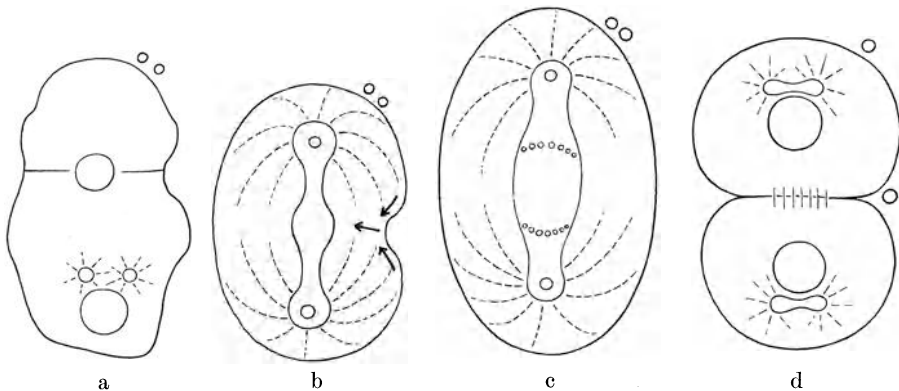


Abb. 86. Teilung des Eies von Nematoden. Bilder nach dem lebenden Objekt. Nach v. Erlanger 1898. a *Rhabditis dolichura*. Oben der Eikern nach Abschneürung des Polkörpers (die beiden kleinen Kreise) zum ♀ Vorkern umgewandelt. Von unten der ♂ Vorkern mit dem bereits geteilten Zentrum, das Ei macht amöboide Bewegungen, daher die bucklige Gestalt. b Dasselbe Tier. Anaphase. Polstrahlen gekrümmt, beginnende Einschnürung des Zelleibes, Protoplasmaströmungen (die Pfeile). c *Rhabditis pellicio*. Anaphase, Chromosomen sichtbar. d Dasselbe Tier. Ende der 1. Teilung, Vorbereitung der nächsten. Die beiden Zellen hängen durch Spindelfasern zusammen.

**48. Die erste Furchungsteilung, Zyklus der Zentrosomen und Chromosomen.** Wir verschaffen uns zunächst eine kurze Übersicht über die Vorgänge, indem wir den Verlauf einer Zellteilung an der allerersten betrachten, die in einem vielzelligen Organismus vor sich geht, d. h. an der, mit der das befruchtete Ei seine Entwicklung beginnt. Sie schließt sich meist unmittelbar an die Befruch-

ung an. Das Spermium ist in das Ei eingedrungen, Kopf und Mittelstück haben sich vom Schwanz getrennt. Sie allein haben für den ferneren Verlauf der Ereignisse Bedeutung. Das Mittelstück enthält das Zentrosoma der Zelle (Spermatide), aus der das Spermium sich durch eine Umbildung entwickelt hatte. Nach dem Eindringen in das Ei wird das Zentrosoma als solches kenntlich (Abb. 86a). Es umgibt sich mit einer Strahlung, indem das Eiprotoplasma sich strahlenförmig um das — fremde — Zentrosoma als Mittelpunkt anordnet (Monaster). Die Kerne, der Eikern und der aus dem Spermakopf hervorgegangene Spermakern (♀ und ♂ Vorkern) nähern sich einander und verschmelzen zuweilen (Abb. 86a und 87). Als bald beginnt auch die Teilung. Der Monaster teilt sich. Das Zentrosoma beginnt damit, die Tochterzentrosomen rücken ausein-

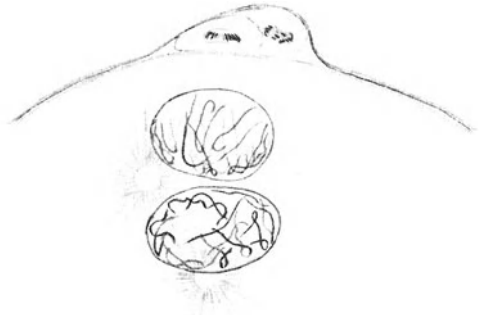


Abb. 87. Ei- und Spermakern von Pterotrachea, einer planktonischen Meeresschnecke. Nach Boveri 1890. Die Sphären sind schon geteilt, die Kerne kurz vor dem Verschwinden der Kernmembran, Chromosomen in ihnen schon sichtbar.

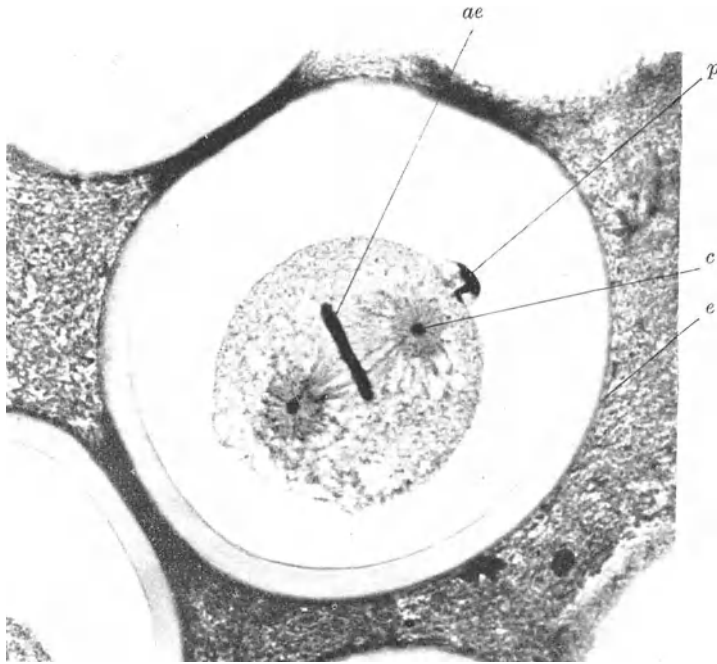


Abb. 88. Ei von *Ascaris megalocephala*. Schnitt, mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Photographie. Vergr. 850  $\times$ . *ae* Äquatorialplatte; *c* Zentrosom, zwischen beiden Zentrosomen die Spindel, um jedes die Sphäre; *e* Eimembran; *p* Polkörperchen.

ander, um jedes befindet sich eine Strahlung. Der Monaster ist zum Amphipol geworden. Die Zentrosomen werden als die Pole der Teilungsfigur bezeichnet. Zwischen diese Pole lagert sich der Kern oder die Kerne. Die Kern-

organisation bildet sich um. Die „Chromosomen“ werden aus dem Kern frei. Sie ordnen sich zwischen die Pole in den Amphiaster ein, so daß eine symmetrische Figur entsteht, in der die ganze Zellorganisation um die beiden Pole in spiegelbildlich gleichen Hälften angeordnet ist (Abb. 88). Der Teilung der Zelle geht die der Chromosomen voraus. Die Tochterchromosomen werden nach den Polen zu verlagert, worauf sich in der Nähe der Pole aus den Chromosomen ein neuer Kern — der Tochterkern — aufbaut, während die Strahlenfiguren um das Zentrosoma herum verschwinden. Alsdann teilt sich auch der Zelleib. Sehr bald beginnt sich jedes Zentrosoma mit einem neuen Strahlenkranz zu umgeben, zu teilen und so läuft bei der Furchung wie ein Uhrwerk eine Teilung nach der anderen ab. Es beginnt also das Zentrosoma mit der Teilung, der chromatische Apparat folgt und der Zelleib macht den Schluß. Die Teilung des Zelleibes und die Verteilung der Tochterchromosomen erscheint dabei von dem Verhalten des Zentrosomas und den um dieses erscheinenden Strahlungsphänomenen abhängig. Nicht so die Vorgänge am Kern. Die Umbildung des chromatischen Apparates ist ein von den übrigen Veränderungen unabhängiger Vorgang. Man hat deshalb von einem „Dualismus der karyokinetischen Phänomene“ gesprochen und angenommen, daß bei der Karyokinese zwei völlig selbständige nur an einem Punkt ineinandergreifende Kreisprozesse nebeneinander herlaufen, den Zyklus der Chromosomen und der den Zentrosomen (Boveri). Wir wollen jetzt die einzelnen Phänomene genauer betrachten und beginnen mit den Vorgängen am Kern.

**49. Vorgänge am Kern, die chromatische Figur.** Wir hatten uns früher (S. 42 ff.) mit dem Bau des Kerns befaßt. Trotz mancherlei gegenteiliger Meinungen hatten wir an der klassischen Ansicht festgehalten, daß im Kern der chromatische Apparat enthalten ist, der in vielen Fällen die Form eines Gerüsts oder Netzwerkes besitzt. Wir werden sehen, daß die Vorgänge bei der Mitose diese Ansicht stützen.

Der geschilderte Zustand des Kernes findet sich zwischen den Teilungen. Meist wird vom Ruhezustand gesprochen. Boveri wies darauf hin, daß aber gerade dann der Kernapparat seine Tätigkeit entfaltet. Für die Teilung wird er zusammengepackt, gerade wie der Inhalt eines Koffers zwischen zwei Bahnfahrten in ausgepacktem Zustand seine Funktion entfaltet, für die Reise aber in eine geeignete Form gebracht wird, um transportiert werden zu können. Wir wollen die beiden Zustände des chromatischen Apparates den Arbeitszustand — zwischen den Teilungen — und den Teilungszustand nennen. Der Chromatinzyklus, oder da wir das Chromatin nach seinem Verhalten bei der Teilung als den wichtigsten Kernbestandteil bezeichnen müssen, der Kernzyklus, besteht in der Ausbildung des Teilungszustandes aus dem Arbeitszustand, der Teilung, und der Rückbildung wieder in den Arbeitszustand. Der Teilungszustand ist ausgezeichnet durch die Chromosomen (Waldeyer). Das sind Stücke des chromatischen Apparates, die meist eine bei den einzelnen Teilungen immer wiederkehrende, z. B. schleifenförmige Gestalt haben. Sie färben sich gerade wie das Chromatin des Arbeitskernes mit basischen Farben, aber viel intensiver. Die Anordnung der Chromosomen während der Teilung wird als chromatische Figur der Mitose bezeichnet. Ihr wird alles andere als achromatische Figur gegenübergestellt.

Die klassischen Objekte, um an ihnen den Chromatinzyklus zu studieren, sind die Gewebezellen, vor allem die Hautepithelzellen, der Larven unserer geschwänzten Amphibien, Triton, Salamandra (Flemming, C. Rabl). Vor allem werden gefärbte Fixationsbilder studiert. Man kann aber die Chromosomen auch sehr gut während des Lebens beobachten. Zwar sind die Einzelheiten,

die das gefärbte Bild zeigt, nicht alle zu erkennen, jedoch ordnen sich die Beobachtungen am lebenden Objekt (Abb. 89) so gut dem durch die toten Bilder zu erschließenden Zyklus ein, daß kein Zweifel bestehen kann, daß es sich nicht nur bei den Chromosomen um Teile des lebenden Organismus handelt, sondern auch daß der Zyklus des chromatischen Apparates in seinen wesentlichen Punkten so abläuft, wie wir ihn aus den Präparaten erschließen. Die Chromosomen sind also sicher keine Kunstprodukte, ganz abgesehen davon, daß die Zahlen und Teilungsverhältnisse in ihrem gesetzmäßigen Verhalten unmöglich durch Gerinnsel aus Solen oder homogenen Gallerten erklärt werden können. In dem fixierten und gefärbten Präparat findet man nun alle Zwischenstufen zwischen den Chromosomen am Schluß der Teilung (Anaphase), wo sie am lebenden Objekt noch zu erkennen sind, und dem chromatischen Gerüst des Arbeitszustandes. Angenommen, letzteres sei ein reines Kunstprodukt, ein Niederschlag aus einem

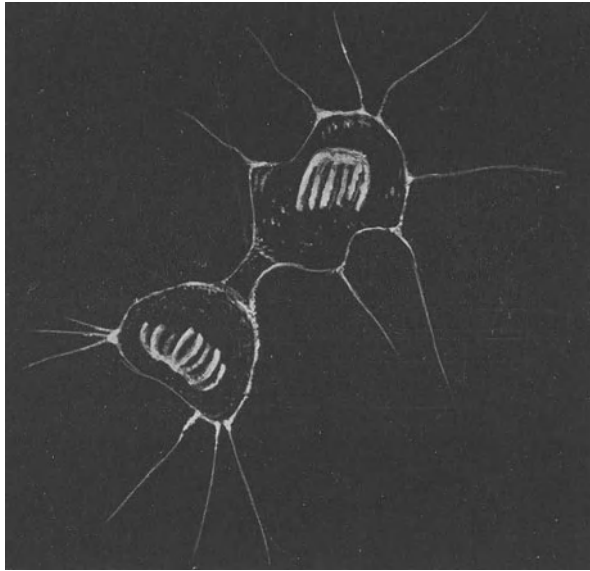


Abb. 89. Lebende Bindegewebszelle von Triton in Teilung. Nach Heidenhain 1911. (Man kann solche Bilder leicht an den Schwänzen gutgenährter Larven beobachten, die man, um das in den Chromatophoren ausgebreitete Pigment zum Zusammenballen zu bringen, eine oder mehr Stunden auf weißen Untergrund gebracht hat.)

Sol, wo ist dann die Grenze in der Bilderreihe, die die Kunstprodukte von den naturgetreuen Bildern scheidet? Man wird also nicht umhin können, auch dem Fixationsfärbungsbild des chromatischen Gerüsts irgend ein Äquivalent im Arbeitskern zuzuerkennen, wenn auch vielleicht bei ihm mehr Veränderungen gegenüber der Beschaffenheit im Leben vorhanden sind, als das beim Teilungszustand des chromatischen Apparates der Fall ist.

Man teilt den Verlauf der mitotischen Teilung in vier „Phasen“ ein, die Prophase, die Metaphase und die Anaphase<sup>1)</sup> (Abb. 90).

Während der Prophase (Abb. 90, 2—4) entstehen die Chromosomen aus dem Kern. Der Weg, auf dem das geschieht, ist bei verschiedenen Tieren

<sup>1)</sup> In Bezug auf die Einteilung der Vorgänge bei der Mitose herrscht einige Verschiedenheit. Die hier angewandte schließt sich Gurwitsch (1904) an.

verschieden. Bei den meisten Eiern verdichtet sich das Kerngerüst, die Verzweigungen und Verbindungen des Netzwerkes schwinden, und nur wenige Stränge bleiben übrig. So ist es beim Pferdespulwurm (*Ascaris megalcephala*). Diese Stränge sind die Chromosomen. Bei den auch in diesem Buche abgebildeten Kernen der Amphibienepithelzellen wird zuerst ein zusammenhängender Faden gebildet, Kernfaden, der erst lang und dünn, dann kürzer und dicker ist. Er ist dementsprechend eng oder locker im Kernraum aufgeknäuel, und man unterscheidet so das Stadium des engen Knäuels (Abb. 90, 2), dem das Stadium des lockeren Knäuels (Abb. 90, 3) folgt. Das Knäuel heißt

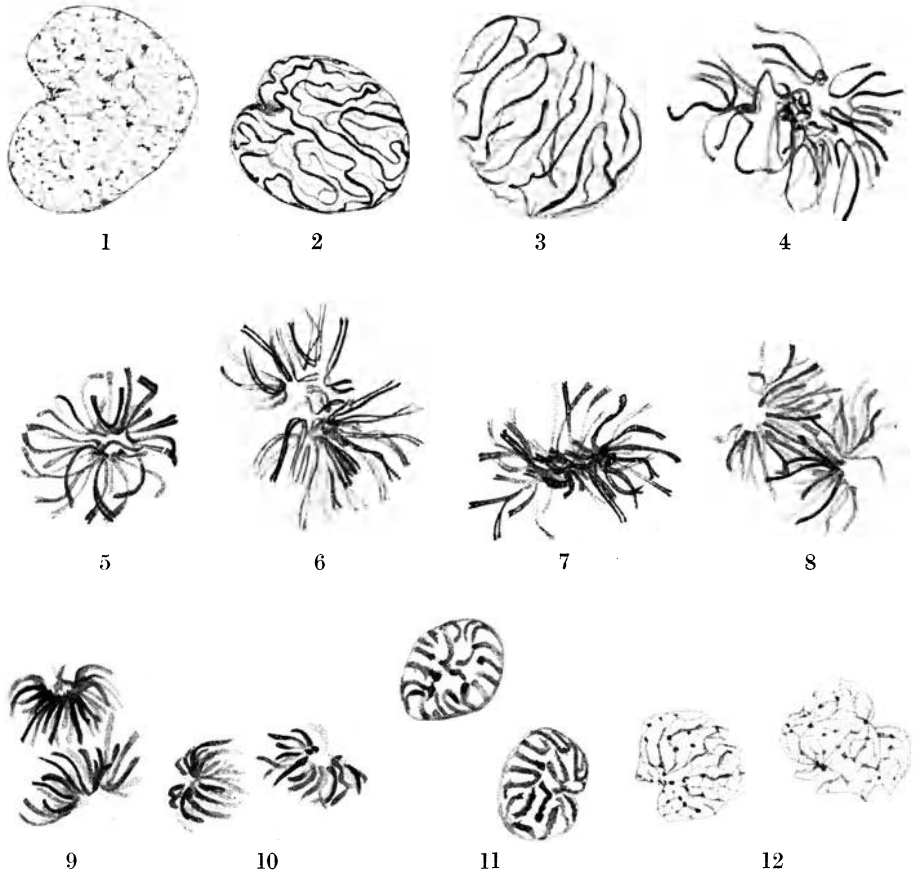


Abb. 90. Chromatinzyklus. Epithelzellen des Tritonlarvenschwanzes. 825  $\times$ . P.  
1 Arbeitskern, 2–4 Prophase, 5–7 Metaphase, 8–12 Anaphase.

auch Spirem. Dieser Faden zerfällt dann in Segmente, die Chromosomen. Bei unseren Amphibien sind das Schleifen (Kernschleifen). Jetzt werden sie aus der Kernvakuole frei, indem deren Membran verschwindet. Dieser Augenblick bezeichnet das Ende der Prophase (Abb. 90, 4).

In der Metaphase (Abb. 90, 5–7) ordnen sich die Chromosomen zu einer meist sternförmigen Figur an. Von einem Kernbläschen ist dann nichts mehr nachzuweisen. Die Kernmembran verschwindet und die Chromosomen liegen scheinbar frei im Grundplasma. Immerhin ist aber der Raum, in dem sie jetzt liegen, von besonderer Beschaffenheit (siehe S. 94). Auch die Nukleolen werden aus der Kernvakuole frei. Sie verschwinden jedoch, lösen sich auf

und nehmen an den Veränderungen, die nun erfolgen, nicht teil. Die sternförmige Figur liegt genau in der Mitte zwischen den beiden Polen (Abb. 88) und wird als „Äquatorialplatte“ bezeichnet. Sie stellt den Höhepunkt der Mitose dar. Dieser Zustand dauert auch verhältnismäßig am längsten. Die Ebene in der die Äquatorialplatte liegt, ist die zukünftige Teilungsebene der Zelle.

Als bald teilen sich die Chromosomen. Jedes Chromosoma wird der Länge nach in zwei Teile zerlegt. Die Teilung ist in vielen Fällen schon angedeutet, wenn die Chromosomen aus dem Kern frei werden. Die Spaltheilften der Schleifen wandern nach entgegengesetzten Seiten, d. h. auf die Pole der achromatischen Figur zu (Abb. 90, 8, 9, 10). Diese Vorgänge sind die Anaphase, zu denen man auch noch den Wiederaufbau des Arbeitskerns aus den Schleifen rechnet (Abb. 90, 11, 12). Bei unserem Triton umgeben sich alle Chromosomen zusammen mit einer Kernmembran, sie liegen dann in einer Vakuole (Abb. 90, 11). Das ist der mit dem Kernsaft erfüllte Kernraum. Bei anderen Zellen, z. B. den vielstudierten Eiern der Seeigel, wird zunächst jedes Chromosoma für sich zu einem kleinen Kern. Am Pol liegen dann also viele kleine Kerne (Karyomeren), die sich erst später zu einem gemeinsamen Kern vereinigen. Bei anderen Tieren

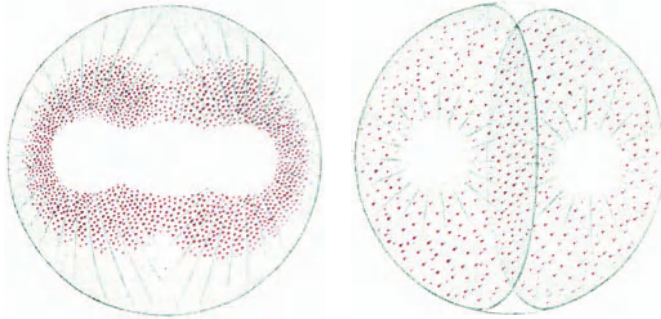


Abb. 91. Seeigeleier in Teilung, lebend, mit Neutralrot gefärbte Körnchen in ihnen. Nach Fischel 99.

bleiben solche Teilkern längerer Zeit, unter Umständen bis zur nächsten Teilung erhalten. Es ist nicht ausgeschlossen, daß darauf manche als Stadien amitotischer Vorgänge beschriebenen Bilder während der Furchung zurückzuführen sind.

Im allgemeinen ist der Wiederaufbau des Arbeitskerns ein Abbild seiner Umbildung zum Teilungskern. Bei unseren Objekten, den Tritonen, besteht nur der Unterschied, daß ein zusammenhängender Kernfaden nicht wieder gebildet wird. Die Chromosomen erhalten gleich Fortsätze, durch die sie sich untereinander verbinden (Abb. 90, 11). Dieser Chromatinbrücken werden immer mehr, das Bild der Schleifen verwischt sich und zwei Tochterkerne sind aus den Mutterkernen entstanden, die diesem vollkommen gleichen, nur kleiner sind.

**50. Die achromatische Figur.** Die Wandlungen und Veränderungen der chromatischen Figur sind, wie erwähnt, nur zum Teil der Beobachtung während des Lebens zugänglich. Dasselbe gilt von der achromatischen Figur. Die Zentrosomen sind an den Polen zuweilen als hellglänzende Körnchen sichtbar (Nematoden, Abb. 86 b c). Die beiden Strahlensonnen, die von ihnen ausgehen, sind an den sich furchenden Eiern vieler Tiere oft das einzige, was von dem ganzen Teilungsgeschehen in der lebenden Zelle sichtbar ist (Abb. 91). Zwischen beiden Polen befindet sich meist ein optisch leerer Raum. Hier befindet sich



auch die Äquatorialplatte (vgl. Abb. 86). Körnchen und Trübungen, wie sie sonst im Zelleib vorkommen, fehlen hier (Abb. 91). Auch die Plastosomen liegen außerhalb dieses tonnen- oder spindelförmigen Raumes. Sie ordnen sich um ihn herum an und werden dann auf beide Tochterzellen verteilt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß er von einem Mittel gefüllt wird, das dünnflüssiger als das Grundplasma ist. Er würde also eine Art von undeutlich abgegrenzter Vakuole darstellen, in der sich die Bewegung der Chromosomen vollzieht.

Am fixierten Präparat ist hier die Spindel sichtbar. Ein System von Fäden spannt sich zwischen den beiden Polen aus. Man unterscheidet die Zentralspindel von den Mantelfasern (Drüner). Die Fäden der Zentralspindel laufen durch, von Pol zu Pol. Sie werden so von den Chromosomen umlagert, daß sie durch die Mitte der Äquatorialplatte gehen. Die Mantelfasern heften sich an die Chromosomen an. Von jedem Pol gehen an die zugeordnete Hälfte jedes Chromosomas ein oder mehrere Fäden (Abb. 92). So zeigt sich auch im Spindelapparat die symmetrische Figur, zu der sich die Zellorganisation während der Metaphase aufbaut. Die Symmetrieebene geht durch die Mitte der Äquatorialplatte, also im idealen Falle durch die Spalten in den Chromosomen. Spindel und Polstrahlen werden durch diese Ebene genau halbiert. In der Anaphase wandern die Chromosomen die Spindel entlang gegen die Pole zu unter gleichzeitiger Verkürzung der Mantelfasern.

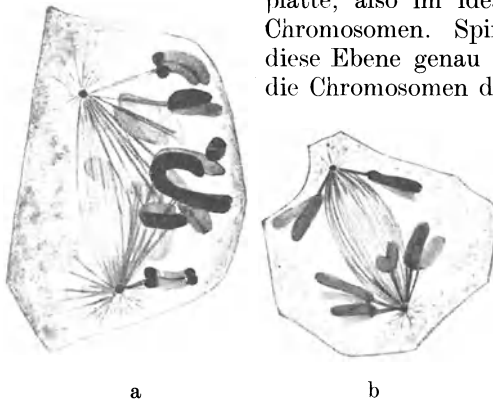


Abb. 92. Achromatische Figuren aus der Spermatozytenteilung des Salamanders. (Nach Drüner 1895.) a Ende der Prophase, die Chromosomen werden von den Zugfasern ergriffen. b Anaphase. Zentralspindel und Mantelfasern, an den Chromosomenspalthälften angeheftet.

Die Entstehung der Spindel ist verschieden. Bei einem Teil der Fälle entsteht sie sicher zwischen den sich teilenden Zentren im Protoplasma. Von anderen Objekten wird beschrieben, daß die Spindel im Kern entstünde, indem dieser zwischen die beiden Tochterzentrosomen gelagert und in der Kernvakuole eine Spindel gebildet werde. Die Teilung des Zelleibes geht durch die Spindel hindurch, von der vielfach noch Fäden übrig bleiben, die die beiden Tochterzellen eine Zeitlang verbinden (Abb. 86d).

Die achromatische Figur ist der variabelere Teil der mitotischen Teilungsbilder. Während bei den Furchungsteilungen und denen der Ei- und Samenzellen die Strahlungsfiguren sehr umfangreich zu sein pflegen und sich vielfach durch das ganze Protoplasma erstrecken, sind sie bei den Teilungen vieler Gewebezellen klein oder fehlen. Auch die Zentralspindel kann fehlen (*Ascaris*).

**51. Die teilenden Kräfte.** Um über das Kräftespiel bei diesen im vorstehenden geschilderten Vorgängen eine Vorstellung zu gewinnen, müßte man zunächst einmal über die physikalische Natur der den optischen Bildern zugrunde liegenden Gebilde eine genaue Kenntnis haben. Leider ist das nicht der Fall. Das betrifft vor allen Dingen Spindel und Strahlungen. Sind diese fest, d. h. in unserem Falle von größerer innerer Reibung als die Umgebung, das Grundplasma, so liegt der Gedanke nahe, daß die achromatische Figur einen Teilungsapparat für das Chromatin oder auch für die ganze Zellorganisation darstelle.

Dieser Apparat wird folgendermaßen wirkend gedacht. Inmitten eines leichtfließenden Mediums, im schon erwähnten optisch leeren Feld (Teilungs-

raum, Drüner)<sup>1)</sup>, entwickelt sich die Spindel, die beide Pole miteinander in feste Verbindung bringt. Die Mantelfasern sind Zugfasern, sie heften sich an die aus der Kernvakuole freiwerdenden Chromosomen und ziehen sie in die Mitte der Zentralspindel. Dann werden die Chromosomenspalthälften auseinandergezogen, durch die sich kontrahierenden Mantelfasern, die also eine Art von Myofibrillen sind. Gleichzeitig entfernen sich die Spindelpole voneinander. Das letztere, das Auseinanderweichen der Spindelpole und die damit einhergehende Streckung des Zelleibes in der Richtung der Spindel ist am lebenden Objekt zu beobachten. Die Polstrahlen sollen dabei die Pole in der Zellkrusta verankern, die Zentralspindel entweder als Widerlager dienen oder durch Längenwachstum das Auseinanderweichen der Pole unterstützen, wenn nicht allein bewirken (Theorien der ziehenden und stemmenden Wirkung des Spindelapparates).

Eine Reihe von Tatsachen sind für diese Theorie beigebracht worden. Vor allem sprechen die dafür, die eine feste Beschaffenheit des Spindelapparates wahrscheinlich machen. Er kann sich als Ganzes mit den jungen Asten

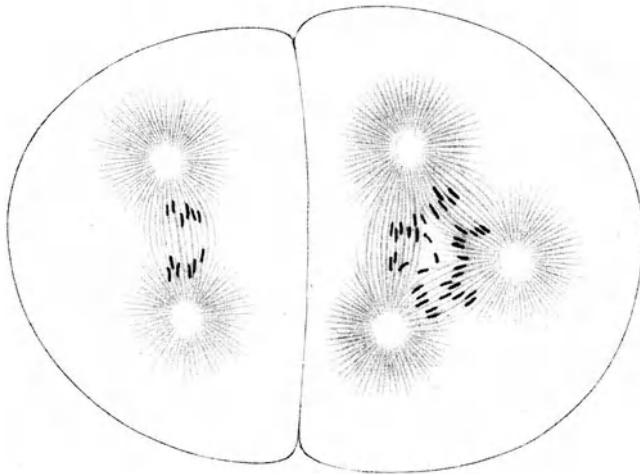


Abb. 93. Triaster eines Seeigeleies im Zweizellenstadium. Nach Baltzer 1908.

im Zelleib verschieben, auch läßt er sich aus einzelnen lebenden Objekten herauspräparieren.

Diese Tatsachen sind nur schwer mit der Ansicht in Einklang zu bringen, die in dem ganzen streifigen Feld, in dem die Bewegungen der Chromosomen vor sich gehen, den optischen Ausdruck von Strömungen sieht. Dabei werden die Spindelfäden als Flüssigkeitsfäden aufgefaßt, die aus einer relativ starren Umgebung sich abheben. Die Fixierungsbilder selbst sind mit beiden Ansichten vereinbar.

Es ist fernerhin versucht worden, die Ähnlichkeit, die die ausgebildete Figur in der Metaphase — allerdings auch nur in dieser — mit den Kraftlinien eines magnetischen Feldes zwischen zwei ungleichnamigen Polen besitzt, zur physikalischen Deutung zu benutzen. Diese Ähnlichkeit ist nur oberflächlich und derartige Erklärungsversuche sind als mißlungen zu betrachten<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Die Vorstellung von der achromatischen Figur als einem Teilungsapparate ist am eingehendsten von Drüner entwickelt (vgl. auch die Abbildungen).

<sup>2)</sup> Ebenso beruht die Ableitung Rhumblers, der die Figur als Trajektoriensystem, also als eine Anordnung des Materials in Linien größter Spannung angesehen wissen will,

Jede Theorie der Karyokinese muß die mehrpoligen Mitosen berücksichtigen. Die klassische Methode, solche Figuren zu erzeugen, ist die Überbefruchtung des Seeigeleies. Dringen zwei Spermien in ein Ei ein, so liefert jedes aus seinem Mittelstück zwei Pole, die sich zu einem „Tetraster“ zusammensetzen. Wird die Teilung des einen Zentrums unterdrückt, was z. B. durch Schütteln der Eier nach der Befruchtung erreicht werden kann, so entsteht ein „Triaster“ (Abb. 93). Dabei ordnen sich die Chromosomen der drei Kerne — ein Ei-, zwei Spermakerne — nach dem Zufall zwischen die Pole ein. Solche Vorgänge werden schwer nach einer anderen Auffassung zu deuten sein als der, die in den Spindeln wirkliche Fadengerüste zwischen den Polen sieht. Der Spindelapparat ist entschieden ein Organ zur Verteilung des Chromatins. Die Chromosomen sind sicher bei der Teilung ganz passiv. Dahin deutet auch ihr Verhalten bei den mehrpoligen Mitosen. Wie die Lage der Kerne es fütgte, werden sie in den Spindelapparat hineingezogen.

Wir schließen uns also der Theorie an, die in der Spindel einen Apparat aus starren und kontraktilem oder aus beiderlei Gebilden sieht. Dennoch bleibt vieles dunkel. Vor allem die Bedeutung der Zentrosomen und der Polstrahlungen.

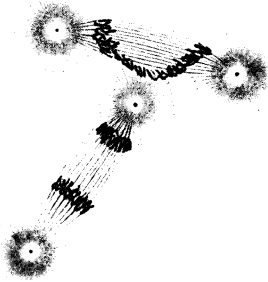


Abb. 94. Teilungsfiguren aus dem Dotter einer Forelleneisenscheibe mit Störung der Anordnung der Chromatinschleifen. Aus O. Hertwig.

Bei den Teilungen der Zellen höherer Pflanzen fehlen Zentrosomen und auch Polstrahlen sind nicht vorhanden. Hier, wie auch bei Teilungen einzelliger Organismen fehlen Pole, die Spindelfasern verlaufen nahezu parallel oder konvergieren tonnenförmig gegen einen Punkt, der außerhalb der sich teilenden Zelle liegt. Hält man fernerhin dazu, daß angeblich Zentren mit Strahlungen neu und in Vielzahl entstehen können (Abb. 38), so wird die Rolle dieser Gebilde ziemlich dunkel. Die Vorgänge bei der Befruchtung hinwiederum scheinen darauf hinzuweisen, daß hier ein Teilungsorgan von sehr selbständigem Verhalten in die Zelle eingeführt wird, wie das auch in dem Boverischen Satz von den zwei Zyklen (S. 90) zum Ausdruck gelangt.

Sind die Spindelfasern besondere Zellorgane, so gilt das doch nicht auch von den Polstrahlen. Es sind zwar eigenartige Störungsbilder beschrieben, die zeigen, wie die Chromosomen einer Spindel, die in den Strahlenkranz eines andern Pols geraten, von diesem angezogen, gestört werden (Abb. 94). Man hat aus diesen und anderen Gründen zum mindesten die Mantelfasern der Spindel für dasselbe wie die Polstrahlen erklärt. Alles übrige, vor allem ihr Verhalten am lebenden Objekt, spricht aber dafür, daß die Asten eine besondere Anordnung des Grundplasmas um die Zentren sind, eine radiäre und zum Teil auch konzentrische Schichtung. Sie sind also wohl selbst nicht Teil eines mechanischen Apparates zur Teilung etwa des Kerns oder der Zelle, sondern spielen im Zellprotoplasma dieselbe Rolle wie die Chromosomen im Kern. In ihnen kommt der Umbau der Zellorganisation zur Teilung zum Ausdruck. Es wird die schon mehrfach betonte symmetrische Organisation, die einer Verdoppelung der Zellorganisation entspricht, hergestellt, unter Zentrierung des ganzen Zellinhaltes auf die Spindelpole. Gerade bei der Furchung geschieht das mit besonderer Gründlichkeit, die Asten sind besonders ausgebildet. Mannigfache

auf einem physikalischen Irrtum. Die zahlreichen Modelle zur Erläuterung der Karyokinese haben ebenso zur Erklärung bisher nichts beigetragen. Die Beobachtung des lebenden Objekts und die experimentelle Bearbeitung des Problems, wie sie die Arbeiten Boveris angebahnt haben, haben unsere Anschauungen weit mehr gefördert und geklärt.

Bewegungen und Strömungen im Zelleib bezeichnen diesen Umbau. Die Abbildungen zeigen das an Körnchen, die man durch Vitalfärbung in Seeigeleiern hat entstehen lassen (Abb. 91). Also auch der Zelleib hat einen Arbeits- und einen Teilungszustand. Der letztere kommt eben in den Asteren zum Ausdruck.

Die Zellteilung selbst, die Durchschnürung des Zelleibes, läßt sich nach dem Vorgange Bütschlis auf Oberflächenkräfte zurückführen. Eine Erhöhung der Oberflächenspannung am Äquator oder ihre Herabsetzung an den Polen würde tatsächlich die Bildung jenes unsichtbaren Schnürfadens rund um den Zelläquator zur Folge haben, den wir uns früher zur Veranschaulichung des Vorganges dachten. Die Zone höherer Spannung schneidet die Zelle wie ein sich kontrahierender Ringmuskel durch. Am lebenden Objekt sieht man Strömungen verschiedener Art (Abb. 86 b) und in einigen Fällen hebt sich sogar eine besondere Zone am Äquator der sich durchschnürenden Zelle ab. Hier ist der „Ringmuskel“ also zu sehen (Abb. 95).

Wenn der Teil des Problems der zellteilenden Kräfte noch dunkel ist, der sich darauf bezieht, wie sie wirken, wenn sie einmal da sind, so ist das noch viel mehr der Fall mit dem Problem, wie dieser Kräfteapparat entsteht. Es mag sein, daß alle unsere bisherigen Erklärungsversuche aus dem Grunde daneben greifen, weil sie zu sehr an die Verhältnisse bei größeren Dimensionen anknüpfen. Unsere Theorien sind Modellvorstellungen in einem ganz falschen Dimensionsbereich. Gerade die Lehre von den Zerteilungszuständen hat die Bedeutung gezeigt, die der Größenordnung der Teile für ihr Verhalten zueinander zukommt. Unsere Theorien der Zellteilung lassen außer acht, daß alle Zellorgane eine sehr geringe Masse haben, dafür vergleichsweise sehr große Oberflächen. Im Vergleich zu allen Kräften, die Funktionen der Oberflächen sind, wie z. B. Reibung, Kapillarkräfte usw., sind die zu überwindenden Trägheits- und Schwerewiderstände verschwindend klein. Die Entfernungen sind so gering, daß Molekular- und Atomkräfte wirksam werden können, von denen man bei größerer Entfernung der Teile nichts merkt.

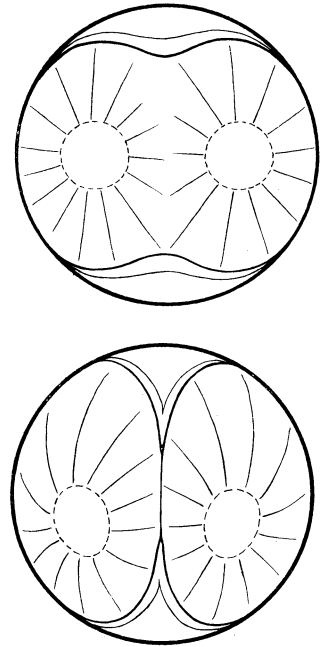


Abb. 95. Oberflächenschicht bei der Teilung von Seeigeleiern. Nach H. E. Ziegler 1903.

**52. Dauer und Richtung der Teilung.** Wir wollen noch einen Blick werfen auf einige Umstände bei der Zellteilung, die wir bisher außer acht gelassen hatten. Zunächst, wie lange dauert eine Zellteilung? Wie alle Lebensvorgänge ist sie von der Temperatur abhängig und auch an ihr zeigt sich natürlich das besondere Verhalten der verschiedenen Tierarten in bezug auf Lebensablauf und Temperatur. Bei der dem normalen Leben eines Tieres entsprechenden Temperatur dauert die Teilung höchstens Stunden. Nach G. Levi dauerte die Zellteilung in embryonalem Hühnerbindegewebe in der Deckglaskultur ein bis zwei Stunden (bei 37°), nach Jolly die von Erythrozyten des Wassersalamanders zweieinhalb Stunden<sup>1)</sup>. Weiter wäre die Frage zu erörtern, wodurch

<sup>1)</sup> Nach Jolly aus Gurwitsch: Dichtes Knäuel 25'; lockeres und Mutterstern 40'; Diaster bis Beginn der Durchschnürung 15'; Durchtrennung 10'; vollständige Rekonstruktion des Kerns 10'. Nach eigener Beobachtung dauerte die Teilung einer Bindegewebszelle am Schwanz einer Tritonlarve bei Zimmertemperatur im Sommer (ca. 20°) von Beginn der Metaphase bis zur vollendeten Durchschnürung 10'.

die Teilungsebene bestimmt wird. Wir hatten gesehen, daß sie im allgemeinen mit der Lage der Spindel gegeben ist, denn sie geht durch deren Äquator. Damit ist die Frage aber nur verschoben, denn wodurch wird die Lage der Spindel bestimmt? Sie pflegt einmal in gewissen Beziehungen zur Gestalt der Spindel zu stehen.

O. Hertwig hat für die Furchung der Eier die Regel gegeben, daß die Spindel sich in der Richtung der größten Ausdehnung einstellt, daß also senkrecht zu dieser Richtung die Zelle geteilt werde. Die Teilung erfolge also in einem kleinsten Schnitt des Zellkörpers. Dabei gilt, daß das Grundplasma der gemessene Teil ist, nicht der Zelleib, der durch hineingestopfte Dottermassen oft eine riesige Ausdehnung nach einer Seite hin erhält, wie das z. B. am Vogelei der Fall ist.

Diese Massenverteilung der Zellbestandteile ist allerdings nur einer der bestimmenden Faktoren. Eigenschaften des Eibaues, die im einzelnen unbekannt sind, wirken bestimmend auf die Richtung der Zellteilung ein. Es gelingt nicht immer, dadurch die Lage der ersten Furchungsspindel zu verschieben, daß man durch Pressen dem Ei eine Gestalt gibt, deren größter Durchmesser nicht in die Ebene fällt, in der am undeformierten Ei die Lage der Spindel zu erwarten gewesen wäre. Die Spindel liegt trotz der Deformierung in der alten Ebene (Boveri 05). Für die Gewebezellen des entwickelten Körpers gelten ebenfalls andere Beziehungen.

**53. Ursachen der Zellteilung.** Was die Zelle veranlaßt, in die Teilung einzutreten, ist im einzelnen unbekannt. R. Hertwig hat den Begriff der Kernplasmarelation aufgestellt. Man versteht darunter das Verhältnis der Quantität des Kernes zu dem des Zelleibes. Jedoch wird von manchen nicht das einfache Verhältnis der Massen oder Volumina für maßgebend gehalten, sondern das Verhältnis der Kernoberfläche zur Protoplasmanenge. Man kann das als die spezifische innere Oberfläche des Protoplasmas gegen die Kernvakuole bezeichnen. Unter spezifischer Oberfläche wird die Größe der Oberfläche verstanden, die auf die Volumeinheit des betrachteten Gebildes entfällt. Die Kernplasmarelation gibt also die Größe der Grenzfläche gegen die Kernvakuole an, die auf die Volumeinheit des Protoplasmas oder auch der ganzen Zelle entfällt. So ist z. B.  $\frac{r^2}{R^3}$  die Kernplasmarelation einer kugeligen Zelle, deren Gesamtradius R, deren Kernradius r ist.

Es ist durch viele Beobachtungen wahrscheinlich gemacht, daß die Kernplasmarelation einem konstanten Wert zustrebt. Im befruchteten Ei ist  $\frac{r^2}{R^3}$  klein, kleiner als der Normalwert in den Zellen der betreffenden Tierart. Nun erfolgen solange Zellteilungen, bis die dem Normalwert möglichst nahe Größe der Relation erzielt ist. Die Kerne sind bei beiden Teilungsprodukten gleich. Sie wachsen auf die ursprüngliche Größe an, während ja bei den Furchungszellen der Zelleib nicht wächst. Damit ist die Relation gestiegen, denn r ist sich gleich geblieben, R gefallen. Unregelmäßigkeiten in der Plasmaverteilung auf beide Teilprodukte ermöglichen auch den Ausgleich bei atypischen Ausgangswerten, vor allem da die Anzahl der bis zum Abschluß der Furchung (Blastula, Beginn der Gastrulation) erfolgenden Zellteilungen sehr groß ist. Die Kernplasmarelation und ihre Rolle bei der Furchung ist um so wertvoller, als sie, wenigstens für eins der zahlreichen Geschehen bei der Furchung und ersten Entwicklung einen Automatismus erkennen läßt, der zugleich regulierend wirksam sein kann. Die Kernplasmarelation ist zu mancherlei Vorgängen in

den Geweben in Beziehung gesetzt worden. Uns interessiert hier nur die zur Zellteilung.

**54. Bedeutung der Chromosomen.** Wir hatten schon mehrfach betont, daß die Zellteilung eine Verdoppelung des Ausgangssystems bedeutet und daß bei der mitotischen Kern- und Zellteilung die Umordnung der Organisation der Zelle auch sichtbar dieser Verdoppelungsaufgabe gerecht zu werden scheint. Es entstehen zwei gleiche Hälften. Das gilt nicht nur für die Massen. Hier werden noch am ehesten Abweichungen beobachtet. Jeder Zellbestandteil wird verdoppelt. Am genauesten bekannt ist das für die chromatische Substanz des Kerns. Wie weit es für das Protoplasma gilt, ist unsicher. Wir haben früher (S. 30) gesehen, daß es für die Plastosomen von Manchen behauptet wird.

Das Chromatin oder besser der chromatische Apparat ist der Kernbestandteil, der sich bei der Teilung in Chromosomen umwandelt. So hatten wir es nach Boveri definiert. Damit stehen diese Gebilde im Mittelpunkt der Kernorganisation und wir wollen uns mit ihnen jetzt etwas näher befassen.

Die Zahl der Chromosomen, die bei jedem Individuum und im allgemeinen bei jeder Tierart auftritt, ist konstant. Der Feuersalamander, eins der beststudierten Objekte, hat in der Äquatorialplatte seiner Körperzellen 24 Chromosomen. Auch der Mensch hat 24 Chromosomen (Grosser)<sup>1)</sup>.

Es ist von einigen — gerade vom Salamander — behauptet worden, diese Zahl schwanke, sei ein Durchschnittswert, und die wirklichen Zahlen ordneten sich nach dem Fehlergesetz um den Wert 24 herum an. Es ist aber viel wahrscheinlicher, daß die Zahlenreihe nicht der Variation der Chromosomenzahl, sondern der Variation der Zählfehler entspricht. Es ist bei den meisten Objekten nicht möglich, die Zahl der Chromosomen mit Sicherheit bis auf ein oder zwei auszuzählen. So war es z. B. an dem Tritonlarvenschwanz der den Abbildungen (90) zugrunde lag, an all den vielen Dutzenden von Mitosen nicht ein einziges Mal möglich, die Zahl genau zu bestimmen, das heißt jede Schleife von ihrem einen Ende bis zum anderen, genau festzulegen und von den anderen Schleifen sicher zu trennen. Wenn also die Zählungen bei manchen Objekten keine Konstanz ergeben, so liegt das an der Zählung und nicht am Objekt.

Das Zahlengesetz der Chromosomen lautet genau genommen so: jeder Kern läßt so viele Chromosomen aus sich hervorgehen, wie bei seiner Bildung Tochterchromosomen in ihn eingegangen sind (Boveri). Kreuzungsbefruchtung von Arten mit verschiedener Chromosomenzahl läßt z. B. dieses Gesetz gut erkennen.

Besondere Verhältnisse herrschen bei den Geschlechtszellen. Die beiden Vorkerne (S. 89), die in die erste Furchungsspindel eintreten, weisen jede die Hälfte der normalen Chromosomenzahl auf. Das ist die haploide Zahl  $\left(\frac{n}{2}\right)$ , das Doppelte davon — also die Chromosomenzahl der Körperzellen — ist die diploide Zahl (n). Bei den Tieren führt nur die reife Geschlechtszelle die haploide Zahl. Bei Pflanzen ist das anders. Die Spore des Farns besitzt die haploide Zahl, und dementsprechend auch der daraus hervorgehende Vorkeim in allen seinen Zellen. Erst mit der Befruchtung, der Vereinigung der vom Vorkeim gelieferten Geschlechtsprodukte, wird die diploide Zahl wieder hergestellt. So wechselt eine haploide mit einer diploiden Generation ab. Aus allen diesen Tatsachen ergibt sich, daß irgendwo und irgendwann in der Reihe der Generationen der Zellen, die die befruchteten Eizellen miteinander verbinden (Keimbahn), die

<sup>1)</sup> Demonstration auf der Anatomenversammlung 1921 zu Marburg.

haploide Zahl aus der diploiden entstehen muß. Man bezeichnet diesen Vorgang als Reduktion.

Bei den Tieren fällt die Reduktion in die letzten zwei Zellteilungen vor der eigentlichen Geschlechtszellengeneration. Man bezeichnet sie als die Reifung der Geschlechtszellen und die beiden Teilungen als Reifungsteilungen. In die erste Reifungsteilung tritt die doppelte, diploide, Zahl chromatischer Elemente ein ( $2n$ ). Diese haben aber nicht die gewöhnliche Form der Chromosomen. Sie sind kleiner und je vier von ihnen sind zu „Tetraden“ oder Vierergruppen angeordnet (Abb. 96). Haben wir  $2n$ -Elemente und je 4 davon zu einer Gruppe vereinigt, so resultieren  $\frac{2n}{4} = \frac{n}{2}$  Vierergruppen. Das heißt, die haploide Zahl

tritt bereits in der Zahl des Tetraden in die erste Spindel ein. Bei den beiden Reifungsteilungen wird nun auf jedes der vier Teilprodukte je ein Korn aus jeder Tetrade verteilt (Abb. 96). Wie das geschieht und wie vor der ersten

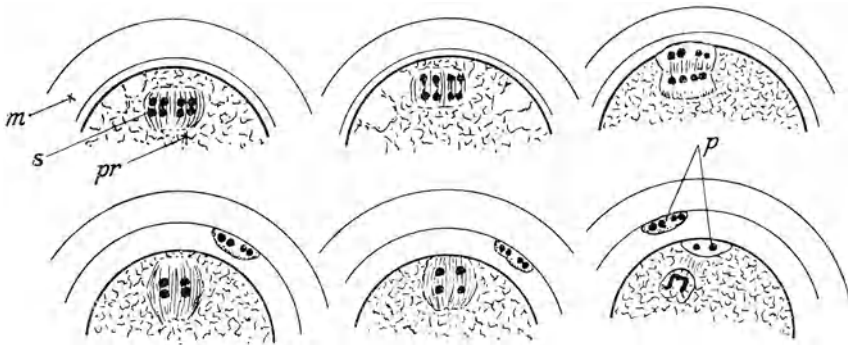


Abb. 96. Reifungsteilungen des Eies vom Pferdespulwurm (*Ascaris megaloccephala*). Nach Boveri aus Buchner. *m* Eimembran, *s* Reifungsspindel mit Tetraden, *pr* Proto-plasma, *p* Polzellen (Produkte der Reifungsteilungen). Reihenfolge von links oben nach rechts unten.

Reifungsteilung aus dem diploiden Kern die Tetraden entstehen, das genauer zu schildern, ist Sache der Entwicklungsgeschichte und wir können uns hier nicht darauf einlassen.

Nach dem Gesetz, daß immer so viele Chromosomen aus einem Kern entstehen, wie in ihn eingegangen sind, ermöglicht allein die Reduktion die Erhaltung der Chromosomenzahl. Der Vorgang muß geradezu gefordert werden, wenn man ihn noch nicht kannte, und Weismann hat auch in der Tat etwas Derartiges vorausgesagt, wie es in der Reduktion der Chromosomenzahl bei der Reifung der Geschlechtszellen (Tiere) oder der Ausgangszellen der ungeschlechtlichen Generation (höhere Pflanzen) tatsächlich später entdeckt wurde.

Alle die angeführten Tatsachen, Regeln und Gesetze werden am besten erklärt durch die Annahme, daß auch im Arbeitskern die Chromosomen nicht vollständig verschwinden, sondern irgendwie darin enthalten bleiben. Das Zahlengesetz wäre anderenfalls vollständig unerklärlich<sup>1)</sup>. Diese Annahme wird meist als Individualitätstheorie der Chromosomen ausgesprochen (Rabl, Boveri). Diese Theorie nimmt an, daß die ganzen Chromosomen im Kern erhalten bleiben, sich bei der Bildung des Arbeitskerns dadurch unkenntlich

<sup>1)</sup> Diese Annahme steht logisch durchaus auf derselben Stufe wie die, daß in 58,5 g NaCl tatsächlich die 23 g Na und die 35,5 g Cl enthalten seien, die da hineingingen, als das NaCl aus den betreffenden Mengen der Elemente entstand und die unter bestimmten Bedingungen wieder daraus frei werden.

machen, daß sie Fortsätze austrecken, die miteinander, etwa wie die Fortsätze der Mesenchymzellen, anatomisieren, und so ein Netzwerk bilden, eben das chromatische Kerngerüst<sup>1)</sup>, in dem die einzelnen Chromosomenindividuen wohl enthalten aber nicht unmittelbar zu sehen sind. In dieser Form wachsen sie. Sie gehen chemische Veränderungen ein, so daß sie verschieden reagieren können, gerade wie das z. B. eine Leberzelle in den verschiedenen Zuständen des Körpers, Verdauung, Hunger, Überernährung usw. tut und dabei als Individuum doch erhalten bleibt<sup>2)</sup>.

Für die Theorie der Individualität der Chromosomen besteht die Hauptschwierigkeit darin, daß man nicht in allen Arbeitskernen, die tatsächlich aus Chromosomen nach der Teilung entstehen, ein Kerngerüst im Leben nachweisen kann. Es genügt auch theoretisch, daß man für jedes Chromosoma einen Repräsentanten, eine Art Keim oder Anlage im Kern annimmt, aus dem oder an dem dann das Chromosoma vor der Teilung sich bildet. Wir haben uns früher (S. 43, 58) der Ansicht angeschlossen, die ein Kerngerüst auch im Arbeitskern anzunehmen sich berechtigt glaubt.

Es wird von vielen Seiten großer Wert darauf gelegt, daß bei bestimmten Behandlungen Kerngerüst und Chromosomen nicht einheitlich sind, sondern aus einzelnen Körnern, den Chromiolen, aufgebaut erscheinen. Diese Chromiolen sollen die eigentlichen Chromatinindividuen sein, und die Chromosomen nur Verbände von solchen Chromiolen, die sich im Arbeitskern auflösen und vor der Teilung, unter Umständen in einer neuen Kombination wieder zusammenströmen.

**55. Die Chromosomen als Vererbungsträger.** Alle diese Dinge sind deshalb von besonderem Interesse, weil man gute Gründe hat die Chromosomen und ihre Schicksale mit den Tatsachen der Vererbungslehre in näheren Zusammenhang zu bringen.

Wenn es auch hier nicht unsere Aufgabe ist, dieses umfangreiche Gebiet ausführlich zu behandeln, so können wir dennoch in wenigen Worten die Grundlinien wenigstens der Fragestellung kennzeichnen und deren logische Struktur aufzeigen. Ein besonderes Problem der Vererbung, d. h. des Verhältnisses, in dem die Beschaffenheit von Eltern und Kindern zueinander steht, kommt durch die Tatsache zustande, daß zwei Organismen je eine Zelle zum Aufbau des neuen Organismus liefern, und daß die beiden Partner verschieden sein können. Entsteht ein neues Geschöpf aus einer Zelle nur eines Individuums (z. B. parthenogenetisch) und sind beide Tochterzellen einander so gleich, daß sie unter denselben Bedingungen dasselbe tun, also auch sich gleich entwickeln, so schrumpft das ganze Vererbungsproblem auf das Problem der mitotischen Zellteilung, auf das Verdopplungsproblem zweier Zellen zusammen. Die produzierten Fortpflanzungszellen sind dann einfach eine zahlreichere, aber genau gleiche Auflage derjenigen Zelle, die das betreffende Individuum aus sich hervorgehen ließ und das Problem ist dann nur das, wie diese wiederholte Verdoppelung der Ausgangszelle abläuft.

Nun sind aber, z. B. beim Menschen immer beide Eltern verschieden, nicht

<sup>1)</sup> Das Verhalten des Chromatins in der Teilung ist der Hauptgrund, dem chromatischen Apparat auch für den Arbeitskern eine Existenz und Bedeutung zuzuweisen. Für die anderen „Kernsubstanzen“ besteht eine solche Nötigung nicht.

<sup>2)</sup> Man hat die Chromosomen geradezu bezeichnet als eine Art von selbständigen Organismen, die in der Kernvakuole ein selbständiges Dasein führen. Man hat sogar die Hypothese geäußert, daß es sich hier um eine Symbiose zweier verschiedener Organismen handle. Dieser Gedanke ist durchaus nicht phantastisch, sondern steht mit beiden Beinen in der wirklichen Natur, kennen wir doch niedere Tiere genug, in deren Zellen andere Organismen, Algen, leben (Hydra viridis und viele andere), ja komplizierte Organismengebäude, die Flechten, sind aus zwei Pflanzenarten, einem Pilz und einer Alge, aufgebaut und biologisch ganz einheitliche und außerordentlich leistungsfähige Gewächse.



nur dem Aussehen nach, was ja auch durch Entwicklung unter verschiedenen Umständen zustande gekommen sein konnte (Phaenotypus), sondern auch in dem, was sie an Fähigkeiten (Potenzen) von ihren Eltern erhalten haben und ihren Nachkommen weitergeben können (Genotypus). Damit ist dann die ganze Fülle der eigentlichen Vererbungsprobleme gegeben, nämlich wie der Konflikt gelöst wird zwischen dem, was der Vater und dem, was die Mutter an Möglichkeiten der Entwicklung weitergeben können und im einzelnen Befruchtungsfalle weitergegeben haben. Das wird um so wichtiger, als jeder, der väterliche und der mütterliche Vererbungsanteil, für sich allein eine vollständige Organisation bestimmt. Die Bastardforschung (Mendelismus) bearbeitet diese Frage.

Von hier aus erhebt sich dann das Problem des Vererbungsträgers. Wenn beide Zellen, die väterliche und die mütterliche Geschlechtszelle einander in jeder Beziehung gleich wären, so wäre zunächst gar kein Anlaß da, zu fragen, welcher Zellbestandteil denn die Potenzen zu der speziellen Ausbildung — nach Art des Vaters oder der Mutter bei jedem Organ — übertrage. In den weitaus meisten Fällen sind aber Ei und Spermium sehr verschieden. Das

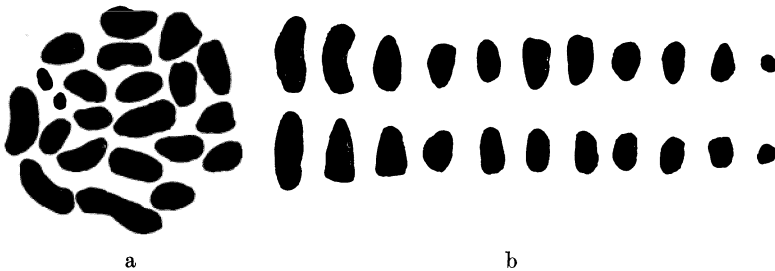


Abb. 97. Doppelter Chromosomensatz einer Wanze. Nach Wilson aus V. Haecker Vererbungslehre. a die Äquatorialplatte, b die Chromosomen paarweise geordnet.

Spermium ist im Verhältnis zum Ei winzig klein, ein großer Teil seines Körpers ist Hilfsorgan zum Aufsuchen des Eies und Eindringen in dieses und bleibt entweder bei der Verschmelzung von Ei und Spermium draußen oder wird im Ei zerstört. Nun sind aber wie die Bastardforschung zeigt, die vom Vater und von der Mutter dem neuen Individuum mitgegebenen Potenzen einander gleich. Es ist naheliegend auch nach einem materialien Etwas, einem Organ zu suchen, das beide in gleicher Weise für das neue Wesen liefern. Ein solches Organ gibt es nun in der Tat und zwar ist es der Kern. Die Kerne beider Zellen, richtiger die Chromosomen, die aus ihnen entstehen, sind einander völlig gleich. Der Kopf des Spermiums enthält einen komprimierten Kern, aus dem bei Wasserzufuhr im Protoplasma des Eies ein Kern von der gleichen Beschaffenheit wird, wie der, den das Ei besitzt (männlicher und weiblicher Vorkern) (Abb. 87). Beide enthalten gleich viel Chromosomen, die haploide Zahl, und aus der Vereinigung beider entsteht der Kern des befruchteten Eies mit der diploiden Zahl. So ist man dazu gekommen, im Kern, speziell in den Chromosomen, den Vererbungsträger, das von Nägeli geforderte „Idioplasmata“, zu sehen, wie das zuerst von O. Hertwig ausgesprochen wurde.

Diese Theorie wird von einer Menge anderer Tatsachen gut ergänzt. Es sei hier nur an den doppelten Chromosomensatz erinnert (Abb. 97). Manche Tiere haben unter sich auch dem Aussehen nach verschiedene Chromosomen. Von jeder Sorte läßt sich ein Paar finden, dessen Glieder sich zwanglos auf väterliche und mütterliche Herkunft zurückführen lassen. Sowohl der weibliche wie der männliche Vorkern reichen allein zur normalen Entwicklung aus. Das

erstere wird dadurch erwiesen, daß man Eier durch chemische Reize, ohne Befruchtung, zur Entwicklung veranlassen kann (künstliche Parthenogenese), das zweite durch die Tatsache der „Merogonie“, d. h. durch die Entwicklung von Eiern, deren Kern man durch Radiumbestrahlung abgetötet und dann befruchtet hat, oder kernloser Eibruchstücke, in die man ein Spermium hat eindringen lassen. Man hat die Merogonie mit Bastardbefruchtung vereinigt, d. h. kernloses Eiprotoplasma mit artfremden Spermakernen zur Entwicklung gebracht. Die Larven zeigten nur die Eigenschaften der väterlichen Art. Wenn diese Experimente ganz eindeutig wären, so kämen sie einem Beweise der Theorie gleich, die in dem Kern den Vererbungsträger sieht.

Hält man noch dazu, daß die Tatsache der Reduktionsteilung die Parallele im Zellgeschehen zu den Spaltungen liefert, die bei der Weiterzucht von Bastarden beobachtet werden (Mendelspaltung<sup>1)</sup>), so kann man in der Tat von einer gut begründeten Theorie sprechen, die die vom Vater und die von der Mutter dem neuen Individuum übermittelten Potenzen irgendwie an den chromatischen Apparat des Kerns gebunden sein läßt. Die am nächsten liegende Vorstellung ist die, diese Bindung eben in einer besonderen Konstitution zu suchen, die nach Art einer chemischen Strukturformel vorgestellt wird, wie wir das früher (S. 45) näher zu entwickeln versucht hatten.

## Das Werden der histologischen Formenwelt.

(Das Problem der Entwicklungsmechanik in der Histologie.)

**56. Das Materialproblem in der Entwicklungsmechanik.** Zu den Leistungen des lebendigen Systems gehört auch die Form, die es im Laufe der Ontogenie entwickelt. Das ist ja das Merkwürdige an den Lebewesen, daß sie ihre Organisation selbst aufbauen im Laufe der Entwicklung von der Eizelle bis zum fertigen Körper. Der Erfolg von Wachstum und Vermehrung ist nicht Massenzunahme allein, sondern Aufbau einer bisher nicht vorhandenen oder doch nicht sichtbaren Mannigfaltigkeit.

Wir hatten (S. 62) die Gewebe als das Material bezeichnet, aus dem der Körper zusammengesetzt ist. Das Bauelement des Gewebes ist wiederum die zu einer besonderen Aufgabe ausgerüstete Zelle und ihre Produkte. Wenn also ein Organ eine besondere Aufgabe erfüllen soll, so ist erste und Grundbedingung, daß sein geweblicher Aufbau es dazu befähigt. Wie es im Organismus untergebracht ist, ist dafür von minderer Wichtigkeit.

Die Histologie hatten wir als die Lehre von den Zellen und Geweben bezeichnet, sowie davon, wie aus ihnen die Organe sich zusammensetzten. Als Histologen haben wir also eine ganz unmittelbare Beziehung zur Funktion des Organs. Wir werden die Formbildungsprobleme deshalb auch hauptsächlich unter dem Gesichtspunkt zu betrachten haben, wie der funktionstüchtige Aufbau des Organs zustande kommt. Das können wir schon durch eine Einteilung der Organisation vorbereiten.

Wir fassen das Werden der Organisation auf als die Lösung einer Konstruktionsaufgabe. Nun gilt ganz allgemein, daß eine solche Aufgabe eine sehr große Reihe von Lösungen zuläßt. Die einzelnen Lösungen müssen aber in der Verwendung der Gewebe zu den Konstruktionsteilen übereinstimmen. Ein Organ, das Verdauungssekrete liefern soll, erfordert Drüsenepithelien, ein Reservoir für den Harn, eine von Epithel ausgekleidete Muskelblase usw.

<sup>1)</sup> Für Näheres vgl. man die Lehrbücher der Vererbungslehre.

Die Lösungstypen sind die Baupläne. Sie meistern das Raumproblem. Der gegebene Körperbau, seine Architektur, kommt immer durch die Verschmelzung des Raumproblems mit der konstruktiven Aufgabe zustande. Die einzelnen Baupläne oder Organisationstypen, wie wir sie in den Stämmen, Klassen und Ordnungen des Tierreiches vorfinden, bestimmen die Lage der Organe im Körper und dadurch meist auch einen Teil ihrer Form. Bei vielen Organen ist diese Form auch von der Funktion vorgeschrieben. Die Kugelform des Auges ermöglicht seine Funktion; die Schnecke des Gehörorgans zeigt einen solchen Zusammenhang nicht. Sicher läßt sich das Organ auch anders konstruieren, als gerade in Spiralwindungen. Hier kommt das Raumproblem zur Geltung.

Der Bauplan ist nur als geschichtlich gegebene Organisationsgrundlage verständlich. Der Ausgangspunkt, von dem aus die Entwicklung beginnt, ist ererbt, d. h. durch das Gegeben, was Ei- und Samenzelle zum Aufbau der befruchteten Eizelle beigetragen haben. Die Erbkonstitution (Genotypus) ist das im Augenblick letzte Ende einer langen Vorgeschichte, in der sich Generation an Generation in unabsehbare Fernen verliert.

Die in den vorigen Absätzen angedeuteten Architekturprobleme stehen in loserem Zusammenhang mit dem, was geleistet werden soll. Verschiedene Baupläne lassen dieselbe Leistung zu. Wir stellen ihnen die Materialprobleme gegenüber. Auch bei ihnen kommt eine nur geschichtlich verständliche Eigentümlichkeit der Tierarten zur Beobachtung. Nicht jedem Tier steht jedes Material zur Verfügung. So besitzen unter den Wirbeltieren nicht alle Formen das Material Knochen (Knorpelfische), um ihre Skelettkonstruktionen aufzuführen.

Das Materialproblem ist das histologische Problem in der Lehre von der Formenbildung. Auf welchem Wege kommt das Organ des fertigen Organismus zu seiner histologischen Zusammensetzung? Wie wird sie? Das ist unsere Frage. Dieses „Werden“ schöpfen wir dabei ganz aus, wir fragen im Sinne W. Roux' nicht nur nach dem Ablauf selbst, sondern auch nach seinen Ursachen.

Wir skizzieren zunächst kurz wie der Verlauf der Ontogenie aussieht, wenn wir ihn aus dem Gesichtspunkt unseres Problems betrachten.

**57. Der allgemeine Ablauf der Ontogenie.** Der Bauplan des Wirbeltierkörpers wird zuerst in Primitivorganen ausgeführt. Das sind die Keimblätter und ihre ersten Sonderungen, die wir als Primitivorgane erster, zweiter usw. Ordnung unterscheiden können. Solche Primitivorgane sind Ektoderm, Entoderm, Mesoderm, Medullarrohr, Myotome, Seitenplatten (Abb. 19). Sie sind Organe nur im Sinne der Architektur. Sie haben keine verschiedenen Leistungen, außer in der Formbildung. Räumliche Kennzeichen sind es, die sie unterscheiden. In ihren Zellformen sind sie sehr ähnlich. Man kann nur zwei Arten des Verbandes unterscheiden: Epithelverbände, die jedoch nur in der Anordnung der Zellen den späteren Epithelien mit ihren Oberflächenfunktionen entsprechen und Blasteme, d. h. lockere oder dichtere Anhäufungen vielgestaltiger und wohl auch immer amöboid beweglicher Zellen. Die innere Organisation ist überall so gut wie ganz dieselbe. Die Zellen entbehren spezifischer Organe für Berufsfunktionen. Man bezeichnet sie als embryonale Zellen (Abb. 99).

Aus den Primitivorganen entstehen die Anlagen für die Organe. Auch dabei ist der Zelltyp embryonal. Die Organanlagen stellen die erste sichtbare Sonderung des Zellmaterials dar für die Hauptbestandteile der künftigen Organe. Ihrem sichtbaren Hervortreten geht ein Zustand voraus, in dem sie zwar noch in den Primitivorganen stecken, jedoch schon als Organanlage bestimmt, „determiniert“, sind (Abb. 109).

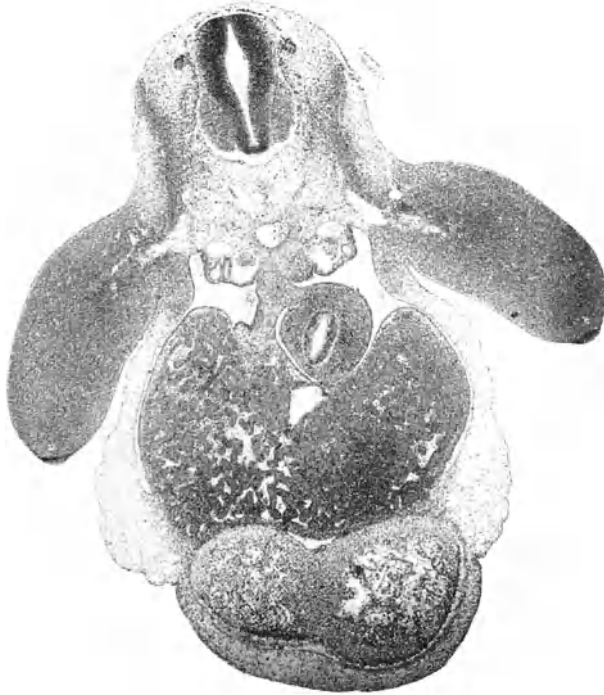


Abb. 98. Menschlicher Embryo mit Extremitätenanlagen. Die Extremität besteht aus epithelüberzogenen Blastemknospen. Nerven und Gefäße wachsen hinein. (Es empfiehlt sich eine Lupe zu benutzen.) Embryo im Besitz von Prof. Braus. Phot. 37 ×.

*m w us e u*

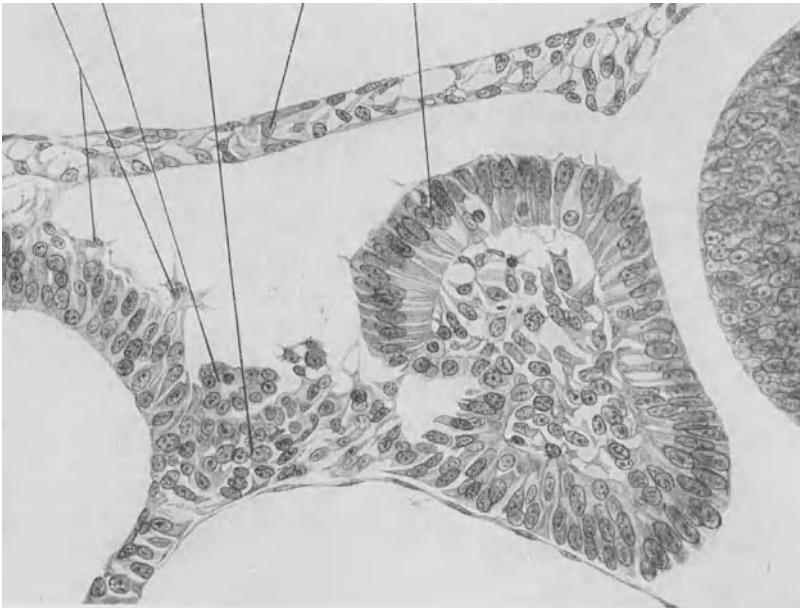
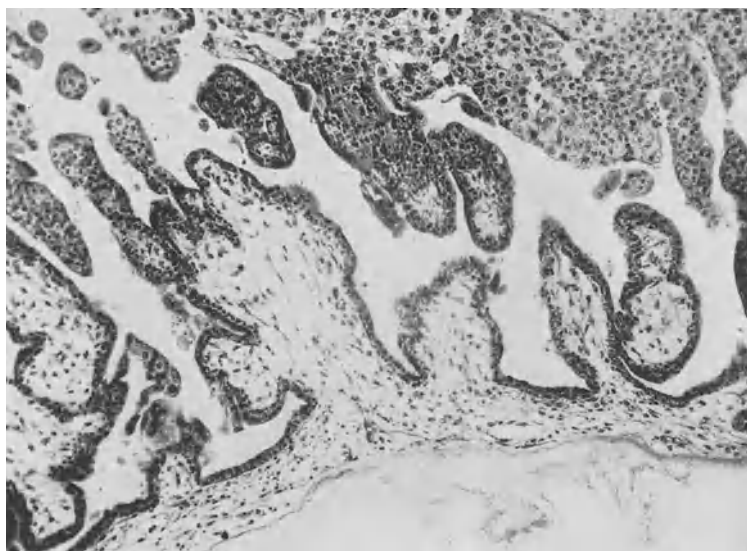


Abb. 99. Aufbau der Primitivorgane aus „embryonalen“ Zellen. Ente, 72 Stunden bebrütet; Ursegment; Phot. überzeichnet nach dem Präparat (Vierl). *u* Ursegment, Höhle von Zellen erfüllt, *us* Ursegmentstiel mit *w* Wolffschem Gang, *e* Ektoderm, *m* auswandernde Mesenchymzellen.

In den Organanlagen setzt die histologische Ausgestaltung ein. Zugleich mit dauerndem Wachstum wird aus der Anlage das Organ mit den zur Funktion tauglichen typischen Geweben.

Dieser Abschnitt der Entwicklung ist der bei weitem längste. Er beginnt beim Menschen mit dem zweiten Monat, dauert also etwa 8mal solange, wie die Sonderung von Primitivorganen und Anlagen. Das Tempo, in dem diese Ausgestaltung erfolgt, ist in den verschiedenen Organen sehr verschieden, je nach dem Zeitpunkt, in dem sie ihre typischen Funktionen übernehmen. Vorher muß die histologische Ausgestaltung soweit gediehen sein, daß die Funktion auch wirklich einsetzen kann. Das geschieht bei den einen Organen früher, bei den anderen später. Die Keimhüllen, das sind die Ernährungsorgane des Keims, eilen allen übrigen Teilen weit in der Funktion voraus und damit in der histologischen Ausgestaltung. Am ausgesprochensten ist das beim

*Mütterliches Gewebe.*



*Fötale Gewebe.*

Abb. 100. Chorionzotten eines sehr jungen menschlichen Embryos. (Embryo beschrieben von Finzer, Sitzungsbericht d. Heidelb. Akad. 1921.) Phot. 100 ×.

Menschen. Der Plazentarbezirk ist weit entwickelt, wenn im eigentlichen Embryonalbezirk kaum erst die ersten Primitivorgane erkennbar sind (Abb. 100).

**58. Die Funktion als formbildender Faktor.** Was wir bisher betrachtet haben, war so gut wie ganz bestimmt durch die formbildenden Faktoren, die aus dem befruchteten Ei, d. h. aus der Erbkonstitution mitgebracht wurden. Mit der Funktion setzt ein neuer Faktorenkomplex ein, der, wenn überhaupt, vor allem in der geweblichen Differenzierung sich äußert. W. Roux hat danach zwei Perioden unterschieden, die Periode der reinen ererbten Formbildung und die der funktionellen Reizgestaltung. Das soll nun keineswegs so verstanden werden, daß der eine Faktorenkomplex den anderen ablöse. Die mitgebrachten, d. h. die von den Eltern ererbten, Faktoren wirken während des ganzen Lebens weiter. Es kommt durch die Funktion nur etwas hinzu. Das ist der durch die Funktion gesetzte Reiz. Die Erbfaktoren reichen schon allein aus, viele funktionstüchtige Organe zu bilden. So ist das Kniegelenk in seiner typischen Form da, lange, ehe es gebraucht wurde. Und doch ist die Funktion

imstande, gerade in den Gelenken und Knochen neue Formen, z. B. nach Verletzung oder Operation zu erzwingen.

Die Architektur der Knochenspongiosa zeigt eine bestimmte Beziehung zur typischen Belastung des Knochens (Abb. 102). Sie entspricht den Linien des größten Druckes und Zuges, die durch die typische Belastung in einem soliden Stücke der gleichen Form entstehen würden. Diese Linien sind in Knochensubstanz ausgeführt. Das bedingt große Material- (Gewichts-) Ersparnis bei gleichbleibender mechanischer Leistungsfähigkeit. Wird nun durch einen schief geheilten Bruch oder eine Operation eine andere Knochenform erzeugt, so bilden sich allmählich unter dem Einfluß der neuen ständigen Belastung neue Architekturen der Spongiosa aus, die den neuen Druck- und Zuglinien entsprechen. Abb. 101 zeigt eine Tibia, die distal amputiert wurde, und auf deren Schnittfläche das *Tuber Calcanei* aufgesetzt wurde. Beide Teile sind verschmolzen und mit einer neuen Spongiosa-konstruktion versehen. Nicht nur diese gröberen Verhältnisse der Knochen sind von den auf den Knochen wirkenden Belastungen abhängig. Es

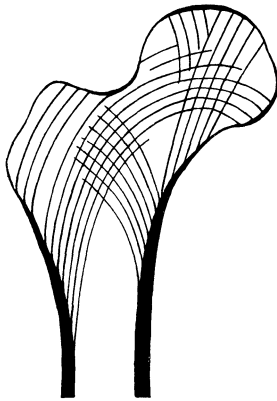


Abb. 102. Anordnung der Spongiosabälkchen im Femurkopf des Menschen. Normale Verhältnisse. Aus Braus, Anatomie. 1921. Julius Springer, Berlin.

ist wahrscheinlich, daß auch die feinere Durchbildung jedes Knochenbälkchens der Spongiosa oder jedes Teilchens der Kompakta der Belastung entspricht. Der histologische Aufbau der Knochensubstanz entspricht an jedem Ort den besonderen Anforderungen dieses Ortes (Gebhard)<sup>1)</sup>.

Ähnliches gilt für viele Bindesubstanzen. Ein zusammengedrehter Strang lockeren Bindegewebes, der unter Muskelzug steht, bildet sich der Zugrichtung entsprechend in Seh-

nengewebe um (Rehn). Damit die Belastung in den bisher erörterten Fällen jedoch gestaltend wirken kann, muß bereits eine Gewebemasse vorhanden sein, an der diese Belastung angreifen kann und die dabei nicht von vornherein zerstört wird. Den form- und materialbauenden Fähigkeiten des Körpers bleibt also immer die wichtigste Rolle (Bier). Die Funktion kann ein druck- und zugfestes Gewebe verbessern, aber nicht erzeugen <sup>2)</sup>.

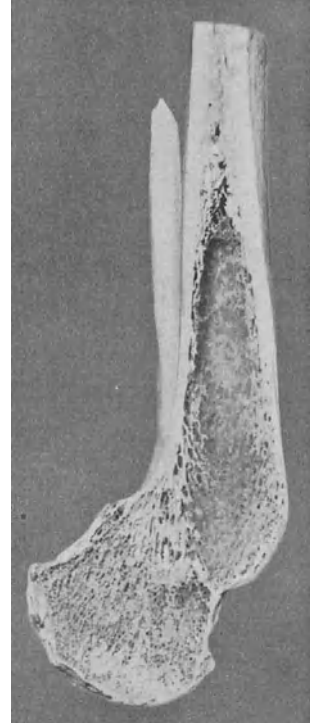


Abb. 101. Spongiosaarchitektur in einem Amputationsstumpf nach Pirogoff. (Das angefrischte *Tuber calcanei* wird auf den Stumpf des Unterschenkels aufgesetzt.) Es hat sich in dem durch Verwachsung der beiden Teile neugebildeten Knochen eine den neuen mechanischen Verhältnissen entsprechende Spongiosaarchitektur gebildet. Phot. Charl. Ziesma.

<sup>1)</sup> Vgl. Braus, Über die Gesetzlichkeit der Körperform, Verhandl. Nat.-hist. Verein, Heidelberg, XIV, 1920.

<sup>2)</sup> Etwas anderes ist es, ob das Bedürfnis nach einem bestimmten Material, oder einer bestimmten Form, das durch die Funktion oder meist durch die Änderung einer

Aber auch abgesehen davon, ist die Gestaltungskraft der Funktion beschränkt und die Beispiele, die man kennt, sind nicht allzu zahlreich. Um so mannigfaltiger sind die Erfahrungen darüber, daß Organe der Tätigkeit oder der Benutzung bedürfen, um ihren geweblichen Aufbau zu bewahren. Das ist die Erhaltungswirkung des Gebrauchs. Die Zelle braucht die Tätigkeit, sonst geht ihre berufliche Ausgestaltung verloren, die Zelle „degeneriert“. Die Drüsenzelle geht zugrunde, wenn sie durch die Verlegung des Ausführungsganges verhindert wird, ihre Tätigkeit auszuüben. Der von seinem Nervenzentrum getrennte Muskel degeneriert. Von besonderer Bedeutung sind bei dieser Erhaltung der beruflichen Ausbildung der Zellen und Zellverbände Reize, die vom Zentralnervensystem kommen (trophische Reize). Leidet die Verbindung mit diesem, so sind oft eigenartige Veränderungen die Folge (Arthropathia tabica, Veränderungen der Nägel und Epithelien bei Nervenstörungen). Man kann ganz allgemein sagen, daß die Zelle der Reize bedarf, um gesund zu bleiben. Ein ausgiebiges Reizleben ist für die Erhaltung des lebenden Systems überhaupt notwendig.

Bei gewissen Degenerationszuständen kann die äußere Gestalt des Organs erhalten bleiben, seine typischen Zellen werden durch Fettgewebe ersetzt. Ein degenerierender Muskel kann so durch Fettgewebe seine äußere Gestalt bewahren; die Mamma kann noch als voluminöses Organ sichtbar sein, wenn nur noch Fett vorhanden und das Drüsengewebe bis auf geringe Reste verschwunden ist.

**59. Das Schicksal der Zellstämme.** Wir wollen nun versuchen, das Werden dieser beruflichen Ausprägung von Zellen und Zellverbänden näher zu analysieren. Wir richten an dieses Werden zunächst Fragen im Sinne unserer Konstruktionsaufgabe, von der wir oben geredet hatten. Warum entsteht an einem bestimmten Ort des Gebäudes dieses oder jenes Gewebe, noch dazu nach Form und Menge genau in die Konstruktion sich einfügend? Wir können aber auch fragen, wie das Schicksal der einzelnen Zellen und jeder ihrer Nachkommen bestimmt wird. Beide Fragen meinen offenbar denselben Vorgang, die erste vom Standpunkt des Ganzen aus, die zweite vom Standpunkt des Teils, der Zelle, aus.

Nun läuft ganz offenbar die normale Entwicklung nach bestimmten Regeln ab. Bei den einzelnen Keimen geraten die Nachkommen der einander entsprechenden Furchungszellen allem Anscheine nach auch in entsprechende Keimblätter. Für die „prospektive Bedeutung“<sup>1)</sup> (Driesch) der einzelnen Zellstämme<sup>2)</sup> gibt es sicherlich eine bestimmte Regel. Bei den Wirbeltieren sind diese Vorgänge nicht so durchsichtig. Bei anderen Typen läßt sich das Schicksal der einzelnen Zellstämme bis ins kleinste klarlegen (Cell-Lineage, Wilson) (Abb. 103). Mit der Zugehörigkeit zu einem Keimblatt ist im Körper des Wirbeltieres das histogenetische Schicksal der Zellstämme wenigstens teilweise gegeben. Das betrifft aber mehr ein Negatives. Mit der Zugehörigkeit zum Ektoderm, dann weiter zum Medullarrohr steht für den Zellstamm fest, daß er z. B. nicht Bindesubstanzen bildet. Was aber das Positive anbelangt, so haben wir nur geringe Einblicke. Wie, wann, wo und ob überhaupt die Sonderung von Stämmen nach ihrem Schicksal als Glia- oder Nervenzelle erfolgt, solange noch im Medullarrohr Vermehrung und Umgruppierung des Zellmaterials vor sich gehen, darüber sind unsere Kenntnisse nur lückenhaft.

Funktion gesetzt wird, irgendwie formbildend oder materialbildend wirkt. Hierbei kann von einem unmittelbaren Reiz durch die Funktion nicht die Rede sein.

<sup>1)</sup> Die prospektive Bedeutung eines Keimteiles wird durch das charakterisiert, was aus ihm im einzelnen Falle wird. Seine „prospektive Potenz“ durch das, was alles aus ihm werden kann.

<sup>2)</sup> Zellstamm im Sinne der Genealogie, des Stammbaums.

**60. Die Frage nach den Potenzen und der Determination.** Diese Überlegungen gelten für die Regeln, nach denen das Schicksal der Zellen sich vollzieht. Ist nun das, was wir als normale Entwicklung sehen, unumstößliches Gesetz? Wodurch wird dieses Schicksal bestimmt? Jede Epithelabschürfung an meiner Hand, die ohne weiteres heilt — wenn sie das nicht täte, wäre ich ja gar nicht lebensfähig — zeigt, daß im Gebiete formbildenden Geschehens, sehr wohl Dinge geleistet werden, die unmöglich vorher planmäßig festgelegt sein können. Was aus einem Zellstamm wird, ist auf keinen Fall, bis in alle Einzelheiten, bis zu einem wirklichen Ende, im Erbgut festgelegt. Die Zellen können vieles, sie tun aber natürlich immer nur das eine. Die prospektive Bedeutung der Zellstämme in jedem einzelnen konkreten Fall, laufe er regel-

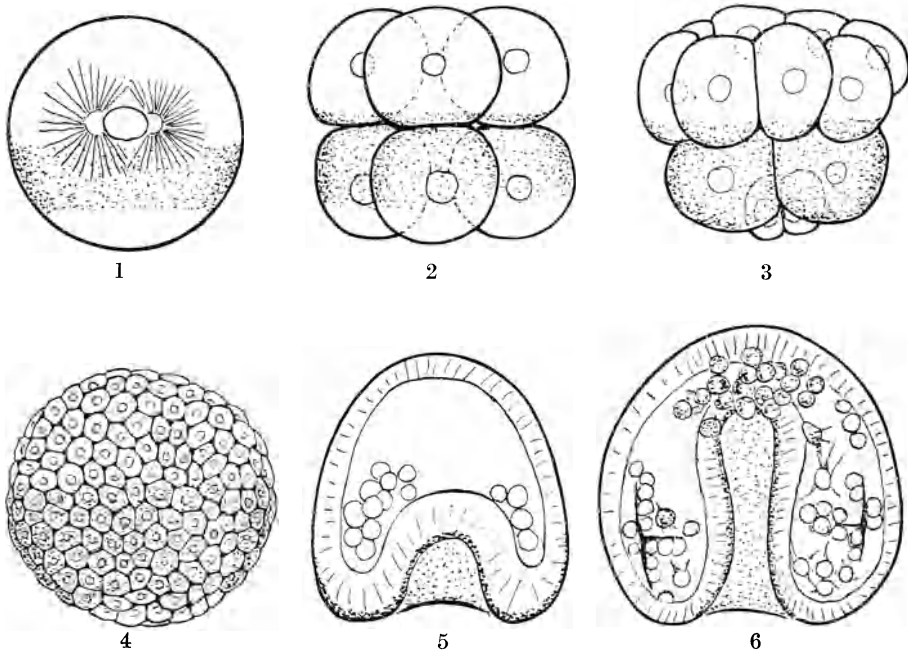


Abb. 103. Entwicklung des Seeigelleis, nach Boveri 1901. Die pigmentierte Zone der Eioberfläche punktiert. Sie ermöglicht die Verfolgung der Zellstämme bei der Entwicklung (Cell-Lineage). 1. Erste Teilung; 2. 8-Zellen-, 3. 16-Zellenstadium; 4. Blastula; 5. und 6. Gastrula. Das 16-Zellenstadium aus 3 Zellkränzen, Mesomeren (8), Makromeren (4), Mikromeren (4). Aus den Mesomeren wird das Ektoderm; aus den Makromeren das Entoderm und sekundäre Mesenchym (Nr. 6, die punktierten Zellen im Innern); aus den Mikromeren das primäre Mesenchym (Nr. 5 und Nr. 6, die hellen Zellen im Innern, die zwei — schwarzgezeichnete — Skelettnadeln aufgebaut haben).

recht oder regelwidrig ab, ist eine Möglichkeit unter vielen. Die prospektive Potenz ist mit der prospektiven Bedeutung in der Formbildung nicht erschöpft, das zeigt jede geheilte Verletzung.

Damit sind wir bei zwei Fragen angelangt, nach denen man die Probleme der Formbildung gruppieren kann. Wir nennen sie das Potenzproblem und das Determinationsproblem. Das Potenzproblem fragt nach den möglichen Schicksalen, das Determinationsproblem danach, wie das wirkliche Schicksal bestimmt wird.

**61. Entwicklungsmechanik der Extremität. Harmonisch-äquipotentielle**



**Systeme.** Eine Extremität<sup>1)</sup> ist in der Hauptsache ein mechanischer Apparat aus Knochen, Gelenken, Bändern, Faszien, Muskeln und Sehnen. Dazu kommen Fett und lockere Bindegewebsschichten, die die Verschieblichkeit der Teile gegeneinander ermöglichen. Sie wird von Nerven und Gefäßen durchzogen, von der Haut überkleidet. Die Entwicklung beginnt mit einer Knospe. Sie besteht aus einem Blastem, das von der embryonalen Epidermis überzogen wird (Abb. 104, 98). Aus dem Blastem entwickelt sich der mechanische Apparat. Nerven und Gefäße wachsen von außen herein; wir wollen sie für unsere Erörterungen außer Betracht lassen. Zur Ausführung der Konstruktion steht am Beginn der Entwicklung also das Blastem zur Verfügung, in dem die nötigen Potenzen demnach vorhanden sein müssen. Die Entwicklung der Einzelteile dieses Materials muß nun mit der ständig fortschreitenden Vermehrung und Umbildung so geleitet werden, daß jedes Gewebe in der nötigen Menge und Lagerung an den richtigen Platz kommt. Sonst kommt ein leistungsfähiger Apparat eben nicht zustande.

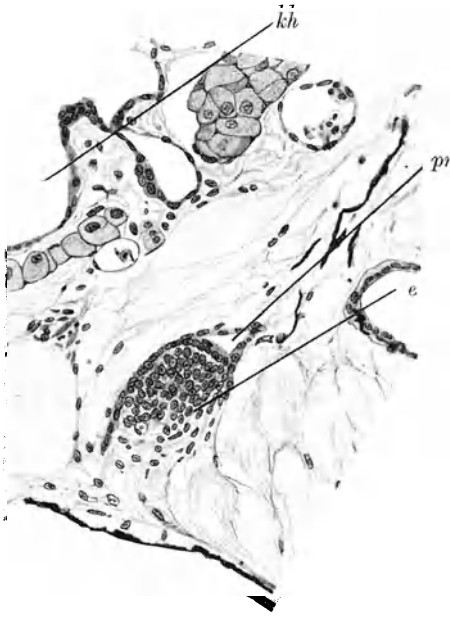


Abb. 104. Vordere Extremitätenknospe einer Unkenlarve. Nach Braus, Morphol. Jahrb. 39. 1908. *kh* Kiemenspalte, *pr* Peribranchialraum, *e* Extremität.

nächst kann diese Selbstdifferenzierung unmöglich nach Zellstämmen vor sich gehen. Das geht aus folgendem hervor:

Das System Beinknospe besitzt das Vermögen der Selbstdifferenzierung, schon in einem Zustande, in dem es aus etwa 100 Zellen besteht. Nun kommt es vor, daß eine solche transplantierte Knospe sich verdoppelt. Es entstehen aus ihr nicht ein Bein, sondern zwei Beine, die einander meist spiegelbildlich gleich sind (Abb. 105). In diesem Falle ist das Schicksal der einzelnen Zellstämme ein gänzlich anderes, als in dem normalen Falle.

Das Blastem der Beinknospe ist vielmehr ein harmonisch-äquipotentielles System. Harmonisch-äquipotentielle Systeme (Driesch) sind solche Systeme, von denen jeder Teil dieselbe Potenz hat. Das zeigt sich vor allem darin, daß es, beliebig zerteilt, zum typischen — wenn auch kleineren — Endzustand sich entwickelt. Und das gilt auch für die Beinknospe (Braus, Harrison,

<sup>1)</sup> Die Entwicklungsmechanik der Extremität wurde vor allem von Braus studiert. Vgl. Literaturverzeichnis.

Detwiler). Jeder Teil des Systems zu Beginn der Entwicklung kann also jeden Teil des fertigen Zustandes liefern<sup>1)</sup>. Es gleicht einem Orchester, in dem jeder

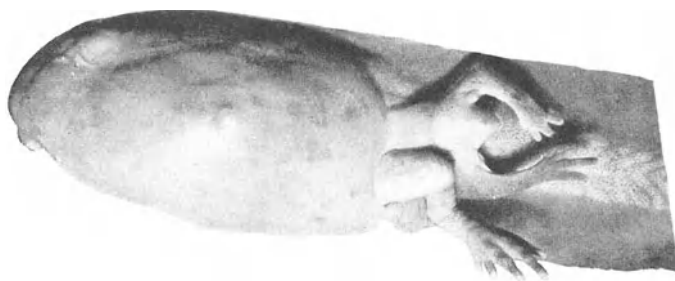


Abb. 105. Unkenlarve. Über die hintere Extremität ist eine vordere transplantiert. Diese hat sich verdoppelt. Nach Braus, *Morphol. Jahrb.* 39. 1908.

Musiker nicht nur jeden anderen Part spielen, sondern auch mehrere zugleich übernehmen kann, wenn ein Teil der Mitglieder ausfällt. Das Zusammenspiel ist immer harmonisch, es kommt immer dieselbe Melodie heraus. Über die Grenzen, bis zu denen diese Verkleinerung gehen kann, ist dabei nichts ausgesagt. Wahrscheinlich bestehen sie nach unten hin. Oberhalb dieser Grenze ist wirkliche Äquipotentialität vorhanden.

**62. Der Gang der Determination.** Wie erfolgt nun die Determination der Teile, die sich doch immer so entwickeln, daß sie zueinander passen? Über die determinierenden Faktoren wissen wir sehr wenig. Wie ist aber der Gang der Determination?

Zunächst ist für viele Fälle sicher, daß im Laufe der Entwicklung die Potenzen der einzelnen Teile eingeengt werden. Das befruchtete Ei bildet das Ganze. Ebenso liefert jede der ersten Blastomeren isoliert einen verkleinerten ganzen Embryo (Abb. 106). Beim Seeigel gilt das noch für ein Stadium, in dem der Keim aus 16 Zellen besteht. Diese 16 Zellen sind in drei Zellkränzen angeordnet

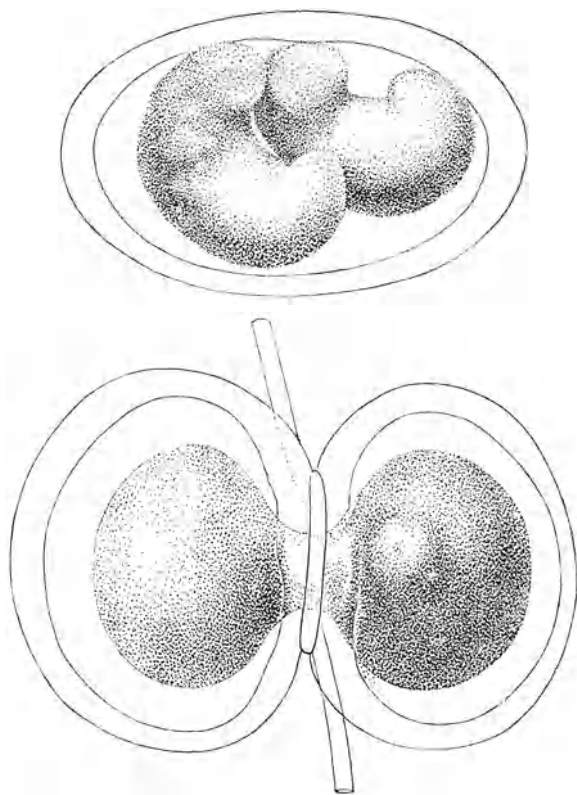


Abb. 106. Durchschnürung eines Tritoneis entsprechend der 1. Furche. Es entstehen 2 Embryonen. Nach Speemann, „*Die Naturwissenschaften*“ 1919, Heft 32.

<sup>1)</sup> Für das harmonisch-äquipotentielle System gilt: die prospektive Bedeutung seiner Teile, ist eine Funktion ihrer Lage im Ganzen, jedes kann jedes.

(Abb. 103, 3). Der erste Kranz besteht aus 8 Zellen, Mesomeren. Sie liefern bei ungestörter Entwicklung das Ektoderm. Darauf folgen 4 Makromeren, aus denen das Entoderm, und 4 Mikromeren, aus denen das Mesenchym hervorgeht. Dieses Gebäude ist ein harmonisch-äquivalentes System. Selbst eine isolierte Makromere gastruliert noch, liefert also Ektoderm und Entoderm. Der Makromerenstamm (im 16-Zellenstadium mit 4 Zellen beginnend) hat also um diese Zeit noch die Potenz zum Ganzen, vor allem zum Ektoderm. Ist nun die Gastrulation erfolgt, so besitzt die junge Larve einen Urdarm. Die Zellen dieses Urdarms sind die Nachkommen jener vier Makromeren. Der isolierte Urdarm ist aber nicht mehr imstande, Ektoderm zu bilden. Die Gastrula ist kein

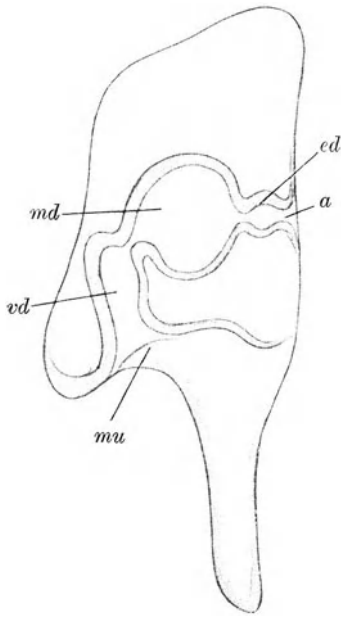


Abb. 107. Junge Larve eines Seeigels (*Sphaerechinus granularis*) mit der Gliederung des Darmes. Aus Godlewski nach Boveri. *mu* Mund, *vd* Vorderdarm, *md* Mitteldarm, *ed* Enddarm, *a* After.

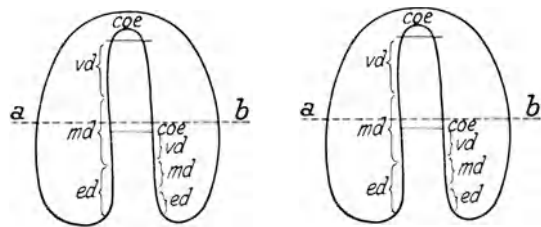


Abb. 108. Das Entoderm einer Seeigellarve als harmonisch äquivalentes System. Nach Driesch aus Herbst. Bezeichnungen wie in Abb. 107. *coe* Coelom, *a - - - b* Schnittführung durch die Gastrula. Auf der linken Seite des Urdarms zeigt die Beschriftung die prospektive Bedeutung der Urdarmabschnitte bei normaler Entwicklung, auf der rechten Seite bei der Entwicklung des abgetrennten Stückes.

äquivalentes System mehr. Der Urdarm in sich ist aber eins. Beliebige Abschnitte von ihm liefern einen ganzen Darm (Abb. 107 u. 108).

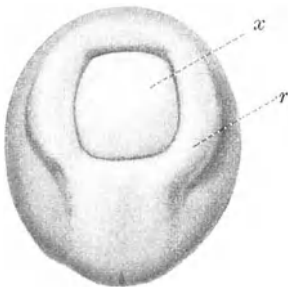


Abb. 109. Ei von *Rana esculenta* mit Medullarplatte. Schnittführung in dieser. Das umschnittene Stück wird um 180° gedreht. Nach Spemann, Zool. Jahrb., Festschrift f. Spengel, Suppl. 15, 1912. *r* Rand der Medullarplatte, *x* umschnittenes und zu drehendes Stück.

Es scheint, als ob das, was hier deutlich ist, der allgemeine Typus des Entwicklungsgeschehens überhaupt ist. Die Entwicklung geht von einem äquivalenten System zum andern mit immer geringerer Potenzbreite. Wir wollen das so ausdrücken: Ein System hat eine Aufgabe. Es ist in Bezug auf diese Aufgabe äquivalent, es reguliert. Es teilt sich beim Ablauf dieser Entwicklung in Partialsysteme mit Selbstentwicklung und Partialaufgaben. Diese Partialsysteme sind in Bezug auf ihre Partialaufgaben wieder äquivalent, regulierend. Der nächste Schritt ist gerade so: Teilung der Systeme, der Aufgaben, Selbstentwicklung — in sich jedoch regulierender — Partialsysteme. Wie weit die Teilung in selbst-differenzierende Partialsysteme in jedem Augenblick gediehen ist, und nach welchem Prinzip sie erfolgt oder gar wodurch, ist wenig bekannt. Wir kennen aber viele Erscheinungen, die diesen hier

vermutungsweise ausgesprochenen Entwicklungstypus wahrscheinlich machen. Das Auge ist in der Medullarplatte angelegt, so, daß man es herausschneiden kann, bevor es als Auge erkennbar ist (Spemann). Diese Anlage ist harmonisch-äquipotentiell, denn in zwei Teile geteilt, ergibt sie zwei kleine ganze Augen, nicht etwa zwei halbe (Abb. 110 a u. b).

63. Das Materialproblem im harmonisch-äquipotentiellen System. Diese Sachlage geht nun recht eigentlich unser Materialproblem an (S. 104). Wir müssen fragen: sind die Zellstämme in solchen Systemen verschieden? Gibt es verschiedene Zellrassen darin? Oder sind alle Stämme gleich? Sicher sind sie im Wirbeltierembryo von einem gewissen Zeitpunkt an ungleich. Wir werden das bei der Regeneration sehen (S. 125 ff.). Wie verhält sich aber das Blastem der Beinknospe? In einem solchen System gibt es nicht nur die architek-

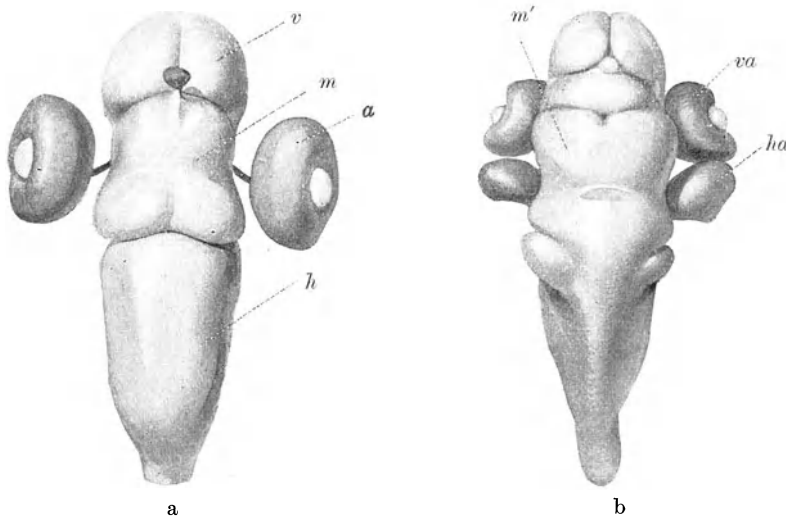


Abb. 110. a normales Gehirn mit Augen einer Quappe von *Rana esculenta*. b Mittelhirnanlage mit angrenzenden Stücken von Vorder- und Endhirnanlage gedreht. Erfolg des Experiments Abb. 109. Die Augenanlage in der Medullarplatte (Abb. 109) ist durchtrennt. Die vier Teilstücke dieser Anlage haben sich zu vier kleinen Augenbechern entwickelt. Den hinteren fehlt die Linse, da sie fern von der Epidermis liegen. *v* Vorderhirn, *m* Mittelhirn, *m'* gedrehter Hirnteil, *h* Hinterhirn, *va* vorderes Auge, *ha* hinteres Auge. Nach Spemann, Zool. Jahrb., Festschrift f. Spengel, Suppl. 15, 1912.

tonischen Teilaufgaben, Oberarm, Unterarm, Hand, Streckseite, Beugeseite usw., sondern auch Teilaufgaben im Material, Knochen, Knorpel, Muskel, Synovialhaut, Sehne usw. Die architektonischen Teilaufgaben sind im Blastem nicht endgültig verteilt, sind es vielleicht die im Material? Gibt es in der Beinknospe Zellrassen, etwa gemäß den genannten Teilaufgaben, Zellstämme, von denen die einen nur dieses, die andern nur jenes Material, oder doch nur einen Ausschnitt aus der erforderlichen Fülle bilden können<sup>1)</sup>? Das ist wohl nicht der Fall. Die Regeneration und Regulation sich entwickelnder Beinknospen verlaufen nicht so, daß dabei die verschiedenen Zellrassen auseinander sortiert würden.

<sup>1)</sup> Das erforderliche Experiment würde, der Fragestellung nach, den Boverischen Chromosomenexperimenten (Zellstudien VI) nachgebildet sein. Dieser Autor zeigte, daß die verschiedenen Chromosomen funktionell verschieden sind, dadurch, daß in den Zellen, denen Sorten oder Rassen fehlten, Störungen eintraten. In unserem Falle würde gegebenenfalls nicht nur die Störung, sondern ein spezieller Ausfall an Gewebearten zur Beobachtung gelangen.

Im Laufe der Entwicklung werden nun die architektonischen Aufgaben — Schulter, Oberarm, Unterarm — im Blastem verteilt. Wenn das früher erfolgt als die Verteilung der Materialaufgaben, so wird sozusagen eine Zelle eher erfahren, wo sie, d. h. ihre Nachkommen sich zu betätigen hätten, z. B. in der Schulter oder im Oberarm, als, was sie dort eigentlich vorzustellen haben würden, denn das drückt sich in der Gewebeart aus. Einiges werden wir später noch erwähnen. Was wir wissen, ist wenig, auf der Landkarte unseres Wissens ist hier einstweilen noch ein großer weißer Fleck.

**64. Die Rolle der Zelle bei den Potenzen.** Es hat sich ergeben, daß die Regulationsbreite der Organe und Körperteile bei den Tieren sehr verschieden ist. Dabei verhalten sich im System einander nahestehende Formen oft ver-

Abb. 111–113. Bilder zur Entwicklung der Linse.

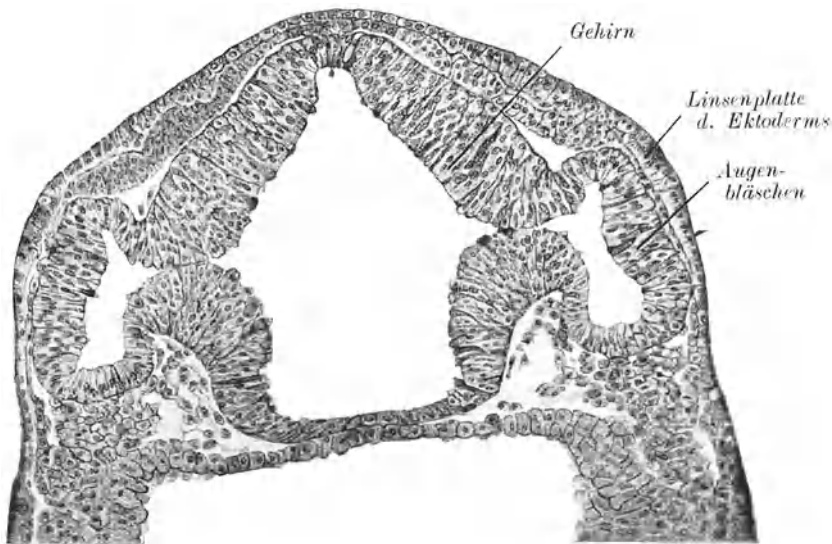


Abb. 111. Frontalschnitt durch den Kopf eines Embryos von *Rana fusca*. Phot. überzeichnet von Vierl.

schieden. Die Fähigkeit, verlorene Teile aus Stümpfen wiederherzustellen, wechselt ganz unabhängig von den sonstigen morphologischen und physiologischen Ähnlichkeiten. Das legt den Gedanken nahe, daß die Einengung der Potenzen, über die die einander nachgeordneten Systeme verfügen, nicht das Wesentliche des Determinations- und Differenzierungsgeschehens, der „Aufgabenverteilung“ ausmacht. Sie ist sozusagen ein nebensächlicher Begleitersfolg der Differenzierung<sup>1)</sup>. Wir waren zu dem Schluß gelangt, daß die Entwicklung von einem harmonisch-äquipotentiellen System zum anderen geht, mit im allgemeinen kleiner werdenden Teilaufgaben. Mit deren Verteilung im System soll nicht notwendig verknüpft sein, daß der Teil, dem eine Aufgabe zufällt, damit seine Potenzen zu anderen Aufgaben verliert. Dieser Verlust ist nämlich nach Umfang, Zeitpunkt usw. nicht nur bei Arten, sondern auch Rassen und Individuen verschieden. Der Ton bei unserer oben angedeuteten

<sup>1)</sup> Man ist wohl auch gar nicht gezwungen, eine scharfe Grenze zwischen Können und Nichtkönnen zu ziehen. Man kann an Schichten von Formbildungsfähigkeiten denken, die durch geeignete Bedingungen zur Betätigung gebracht werden können.

Hypothese liegt also auf der Äquipotentialität der Teile oder des Ganzen. Es fragt sich nun, wieso damit das Vorkommen selbst differenzierender Systeme sich vereinigen läßt. Die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen ist hier sehr groß.

Ein Bezirk in der Gehirnplatte ist die Augenanlage. Herausgeschnitten, wird er nicht wieder ersetzt. Wir nennen ihn a; die ganze Platte, X, besteht dann aus  $a + b + c + d$  usw.<sup>1)</sup> a reguliert, d. h. es bildet sich in ihm unter Umständen jeder Teil aus jedem andern. X kann aber das verlorene a nicht ersetzen. Das ist aber nicht immer so. Die Determinierung seines selbstdifferenzierenden, in sich regulierenden Teils a in einem System bedingt keineswegs, daß X die Fähigkeit verliert, a zu regenerieren. Das zeigt das Verhalten der Vorderbeinanlagen bei Exstirpation. Bei *Rana fusca* werden sie wieder ersetzt, bei *Bombinator* nicht.

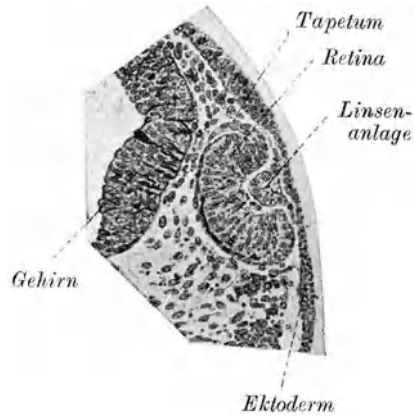


Abb. 112. Bildung des Augenbechers und der Linse. *Rana fusca*. Phot. nach dem Präparat überzeichnet von Vierl.

Diese Sachlage, daß sich nahe verwandte Formen so verschieden verhalten, war eine sehr unerwartete Entdeckung der experimentellen Embryologie. Das bestbekannte Beispiel dafür ist das Verhalten von Linse und Augenbecher bei verschiedenen Amphibien. Die Linse entsteht dort, wo der Augenbecher sich an die Epidermis anlegt (Abb. 111, 112 u. 113). Viele Fälle zeigen, daß das Ursache und Wirkung ist. Die ganze Sachlage ist aber sehr kompliziert und jedes Amphibium zeigt dabei seine Besonderheiten<sup>2)</sup>.

Um sich nun überhaupt eine Vorstellung von diesen labyrinthartigen Verwicklungen zu machen, nehmen wir wohl am besten an, daß die wesentliche Grundbedingung, das Ganze, d. h. für uns zunächst alle Körperteile und alle Ge-

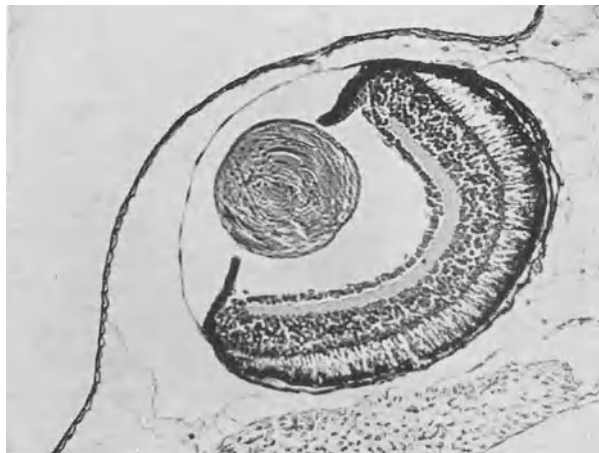


Abb. 113. Auge einer jungen Kaulquappe von *Rana esculenta*. Membrana Descemeti und Kornea sind noch getrennt. Linse, Iris, die sehr dicke Retina und Tapetum sichtbar. Die lockere dunkle Schicht die Chorioidea.

<sup>1)</sup> Diese Bezirke greifen übereinander. Es hat z. B. ein größerer Bezirk der Körperwand die Fähigkeit ein Bein zu bilden, als normalerweise dazu verwandt wird (HARRISON).

<sup>2)</sup> Das Auge und die Extremität sind die einzigen Partialsysteme des Wirbeltierkörpers, die überhaupt eingehender bearbeitet sind. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn wir unsere Beispiele immer wieder daher nehmen. Abbildungen zur Problem der Extremitäten: 98, 104, 105; zur Entwicklung des Auges 109, 110, 111, 112, 113, 114.

webe, zu bilden, in allen Partialsystemen 1. Ordnung, d. h. in den Zellen, vorhanden sind. Wenn ein Partialsystem 1. oder höherer Ordnung irgend etwas nicht kann, so liegt das daran, daß eine Hilfsbedingung oder auch mehrere fehlen. Diese Hilfs- oder Nebenbedingungen sind es, die variieren und das verschiedene Verhalten der verschiedenen Tiere verursachen.

Die formbildende Potenz beruht also auf zwei Systemen, I und II, und es ist nur eine Konsequenz der Zellenlehre, wenn wir sie in jede einzelne Zelle hineinverlegen. Das System I wollen wir als den eigentlichen Potenzapparat bezeichnen, von dem das Ganze und seine Teile bestimmt werden. Wir nennen ihn auch den Selbstdifferenzierungsapparat. Das System II ist dann ein System von Hilfsmitteln, die der Potenzapparat zu bestimmten Leistungen braucht. Es fällt zum großen Teil zusammen mit den organbildenden Substanzen. Es enthält sie jedenfalls ganz, ist aber vielleicht noch etwas umfangreicher und mannigfaltiger zu denken. Diese organbildenden Substanzen sind zur Erklärung der Mosaikentwicklung von Eiern angenommen worden. Wenn man schon aus dem ungefurchten Ei Organe herausschneiden kann<sup>1)</sup>, so führt man das nicht darauf zurück, daß man im Ei einen vorgebildeten Organismus zerstört, sondern daß man notwendige Hilfsmittel, die mit der Befruchtung im Eiprotoplasta in bestimmter Weise angeordnet werden, verringert (Herbst) oder ganz ausschaltet.

Jede Zelle besitzt den ganzen Potenzapparat (System I). Sie trägt also die Fähigkeit zum Ganzen in sich. Nun leistet jeder Zellstamm in der Entwicklung etwas Bestimmtes und in der Regel auch etwas Vorhersagbares (Cell-Lineage). Er leistet also einen Ausschnitt aus der Breite seines Könnens<sup>2)</sup>. Er tut das deshalb, weil er das andere, das er auch könnte, zu leisten verhindert wird. Dieser Zwang in eine bestimmte Bahn (Determination) kann also als ein Apparat von Hemmungen bezeichnet werden<sup>3)</sup>. Er beruht also nicht darauf, daß die Zellen Teile ihres Selbstdifferenzierungsapparates verlieren (erbun-

<sup>1)</sup> Z. B. fehlen einer Rippenquallenlarve Wimperreihen, wenn das Ei in bestimmter Weise zerschnitten wurde.

<sup>2)</sup> Es ist hier der Ort, noch eine Bemerkung zum Potenzbegriff zu machen. In ihm steckt der Begriff der Möglichkeit. Wir müssen diesen so fassen, wie ihn R. Avenarius in der Kritik der Reinen Erfahrung (II. Aufl., Leipzig, 1907) für den allgemeinen Begriff der Änderung eines Systems gefaßt hat. Möglich ist jede Änderung, die durch die Anfangsbeschaffenheit des Systems (vor der Änderung) zugelassen wird. Die möglichen Änderungen sind also immer unendlich zahlreich und der Begriff ist so ohne konkreten Inhalt. Hier handelt es sich um formbildende Potenzen, d. h. die vom System aus möglichen Änderungen, die zu Formbildungen führen. Auch hier sind die möglichen Resultate unendlich zahlreich. Es liegt jedoch ein ganz ähnliches Problem vor, wie das, den Begriff der Beweglichkeit eines kinematischen Verbandes zu kennzeichnen. (Vgl. Petersen, Bänderkinematik, Abhandlungen der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Heidelberg 1918.) Analytisch geschieht dies durch den Begriff des Freiheitsgrades. Die möglichen Bewegungen bilden  $n$  nach unendliche Mannigfaltigkeiten. Die Kennzeichnung des Verbandes ist die, daß gewisse Mannigfaltigkeiten fehlen. Ein Verband mit 2 Freiheitsgraden ist zweifach unendlich mannigfaltig beweglich. Es fehlen ihm gewisse Beweglichkeitskategorien, eben der 3., 4., 5. und 6. Freiheitsgrad. Es scheint mir die einzige Möglichkeit, die Potenz schärfer zu fassen, daß man auch hier Mannigfaltigkeits- oder Freiheitsgrade unterscheidet. Die Potenz wird also dadurch bestimmt, was das System nicht kann, welche Kategorien von Formen es nicht bilden kann. Innerhalb des Bleibenden kann immer noch Unendlichkeit bestehen. Wenn die Zellen der menschlichen Epidermis vielleicht gar nichts mehr können, als nur wieder Epidermis bilden, so bleibt hier immer noch eine unendliche Reihe möglicher Ereignisse. Man denke an die unendliche Möglichkeit, in der Epitheldefekte an einer Stelle gesetzt und gedeckt werden können.

<sup>3)</sup> Wenn mit Selbstdifferenzierung begabte Zellen nun aller Hemmungen beraubt werden, so verlangt unsere Theorie, daß sie nicht über den ersten Schritt hinauskommen. Jede neue Generation fängt immer wieder von vorne an, das Ganze zu bilden. Das ist in der Tat der Fall: z. B. wachsen Explantate von embryonalem Bindegewebe ins Unendliche, ohne etwas anderes zu werden als was sie sind.

gleiche Teilungen), oder daß die Hilfsmittel des Systems II in bestimmter Weise vermindert werden, sondern auf etwas anderem, noch Unbekanntem. Immerhin ist die Determination wohl meist mit einem Verlust im System II verbunden, aber mehr zufällig und in wechselnder Weise<sup>1)</sup>.

**65. Die Mittel der Determination.** Worauf nun das Determinationsgeschehen beruht, ist bisher sehr wenig geklärt. Man hat von formativen Reizen gesprochen (Begriff und Wort stammen von Rudolf Virchow). Nun kann ein Entwicklungsreiz von ganz unbestimmter Art sein. Ein Beispiel ist die Befruchtung. Der Anstoß, den das eindringende Spermium setzt, kann durch verschiedene chemische und physikalische Reize vertreten werden (künstliche Parthenogenese). Die verschiedenartigsten Anstöße lösen immer dieselbe Folge von Ereignissen aus. Hier liegt eine reine Auslösung vor, wie z. B. bei der Explosion des Pulvers auf verschiedene Ursachen hin.

Der Begriff der Determination verlangt aber mehr. Hier setzen Gedanken ein, die Goldschmidt (1920) entwickelt hat. Er sucht die Ausprägung der Organe und Körperteile zum männlichen oder weiblichen Typus auf chemisch wirkende Substanzen zurückzuführen<sup>2)</sup>. Spemann zeigte (1918), daß bei Tritonen von der dorsalen Urmundlippe aus die Rückenorgane des Embryos, Medullarplatte, Chorda, Myotome (vgl. Abb. 19, die die Organe bei einem Hühnerembryo zeigt) bestimmt werden. Dadurch wird die Lage auch aller übrigen Teile des Embryos festgelegt. Die Organe des Rückens werden von der erwähnten Stelle aus, gleichsam wie auf ein weißes Zeichenblatt, in das vor ihr gelegene Material hineingezeichnet. Wenn dieses Material nämlich um 90° gedreht wurde, so entstanden dennoch die Medullarplatte in der Lage, die der Lage des Urmundes entsprach. Ferner zeigte Spemann, daß Ektoderm der Bauchseite, zu Beginn der Gastrulation in die Rückenseite eingepflanzt, sich zu Medullarplatte und Medullarrohr entwickelt. Das geschieht auch dann, wenn es einer anderen Art angehört. Dabei behält es aber die Charaktere seiner Art bei. Es bildet Medullarrohr, aber Medullarrohr wie es das Tier hat, dem es entnommen wurde. (Vgl. auch den Absatz über die Chimeren, S. 71). Man wird wohl kaum an etwas anderes als an Wirkungen von Stoffen denken, sofern man überhaupt den Versuch macht, sich ein Bild dieser Vorgänge zu machen. Wenn jede Zelle des beeinflussten Materials zunächst jedes konnte, so mußte eine Reihe von möglichen Reaktionen gehemmt oder eine andere Reihe beschleunigt werden. Ein System relativer Hemmungen und Beschleunigungen von Vorgängen chemischer und physikalisch-chemischer Natur ist das Mittel, mit dem die Determination arbeitet und das ist ja gerade das, was Fermente und Enzyme leisten können.

**66. Entwicklungsmechanik und Vererbung.** Wie sollen wir uns nun den Potenzapparat vorstellen? Wir hatten den Vererbungsträger im chromatischen Apparat des Kerns gefunden. Der Selbstdifferenzierungsapparat und der Vererbungsapparat sind nun der Sache nach in der Tat ein und dasselbe.

Was vererbt wird, sind Potenzen. Nicht Organe oder Organanlagen werden vererbt, sondern die Fähigkeit, Organe zu bilden, die Fähigkeit zu form-

<sup>1)</sup> In der entwickelten Theorie findet auch die Erkenntnis ihren Platz, daß die Zellteilung mit der Determination nichts zu tun hat. Früher nahm man an, daß erbungleiche Zellteilungen ein Anlagensystem auf die Tochterzellen verteilen. Das Beispiel vom Seeigelrudarm ist ein guter Gegenbeweis. Alle Nachkommen der 4 Makromeren zusammen können nicht mehr das, was eine einzelne Makromere konnte, nämlich Ektoderm bilden.

<sup>2)</sup> Quantitative Abstufungen seien bei diesen Vorgängen von grundlegender Bedeutung. Es wäre jedoch verfehlt, diese Quantitäten so zu verstehen, daß wirklich bestimmte Mengen wirksamer Substanzen weitergegeben, „vererbt“ würden. Hier ist ein außerordentlich wertvoller und wahrhaft biologisch gedachter Teil der Ehrlichschen Seitenkettentheorie heranzuziehen, dessen Bedeutung noch neuerdings wieder von Bier (1917/18) betont wurde. Es kann sich bei derartigen Dingen immer nur um Fähigkeiten des Organismus zur Produktion handeln. Ehrlich ließ bestimmte Elemente des Körpers „Seitenketten“ besitzen, die reagieren, sich ablösen und — vermehrt — regeneriert werden sollten. Eine Seitenkette ist also ein Produktionsort für einen chemisch wirksamen Körper. Was vererbt wird, können immer nur Produktionsorte wirksamer Stoffe in der Vererbungsstruktur sein, nicht diese Stoffe selber. Die quantitativen Abstufungen wären dann verschiedene Zahlen solcher Produktionsorte spezifischer Substanz.



bildenden Leistungen. Diese Summe von Fähigkeiten deckt sich mit dem, was die Vererbungslehre als Genotypus bezeichnet. Er ist auch als Reaktionsnorm bezeichnet worden. Darin kommt zum Ausdruck, daß das Resultat der formbildenden Leistungen nicht von den Potenzen allein, sondern auch von den Umständen abhängig ist, unter denen sie sich auswirken. Dieses Produkt ist eins unter vielen möglichen, ein „Phänotypus“, eine Erscheinungsform des Organismus. Unter denselben Umständen bleibt der Phänotypus einer Generationsreihe erbgleicher Individuen derselbe. Man kann eine Summe von Umständen als die „normalen“ Umstände bezeichnen. So stehen sich Phänotypus und Genotypus ganz ähnlich gegenüber, wie prospektive Bedeutung und prospektive Potenz. Beide sind Parallelbegriffe, die dieselben Phänomene vom Standpunkte der Vererbungslehre und der Formbildungslehre aus bezeichnen. Das, was geschieht, oder in einem bestimmten Falle geschehen ist, ist immer ein Spezialfall, der von den jeweiligen Umständen mitbedingt ist.

Es ist schon wiederholt erwähnt worden, daß Johannsen den Genotypus geradezu mit einer chemischen Strukturformel verglichen hat. Wir können das, an der Hand unserer Theorie der lebenden Substanz, wörtlich nehmen. Was vererbt wird, ist eine riesenhafte Strukturformel, und was bei der Entwicklung geschieht, ist von deren Beschaffenheit abhängig. Die Entwicklung ist also die Reaktion des Potenzapparates auf mannigfache äußere und innere Umstände, seine Betätigung unter diesen Umständen.

Im großen und ganzen ist das Resultat dabei dasselbe. Die Anatomie des einen Menschen gleicht der des anderen. Geht man aber ins feinere Detail, etwa im Aufbau eines Gelenkbänderapparates, so sieht man, daß keiner dem anderen wahrhaft gleich ist. Jeder Körper ist eben eine Neuschöpfung! Die Potenzen mögen gleich sein, aber die Verwirrung der Geschehnisse bei der Formbildung ist so ungeheuer, daß jeder Körper seine Konstruktionsprobleme schließlich auf seine eigene Art behandeln, daß er im einzelnen selber eine Lösung der konstruktiven Aufgaben finden muß. Die Entwicklung und alle Formbildung ist von vornherein und jederzeit regulativ. Der Begriff des Phänotypus gilt für jedes Organ, genau so, wie für den Körper im ganzen. Irgendwie sind die inneren Umstände, z. B. beim Aufbau eines Gelenks, jedesmal verschieden und so kommt die Übereinstimmung im großen, aber die Verschiedenheit in jeder Einzelheit unter den einzelnen Menschenkörpern zustande. Es werden ja nicht Organe vererbt, sondern die Fähigkeit, sie aufzubauen, und das tut jeder Körper letzten Endes auf seine Weise<sup>1)</sup>.

Der chromatische Apparat gewinnt durch die im vorstehenden angedeutete Theorie eine ganz gewaltige Bedeutung für die formbildenden Vorgänge. Diese Bedeutung weist ihm die Vererbungslehre schon lange zu, und unsere Theorie vom System I ist nur eine Folgerung aus der, die den chromatischen Apparat als Vererbungsträger in Anspruch nimmt. Der Kern, d. h. der chromatische Apparat, macht jede Zelle zur Artzelle (O. Hertwig). Er bewirkt, daß die Formbildungsleistung eines Partialsystems, wie wir gesehen hatten (S. 117), auch dann arttypisch ist, wenn sie weder ihrer ursprünglichen prospektiven Bedeutung entspricht, noch auf einem Tier vor sich geht, das derselben Art angehört (Spemann). Nach allem, was wir wissen (Boveri), ist der chromatische Apparat der Zelle kein harmonisch-äquipotentielles System, er ist vielleicht der einzige Apparat, von dem das überall mit Bestimmtheit verneint werden kann. Ein durch die Mendelspaltung verlorenes Merkmal kommt auf keinen Fall wieder. Das System des chromatischen Apparates kann sich eben nicht in seinen Teilen vertreten, noch auch Verlorenes ersetzen.

<sup>1)</sup> Hier wären Gedanken einzufügen, die W. Roux vor langer Zeit (1881) in dem Wort vom „Kampf der Teile im Organismus“ zusammengefaßt hat. Die einzelnen Bildungsvorgänge laufen nebeneinander her, treten in Wettbewerb, kreuzen sich. Aus den Keibel'schen Normentafeln zur Entwicklung ist z. B. ersichtlich, wie groß die Unterschiede im zeitlichen Nebeneinander bei den verschiedenen Formbildungsvorgängen sind. Solche Variationen schaffen auch neue innere Bedingungen für die Betätigung der Potenzen.

**67. Der Begriff der Regulation.** Man erkennt ein harmonisch-äquipotentielles System daran, daß es reguliert. Dieses regulative Verhalten ist mit der Existenz der Systeme I und II an und für sich noch nicht gegeben. Es ist damit eine bestimmte Art gemeint, in der sich die Leistungen vollziehen, eine Fähigkeit, die zu den übrigen Fähigkeiten hinzukommt. Sie gibt es nur bei Organismen.

Ein System reguliert, heißt: der Erfolg seiner formbildenden Leistungen ist eine meist recht nahe Annäherung an einen Typus. Diese Annäherung wird auf verschiedene Weise und von verschiedenen Ausgangszuständen aus erreicht. Wir sehen dabei Umordnungen, Neuordnungen vor sich gehen in einer Weise, die nicht im Ererbten vorgesehen sein kann. Es wird kein Repertoirstück abgespielt, sondern Kompositionsarbeit geleistet. Dieser Leistungstyp ist sehr eigenartig, aber uns im Grunde außerordentlich bekannt und vertraut. Wir erleben ihn stündlich an uns selber.

Hier ist der Angelpunkt des Vitalismus (Driesch): Eine Maschine könne das niemals leisten, ja es widerspräche dem Begriff der Maschine, auch wenn wir ihn so fassen, wie wir ihn früher (S. 42) entwickelt haben. Wir sind hier in der Tat beim Grundgeheimnis des Lebendigen angelangt. Hier bleibt ein ungelöster Rest, wenn wir die Einheit des lebendigen Geschehens in Teilerscheinungen aufzulösen versuchen. Vielleicht lassen sich die hier auftauchenden Schwierigkeiten nur lösen, wenn wir zurückgehen auf die Grundlagen unserer Erkenntnis. Hier ist nicht der Ort dazu.



Abb. 114. Auswachsener Neurit. Deckglaskultur von Neuroblasten der Unke. Am Ende des Fortsatzes die amöboid bewegliche Wachstumskeule. Nach Braus, Die Entstehung der Nervenbahnen 1909.

Damit wollen wir unseren Versuch abschließen, in die allgemeinen Probleme der Formbildung, soweit sie die Histologie angehen, einen Einblick zu gewinnen. Wir wollen uns jetzt dem Tatsächlichen der histologischen Umbildungen zuwenden.

**68. Das Werden der Zellformen.** Sachs hat den Gedanken geäußert, daß zwischen dem Phänomen der amöboiden Bewegung und dem formbildenden Wachstum ein enger Zusammenhang bestünde. Er wies darauf hin, daß in der Art, wie sich das Plasmodium eines Schleimpilzes über das Substrat, etwa über ein Häufchen Lohe, ausbreitet, eine weitgehende Übereinstimmung herrsche damit, wie ein Thallophyt oder auch eine höhere Pflanze ihren zellig gegliederten Körper auseinanderbreitet. Diese Übereinstimmung gilt auch für die Formentwicklung vieler Zellen im tierischen Körper. Die Zelle treibt z. B. einen oder mehrere Fortsätze hervor. Das geschieht ganz so, wie ein Wurzelfüßer seine Scheinfüßchen hervorsteckt (S. 77). Bei ihm werden diese Fortsätze wieder eingezogen, während sie bei den histogenetischen Vorgängen zu dauernden Zellorganen werden.

Für die Entwicklung der Geißelfäden hat Heidenhain auf diesen Zusammenhang aufmerksam gemacht. Die Entwicklung der Neuriten einer Nervenzelle läßt sich in der Deckglaskultur verfolgen (Harrison, Braus). Der Fortsatz wird wie ein Pseudopodium hervorgestreckt. Die Zelle erstarrt dann gleichsam in der Form, solange aber der Fortsatz weiter wächst, behält das vordere Ende,

die Wachstumskeule, ihre amöboide Beweglichkeit (Abb. 114). Goldschmidt beobachtete die Spermatogenese eines Schmetterlings in der Deckglaskultur (Abb. 115). Nach den Reifungsteilungen bildet sich die Zelle (Spermatide) zum Samenfaden um, der durch den Besitz eines Schwanzes ausgezeichnet ist. Dieser entsteht als ein Pseudopodium unter vielen. Eins der Pseudopodien wird nämlich länger und bildet sich sehr schnell zu einem ganz dünnen Faden um. Das ist der mit einem dünnen Protoplasmaüberzug versehene Achsenfaden des Schwanzes. Solche Achsenfäden sind auch in den Pseudopodien der Wurzelfüßer beobachtet worden (Doflein) (S. 27, Abb. 27). Die verzweigten Zellen des Mesenchymnetzes behalten ihre amöboide Beweglichkeit wohl dauernd.

Mit diesen Feststellungen ist schon etwas erreicht. Die Ausbildung der Zellformen, die man wohl nicht ganz mit Recht auch als Wachstumsvorgänge

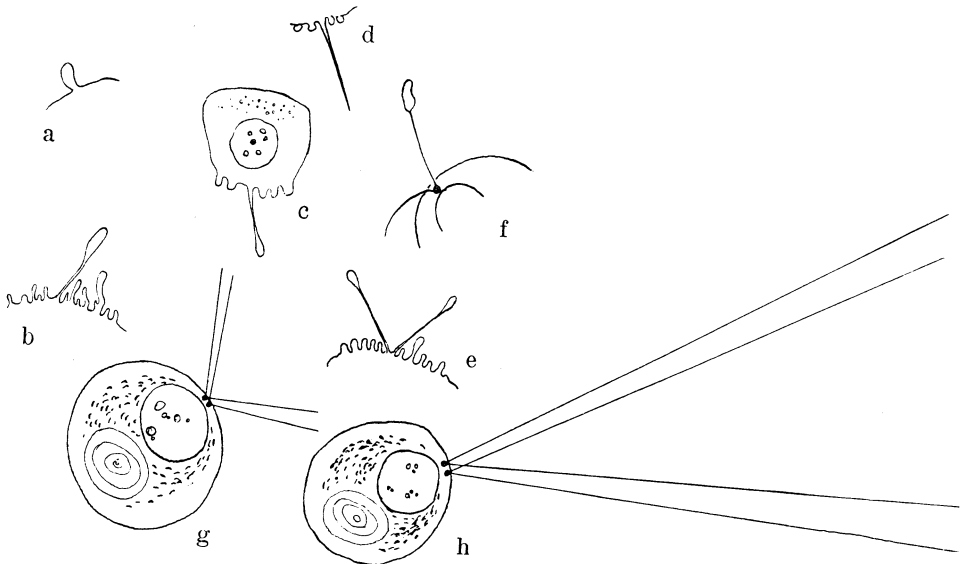


Abb. 115. Aus der Entwicklung der Samenfäden eines Schmetterlings, *Samia cecropia*. Beobachtung der Deckglaskultur. Nach Goldschmidt. Archiv f. Zellforschung 1917. Die spermienliefernden Zellen kleiden ein Bläschen (Follikel) aus. Die dem Follikelinnern zugewendete Zelloberfläche bedeckt sich mit zottenartigen Pseudopodien (a, b); von diesen stark lichtbrechenden, meist etwas gebogenen Zotten wächst eine aus und wird sehr dünn, mit einer Anschwellung am Ende (c, d). Daraus entsteht der Schwanz des Spermiums. Noch eine solche Geißel entsteht e, f. Diese Geißeln sind mit den Zentren verbunden (g, h). Der ganze Apparat wird verdoppelt, dann die 4 Geißeln auf die 4 Teilprodukte der Reifungsteilungen verteilt. Die Granula in g und h sind Plastosomen.

bezeichnet<sup>1)</sup>, wird als übereinstimmend mit Bewegungsvorgängen erkannt. Statt zweier Probleme hat man also eins. Die Fixierung des Zustandes, den der Bewegungsvorgang lieferte, wird wohl durch Vorgänge in der Außenschicht erreicht. Die Krusta bildet sich jetzt erst aus oder wird doch fester<sup>2)</sup>.

Die Gewebeart wird jedoch nicht nur durch die Form der Zellen charakterisiert, sondern auch durch eine bestimmte innere Organisation. Das Aussehen mancher Kerne und Grundplasmen von Gewebezellen ist im Fixationsfärbungsbild so bezeichnend, daß man sie daran erkennen kann. Was das aber

<sup>1)</sup> Ausbildung der Form (histol. Ausgestaltung, Differenzierung) hat mit Massenzunahme, Wachstum, nichts zu tun.

<sup>2)</sup> Daß die Formen der Zelle immer durch Skelettfäden aufrechterhalten werden (Koltzoff), ist wohl nicht richtig.

im Einzelfalle mit den beruflichen Leistungen der Zelle zu tun hat, ist dunkel. Das trifft nicht zu für manche besonderen Organe. Am besten sind hier die Muskelfibrillen bekannt, an die der Kontraktionsvorgang gebunden ist. Von den Vertretern der Plastosomenlehre (S. 29) wird die Entstehung derartiger Zellorgane in Beziehung zu diesen Gebilden gebracht. Für das einzelne muß hier, soweit Genaueres überhaupt bekannt, auf die Kapitel der speziellen Gewebelehre verwiesen werden.

**69. Die Gewebefunktion der Keimblätter.** Im allgemeinen ist die prospektive Bedeutung der Zellstämme, was die Gewebeart anbetrifft, durch die Keimblätter gegeben. Sie ist von der Herkunft aus dem Keimblatt abhängig. Wir erwähnten das schon und wollen jetzt diese „Gewebefunktion“ der Keimblätter etwas genauer kennen lernen. Das Wort Funktion ist hier in dem in der Mathematik üblichen Sinne gebraucht. Wir sehen die Gewebeart also

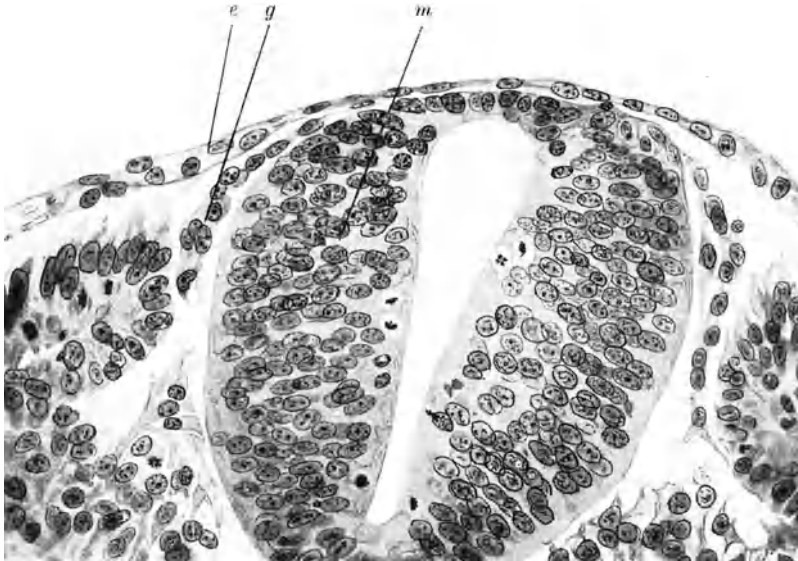


Abb. 116. Entenembryo 72 Stunden bebrütet. Medullarrohr (*m*) und Ganglienleiste (*g*). Ektoderm (*e*). Phot. überzeichnet von Vierl.

jetzt als Funktion der Keimblätter an<sup>1)</sup>. Dabei unterscheiden wir eine Potenzfunktion und eine Bedeutungsfunktion. Diese Unterscheidung soll ausdrücken, ob es sich nur um eine Regel im normalen Ablauf (Bedeutung) oder um ein Gesetz, d. h. um einen Kausalzusammenhang handelt (Potenz). Uns gehen hier nur die Wirbeltiere an. Die drei Keimblätter sind das Ektoderm, das Entoderm und das Mesoderm. Davon haben Ektoderm und Mesoderm für uns besonderes Interesse.

Das Ektoderm gliedert sehr früh das Medullarrohr ab. Dieses ist die Anlage des gesamten Nervensystems. Alle Nervenzellen, die es im Wirbeltierkörper gibt, stammen aus ihm. Die peripheren aus der Ganglienleiste (Abb. 116). Auch das Auge geht daraus hervor. Das Medullarrohr enthält also folgende Materialpotenzen: Nervenzellen (Ganglienzellen), Sinneszellen (Stäbchen- und Zapfenzellen der Retina), Pigmentepithel der Retina, Gliazellen, unter ihnen die Ependymzellen der Innenauskleidung der Hirnventrikel und des Zentralkanals des Rückenmarks. Es ist wohl sicher, daß diese Zellarten nur aus dem

<sup>1)</sup> Gewebeart = f (Keimblatt).

Medullarrohr kommen, daß es sich also um Potenzen handelt, die festgelegt werden, sowie überhaupt die Medullarplatte determiniert ist<sup>1)</sup>. Wie, wann, wo und wodurch die genannten Zellarten dann wieder bestimmt werden, ist nicht bekannt.

Was vom Ektoderm nach Abgliederung des Medullarrohres zurückbleibt, liefert die Epidermis. Sie ist die Bedeckung des Körpers. Auch das ist wahrscheinlich eine Potenzfunktion. So besteht die Beinknospe aus dem Blastem und dem epidermalen Überzug (Abb. 98 u. 104). Beide bleiben immer getrennt. Zwischen ihnen ergeben sich sehr interessante Wechselbeziehungen in der Determination des Extremitätenapparates. Wir müssen dafür auf die Literatur verweisen (Spemann).

Das Mesoderm ist eine Quelle sehr verschiedenartiger Gewebe. Blasteme sind für die Formbildungen aus ihm charakteristisch. Es besteht im Rumpfgebiet aus den Seitenplatten, an denen nach der Medianebene zu die Ursegmente mit den Ursegmentstielen sitzen (Abb. 99). Diese wohl abgegrenzten Primitivorgane lösen sich zum guten Teil auf zu einem Blastem, Mesenchym, das sich überall zwischen die Primitivorgane und Organanlagen einschiebt. Das Kopfmesoderm löst sich ganz auf, weiter schwanzwärts bleiben Seitenplatten und die Außenwände der Ursegmente stehen und auch die Ursegmentstiele werden teilweise unmittelbar — ohne blastematisches Zwischenstadium — zu Organanlagen, nämlich den Vormierenkanälchen, aufgebraucht. Auch im Bereich der stehenbleibenden Teile findet eine reichliche Zellauswanderung statt, so dem Mesenchym weiteren Zuwachs liefernd. Bei den einzelnen Arten und Gruppen der Wirbeltiere sind diese Vorgänge etwas verschieden<sup>2)</sup>.

Diese lockere Zellmasse, die die Organanlagen und Primitivorgane umhüllt und ein vollständiges Negativ aller ihrer Formen bildet, ist nun eine außerordentlich interessante Quelle, aus der die verschiedenartigsten Gestaltungen zutage treten. Seine Zellen sehen sich überall außerordentlich ähnlich und wir wissen nicht, ob schon früh nach Materialpotenzen verschiedene Zellrassen in ihm stecken.

Die quergestreifte Muskulatur leitet sich zum Teil von jenen oben genannten Resten der Ursegmente her. Es ist jedoch kein Zweifel, daß z. B. die Extremitätenmuskeln von Säugetieren, einschließlich des Menschen und der Amphibien aus einem Blastem entstehen, bei dem wir einen unmittelbaren Zusammenhang mit den Ursegmenten nicht nachweisen können. Bei Knorpelfischen wächst auch die Extremitätenmuskulatur in der Form von Knospen aus den Ursegmenten aus. Wo das nicht geschieht, könnte man an Zellrassen im Blastem mit ihrem Ursprung in bestimmten Ursegmenten denken, es ist aber bisher nicht gelungen, etwas Derartiges nachzuweisen.

Ein weiteres charakteristisches Element mesodermaler Herkunft sind die Endothelschläuche der Gefäße. Ihrer nicht ganz geklärten Entstehung im Mesoderm können wir hier nicht nachgehen. Von einem gewissen Zeitpunkt an entstehen neue Endothelrohre, die Grundlage aller Gefäße, nur durch Auswachsen aus bestehenden Röhren. Hier liegt also höchstwahrscheinlich eine Zellrasse mit besonderen Potenzen vor.

Die glatten Muskelzellen stammen aus dem Mesenchym. Jedoch nicht alle. Der Dilator pupillae und die Muskeln der Schweißdrüsen entstehen

<sup>1)</sup> Vgl. Lit. Spemann 1918, 1919.

<sup>2)</sup> Dabei bleiben sicher Beziehungen zur segmentalen Gliederung im Mesenchym erhalten. Wenigstens ist nur ein Teil des Mesenchyms der Körperwand imstande, das Blastem einer Beinknospe zu liefern. Vgl. Braus 1922, ferner derselbe Anatomie des Menschen, I. Berlin 1921, S. 26 ff.

aus ektodermalen Epithelien, diese aus denen der Schweißdrüsenanlagen, jene aus denen der Iris.

Das Wort Mesenchym wird nicht immer in demselben Sinne verwendet. Wir hatten jenes Blastem so genannt, das durch Auflösung der mesodermalen Primitivorgane entsteht und z. B. die Extremitätenknospe erfüllt<sup>1)</sup>. Man nennt auch das embryonale Bindegewebe so. Das ist aber schon ein wohlcharakterisiertes Gewebe mit Berufsfunktionen. Es besteht aus verzweigten Zellen und einer Grundsubstanz, die an vielen Stellen von gallertiger Beschaffenheit ist und auch sehr bald kollagene Fasern enthält. In Bezug auf seine formbildenden Potenzen ist dieses Gewebe aber der wahre Rechtsnachfolger jenes ersten Blastems. Was geht nicht alles aus ihm hervor! Alle Stützsubstanzen, Sehnen, Knochen, Knorpel, Faszien, die Gefäßwände — alles außer ihrem Endothel —, Lederhaut, Fettpolster, Schichten des Darmkanals und der ableitenden Harnwege, kurz eine Fülle von Gestaltungen. Auch dann bleibt noch immer ein etwas rätselhafter Rest, das lockere, faserige Bindegewebe übrig, das man wieder als den Nachfolger des sekundären Mesenchyms oder embryonalen Bindegewebes bezeichnen kann. Was nun in diesen formlosen Geweben, dem primären und sekundären Mesenchym und vor allem in dem lockeren Bindegewebe, für verschiedene Zellformen stecken, was diese für Potenzen haben, was alles aus ihnen werden kann, darauf können wir hier nicht eingehen. Vieles gehört den „pathologischen“ Vorgängen an und wird in der Lehre der Entzündung behandelt. Das lockere Bindegewebe ist auf jeden Fall ein außerordentlich bildungs- und wandlungsfähiges System. Durch seine Beziehungen zu verschiedenen Formen von Wanderzellen werden diese Fähigkeiten noch bedeutsamer.

Das Entoderm liefert die Epithelien des Darmsystems. Vor allem gehen auch Drüsenepithelien aus ihm hervor. Im übrigen ist seine gewebebildende Bedeutung an Mannigfaltigkeit mit der des Mesoderms nicht zu vergleichen. Wir müssen uns hier mit diesem Überblick über die Gewebefunktionen der Keimblätter begnügen und uns darauf beschränken, die Fülle der hier ruhenden Werdeprobleme mehr anzudeuten, als wirklich zu erörtern.

**70. Das Verhalten der Gewebe beim Wachstum des Körpers.** Mit der Ausbildung der Organanlagen aus den Primitivorganen und der histologischen Ausdifferenzierung der Zellen, die sie zusammensetzen, sind die Formbildungsvorgänge im Körper durchaus nicht zu Ende. Sie laufen unter dem Bilde des Körperwachstums weiter. Was als Vergrößerung der Dimensionen des Körpers wesentlich in die Erscheinung tritt, ist der Erfolg des Zusammenwirkens vieler Komponenten. Viele Forscher haben sich bemüht, das Wachstum auf diese Komponenten, die Vorgänge in Organen und Geweben im einzelnen zurückzuführen.

Zunächst ist ganz sicher, daß manche Wachstumsvorgänge auf Zellvergrößerungen beruhen. Die Pflanze, die ihr Laub entfaltet, ihre Sproßachsen verlängert, tut das, indem sie die Zellen durch Wasseraufnahme gewaltig vergrößert. Die Zellvermehrungen laufen nur in den Vegetationspunkten und in deren näherer Umgebung ab. Es gibt auch Tiere, bei denen von einem gewissen Zeitpunkt der Entwicklung an das Wachstum nur noch durch Zellvergrößerung bestritten wird. Diese Tiere haben eine konstante Zellenzahl, jedes Organ besteht bei allen Individuen aus derselben Anzahl Zellen. Diese Zellen nehmen bei der Entwicklung an Größe gewaltig zu. Zu diesen Tieren gehört

<sup>1)</sup> Wir wollen es primäres Mesenchym nennen und im Gegensatz dazu ein wohlcharakterisiertes embryonales Bindegewebe sekundäres Mesenchym. Eine scharfe Trennung nach Zeit und Ort läßt sich natürlich nicht machen. Das eine entsteht aus dem anderen.

auch das wichtige Objekt der Zellforschung, der Pferdespulwurm, *Ascaris megaloccephala* (weiter andere Nematoden und Rotatorien).

Bei den Wirbeltieren gehören aber Zellvermehrung und Zellvergrößerung, miteinander abwechselnd, zusammen. Die Schichten aus glatter Muskulatur, Epithelplatten, vergrößern sich so. Für die quergestreifte Muskulatur fällt beides auseinander. Eine Vermehrung der Fasern findet in der Jugend statt, das spätere Wachstum wird durch Vergrößerung der Elemente bestritten. Dies zeigt folgende Tabelle, die das Wachstum der *Musculi radiales* bei der weißen Ratte nach Mopurgo<sup>1)</sup> erläutert.

Alter	Anzahl Fasern in einem Muskel	Anzahl Kerne pro mm Muskel	Muskelquerschnitt in qmm (37× vergr.)
neugeboren	5919	570	552
15 Tage	7252	357	868
1 Monat	7625	139	2766
Erwachsen, Vater der drei vorigen	8014	37	11817

Bei allen diesen Dingen handelt es sich darum, daß ein Organ im ganzen wächst. Nun findet aber im postembryonalen Leben auch eine Vermehrung von Organen statt. Solche Organe sind Drüenschläuche, die auf einer Epithelfläche münden, Zotten, die sich über sie erheben, Haare, Sinnesorgane, wie die Geschmacksknospen (Abb. 117). Es hat nicht beobachtet werden können, daß die größere Anzahl, über die der Erwachsene verfügt, auf dieselbe Weise geliefert wird, auf die die erste Entstehung dieser Organe vor sich geht. M. Heidenhain hat durch eine umfassendere Theorie, die Teilkörpertheorie, diese Probleme zu lösen versucht. Wir haben (S. 46) die Zusammensetzung der Zelle aus selbständigen und durch Teilung sich erhaltenden Einheiten, Protomeren, ablehnen zu müssen geglaubt. Für die Partialsysteme höherer Ordnung hat dieser Autor es

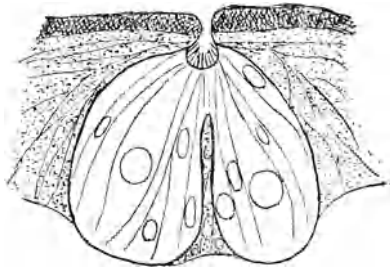


Abb. 117. Verdoppelung eines Schmeckbechers aus der Papilla foliata des Kaninchens. Nach Heidenhain 1914. Schmeckbecher hell, Epithel punktiert, die oberste verhornte Schicht schwarz.

aber wahrscheinlich gemacht, daß sie sich in der Tat durch Teilung vermehren. Ob nun wirklich von einem Aufbau des Körpers aus sich teilenden Partialsystemen gesprochen werden kann, ob man wirklich formbildende Vorgänge in erheblichem Maße auf Vermehrung von Teilkörpern zurückführen kann, erscheint fraglich. Bei sehr vielen Vorgängen, z. B. Regenerationen, findet nämlich nicht nur Vermehrung bestehender Organisationen, sondern wirkliche Neukonstruktion statt. Es scheint vielmehr, als ob eine durchgeführte Teilkörpertheorie mit Erfahrungen nicht in Einklang zu bringen sei, die viele Partialsysteme und gerade solche höherer Ordnung, als harmonisch-äquipotentielle Systeme erweisen. Wie dem nun auch sei, jedenfalls liegen hier wichtige Probleme vor, und das Wachstum des Körpers, scheinbar ein so einfacher Vorgang, ist in Wahrheit das Ergebnis vieler an sich schon sehr verwickelter Ereignisse. Es ist es um so mehr, als die Formbildung hier bei voller Funktion aller Teile vor sich gehen muß. Das ganze, wachsende System wird ständig ausgebaut, ohne daß seine Funktion gestört wird und werden darf.

**71. Differenzierung und Teilungsfähigkeit der Zellen.** Bei diesen Vorgängen kommt nun ein neues Problem zutage. Es handelt sich um die Frage, ob eine zur vollen beruflichen Leistungsfähigkeit ausdifferenzierte

<sup>1)</sup> Anat. Anzeiger 1899, 15.

Zelle noch teilungsfähig ist. Ist das nicht der Fall, so muß der Zuwachs an Elementen, auf dem die Massenzunahme der einzelnen Organe beruht, von einem Reservefond jugendlicher undifferenzierter Zellen, Zellen embryonalen Charakters, wie wir sie in den Primitivorganen kennen gelernt haben, herrühren. Derartige Reservezellen haben sich bis jetzt sehr wenig auffinden lassen. Einiges, das dahin gehört, können wir aber doch anführen.

Am längsten bekannt ist das Verhalten der Epithelien, die den Darmkanal auskleiden. Sie werden verbraucht und in das Darmlumen abgestoßen. Ihr Ersatz erfolgt von den Darmkrypten aus, den sogenannten Lieberkühnschen Drüsen. Hier allein trifft man Teilungsfiguren. Hier vermehren sich indifferente Zellen und schieben sich auf die unmittelbar mit dem Darminhalt in Berührung tretenden Flächen herauf.

Es gilt aber keineswegs für alle Wirbeltiere zu allen Zeiten ihres Lebens, daß die funktionierenden Zellen der Darmauskleidung sich nicht teilen. Die Abbildung 118 zeigt eine Magendrüsenzelle einer Salamanderlarve. Sie enthält gerade wie ihre Nachbarzelle einige Sekretgranula, dabei ist sie in Teilung begriffen. Ebenso teilen sich bei diesen Tieren die voll ausdifferenzierten Magenepithelien auf den Kuppen zwischen den Krypten.

Allgemein anerkannt ist die Lehre von der Vermehrungsfähigkeit voll ausdifferenzierter Zellen für das Nervengewebe. Die Ganglienzellen entwickeln sich aus den Zellen des Medullarrohres und viele Forscher sind der Ansicht,

daß die Neubildung von Nervenzellen schon auf einem sehr frühen Embryonalstadium abgeschlossen sei (Held). Für das Nervensystem des Menschen liegen also ähnliche Verhältnisse vor, wie für gewisse niedere Organismen im ganzen. Die Konstruktion des Apparates arbeitet mit einer gegebenen Zellenzahl. Ist diese erreicht, so erfolgt alles weitere durch Wachstum und Ausdifferenzierung dieser Zellen. Das gilt nicht streng, wie Agdur (1920) nachwies. Es gibt eine Neubildung von Neuronen auch nach der Geburt, und auch Regenerationen sind — allerdings in sehr geringem Ausmaß (Borst) — beobachtet worden. Die Neubildung erfolgt auf dieselbe Weise, wie die Neuronenbildung in der ersten Entwicklung. Neuroblasten bilden sich zu Nervenzellen um, entwickeln typische Fortsätze und Neurofibrillen. Ob diese Neuroblasten nun ein unbegrenzt nachwachsendes Reservoir bilden, ob sie sich teilen, ob sie vielleicht von der Innenschicht, die Gehirn- und Rückenmarkshöhlen begrenzt (Ependym), nachgeliefert werden können, konnte der erwähnte Forscher nicht mit Sicherheit entscheiden.

**72. Regeneration.** Alle diese Probleme bleiben sozusagen versteckt, solange sich nichts Außergewöhnliches mit dem Organismus ereignet. Der Zuwachs, die

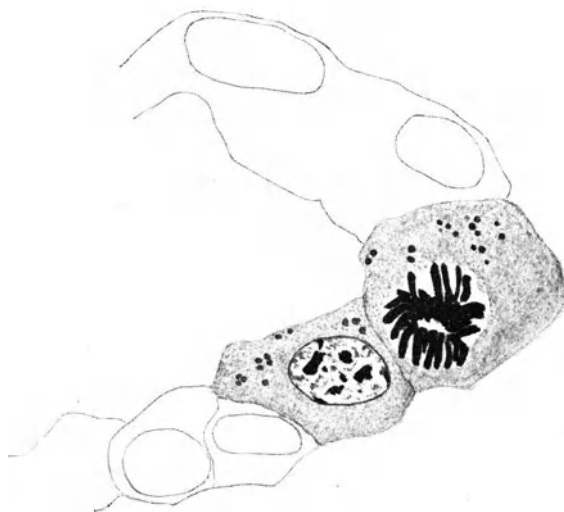


Abb. 118. Mitose in einer funktionierenden Magendrüsenzelle von *Salamandra maculosa*, Larve. (P.) 850  $\times$ . Die schwarzen Körnchen Sekretgranula.



Neubildungen und der Ersatz verbrauchter Elemente entziehen sich der Beobachtung, und es ist schwer, etwas davon zu sehen zu bekommen. Das wird ganz anders, wenn eine Verletzung oder ein Krankheitsvorgang den Organismus zwingt, ein Erhebliches an Formbildung noch im erwachsenen Zustande zu leisten. Woher kommt das Material bei Wundheilung und Regeneration? Im allgemeinen können wir hier, besonders für den Menschen, den Satz aufstellen, daß Gleiches nur aus Gleichem entsteht. Das Epithel wird vom Epithel des Wundrandes, unter Umständen auch von Drüsenresten aus gebildet. Das gilt für die Haut und alle Hohlorgane. Die Knochenwunde wird vom Periost aus gedeckt, das Bindegewebe vom Bindegewebe aus ersetzt, Gefäße wachsen vom Endothel der angrenzenden aus hinein. Was beim Menschen auf diese Weise wieder gebildet wird, ist verhältnismäßig wenig. In den meisten Fällen wird nicht der alte Zustand wieder hergestellt, sondern mit einem Füllgewebe, einem „Flicken“, wird der Verlust gedeckt. Es entsteht eine „Narbe“. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß unter günstigen Umständen weit mehr an Ersatz geleistet werden kann. Die einzelnen Gewebe verhalten sich beim Menschen und den höheren Wirbeltieren sehr verschieden, sie sind sehr verschieden empfindlich gegen Schädigungen, Störungen und Hindernisse bei der Heilung und Regeneration. Die Erhaltung einer Lücke und deren Ausfüllung durch einen geeigneten „Nährboden“ sind dabei von Bedeutung. Als solche haben Ergüsse von Blut, Lymphe, flüssigem Wundsekret und ähnliches zu gelten (Bier)<sup>1)</sup>.

Die Organe, die aus den Stütz- und Binde-substanzen aufgebaut sind, werden nicht immer von den angrenzenden gleichartigen Organen aus regeneriert. Das lockere Bindegewebe erweist sich hier, auch beim Menschen, als ein Mutterboden mit einem großen Schatz formbildender Fähigkeiten. So wird ein verlorenes oder durch Auseinanderweichen der Stümpfe fehlendes Stück Sehne aus dem umgebenden Gewebe (Peritonium) wiederhergestellt, eine Faszie aus dem lockeren Unterhautbindegewebe. Welche Zellen dabei beteiligt sind, ist noch dunkel.

Das soeben Angedeutete bezieht sich auf Wiederbildung von Gewebearten. Es sollen aber nicht nur Organe oder fehlende Stücke von solchen ersetzt werden, sondern es handelt sich darum, einen ganzen Organkomplex in der richtigen Abstimmung aller Teile aufeinander wiederzubilden. Solche harmonischen Regenerationen sind auch beim Menschen beobachtet worden. Der Einfluß der Funktion scheint hier und bei der Ausarbeitung des histologischen Materials von besonderer Bedeutung zu sein, mehr jedenfalls, als das bei der ersten Bereitstellung der Organe zur Funktion, der eigentlichen Embryogenese, der Fall ist.

Man hat vielfach geäußert, daß die Fähigkeit, verlorene Teile wieder herzustellen, abhängig sei von der „Organisationshöhe“, wenigstens in der Reihe der Wirbeltiere, so daß mit zunehmender „Organisationshöhe“ die Fähigkeit zur Regeneration sinke. Das stimmt jedoch nicht ganz. Diese Fähigkeit wechselt nämlich bunt durch die Reihe selbst nahe verwandter Tiere. So regeneriert die Unke ihre Vorderbeine nicht, wenn deren Knospe entfernt wurde, wohl aber die Hinterbeine, während *Rana fusca* und *esculenta* beides wieder herstellen. Unter den Amphibien befinden sich die bestuntersuchten Fälle von Regeneration überhaupt und ausgiebiger Regeneration im besonderen. Schon Spallanzani im achtzehnten Jahrhundert wußte, daß man einem Wassermolch 6mal dasselbe Bein abschneiden kann, und daß es immer wieder wächst. Man kann also von einem Molch Beine ernten, wie von einem Schaf die Wolle

<sup>1)</sup> Diese und die folgenden Erörterungen im Anschluß an Bier, Beobachtungen über Regeneration beim Menschen, siehe Literatur-Verzeichnis.

und von einer Spargelstaude die Schößlinge. In dem nachwachsenden Bein entsteht nur das Epithel, die Blutgefäße und die Nerven im Zusammenhang mit den entsprechenden Organen des Körpers. Bei den Nerven handelt es sich überdies nur um die Regeneration abgeschnittener Zellfortsätze, Neuriten, die allerdings dann in die richtige Bahn hineinwachsen müssen. Die ganze übrige Organisation, Knochen, Knorpel, Muskeln usw. werden aus einem Blastem herausdifferenziert, das ganz dem Blastem bei der ersten embryonalen Entwicklung der Extremität gleicht (Abb. 119). Man hat deshalb von einer Wieder-

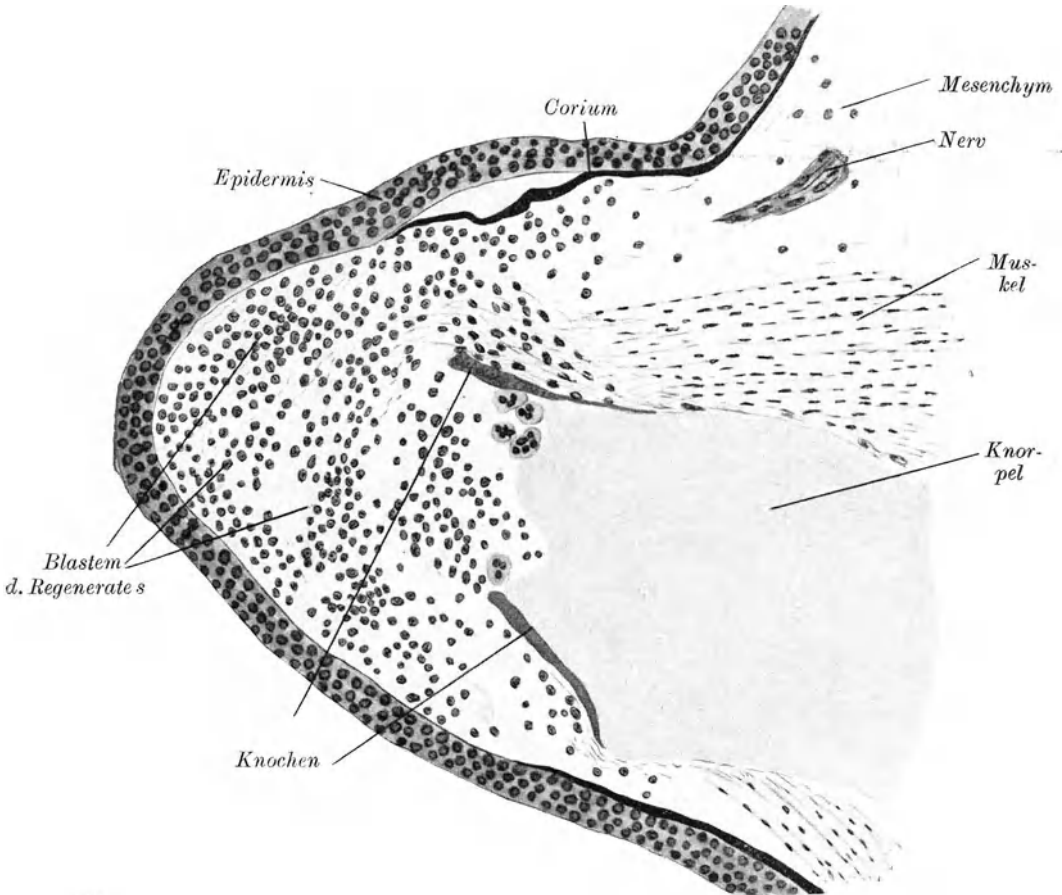


Abb. 119. Längsschnitt durch den Amputationsstumpf eines Vorderbeins von *Salamandra maculosa*, Larve. Amp. im Oberarm, 15 Tage nach der Operation (nach Fritsch 1911).

holung der Ontogenese bei der Regeneration gesprochen. Damit weiß man aber noch nicht, woher dieses Blastem kommt, und das ist eben das Kernproblem der ganzen Angelegenheit. Das Wahrscheinliche ist, daß es aus dem lockeren Bindegewebe stammt, das bei der Larve noch dem faserarmen embryonalen Typus entspricht. Damit erweist sich dieses als der wahre Potenznachfolger des primären Mesenchyms, als ein undifferenzierter Rest von ihm, nicht ganz unähnlich den Reservezellen, die für Neu- und Nachbildungsvorgänge auch bei anderen Organen und Geweben verantwortlich gemacht werden (S. 125).

Die Regeneration erfolgt von einem beliebigen Ausgangszustand aus. Damit

sind wieder die Bedingungen eines äquipotentiellen Systems gegeben und man kann vielleicht den Organismus einer solchen alles oder beinahe alles regenerierenden Molchlarve auffassen als eine Ineinanderschachtelung solcher äquipotentieller Systeme. Das Epithel ist eins, das Bindegewebe ist eins oder eine nach Segmenten geordnete Reihe, das System der Endothelschläuche ebenfalls. Hier sind die Teilaufgaben nach dem Material, nicht nach der Architektur im Organismus verteilt.

**73. Metaplasie.** Unter Metaplasie versteht man eine Gewebsumbildung, Ersatz eines Gewebes durch ein anderes. Das kann auf zweierlei



Abb. 120. Regeneration der Linse vom Irisrand bei einer Tritonlarve. *i* Iris, *t* neugebildete Linsenanlage, *r* Retina, *t* Tapetum nigrum, *ch* Chorioidea, *c* Cornea. Nach H. Wachs, Arch. Entw.-Mech. 39/1914.

Auges. Die Linse im Auge entsteht ontogenetisch aus der Epidermis (Abb. 111, 112, 113). Regeneriert wird sie vom Irisrande. Auch die Retina kann aus derselben Quelle nachgeliefert werden (Abb. 120 u. 121). Bei wirbellosen Tieren, Planarien, Regenwürmern, Manteltieren kommen noch ganz andere wunderbare metaplastische Regenerationen vor. Oft sind sie mit einem vollständigen Umbau des ganzen regenerierenden Tierrestes verbunden.

Nun sind die Iriszellen oder die des Tapetum nigrum, das über ähnliche Potenzen verfügt, keineswegs embryonale Zellen, sondern zu besonderer Aufgabe ausgerüstet. Sie funktionieren als Lichtschirme und sind dazu mit schwarzem Pigment versehen. Dieses verlieren sie, wenn sie sich zu den erwähnten Neubildungen anschicken. Das ist ein Fall von Rückbildung oder Entdifferenzierung. Als zweiter Fall mögen die Fischelschen Experimente mit trans-

Weise geschehen. Erstens können dieselben Zellen zu einem neuen Gewebe sich umgruppieren und umdifferenzieren. Damit sind dann Rückbildungsvorgänge an den Zellen, auf die wir gleich zu sprechen kommen werden, notwendig verbunden. Die zweite Art, die man der ersten „wahren“ als „falsche“ Metaplasie gegenüberstellen kann, besteht darin, daß ein Gewebe ein anderes verdrängt. Das verdrängte wird dabei vernichtet. Das beste Beispiel dafür ist der Ersatz des Knorpels durch Knochen bei der Entwicklung des Skeletts.

Wird bei der Regeneration der ontogenetische Formbildungsmodus nicht wiederholt, so kann man von metaplastischer Regeneration sprechen. Die am besten studierten Beispiele liefern wieder Amphibien. Die Molche (Tritonen), vor allem ihre Larven, regenerieren fast alles, so auch große Teile ihres

plantierten Linsen erwähnt werden. Die ausgebildete Linse ist ein kompaktes Organ aus fadendünnen Zellen, den Linsenfasern. Sie entstehen aus Epithelien. Zu solchen bilden sie sich zurück, wenn die Linse isoliert unter die Körperhaut gebracht wird. Hier findet man dann nach einiger Zeit statt der Linse ein Epithelbläschen, das dem ontogenetischen Stadium des Linsenbläschens außerordentlich ähnlich ist.

In diesem Zusammenhange von Neubildungen und Umbildungen möge noch einer außerordentlich wichtigen Wachstumserscheinung gedacht werden, die wir aber nur kurz erwähnen können. Sie bildet einen wichtigen Gegenstand der Pathologie. Das sind die bösartigen Geschwülste. In ihnen haben Körperzellen den Charakter bösartiger Parasiten angenommen. Sie wachsen, wuchern und zerstören allmählich die Organe und den ganzen Organismus.

Es gibt eine Geschwulst, bei der das sicher körperfremde Zellen sind. Das Chorionepitheliom ist eine Geschwulst, deren Zellelemente Nachkommen der Epithelien sind, die die Chorionzotten des Fötus in der Plazenta überziehen. Speziell aus der Schicht gehen sie hervor, die wir in der Abb. 63 als Beispiel eines Synzytiums abgebildet haben. In seltenen Fällen gewinnen sie die Eigenschaft, auch über den Plazentarbezirk hinauszugreifen, sich gewaltig zu vermehren und in den Körper einzudringen. Diese Geschwulst zeichnet sich durch ganz besondere Bösartigkeit aus. Es ist sehr sonderbar, daß körpereigene Epithelzellen sich genau so verhalten können. Sie vermehren sich und dringen in die Unterlage des Epithels ein. Eine solche Wucherung ist ein Krebs (Carcinoma). Ob solche gefährliche Potenzen immer oder zeitweilig in allen Körperzellen schlummern, wie sie zur Wirkung gebracht werden, alles das ist sehr dunkel. Uns interessiert dabei nur das eine, nämlich daß die Mannigfaltigkeit der Potenzen, die die Gewebe unseres Körpers in sich tragen, sich auch einmal zum Bösen gegen den eigenen Körper kehren können.

Damit eine typische und brauchbare Formbildung zustande kommt, sei es im ersten Wurf der Ontogenie, sei es bei den Nachbildungen der Heilung und Regeneration, bedarf es eines Mehr als bloß der Fähigkeit zu wachsen und sich zu differenzieren. Was geschieht, muß zu einem harmonischen Zusammenklang gebracht werden, zur richtigen Zeit und am richtigen Ort muß der richtige Vorgang stattfinden. Wie der Organismus das fertig bringt, oft unter den widrigsten Umständen, das ist eins der dunkelsten Geheimnisse des lebendigen Geschehens.

**74. Absterbeerscheinungen.** Im Anschluß an Differenzierung und Form-



Abb. 121. Regeneration der Retina im Auge einer Tritonlarve von der Iris aus. *i* Iris, *r* Retina, *c* Cornea, *ch* Chorioidea, *b* Blutergüsse. Nach H. Wachs, Arch. Entw.-Mech. 46/1920.

bildung wollen wir noch einen Blick werfen auf das, was an Zellen und Geweben zu beobachten ist, wenn sie zugrunde gehen, wenn sie absterben. Mit dem Tode von Zellen und Geweben wollen wir uns noch befassen. Auch darauf können wir nur einen Blick werfen und müssen eine ausführliche Behandlung des Themas der Pathologie überlassen.

Wir haben von einer Zelldegeneration gesprochen, die dann eintritt, wenn das Gewebe in seiner Funktion behindert wird und die darin besteht, daß die Zellen ihre berufliche Differenzierung verlieren. Es ist klar, daß sich dabei eine scharfe Trennung von den Rückbildungen bei regenerativen und restitutiven Vorgängen nicht ziehen läßt. Ein Verlust der Differenzierung kann auch der Anfang einer Neubildung sein.

Weiterhin braucht auch eine auf Giftstoffe eintretende Degeneration nicht tödlich zu sein. Beim Unterleibstyphus degenerieren zuweilen quergestreifte Muskelfasern, wohl unter dem Einfluß von Giften, mit denen die Typhusbazillen den Körper überschwemmen. Dabei gehen die Fibrillen zugrunde. Heilt die Krankheit, wird der Organismus der Bazillen und ihrer Gifte Herr, so stellt sich die Muskelfaser wieder her, indem neue Fibrillen vom Sarkoplasma gebildet werden. Es waren nur die Organe der Kontraktion, die Fibrillen zerstört.

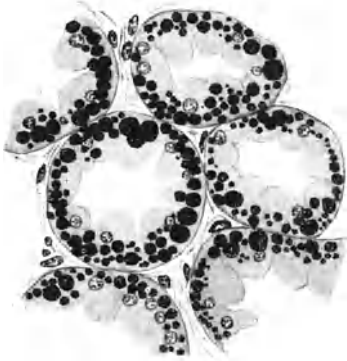


Abb. 122. Degeneration von Nierenepithelien unter Verfettung. Osmiumreaktion. Nach v. Gierke in Aschoff, Pathol. Anat. Jena 1913.

Auch der Zelltod tritt nicht auf einmal ein. Allmählich einsetzende und fortschreitende Veränderungen führen zum Tode (Nekrobiose). Das kann unter verschiedenen Bildern, die für mancherlei Erkrankungszustände charakteristisch sein können, eintreten. Ein solches Bild ist z. B. die fettige Degeneration. Im Protoplasma der dem Tode verfallenen Zellen tritt dabei Fett auf (Abb. 122). Veränderungen der Kerne sind ebenfalls häufig. Das Chromatin zeigt Verklumpungen (Pyknose) oder der Kern löst sich auf, zerfällt (Chromatolyse, Karyolyse, Karyorexis). Solche Erscheinungen kommen auch im normalen Lebensablauf vor. Der Zelltod ist eine auch im gesunden Körper verbreitete Erscheinung. Viele Drüsen liefern ihr Sekret dadurch, daß Zellen in ihnen zugrunde gehen, zerfallen und so Stoffe, die in ihnen gebildet wurden, frei werden (Talgdrüsen).

Der partielle Gewebstod, bei dem ganze Gewebeabschnitte sterben, ist jedoch im menschlichen Körper immer eine Krankheitserscheinung. Man erkennt solches „nekrotisches“ Gewebe daran, daß die Kerne nicht mehr in ihm färbbar sind, in vorgerückten Stadien zerfällt der ganze Komplex und bildet eine mehr oder weniger gleichmäßige Masse.

Auch dabei sind die Erscheinungen mannigfach. Die Pathologie studiert sie. Uns, die wir allein auf das normale mikroskopische Leben in unserem Körper abzielen, soll das nicht mehr beschäftigen. Nur die Tatsache nehmen wir zur Abrundung unseres Überblicks über die Lebenserscheinungen an den Zellen zur Kenntnis. Auch Krankheit und Sterben sind Lebenserscheinungen.

#### Literatur zum zweiten Abschnitt.

Die hier gebotene Literaturübersicht gibt nur verhältnismäßig wenige Schriften an. Es ist aber möglich, von den hier angegebenen aus weiter zu finden. Die mit L oder L!

bezeichneten Schriften geben wichtige kleinere Zusammenstellungen (L), oder ausführliche Verzeichnisse (L!).

Lehr- und Handbücher, zusammenfassende Schriften. 1. O. Hertwig (und G. Hertwig), Allgemeine Biologie. Jena, verschiedene Aufl. (L!). — 2. Verworn, Allgemeine Physiologie. Jena, zahlreiche Aufl. — 3. A. Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904. — 4. Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena 1913. — 5. M. Heidenhain, Plasma und Zelle. Jena 1907 und 1911 (L!). — 6. P. Buchner, Praktikum der Zellenlehre. Bd. 1, Berlin 1915 (L). — 7. Jensen, Leben, in Handwörterb. d. Naturwissenschaften. Bd. 6, 1913 (L). — 8. L. Brüel, Zelle und Zellteilung (zoologisch). Ebenda Bd. 10, 1915 (L). — 9. E. Küster, Zelle und Zellteilung (botanisch). Ebenda Bd. 10, 1915 (L). — 10. Allgemeine Biologie, Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4. Abt. Bd. 1, Leipzig 1915. (Kürzere Aufsätze verschiedener Autoren) (L). — 11. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882 (historisch bedeutsam).

Für die weiteren Kapitel sind stets auch die vorstehenden Schriften heranzuziehen. Im folgenden sind spezielle Schriften zu diesen Kapiteln genannt.

Anatomie der Zelle. 12. Julius Arnold, Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. Jena 1914 (L!). — 13. Duesberg, Plastosomen, Aparato reticulare interno und Chromidialapparat. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 20. 1911, 2. Hälfte (L!). — 14. Koltzoff, Studien über die Gestalt der Zellen. I. Arch. f. mikroskop. Anat. 67. 1905; II. Arch. f. Zellforsch. 2, 1909.

Theorie der lebendigen Struktur. 15. H. v. Tschermak, Allgemeine Physiologie. 1. Lieferung. Berlin 1915 (L!). — 16. L. Rhumbler, Das Protoplasma als physikalisches System. Ergebn. d. Physiol. 14, 1914 (L!). — 17. Eichwald und Fodor, Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie. Berlin 1919. — 18. Höber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1914. — 19. R. Zsigmondy, Kolloidchemie. Leipzig 1920. — 20. W. Ostwald, Die Welt der vernachlässigten Dimensionen. Leipzig 1919. — 21. H. Bechhold, Die Kolloide in Biologie und Medizin. Leipzig 1919 (L). — 22. E. Knoevenagel, Über die Natur der Quellungsvorgänge. Kolloidchem. Beihefte 13, Heft 8, 1921. — 23. Stock, Ultrastrukturchemie. Berlin 1920. — 24. Werner, Valenzlehre. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 10, 1915 (L). — 25. Lepeschkin, Über die kolloidchemische Beschaffenheit der lebenden Substanz. Kolloidzeitschr. 13, 1913 (Lipoidtheorie, Pflanzenzelle) (L). — 26. Biedermann, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. 7. u. 8. Beitr., Arch. f. ges. Physiol. (Pflügers Arch.) 174, 1919 (Lipide in der Zelle). — 27. W. v. Moellendorff, Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. Arch. f. mikroskop. Anat. 90, 1918 (L!). — 28. Derselbe, Über das Eindringen von Neutralsalzen in das Zellinnere. Kolloid Zeitschr. 23. 1918. — 29. Petersen, Über den Begriff des Lebens und die Stufen der biologischen Begriffsbildung. Arch. f. Entwicklungsmech. 45. 1919.

Methoden der mikroskopischen Untersuchung. 30. Lehr und Handbücher der mikroskopischen Technik, u. a.: Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik. Berlin, verschiedene Aufl. (L); Böhm und Opperl, Neuauflage von Romeis, Taschenbuch der mikroskopischen Technik (L!), Berlin-München 1921; Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, herausgegeben von Ehrlich, Krause u. a. 2. Aufl. Berlin 1910 (L!). — 31. A. Fischer, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899. — 32. Ružička, Über tinktorielle Differenzen zwischen lebendem und totem Protoplasma. Arch. f. d. ges. Physiol. (Pflügers Arch.) 107, 1905. — 33. A. Fischer, Untersuchungen über vitale Färbungen usw. (sep.). Leipzig 1918. — 34. W. v. Moellendorff, siehe 27 und 28. — 35. R. Groß, Beobachtungen und Versuche an lebenden Zellkernen. Arch. f. Zellforsch. 14, 1917 (L). — 36. W. B. Hardy, Structure of Protoplasma. Journ. of physiol. 24, 1899. — 37. Stauffacher, Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 95, 1910 (L).

Die Zelle und der Körper. 38. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1887, Kap. 6—12. — 39. Derselbe, Gesammelte Abh. 1893; Abh. 41 (1892). — 40. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl., Leipzig 1918, 1. Abschnitt. — 41. Lidfors in Kultur der Gegenwart siehe 10 (L). — 42. Schaxel, Zellen und Plasmodien. Zool. Jahrb. Bd. 40, 1917 (L).

Lebenserscheinungen an den Zellen. 43. Jensen, Allgemeine Physiologie der Bewegung. Handwörterb. d. Naturwiss. 1, 1912 (L). — 44. Tröndle, Bewegungen der Pflanzen. Ebenda 1, 1912 (L). — 45. R. du Bois-Reymond, Physiologie der Bewegung, Handb. d. vergl. Physiol., herausgegeben von Winterstein, Bd. 3, 1. Hälfte, 1. Teil, Jena 1914 (L!). — 46. Doflein, Zell- und Protoplasmastudien, Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. 39, 1916. — 47. W. Biedermann, Sekretion und Sekrete. Arch. f. ges. Physiol. (Pflügers Arch.) 167, 1917.

Wachstum und Zellteilung. 48. L. Drüner, Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 29, 1895. — 49. Boveri, Zellenstudien 1—6, für dieses Kapitel besonders 5 und 6. Jena 1905 und 1907 (L). — Derselbe, Ergebnisse über die chromatische Substanz des Zellkerns. Jena 1904. — 51. v. Erlanger, Befruchtung und Teilung von Eiern kleiner Nematoden. Biol. Zentrabl. 17, 1897. — 52. Kristine Bonnevie, Über die Rolle der Zentralspindel während der indirekten Zellteilung. Arch. f. Zellforsch. 5, 1910 (L). — 53. Baltzer, Über mehrpolige Mitosen bei Seeigelleiern. Verh. d. physik.-med. Ges. Würzburg, N. F. 39, 1908 (L). — 54. G. Hertwig, Schicksal des väterlichen Chromatins im Kreuzungsexperiment. Arch. f. mikrosk. Anat. 94, 1920 (L). — 55. Maximow, Amitose in embryonalen Geweben bei Säugern. Anat. Anz. 33, 1908. — 56. Novikoff, Zur Frage nach der Bedeutung der Amitose. Arch. f. Zellforsch. 5, 1910. — 57. Godlewski, siehe nächsten Absatz 61. — 58. Vgl. vor allem auch O. Hertwig, 1, (L), Büchner, 6 (L), Die Lehrbücher der Vererbungslehre, bes. V. Haecker.

Die Probleme der Formbildung in der Histologie. 59. W. Roux, Gesammelte Abhandlungen. Leipzig 1905. — 60. Derselbe u. a., Terminologie der Entwicklungsmechanik der Pflanzen und Tiere. Leipzig 1912. — 61. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, herausgegeben von W. Roux, Leipzig, Berlin, I; W. Roux, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft, 1905, IX; Godlewski, Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik 1909 (L), XXII; Ungerer, Die Regulationen der Pflanzen. 1919 (L), XXIV; Goldschmidt, Die quantitative Grundlage der Vererbung und Artbildung. 1920. — 62. Prziham, Experimentelle Zoologie. Leipzig 1913 (L!). — 63. Derselbe, Physiologie der Formbildung, in Handb. d. vergl. Physiol., herausgegeben von Winterstein, Bd. 3, 2. Hälfte. Jena 1910 bis 1914 (L). — 64. Herbst, Entwicklungsmechanik, in Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 3, 1913 (L). (Zur Einführung in die Entwicklungsmechanik die geeignetste der angeführten Schriften (L).) — 65. H. Braus, Gliedmaßenpropfung und Grundfragen der Skelettbildung. Morphol. Jahrb. 39, 1909. — 66. Derselbe, Der Brustschulterapparat der Froschlurche. Festschrift f. Fürbringer, Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad., Abt. B, 1919 (L). — 67. Derselbe, Bericht über die neuesten Gliedmaßenpropfungen. Die Naturwissenschaften 1922. — 68. Wachs, Restitution des Auges nach Exstirpation von Retina und Linse bei Tritonen. Arch. f. Entwicklungsmech. 46, 1920 (L!). — 69. Ekmann, Experimentelle Beiträge zum Linsenbildungsproblem bei den Anuren. Arch. f. Entwicklungsmech. 39, 1914 (L). — 70. Speemann, Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Die Naturwiss. 1919, Heft 32 u. Arch. Entw. Mech. 47, 1921. — 71. Derselbe, Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryos 1—6. Arch. f. Entwicklungsmech. 43, 1918 (L). — 72. C. Fritsch, Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmaßenskeletts der Amphibien. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol. 30, 1911 (L!). — 73. Korschelt, Regeneration. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 8, 1913 (L). — 74. Barfurth, Transplantation. Ebenda Bd. 10, 1915 (L). — 75. Derselbe, Regeneration und Transplantation. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 22, 1914 (L!). — 76. Bier, Beobachtungen über Regeneration beim Menschen. Deutsche med. Wochenschr. 43, 1917, 44, 1918, 45, 1919 (L). — 77. Payr, Über Wiederbildung von Gelenken. Deutsche med. Wochenschr. 44, 1918. — 78. Driesch, Philosophie des Organischen. Leipzig 1909. — 79. Derselbe, Die Physiologie der tierischen Form. Ergebn. d. Physiol. 5, 1906 (L). — 80. Schaxel, Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena 1915 (L). — 81. W. Köhler, Die physischen Gestalten in Ruhe und stationärem Zustand. Braunschweig 1920. (Von großer Bedeutung für das Problem „Das Ganze und die Teile“.)

## Dritter Abschnitt.

**Spezielle Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen.****Prolegomena, Epithelien und Drüsen.**

**75. Funktioneller Aufbau und Entstehungsregel.** Im Gefüge der Organe und Gewebe des Körpers gelangen zwei Beziehungen zum Ausdruck, seine Beziehungen zur Funktion und zur Entstehung. Der Organismus baut sich auf auf Grund seiner ererbten formbildenden Potenzen. Nach einer bestimmten raumzeitlichen Regel (Bildungsmelodie, v. Baer, Entstehungsregel, v. Uexküll<sup>1)</sup>) werden die verschiedenen Funktionssysteme im Körper untergebracht und verteilt. Dieser Vorgang führt zum funktionsfähigen Organ und dauernd bleibt der Körper sozusagen unter der Aufsicht dieser Regel, nach der Regulation und Regeneration des Körpergefüges ablaufen.

Der fertig gebildete funktionstüchtige Körper wird von den Anforderungen der Funktion völlig beherrscht. Wenn auch der Bauplan, die Architektur des Körpers aus der Funktion allein nicht verständlich wird, da eben die Entstehungsregel der Art sie bestimmt, so trifft das doch am wenigsten für das mikroskopische Gefüge zu (S. 103). In ihm kommt der funktionelle Aufbau fast rein zum Ausdruck. Wir teilen deshalb unseren Stoff nach Funktionssystemen ein, fassen die auf ihren mikroskopischen Bau zu untersuchenden Teile nach den Gesichtspunkten gemeinsamer Leistung zusammen.

Es ist jedoch angezeigt, einen Abschnitt über die Epithelien und Drüsen vorzuschicken. Diese Gewebeform findet sich in sehr vielen Funktionssystemen wieder, da eben Oberflächenfunktionen (S. 64) von vielen Organen vollzogen werden müssen. Wir betrachten diese sich vielerorts wiederholenden Gebilde vorweg in einer Übersicht, wobei wir die für die Organleistungen wichtigen Besonderheiten der Besprechung der Organe überlassen. Die Lehre von den Epithelien und Drüsen bildet in der Tat eine Art von Prolegomenon zur Histologie, wenn wir diese unserem allgemeinen Plan entsprechend (S. 19) betreiben wollen.

**76. Definition des Epithels, Rolle der Zelle im Epithel.** Epithelien sind flächenhafte Gewebe, die nur oder ganz vorwiegend aus Zellen bestehen, so lautet die gewöhnliche Definition des Begriffes. Überall, wo wir Oberflächen haben, die mit der Außenwelt in Verkehr treten (S. 63), finden wir Epithelien. Im Embryo bilden solche flächenhafte Verbände die Primitivorgane des werdenden Organismus.

Gerade in diesem Fall bildet die ganze formbildende Zellplatte ein einheitliches System und niemand wäre wohl auf den Gedanken verfallen, diese Leistungen durch Erfindung von Elementen nach Art der Zellen zu erklären (Gurwitsch<sup>2)</sup>). Und doch sind Zellen als isolierte Gebilde, Elementarorganismen darin vorhanden. Das Epithel als einen einheitlichen Protoplasmakomplex zu betrachten nach Art eines Plasmodiums oder Synzytiums, hat vom Standpunkte mancher seiner Leistungen aus viel Verlockendes, aber dennoch besteht in der Entwicklung zwischen diesen Dingen ein erheblicher Unterschied. Ein Plasmodium entsteht durch Verteilung der sich vermehrenden Kerne in einer ungeteilt bleibenden Plasmamasse, die sich verzweigt, verästelt, aber nicht durchschnürt (Muskelfasern, Riesenzellen). Im Epithel und ebenso im Mesenchym (S. 65 und 123) teilen sich im Anschluß an die Kerne die Zelleiber und treten erst nachher, soweit das überhaupt der Fall ist, durch Ausläufer miteinander in Verbindung. So bewahren sich die Zellen, ungeachtet ihrer engen Einfügung in die epitheliale Platte, ihre Bewegungsfreiheit, denn an einer Reihe

<sup>1)</sup> v. Uexküll: Theoret. Biologie. Berlin 1921.

<sup>2)</sup> Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen. 51, S. 385, 1922.



von Epithelien gelingt es, die Zellen zu selbsttätiger freier Bewegung und freiwilligen Isolierung zu bringen (Überhäutung von Wunden, Deckglaskulturen). So liegt also kein Grund vor, die alte Anschauung aufzugeben, wonach das Epithel aus einem Gefüge von Zellen besteht; der Form nach ähnlich, wie die Mauer aus Ziegelsteinen. Aber diese Bausteine sind eben lebendig. Eine epitheliale Platte ist ein lebendiges Ganzes aus lebendigen Teilen, die in sich wieder Ganzheitseigenschaften zeigen, und das ist eben wieder eines der Zentralprobleme des lebendigen Organismus, das Ganze und seine Teile (S. 70).

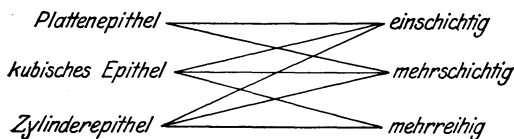
**77. Epithel und Endothel.** His hat (1865) den Gegensatz von echten Oberflächenepithelien und den Epithelien der Binnenflächen oder Endothelien aufgestellt. Diese Gegenüberstellung hat eine wesentlich physiologische Bedeutung, denn der Entstehung nach, nach ihrer Herkunft aus den Keimblättern, die dieser Unterscheidung zunächst zugrunde lag, läßt sich ein Gegensatz zwischen Ektoderm, Entoderm und Mesoderm nicht aufstellen (S. 69). Wir kennen echte Epithelien aus allen drei Keimblättern, z. B. Haut, Darm und Ureter; auch sind z. B. das entodermale Blasenepithel und das mesodermale Ureterepithel nach Bau und Funktion völlig gleich. Das Endothel ist allerdings ein typisches mesodermales Gebilde.

Zuweilen wird noch zwischen Endothelien, der Auskleidung der Blut- und Lymphgefäße und den Mesothelien, der Auskleidung der Leibeshöhle, unterschieden.

Rein dem Äußeren nach ist ein Endothel ein aus einer Lage platter, weicher, protoplasmatischer Zellen bestehendes Epithel. Ein solcher Belag bildet den charakteristischen Bestandteil der „serösen Häute“, die die Leibeshöhlen innen überziehen. Er kleidet die Gefäß- und Lymphbahnen aus und auch das Innere der Gelenke, Schleimbeutel und Sehnenscheiden ist von ähnlichen Belägen überzogen. Er wird ferner aus dem Subarachnoidealraum beschrieben, vielfach trifft man endothelartige Zellbeläge an bindegewebigen Häuten und Platten, die aber von wirklichen Fibroblasten (s. Bindegewebe) gebildet werden.

Die Endothelien sind vielfach zur Phagozytose befähigt und auch in der Speicherung von Vitalfarbstoffen ähneln sie Bindegewebszellen, nicht Epithelien. An einigen Stellen sind die Zellmembranen in netzartige Verbände aufgelöst (Leber). Diese stehen in Arbeitsgemeinschaft mit Zellnetzen bindegewebiger Herkunft in Milz und Knochenmark, so daß das Ganze als „retikulo-endothelialer Apparat“ zusammengefaßt wird (vgl. hämopoetische Organe). Daß die Gegenüberstellung von Endothelien und Epithelien einen charakteristischen biologischen Unterschied trifft, zeigt die Aufnahme dieser Begriffe in die Pathologie, Klinik und experimentelle Biologie, während sie in der beschreibenden Anatomie weniger üblich sind.

**78. Formen des Epithels.** Wir unterscheiden nach der Form der beteiligten Zellen, wobei die äußere Schicht die Bezeichnung abgibt: platte, kubische und Zylinderepithelien. Sie können einschichtig, mehrschichtig sein. Wir erhalten so nebenstehendes Schema (nach Schaffer).



Wir erhalten so nebenstehendes Schema (nach Schaffer).

Wir wollen im Hinblick auf das Vorkommen beim Menschen folgende Formen beschreiben:

1. Endothelien,
2. niedrige, platte bis kubische Epithelien,
3. einschichtige Zylinderepithelien (auch flimmernd),
4. mehrreihige Zylinderepithelien (auch flimmernd),
5. geschichtete Zylinderepithelien (auch flimmernd),
6. geschichtete Plattenepithelien,
7. Epithelien der Harnwege.

Abb. 123—127 zeigen Endothelien aus Gefäßen und der Leibeshöhle. Kennzeichnend ist neben der flachen Form, dem linsenförmigen

Kern, die zackige Abgrenzung der einzelnen Zellen gegeneinander. Es ist allerdings nicht ganz sicher, ob diese durch Silbernitrat darstellbaren Konturen in ihrem Verlauf dem lebenden Zustand entsprechen.

Niedrige, kubische bis platte Epithelien kommen in Drüsen und ihren Ausführungsgängen vor (Abb. 57). Die typische Drüsenzelle hat eine polyedrische Gestalt mit annähernd nach allen Richtungen gleichem Durchmesser (Abb. 35). Voneinander getrennt runden sie sich zu annähernd kugelig Gestalt ab (Abb. 25). Niedriger, nahezu platt sind z. B. die Zellen der dünnen Schenkel der Nierenschleifen, dünne Platten bilden die Auskleidung der Lungenalveolen, des häutigen Labyrinths.

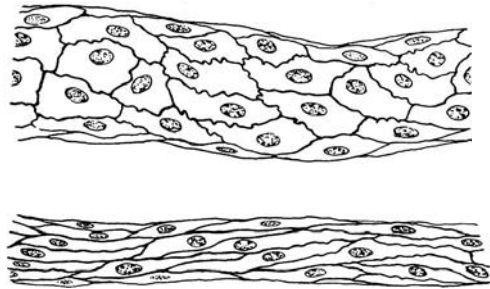


Abb. 123. Gefäßendothelien, Zellgrenzen durch Silber dargestellt. Aus dem Omentum majus des Kaninchens. 336 mal. Vierl.

Die wichtigste Form des einschichtigen Epithels ist das Zylinderepithel (Abb. 128). Es bedeckt die ganze Darminnenfläche von der Kardia bis zum After. Dicht nebeneinanderstehende, hochprismatische oder spitzpyramidenförmige Zellen setzen es zusammen. Sie runden sich, wenn isoliert zu Zylindern oder mehr oder weniger abgestumpften Kegeln ab (Abb. 129). Die Kerne sind oval, die lange Achse entspricht der der Zelle. Manche Zylinderepithelien tragen Flimmerhaare.

Flimmerepithel findet sich beim Menschen im Luftweg von der Nase bis zu den Lungenalveolen (mit Ausnahme von Schlund und Kehlkopf, teilweise). Dabei sind alle Formen vom mehrreihigen zylindrischen bis zum niedrig einschichtig-einreihigen Epithel zu beobachten. Auch der Eileiter besitzt Flimmerepithel.

Im typischen Zylinderepithel reichen die Zellen von der einen Seite zur anderen. Schieben sich an der Basis Zellen ein, die nicht bis zur freien Oberfläche reichen, so spricht man von zwei- und mehrreihigen Epithelien. Das kommt in allen Zylinderepithelien stellenweise vor. In typischen mehrreihigen Epithelien kann man mehrere Reihen von Kernen durch das ganze Epithel verfolgen (Abb. 130). Meist sind drei Reihen unterscheidbar, eine untere (innere,

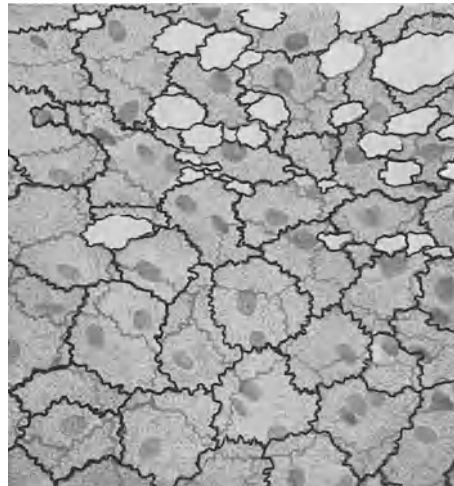


Abb. 124. Endothel (Mesothel) der Bauchhöhle. Zellgrenzen durch Silber dargestellt. Omentum majus des Kaninchens, Zellen der Gegenseite sichtbar, Durchbrechungen der Netzplatte. 336 mal.

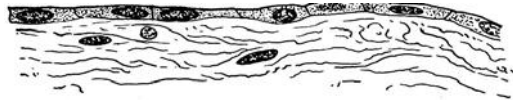


Abb. 125. Endothel (Mesothel) im Schnitt von Mesenteriolum des Wurmfortsatzes, Mensch. 640 mal. Vierl.

basale), eine mittlere und eine obere (äußere). Die mittlere ist breit. Diesen Reihen entsprechen verschieden geformte Zellen (Abb. 131 und 135).

Wie weit wirklich mehrschichtige Zylinderepithelien (flimmernd oder nicht flimmernd) beim Menschen vorkommen, ist umstritten. Meist wird die Con-

conjunctiva palpebralis als überkleidet von einem solchen (nicht flimmernden) Epithel angegeben. Auch im

Nasenrachenraum (Nasenseite des weichen Gaumens) soll das Flimmerepithel mehrschichtig sein.

Weite Verbreitung im menschlichen Körper hat das geschichtete Plattenepithel. Es ist das eigentliche Schutzepithel des Körpers und charakteristisch für die absperrende Körperbedeckung, wie das einschichtige Zylinderepithel für den den Stoffverkehr vermittelnden Darm.

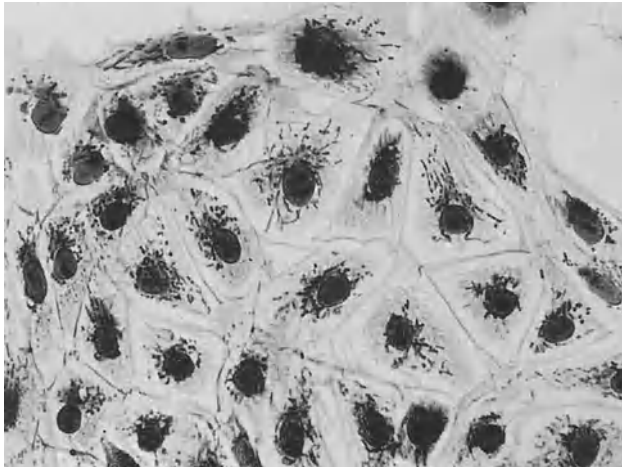


Abb. 126. Kultur von „Mesothelzellen“, viscerales Peritoneum vom Magen eines 6 Tage alten Hühnerembryos. 3 Tage alte Kultur. Vitalfärbung mit Janusgrün, Fixierung durch Joddämpfe. Nach einem Originalphotogramm von W. H. Lewis.

Der Schutz besteht sowohl gegen mechanische wie chemische Einwirkungen und vor allem gegen Austrocknung. Daß wir imstande sind, täglich und stündlich mit der Luft und mit trockenen, harten und rauhen Dingen (z. B. den Kleidern) in Berührung zu sein, verdanken wir diesem Epithel. Wenn durch einen krankhaften Vorgang ein anderes Epithel, z. B. das Zylinderepithel des Mastdarms oder das Epithel der *Conjunctiva palpebrae*, derartigen Einflüssen ausgesetzt ist, so machen sich alsbald die lästigsten Störungen bemerkbar.

Das Schutzmittel ist Horn. Die oberen Lagen des vielschichtigen Epithels werden in hohle Bläschen umgewandelt, deren Wand aus Horn besteht. Diese werden zu flachen Schüppchen zusammengedrückt und bedecken in dichter, mehr oder weniger dicker Schicht das Epithel. Alle Horngebilde (Haare, Nägel, Hufe, Hörner) sind ebenso gebaut, das Horn ist überall Umwandlungsprodukt einer Zellschicht (Mutterschicht, Keimschicht, Matrix, *Stratum germinativum*).

Die Keimschicht besteht aus weichen protoplasmatischen Zellen. Im Absterben verwandeln sie sich in Horn. Ihre basale Lage ist zylindrisch, die höheren Lagen sind polyedrisch (kubisch) (Interzellularlücken und Brücken s. S. 139).

Die Keimschicht liegt z. B. am Boden einer Brandblase frei, ihrer weichen schleimigen Beschaffenheit halber heißt sie auch *Stratum mucosum*.

Wir unterscheiden zwei Arten des geschichteten Plattenepithels. Die eine ist zart, weich; sie wird durch wässrige Drüsensekrete feucht gehalten. Sie findet sich auf der Hornhaut, in der Mundhöhle, am After, in der Scheide, in der Urethra. Eine scharfe Grenze zwischen verhornten und nicht verhornten Zellen ist nicht erkennbar, die Lage der Hornschuppen ist dünn (Abb. 58, 132). Die andere Art ist das Epithel der Oberhaut, sie wird

durch ein besonderes Drüsensekret eingefettet. Die im Verhältnis zur anderen Art dicke Hornschicht ist scharf durch eine schmale Umwandlungszone gegen die Keimschicht abgesetzt.

Die Hornschicht wird dauernd abgerieben und abgestoßen. So ist eine ständige Hornproduktion im Gange. Die Abstoßung erfolgt beim Menschen in den bekannten kleinen Schüppchen, bei Reptilien und Amphibien wird die oberste Lage im ganzen abgestoßen (Natternhemd) (Abb. 56). Der Erfolg ist beidemal derselbe: Der am Körper haftende Schmutz wird entfernt, Selbstreinigung der Haut.

Die epithelialen Platten und somit die Epithelzellen sind keineswegs starr, sondern geben bei Biegungen und sonstigen Beanspruchungen nach. Von der Haut und der Mundhöhle ist es jedem geläufig, vom Darm leicht einzusehen. Der verschiedene Füllungszustand des Magens, die Bewegungen seiner muskulösen Wand lassen mannigfache Falten der das Innere auskleidenden Schleimhaut entstehen. Das Epithel paßt sich diesen Falten und Bewegungen an, niemals entsteht in ihm eine Lücke. Die einzelne Zelle kann also mancherlei Formen annehmen, wobei die Grundform im großen und ganzen gewahrt bleibt. Epithelien, an denen sich dieses Verhalten besonders ausgeprägt findet, sind die Epithelien der ableitenden Harnwege (Abb. 133, 134). Das Epithel besteht aus (meist) zwei Zellagen. Die untere Lage ist aus kleineren, die obere aus sehr großen, oft zweikernigen Zellen aufgebaut. Bei leerer Blase mit gefalteter Schleimhaut ist das Epithel

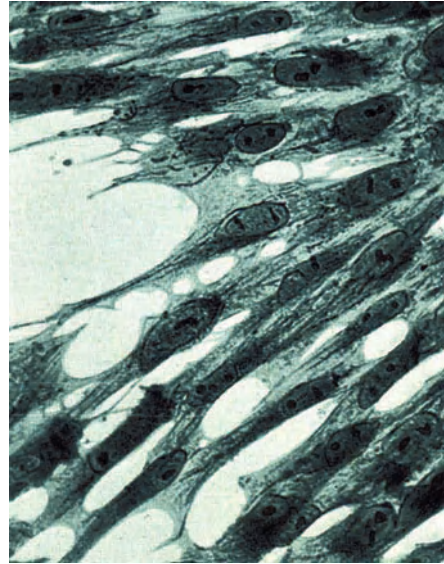


Abb. 127. Kultur von Endothelzellen, Gefäßendothelien der Leber eines 7 Tage alten Hühnerembryos, 3 Tage alte Kultur. Präparation wie Abb. 126. Nach Lewis, Americ. Journ. of anat. 30, 1922. Abbildung nach dem Originalphotogramm.

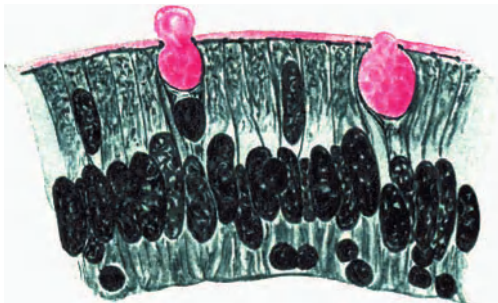


Abb. 128. Epithel des Dünndarms vom Menschen. Operationsmaterial. Eisenhämatoxylin, die rote Farbe ist im Präparat gelblich. Wanderzellen an der Basis, Schlußleistennetz unter dem — rotgezeichneten — Kutikularsaum. 900 mal. P.

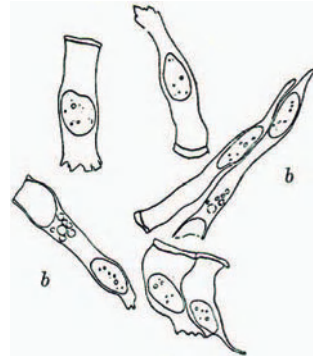


Abb. 129. Isolierte Darmepithelien,  $\frac{1}{3}$  Alkohol, Triton cristatus, man erkennt die Basalfüßchen, zwei Zellen sind Becherzellen (b). 285 mal. P.

dick, die untere Lage mehrreihig, darüber dicke, nebeneinanderliegende Zellen. Bei gefüllter Blase ist das Epithel niedrig, die untere Schicht einreihig, die obere zu flachen Platten ausgezogen.

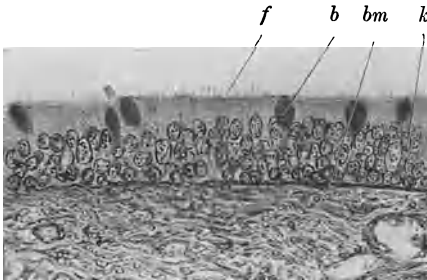


Abb. 130. Trachealepithel vom Hund, Färbung mit Naphthopurpurin. Phot. etwas überzeichnet, *b* Becherzellen, *bm* Basalmembran, *f* Flimmerhaare, *k* Kernlager (dessen Gliederung in verschiedene Schichten hier undeutlich ist) 208 mal.

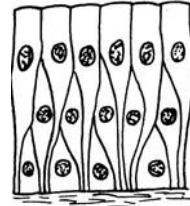


Abb. 131. Schema eines mehrreihigen Epithels, aus Fürbringer 09.

**79. Ersatz der Zellen des Epithels.** Nicht nur infolge der passiven Formänderungen der gesamten Platte herrscht im Epithel keine Ruhe. Unter den Zellen findet ein dauernder Wechsel statt. Wir hatten die Hornbildung schon früher direkt mit der Tätigkeit einer holokrinen Drüse verglichen (S. 84). In allen

Epithelien werden Zellen ausgestoßen. Wahrscheinlich sind es verbrauchte und abgestorbene Glieder, die so ausgemerzt werden. Die Mehrreihigkeit ist der Ausdruck des dauernden Nachschubes von unten nach oben, die Zellen wandern in die Höhe. An einigen Organen geht der Ersatz von bestimmten Stellen aus. Im Magen und Darm sind die Krypten zugleich Keimlager und neue Zellen werden von hier aus auf die Zotten und Käme zwischen den Krypten hinaufgeschoben. Die Zellen wandern in diesen Epithelien der Fläche nach. Etwas Ähnliches läßt sich an den oberflächlichen Schichten von Plattenepithelien in Höhlungen nachweisen. Geeignete Orte, dies zu beobachten sind der äußere Gehörgang oder die durch Radikaloperation des Mittelohres gesetzten, vom Hautepithel überzogenen Buchten.

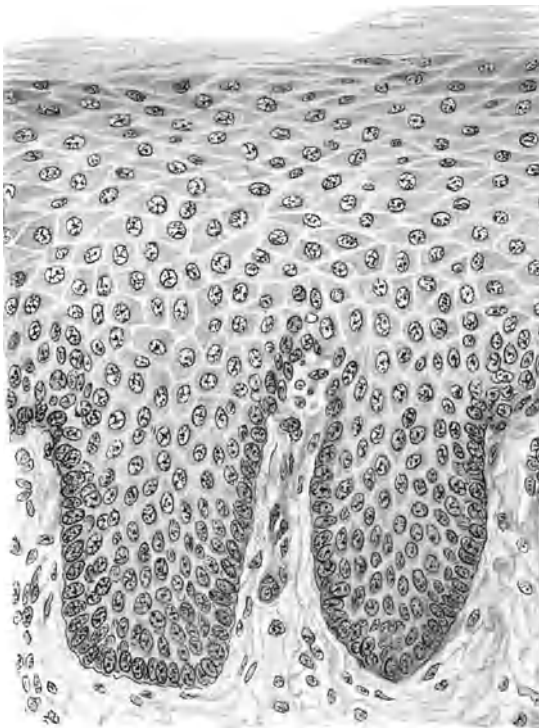


Abb. 132. Geschichtetes Plattenepithel, weiche Form, vom weichen Gaumen des Menschen. 336 mal.

Bringt man in der Tiefe, z. B. auf dem Trommelfell durch Silbernitrat einen schwarzen Fleck an, so wandert dieser vom Trommelfell herunter und auf der Seitenwand der Ohröffnung zu. Auch beim Wachstum der Nägel wird die Hornschicht des Epithels der Fläche nach verschoben (s. Haut). Daß die

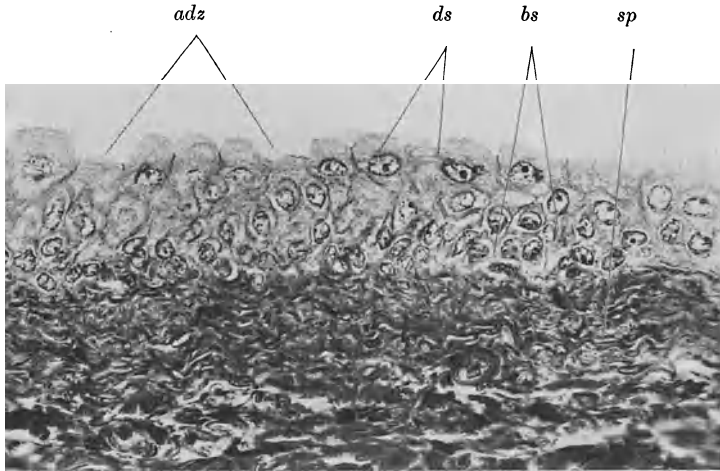


Abb. 133. Harnblasenepithel vom Hund, ungedehnt. Säurealizarinblau, Mallory. Phot. *adz* ausgefallene Deckzellen, *bs* Basalschicht, *ds* Deckschicht, *sp* bindegewebige Unterlage, Stratum proprium. 350 mal.

Zellen, zum mindesten die der Keimschichten, amöboid beweglich sind, hatten wir früher (S. 78) gesehen. Dies Vermögen wird bei der Bedeckung von Epitheldefekten ausgenutzt.

**80. Besondere Zellformen im Epithel.** Die verschiedenen Formen der Epithelzellen, durch deren regelmäßige Anordnung die Architektur der epithelialen Platte zustande kommt, hatten wir kennen gelernt (Abb. 135). Zu ihnen gehören auch die einzelligen Drüsen („Becherzellen“), die einen regelmäßigen Bestandteil dieses Gefüges ausmachen (Abb. 128, 130).

Daneben gibt es ortsfremde Zellen. Das sind Wanderzellen, die sich in den Zwischenzellspalten umherbewegen (Abb. 136). Ihre Aufgabe dort ist unbekannt. An einigen Stellen geschieht das in solchen Massen, daß das

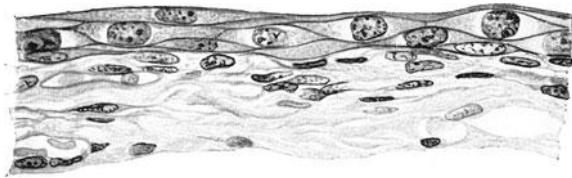


Abb. 134. Harnblasenepithel vom Hund, stark gedehnt. Vierl. 480 mal.

Gefüge völlig aufgelockert wird (lymphatische Organe der Mund- und Darm-schleimhaut). In der Oberhaut von Amphibien finden sich Chromatophoren (S. 33) in den Zwischenzelllücken. Beim Menschen ist derartige nicht beobachtet.

**81. Zwischenzellstrukturen.** Was nun den Zusammenhalt der Epithelzellen untereinander anbetrifft, so findet man in älteren Lehrbüchern der Histologie die Darstellung, daß jene durch eine Kittsubstanz miteinander verklebt seien. Die Isolations- und Mazerationsmethoden sollen darauf beruhen, daß diese Substanzen gelöst würden und die Zellen auseinanderfallen



(Abb. 127, 135). Es ist jedoch fraglich, ob eine besondere „Kittsubstanz“ vorhanden ist. Zunächst ist sicher, daß Spalten zwischen den Epithelzellen vorhanden sind, in denen Flüssigkeit zirkuliert und (für ein dickes Epithel ist

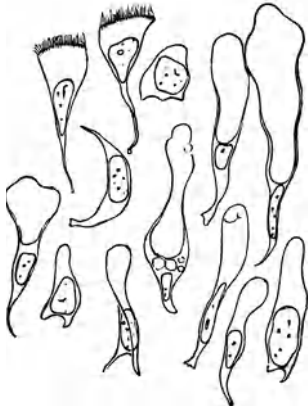


Abb. 135. Isolierte Zellen aus dem mehrreihigen Flimmerepithel des Schlundes von *Triton taeniatus*.  $\frac{1}{3}$  Alkohol. Man sieht 2 Flimmerzellen, 4 Becherzellen, Zellen der Oberfläche. Die übrigen sind solche der tiefen und mittleren Lage. Vgl. Abb. 129. P. 285 mal.

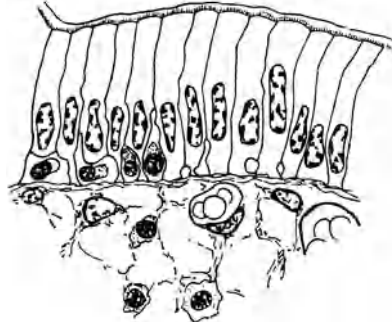


Abb. 136. Aufbau des Zylinderepithels aus dem Darm des Menschen. Objekt wie Abb. 126. Kombination mehrerer Einstellungen. Zwischenzelllücken an der Basis, darin Wanderzellen. Unter dem Epithel das Stratum proprium mit Kapillare, dichte Lage dieses unter dem Epithel, der die Zellen aufsitzen. P. 750 mal.

dieser Weg der einzige) auf dem die nicht an der Basis liegenden Zellen mit Sauerstoff und Nahrung versorgt werden (Möllendorff). Dieses Lückensystem wird beim geschichteten Plattenepithel von den „Interzellularbrücken“

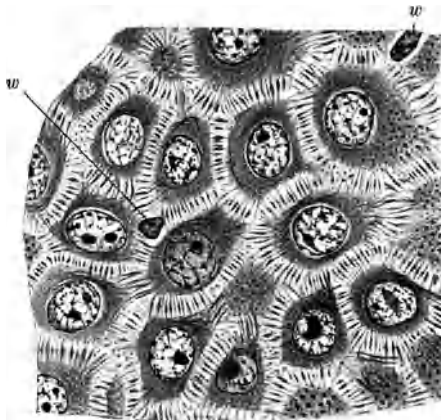


Abb. 137. „Stachelzellen“ aus dem geschichteten Plattenepithel eines *Condyloma acuminatum* vom Menschen. *w* Kern einer Wanderzelle im Zwischenzellraum. Vierl. 720 mal.

durchsetzt, Fortsätzen der Zellen, die diese untereinander verbinden. An isolierten Zellen sehen sie wie Stacheln aus (Stachelzellen) (Abb. 137). In den Brücken verläuft die „Protoplasmafaserung“ (Tonofibrillen vgl. S. 27), die den eigentlichen mechanischen Zusammenhalt der Epithelplatte herstellen. Diese Fibrillen sind positiv einachsig doppeltbrechend und ihre Anordnung läßt sich am besten mit dem Polarisationsmikroskop verfolgen (Abb. 138). Die Hornschicht schließt das Lückensystem nach außen ab.

Dieser Aufbau gilt aber nur für das geschichtete Plattenepithel. Die Protoplasmafaserung findet sich nur in der Oberhaut. In den aus weichen Zylinderzellen zusammengesetzten Epithelien herrschen sicher andere Verhältnisse und Bedingungen

des Zusammenhalts. Das Lückensystem in diesen Epithelien ist keineswegs derartig ausgedehnt, wie in jenen anderen, sondern besteht nur in der Nähe der Basis aus zusammenhängenden, hin und wieder buchtig erweiterten Kanälen (Abb. 136). Die Zellen berühren sich in erheblicher Ausdehnung

flächenhaft. Die lebenden Zellen haben feuchte klebrige Oberflächen, mit denen sie aneinander und unter Umständen auch an Fremdkörpern haften (Deckglaskultur, Lewis). Bei Keimen von Meerestieren (Seeigel) ist dieser Zusammenhalt an die Anwesenheit von Ca-Ionen gebunden. Bringt man die Keime in Ca-freies Seewasser (Herbst), so lösen sich die epithelialen Zellverbände auf und der Keim fällt zu einem Haufen loser Zellen auseinander. So erübrigt sich die Annahme einer besonderen Kittsubstanz und der Zusammenhalt kann sehr wohl ebenso fest sein, wie der der Zellen in sich.

Dieser Zusammenhalt wird an der Basis und an der freien Oberfläche noch verstärkt. An dieser finden wir, wo nicht das feste Dach der Hornschicht vorhanden ist, ein „Schlußleistennetz“ (Abb. 139, 126). Es ist dies ein Gitter aus einer durch Farben leicht darstellbaren Substanz, in dem die Köpfe der Zellen stecken. Gleichzeitig wird der tatsächlich oder virtuell vorhandene Zwischenzellraum nach außen abgeschlossen. Wie dies Netz allerdings im Leben beschaffen ist, wissen wir nicht, wir nehmen aber wohl mit Recht an, daß

es verhältnismäßig fest ist. Kommen Kutikularbildungen hinzu, so helfen auch diese eine mechanisch einheitliche Platte herstellen.

**82. Unterlage der Epithelien.** Mit der Unterlage steht das Epithel in innigem Zusammenhang. Epithel und Unterlage bilden das, was man eine Haut oder eine Schleimhaut nennt. Nur an wenigen Stellen ist die Unterlage gegen die Umgebung unverschieblich und damit auch die ganze Haut (Nase, Mittelohr). Diese Unterlage besteht aus Bindegewebe, an der äußeren Haut Korium, Lederhaut, an den Schleimhäuten Stratum proprium genannt. Wie hängt das Epithel damit zusammen? In vielen Fällen ist eine „Basalmembran“ vorhanden (Abb. 57 und 130). Diese ist wohl immer eine besonders ausgebildete Schicht des Bindegewebes, sie besteht aus einem Geflecht oder auch aus sich kreuzenden Lagen von Kollagenfasern. Auch die „Glashäute“, wie diese Membranen an manchen Stellen genannt werden, sind wohl immer aus Fibrillen aufgebaut. Deutlich sind solche Membranen z. B. an vielen Drüsenläuchen (Abb. 149); die der Hodenkanälchen bestehen aus elastischer Substanz.

Auf diesen Membranen, seien sie nun deutlich oder undeutlich von der übrigen bindegewebigen Unterlage abgesetzt, sitzen die Epithelzellen fest, gerade wie sie aneinander kleben. Oft sind richtige kleine Füßchen entwickelt und mit Fortsätzen greifen sie in Löcher und Vertiefungen der Unterlage

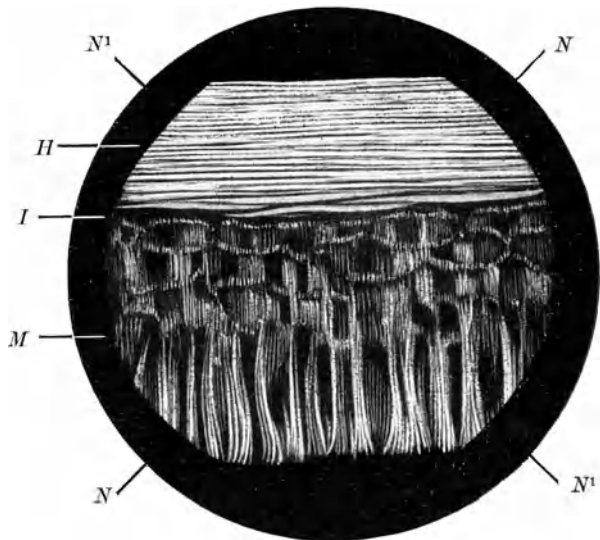


Abb. 138. Tonofibrillen und Hornschicht im polarisierten Licht, zwischen gekreuzten Nicols. Epidermis einer Schildkröte.  $N-N$  und  $N^1-N^1$  die Ebenen der Nicols.  $M$  Stratum mucosum mit den Tonofibrillen (hell, doppelbrechend),  $H$  die Hornschicht, die Schüppchen im ganzen doppelbrechend,  $I$  eine isotrope Zwischenschicht (Stratum granulosum und lucidum) ohne Tonofibrillen. Nach Schmidt 1921.



ein (Abb. 129). Das ist am genauesten von der Epidermis von Schildkröten beschrieben, wo jede Zelle der Epithelbasis in eine Reihe zitzenförmiger Fortsätze ausläuft, die in eine besondere Fibrillenarchitektur des Bindegewebes hineinpassen (Schmidt). An den Plattenepithelien der Zunge und der Haut des Menschen ist Ähnliches zu beobachten.

**83. Cuticulae.** Von den Cuticulae hatten wir wiederholt geredet. Als Panzer bei Krebsen und Insekten erreichen sie ihre stärkste Ausdehnung. Beim Menschen ist nur im Darm ein Kutikularsaum vorhanden (Abb. 128 und 136). Er ist mit den einzelnen Zellen fest verbunden, zieht aber über die

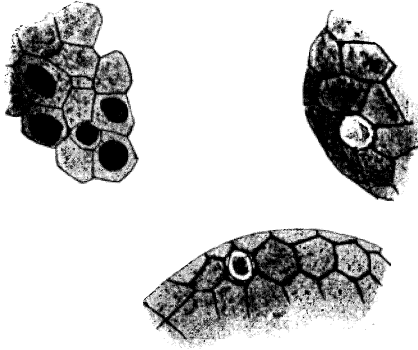


Abb. 139. Flachschnitt durch das Zylinderepithel des Dünndarms vom Menschen. Dasselbe Objekt wie Abb. 126, Eisenhämatoxylin. Rechts, Schlußleistennetze mit je einer Becherzelle, Schnitt nahe der Oberfläche, links, Schnitt durch die Kernzone. P. 1080 mal.

Schlußleisten hinweg. Eine sehr merkwürdige Cuticula ist die hornähnliche Auskleidung des Muskelmagens der Vögel. Sie wird als flüssiges Sekret schlauchförmiger Drüsen abgesondert und ersetzt erhärtend von unten die sich ständig verbrauchende Reibfläche. Etwas grundsätzlich gleiches findet ja auch an den aus Horn bestehenden Werkzeugen der Wirbeltiere statt, an Hufen, Schnäbeln, Panzern: Abnutzung von oben, Ersatz von unten. Schließlich kann man auch die auf den Epithelien der Schleimhäute liegende Schleimschicht hier nennen, ihre Aufgabe ist unter anderem die, die Zellen vor einer unmittelbaren Berührung mit harten Dingen zu schützen.

**84. Polare Differenzierung des Epithels.** Freie Oberfläche und Basis eines Epithels sind typisch verschieden. Jene vermittelt den Verkehr mit der Außenwelt, diese den mit der Binnenwelt des Körpers. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß dieser Unterschied der beiden Seiten von der ersten Entstehung im Embryonalkörper an beibehalten wird und für manche formbildenden Vorgänge (Zentralnervensystem, Sinnesorgane, siehe diese) von Bedeutung ist. Ein Epithelläßt sich wohl niemals umkehren und die beiden Seiten nicht miteinander vertauschen.

**85. Oberflächenvergrößerung.** Stoffaufnahme und Abgabe gehören zu den Oberflächenfunktionen. Flächen, denen solche Aufgaben zufallen, zeigen Einrichtungen, die eine Vergrößerung der tätigen Oberfläche herbeiführen.

Falten, Zotten, Krypten sind solche Einrichtungen (Abb. 140). Zotten sind fingerartige Fortsätze, die, wie die

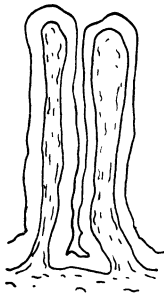


Abb. 140. Darmzotten vom Menschen. Längsschnitt zweier Zotten. P. 65 mal.

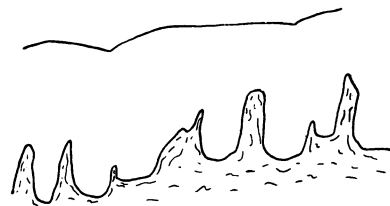


Abb. 141. Papillen der Haut. Finger Rücken, 6jähriges Kind. P. 65 mal.

Bäume eines Waldes, die Oberfläche bedecken, z. B. im Dünndarm. Krypten sind grubchenartige Vertiefungen (Magengrübchen, Magenkrypten).

Papillen (Abb. 141) nennt man Fortsätze der bindegewebigen Unterlage, die in die Keimschicht des geschichteten Plattenepithels hineinragen. Es ist üblich, die Oberfläche der die Zunge bedeckenden Fortsätze als „Papillen“ zu bezeichnen. Sie werden von einer Schleimhaut gebildet, die reichlich bindegewebige Papillen in das Epithel hineinsendet (Abb. 142).

Epithelzellen, die Sekrete liefern, brauchen nicht unmittelbar an den Hohlraum zu grenzen, in dem ihre Sekrete wirken sollen. Die sekretorische Aufgabe

wird Kanalsystemen zugeteilt, die von „Drüsenzellen“ begrenzt werden und die auf der epithelialen Oberfläche münden. So kommen die Drüsenorgane

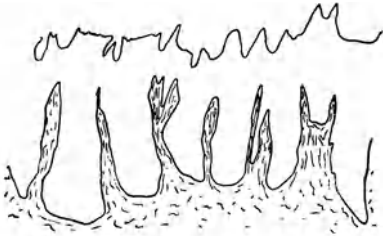


Abb. 142. Zungenpapillen eines erwachsenen Mannes. P. 27 mal.



Abb. 143. Große einzellige Schleimdrüse vom Mantelrand einer Schnecke (*Helix ericetorum*). P. 225 mal.

zustande, die in vielen Fällen (z. B. Speicheldrüsen) große Gewebsmassen bilden und weit entfernt von den Hohlräumen liegen, in die sie ihr Sekret ergießen.

**86. Formen der Drüsen.**

„Einzellige Drüsen“ sind die Becherzellen, schleimproduzierende Elemente vieler Epithelien (Abb. 128 u. 135). Einzellige Drüsen wirbelloser Tiere erreichen zuweilen bedeutende Größe und können aus dem Epithel herausverlagert werden (Abbildung. 143). Solche Gebilde ähneln dann kleinen Drüenschläuchen, wie sie, aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt, beim Menschen und den Wirbeltieren vorkommen. Zelliges und nichtzelliges Bauprinzip können wir auch bei Organen unterscheiden (s. S. 68), der konstruktive Aufbau eines Organes ist von der Unterteilung in Zellen in weitem Maße unabhängig<sup>1)</sup>.

Für die verschiedenen Formen der vielzelligen Drüsen sind die Bezeichnungen tubulös, azinös, alveolär, tubulo-alveolär im Gebrauch. Die Erörterung über die Anwen-

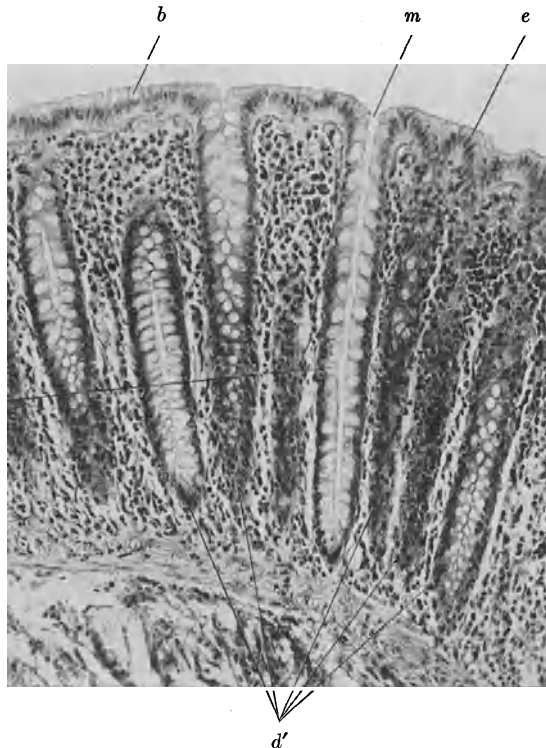


Abb. 144. Tubulöse Kolondrüsen vom Menschen. Operat. Material. *b* Becherzellen, *d* der Länge nach getroffene Drüse, *d'* Drüsenanschnitte, *e* Epithel des Kolons, *m* Mündung der Drüse. Phot.

<sup>1)</sup> Die Zelle ist „hypomorph“, Heidenhain, vgl. u. a. Arch. f. Entwicklunsgmech. d. Organismen, Bd. 49, S. 164.

ding dieser Bezeichnungen auf die verschiedenen beim Menschen vorkommenden Drüsenformen hat hin und wieder größeren Raum beansprucht als den damit zu beschreibenden Tatsachen zukommt.

Die am einfachsten gebauten Drüsen sind leicht zu benennen. Ein Tubulus ist ein Schlauch und eine schlauchförmige Drüse ist eine einfache tubulöse Drüse (Beispiel: Kolondrüsen,

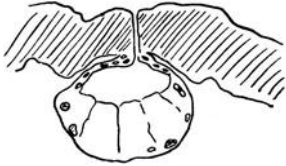


Abb. 145. Alveoläre Hautdrüse von Triton irstatus. P. 125 mal.



Abb. 146. Modell eines Läppchens der menschlichen Parotis nach Maziariski.

Abb. 144). Verzweigte tubulöse Drüsen kommen in der Magenschleimhaut vor. Hier münden Büschel von Tubulis in die Krypten ein. Die einzelnen Schläuche sind wieder verzweigt. Die Ausdrücke azinös und alveolär werden für Drüsen gebraucht, bei denen rundliche, „sezernierende Endstücke“ — das sind Gruppen eigentlicher Drüsenzellen — an einem Stielchen sitzen. Wir nennen mit M. Heidenhain (1922) solche Endstücke Alveoli, bei denen der

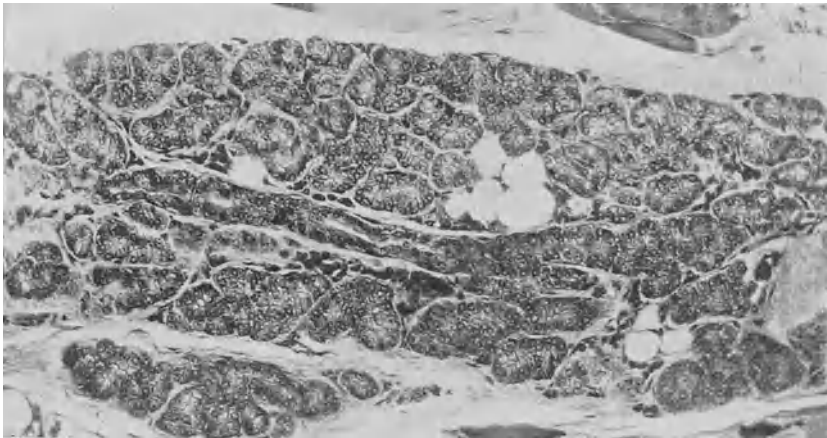


Abb. 147 a. Seröse Zungendrüse (Ebnersche Drüse) vom Menschen. 170 mal. Phot. Die hellen Zellen sind leere Fettzellen.

innere Hohlraum rundlich (Abb. 145), azinös solche, bei denen er ein Kanal ist. Eine Drüse von der Form der menschlichen Parotis ist azinös (Abb. 146). Die kleinen Drüsen der Mundhöhle sind mehr gleichartig verzweigte Schlauchsysteme ohne besondere Endstücke, das System der Ausführungsgänge entsprechend der Kleinheit gering entwickelt (Abb. 147 und 148).

Größere Drüsen, z. B. die Speicheldrüsen des Menschen, sind verzweigte Systeme von Schläuchen mit Anschwellungen und Verdickungen. Ein Teil des Systems dient nicht der Sekretbereitung, sondern der Ableitung des Sekretes:

Ausführungsgänge. Sie haben andere Epithelien als der sekretbereitende Teil. Kubische, zylindrische, einreihige, mehrreihige Epithelien kleiden die ableitenden Wege entsprechend deren Kaliber aus. Bindegewebige Hüllen, hin und wieder glatte Muskelzellen kommen hinzu. Die verschiedenen Abschnitte werden als Ausführungsgänge im engeren Sinne, Speichelröhren, Schaltstücke bezeichnet, an die sich dann die Endstücke in mannigfacher Weise gliedern. Heidenhain hat gezeigt, daß hinter dem reinen Formproblem dieses Aufbaus das wichtigere des Wachstums, des Auswachsens eines solchen Systems sich verbirgt. Die Formen sind also „Wuchsformen“ und jede Drüse hat ihre Besonderheit, wie die verschiedenen Arten der Bäume und Sträucher.

**87. Entstehung, Wachstum und Gliederung der Drüsen.** Die Drüsen entstehen aus den Epithelien, die die Oberflächen auskleiden, zu denen sie gehören. Vielfach senken sich solide Zapfen in die Tiefe und der innere Hohlraum wird erst nachträglich gebildet. Der Verlauf des Ausführungsganges zeigt den Weg, den die auswachsende Anlage nahm.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird auch bei Einzeldrüsen nach Art einfacher tubulöser Drüsen durch Teilung und Knospung des Vorhandenen die Vermehrung des sezernierenden Gewebes gedeckt<sup>1)</sup>. Bei der Teilung schieben sich epitheliale Scheidewände in den Tubulus oder Azinus vor, die später durch die nachrückende Basalmembran mit dem umgebenden Bindegewebe in zwei Blätter getrennt werden. So wird der

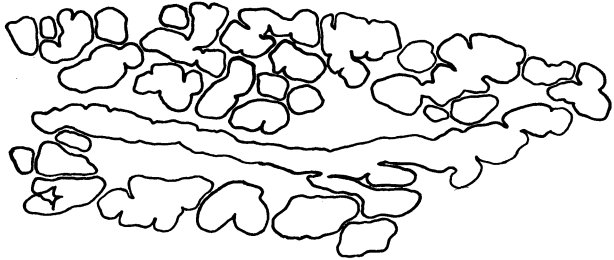


Abb. 147b. Durchzeichnung der DrüsenSchläuche.  $\frac{3}{4}$  Größe von a.

Drüsen Schlauch dann in zwei geteilt. Unter ständiger Verlängerung und Aufspaltung der Schläuche entsteht so ein verzweigtes System.

Bei der Sprossung und Knospung entstehen am Ende und am Stamme End- und Seitenknospen, Zellgruppen, die zu neuen Gliedern des histologischen Systems auswachsen können (Abb. 149). Teilung und Knospung schließen einander nicht aus, sondern sind im selben System mannigfach verbunden.

Die Wände des so gebildeten Kanalsystems wandeln sich in verschiedener Weise um und liefern die verschiedenen Funktionsabschnitte des Systems (Abb. 150). Das Organ gliedert sich dabei in Lappen und Läppchen, das sind Teile, die durch gröbere und feinere Bindegewebssepten getrennt werden. Zwischen den Läppchen laufen die größeren Zu- und Ableitungswege des Blutes, die Gefäße und die Nerven. Auch die größeren Ausführungsgänge finden sich darin. Von den Septen aus treten dann alle diese Gebilde ins Innere der Läppchen. (Über Verhalten der Nerven s. Nervensystem.)

Die so entstehende Drüse ist ein dicht gepackter Gewebskörper. Das System der Verzweigungen ist so geführt, daß ein Maximum sezernierenden Drüsenepithels vorhanden ist und sich in dem gegebenen Raum eine möglichst große Oberfläche sezernierenden Gewebes befindet. Das ist nur so möglich, daß auch das ganze Innere des Läppchens voll von sezernierenden Endstücken ist, also Zweige jeder Größenordnung darin vorkommen. Vom tierischen Organ sind hier also Formprobleme gelöst, wie sie ganz ähnlich eine Pflanze mit ihrem

<sup>1)</sup> Das Folgende im wesentlichen nach Heidenhain 1922.

Blättermosaik zur Lichtausnützung löst. Das Organ verhält sich in diesen Dingen wie ein ganzes Lebewesen <sup>1)</sup>.

**88. Sekretkanälchen.** Die mittlere Lichtung des Drüsenschlauches oder Bläschens ist nicht die einzige Fläche, an der die Zellen ihr Sekret ausstoßen können. Es gehen Seitenzweige von ihr aus, die sich zwischen die Zellen schieben:

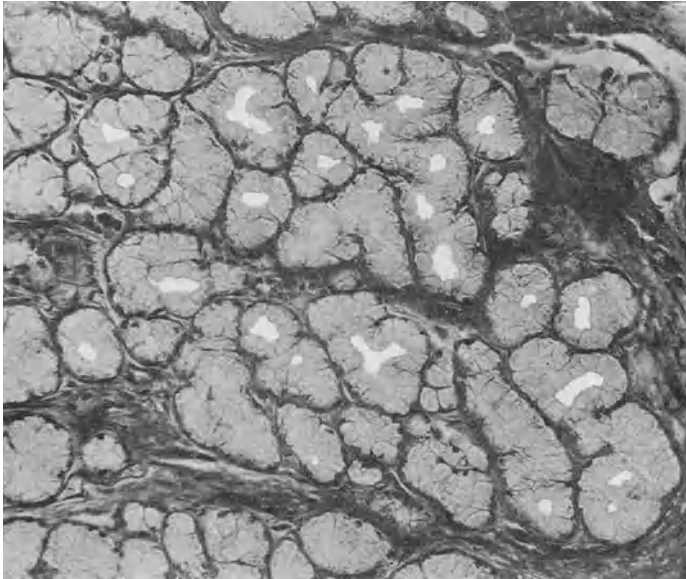


Abb. 148a. Muköse Zungendrüse vom Menschen. 170 mal. Phot.

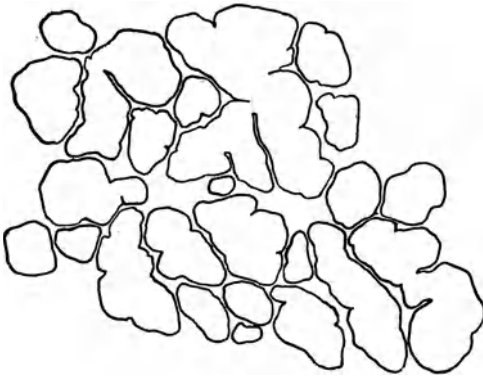


Abb. 148b. Durchzeichnung der Drüsenschläuche.  $\frac{3}{4}$  Größe von a.

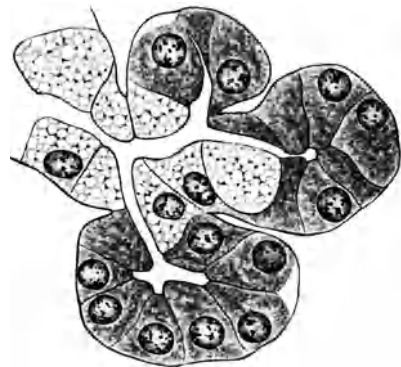


Abb. 149. Glandula sublingualis vom Menschen. Tubulus mit drei Endknospen (Adenomeren). Nach Heidenhain. 635 mal.

zwischenzellige Sekretkanälchen (Abb. 151). Man kann das Kanalsystem in der Drüse durch einen darin erzeugten Niederschlag von chromsaurem Silber darstellen. Hierbei werden auch innerhalb der Zellen befindliche Sekret Räume ausgefüllt. Sie stehen mit der Lichtung der Drüse in Verbindung und man nennt sie binnenzellige Sekretkanälchen (Abb. 152).

<sup>1)</sup> Vgl. Heidenhain, loc. cit. und Petersen: *Ergebn. d. Anatomie und Entwicklungsgesch.* Bd. 24, S. 342. 1922.

**89. Funktionsarten der Drüsen.** Je nach der Art, in der die Sekretion verläuft, hatten wir holokrine und merokrine Drüsen unterschieden (S. 84). Wir wollen jetzt eine Unterscheidung nach Art des Sekretes treffen, denn dieses bestimmt

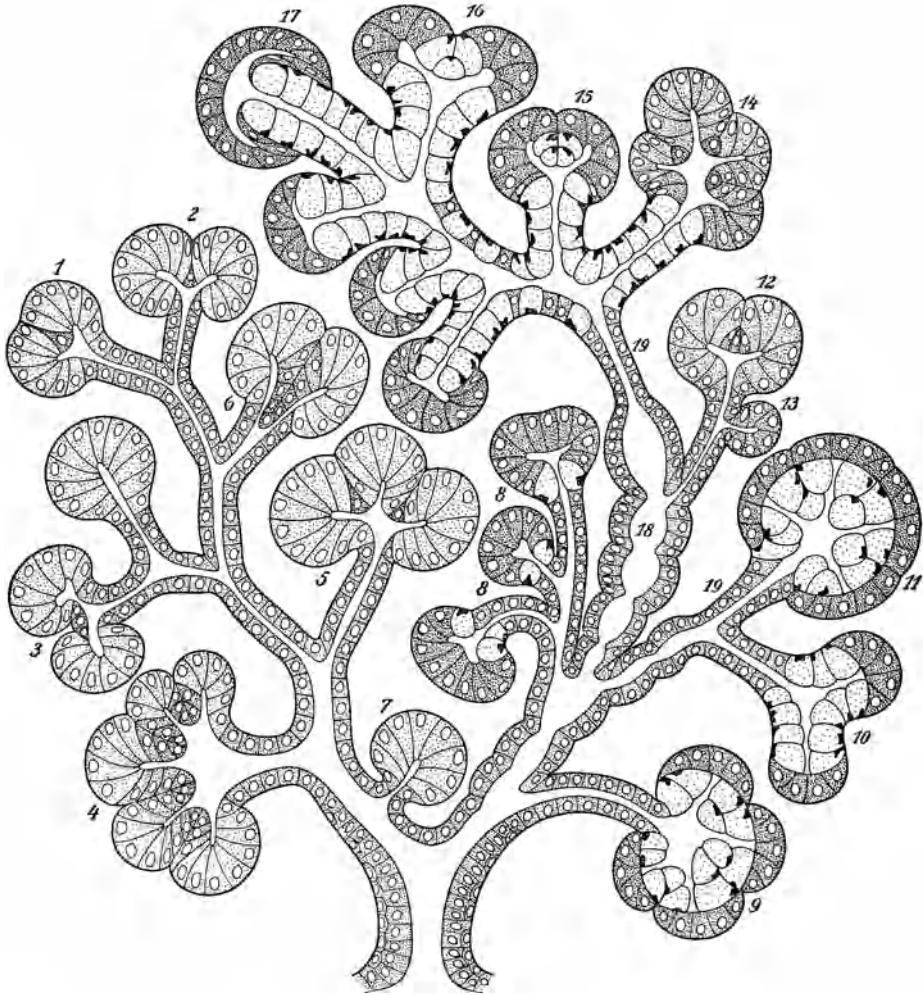


Abb. 150. Wuchsformen von Drüsen, Drüsengänge, End- und Seitenknospen. Schema nach Heidenhain 1921. 1, 2, 3 Teilungsstadien von Endknospen, 4 vielfache Teilung einer Endknospe, 5 Knospendrilling, 6 Zwilling mit Trennungsfalte, 7 Seitenknospe, 8 Schleimbildung in den Gangzellen, 9, 10, 11 vollkommene (10) und unvollkommene Trennung von Knospen mit Schleimbildung in einem Teil der Zellen, 12 Aufteilung einer Endknospe unter Bildung besonderer Trennungszellen, 13 Seitenknospe, 14, 15, 16, 17 verschiedene Formen von Teilung und Umbildung der Endknospen, 18 Kammerung eines größeren Ganges, 19 Schaltstück. Linker Zweig mit dichotomer Teilung, rechter Zweig mit unregelmäßiger Teilung (sympodial) des Gangsystems.

das histologische Bild des sezernierenden Abschnittes. Wir sehen dabei von den Drüsen ab, die ihr Sekret in den Säftestrom des Körpers gelangen lassen, den Drüsen mit innerer Sekretion (endokrine Drüsen). Wir betrachten nur die exokrinen Drüsen, die ein nach außen mündendes Kanalsystem bilden.

Wir unterscheiden drei Hauptgruppen: Drüsen mit fettartigem oder fetthaltigem Sekret, Drüsen mit mehr oder weniger dünnflüssigem wässrigem Sekret, seröse Drüsen und Schleimdrüsen oder muköse Drüsen.

Zur ersten Gruppe gehören die Talgdrüsen der Haut und die Milchdrüsen. Erstere sind beutelförmige Gebilde, in deren Innerem die durch den Zerfall der Drüsenzellen freiwerdenden fettigen Massen liegen (typische holokrine Drüse).

Die Milchdrüsen sind verzweigte Drüsen von alveolärem Typus (ebenfalls holokrin).

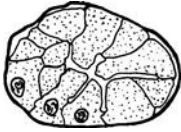


Abb. 151. Glandula submaxillaris vom Menschen, zwischenzellige Sekretkanälchen. P. 745 mal.

Unter den serösen, wässrigen, schleimfreie Sekrete liefernden Drüsen unterscheiden wir wieder verschiedene Gruppen. Eine Gruppe sind die Schweißdrüsen, ihr Sekret ist eiweißfrei, in den hohen hellen Zylinderzellen sind auf keinem Stadium der Sekretion Granula sichtbar. Auch das Sekret der Tränen-drüse ist eiweißfrei, arm an gelösten Substanzen, ihr histologisches Bild jedoch, dem der typischen serösen Fermentdrüsen ähnlich (Granula). Einige der An-

hangsdrüsen des männlichen Geschlechtsapparates (Samenblasen, Prostata) liefern eiweißreiche Sekrete, lassen aber keine Granula in den Zellen erkennen. Alle genannten Drüsen liefern fermentfreie oder doch fermentarme Sekrete. Die Leistung dieser Sekrete im Körper ist wesentlich mechanischer Art oder dient anderen physiologischen Zwecken (Wärmeregulation, Schweiß). Die typischen serösen Drüsen sind die Fermentdrüsen des Verdauungsapparates.

Sie enthalten, je nach dem Funktionszustand, Granula. Die Fermente sind das eigentliche Produkt dieser Drüsen (Abb. 153a). Die Zellen sind protoplasmareich, der Kern groß, zentral gelegen, die Lichtung eng.

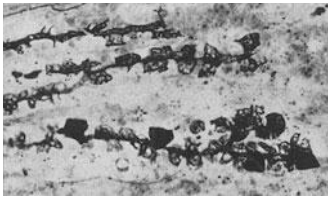


Abb. 152.

Magendrüsen vom Menschen, Golgiimprägation. Binnenzellige Sekretkapillaren. Phot. nach einem Präparat des Anatom. Instituts Würzburg. 115 mal.

Muköse Drüsen finden sich im Verdauungsschlauch und in den Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane (Gl. bulbourethrales Cowperi, Gl. urethrales, Littresche Drüsen, Gl. vestibulares majores Bartholini). Der Schleim wird ebenfalls in Form von Granulis gebildet (Abb. 46). Das histologische Bild zeigt den Schleim meist verquollen, die Zellen dadurch hell, der größte Teil der Zelle vom Sekret eingenommen. Der Kern liegt außen, in dem Protoplasmarest,

der den der Drüsenlichtung abgewendeten Teil der Zelle einnimmt (Abb. 153b, vergl. Abb. 147 und 148).

Schleim färbt sich charakteristisch mit gewissen basischen Farbstoffen, z. B. Toluidinblau, Thionin, Saffranin. Auch Tonerdelacke des Hämatoxylin werden zuweilen aufgenommen. Der Ausfall der Färbung hängt stark von der Vorbehandlung des Präparates ab. Die verschiedenen Stadien der Schleimbildung liefern verschiedene Färbungen. Vielfach färbt sich der Schleim „metachromatisch“, d. h. in einem anderen Farbton als z. B. die Kerne in demselben Präparat. Dieser Farbton entspricht dem geringeren Dispersitätsgrad des Farbstoffes (s. S. 37 u. 54). Bei Thionin und Toluidinblau ist die Lösung mit der geringen Dispersion (größere Teilchen) violett, die mit der stärkeren Dispersion blau. Setzt man z. B. zu einer blauen Toluidinblaulösung eine konzentrierte Salzlösung, so „salzt“ man einen Teil des Farbstoffes aus, die Flocken sind violett und auch die Lösung geht nach violett über. Ebenso ist beim Saffranin die gröbere Dispersion gelb, die feine rot. Alle diese Farbstoffe ergeben nicht rein molekulare, sondern immer teilweise oder ganz kolloidale Lösungen.

Schleim und z. B. Knorpel haben die Besonderheit, den Farbstoff in der grobdispersen Form zu binden.



Durch solche Reaktionen kann man die betreffenden Körper im Präparat aufsuchen. Es ist jedoch nicht möglich, die chemische Beschaffenheit eines Granulums oder gar irgendeines unbekanntes Gebildes durch derartige Färbungen allein zu bestimmen. Daher geht es auch nicht an, ohne eigentliche chemische Untersuchung des Organes und seiner Bestandteile chemische Begriffe und physiologisch-chemische Theorien auf dem Ausfall des Fixationsfärbungsbildes aufzubauen.

Der Ausfall der Färbung ist von vielerlei Umständen abhängig. Die chemische Natur des Objektes ist einer davon. Ebenso wichtig ist die physikalische Beschaffenheit, die Art der Fällung durch das Fixierungsmittel. Chemischer Aufbau, physikalisch-chemischer Zustand der Bestandteile und die Methode, nach der das Präparat hergestellt wurde, wirken in einer Weise zusammen, in die wir nur unvollkommen Einblick haben.

Bewegt man sich auf einem auch auf andere Weise, als nur durch histologische Färbungen bekannten Gebiet, so kann man sehr wohl spezifischen Färbemethoden vertrauen, und diese leisten zur Klarstellung des Aufbaues von Organen vorzügliches (Bindegewebe,

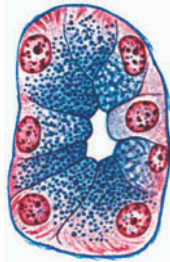


Abb. 153a. Seröses Drüsenendstück mit Zymogenkörnchen.



Abb. 153b. Muköser Schlauch und seröses Ende. Glandula submaxillaris. Mensch, nach Heidenhain 1921. 635 mal.

elastische Fasern, Knorpel, Schleim, Nerven). Es ist nur sehr schwierig, dem Werdegang derartiger Gebilde durch Färbungen nachzugehen. Nur physikalisch-chemisch scharf charakterisierte Gebilde lassen sich auch durch Färbeverfahren scharf charakterisieren. Darum kann man vielleicht die erste Spur des fertigen Gebildes (z. B. eine Fibrillenart) darstellen, niemals aber dessen Vorstufen. Aus dem rötlichen oder bläulichen Farbton irgendeines Gebildes läßt sich der Schluß niemals ziehen, es sei ein Stadium der physiologisch-chemischen Umwandlung (Aufbau oder Abbau) eines Teiles, der sich durch ein spezifisches Färbeverfahren, durch eine rote oder blaue Färbung von den anderen Bestandteilen des Präparates abheben läßt. Wir werden bei der Erörterung der Bindesubstanzen auf diese Ausführung zurückkommen.

Die in den Schleimdrüsen sichtbaren Sekretmassen färben sich verschieden. Die neu entstandenen Granula pflegen den Farbstoff stark zu speichern. Ältere färben sich weniger. Es ist wahrscheinlich, daß das auf der Wasseraufnahme, Verquellung, der Granula beruht. In frischen Schleimdrüsen sind nur Granula vorhanden, die homogene, fadenziehende Schleimmasse entsteht erst außerhalb der Zelle durch Berührung mit Wasser (auch durch viele wässrige Fixierungsmittel).

**90. Entleerung der Drüse.** Die Herausbeförderung des Drüsensekretes aus dem Kanalsystem kommt im allgemeinen durch den „Sekretionsdruck“ zustande, d. h. der Stoff- — vor allem der Wasserstrom — geht unter einem gewissen Druck von der Basis nach der Lichtung durch die Zellen hindurch.

So wird das Sekret erst aus der Zelle, dann aus der Lichtung herausgeschoben. Bei manchen Drüsen kann dieser Vorgang durch Muskelemente verstärkt werden. Es wird durch deren Kontraktion vor allem eine schnelle, gewaltsame

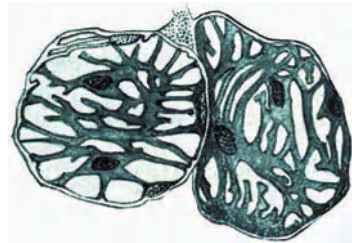


Abb. 154. Korbzellen aus v. Ebner (Koellikers Handb. Bd. 3) 1902.



Entleerung des Sekretes bewirkt (Schweißausbruch). Glatte Muskelzellen finden sich bei den Schweißdrüsen innerhalb der Membrana propria, zwischen dieser und dem Epithel. Ähnliche, jedoch verzweigte Gebilde (Korbzellen) sind in gleicher Lage bei den Speicheldrüsen vorhanden (Abb. 154). Die Prostata besteht zu einem guten Teil ihrer Masse aus vorwiegend glatter Muskulatur. Auch wirken zuweilen Muskeln der Umgebung (Cowpersche Drüsen, Bartholinische Drüsen) mit, die Drüse zu entleeren. Muskeln der Ausführungsgänge können durch eine Art von Peristaltik die Ausstoßung des Sekretes herbeiführen (Ejakulation des Sperma).

#### Literatur.

a) Lehr- und Handbücher: 1. S. Stricker u. a.: Handb. der Lehre von den Geweben des Menschen. Bd. 2. Leipzig 1871. — 2. Toldt: Lehrb. d. Gewebelehre. 3. Aufl. 1888. — 3. Koelliker: Handb. d. Gewebelehre d. Menschen. 6. Aufl., Bd. 1 (Koelliker) 1889; Bd. 2 (Koelliker) 1896; Bd. 3 (v. Ebner) 1902. — 4. Ellenberger, W.: Handb. d. vergl. mikroskop. Anat. d. Haustiere. 3 Bde. 1906 (L!). — 5. Stöhr: Lehrb. d. Histologie. Zahlreiche Auflagen, letzte von v. Moellendorff, Jena 1922. — 6. Schaffer: Lehrb. d. Histol. u. Histogenese. 2. Aufl. Leipzig 1922. — 7. Fürbringer: Lehrb. d. Anat. d. Menschen (Gegenbaur-Fürbringer). Bd. 1. Leipzig 1909 (L.). — 8. Behrens, Kossel, Schiefferdecker: Die Gewebe des menschlichen Körpers 1891 (L.). — 9. Schneider, K. C.: Lehrb. d. vergl. Histol. Jena 1902 (L.). — 10. Oppel: Lehrb. d. vergl. mikroskop. Anat. d. Wirbeltiere. Bd. 1. Jena 1896, Bd. 7. 1914 (L!). — 11. Landois-Rosemann: Lehrb. d. Physiol. d. Menschen. 16. Aufl. Berlin 1919, viele histol. Angaben (L!).

b) Epithelien und Drüsen: 1. His, W.: Die Häute und Höhlen des Körpers, Rede 1865, Neudruck, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1903, anatom. Abteilg. — 2. Merkel: Epithelium, Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 18. 1910 (L!). — 3. Warren H. Lewis: The adhesiv quality of cells. Anat. Rec. Vol. 23. 1922 (L.). — 4. Derselbe: Endothelium in Tissue Cultures. Americ. Journ. of anat. Vol. 30. 1922 (L.). — 5. Evans, H. M.: The physiology of Endothelium. Anat. Rec. Vol. 8. 1914. — 6. Weidenreich: Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 56. 1900 (L.). — 7. Notkin: Über das Harnblasenepithel des Menschen. Anat. Hefte. Bd. 58. 1920 (L.). — 8. Schmidt: Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen im polarisierten Licht. Arch. f. Zellforsch. Bd. 16. 1921 (L.). — 9. Maximov: Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 58. 1901 (L!). — 10. Noll: Morphologische Veränderungen der Tränen-drüse bei der Sekretion. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 58. 1901 (L.). — 11. Heidenhain: Plasma und Zelle. Bd. 1, S. 1. Die Granula, 327 (L!). — 12. Derselbe: Über die teilungsfähigen Drüsen-einheiten oder Adenomeren. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 49. 1921 (L.). — 13. Derselbe: Über die Entwicklung der menschlichen Niere. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 97. 1923 (L.). — 14. Metzner: Die histologischen Veränderungen der Drüsen bei ihrer Tätigkeit. In Nagel, Handb. d. Physiol. d. Menschen. Bd. 2, S. 899. 1907 (L.).

## Gewebe und Organe der physiologischen Systeme.

### Der mechanische Apparat.

### Der statisch-kinematische Apparat, Binde- und Skelettsubstanzen.

#### Allgemeiner Aufbau und Leistungen.

91. Das embryonale Bindegewebe, seine Zellen. Wir hatten früher (S. 122 bis 123) die Entstehung des Mesenchyms aus den mesodermalen Primitivorganen und seine Schicksale geschildert. Vorzüglich sind es die medialen Teile der Ursegmente (Sklerotome), die diese Zellmassen liefern (Abb. 155), aber auch Teile der Ursegmentstiele und die Seitenplatten beteiligen sich, letztere ohne ihren epithelialen Verband aufzugeben, der als Auskleidung der Leibeshöhle erhalten bleibt.

Das embryonale Bindegewebe (sekundäres Mesenchym, S. 123) geht aus jenen auswandernden Zellmassen hervor. Es ist die erste Stützsubstanz des

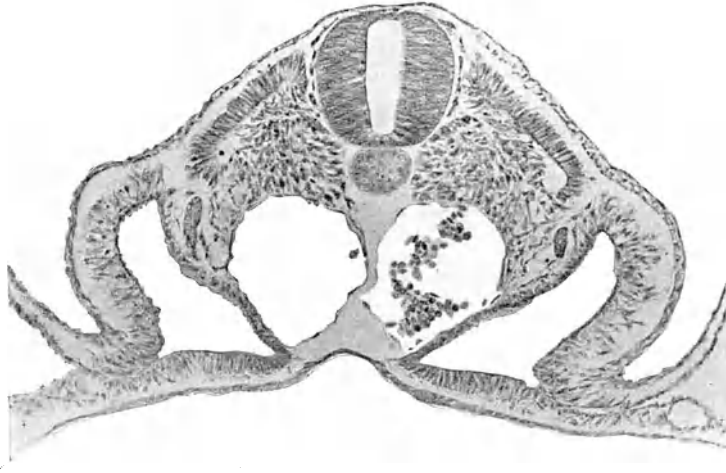


Abb. 155. Querschnitt durch die Halsregion eines 72 Stunden bebrüteten Entenembryos; Auflösung der Ursegmente zum Mesenchym. Phot. 175 mal.

Körpers, zugleich der Mutterboden aller ihrer verschiedenen ausgebildeten Formen. Es schiebt sich überall zwischen die Organanlagen ein, umhüllt sie und bildet so ein Negativ aller übrigen Organformen (Abb. 98).

Das Mesenchym ist ein Netzwerk verzweigter Zellen (Abb. 59), deren Ausläufer sich untereinander verbinden. Es wird meist als Synzytium bezeichnet. Jedoch wird man den Befunden an gefärbten Mikrotomschnitten die letzte Entscheidung darüber nicht lassen, sondern dem Studium des lebenden Objekts. Das embryonale Bindegewebe ist von allen tierischen Geweben dasjenige, das am besten außerhalb des Körpers in einem geeigneten Nährmedium gedeiht<sup>1)</sup>. Schon wenige Stunden nach der Herstellung einer solchen Kultur erscheinen seine Zellen außerhalb des explantierten Stückes und breiten sich im Kultur-

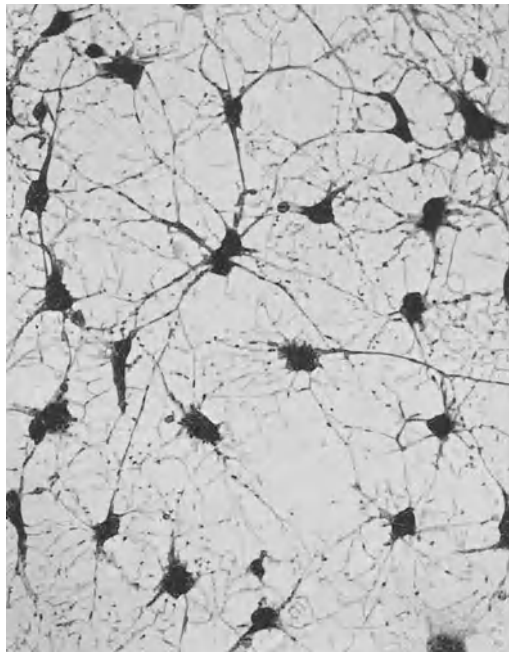


Abb. 156. Aus einer 2 Tage alten Kultur von Mesenchymzellen. Technik s. Abb. 126. Nach W. H. Lewis: Anat. Record 23. 1922. Reproduktion nach dem Originalphotogramm.

<sup>1)</sup> Als solche dient Blutplasma derselben Tierart (fest), oder eine Bouillon aus Muskeln derselben Tierart, verdünnt mit einer Ringerlösung, der 0,5% Dextrose zugesetzt ist (Locke-Lewis-Lösung) (flüssig). Vergl. auch S. 47.

medium aus (Abb. 156, 157). Bei ständiger Überimpfung auf frisches Nährmedium lassen sie sich beliebig lange weiter züchten (10 Jahre und länger). Schon die Leichtigkeit des Auswanderns aus dem frischen Explantat zeigt, daß die Elemente sich leicht aus dem Netz lösen können. Ihr Benehmen in der Kultur läßt nur Einzelzellen erkennen (Lewis 22)<sup>1)</sup>, die lange, sich verzweigende Fortsätze ausschießen und die sternförmige Gestalt annehmen, die sie auch im Gewebe haben. Die Ausläufer kleben an festen Gegenständen an,

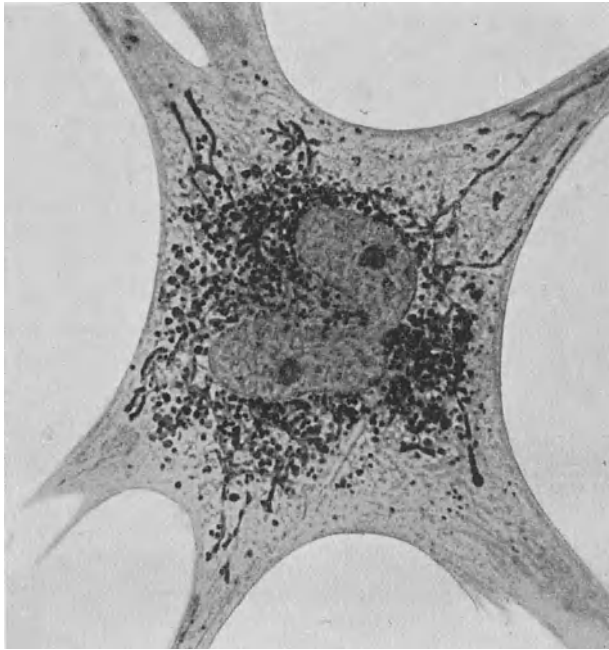


Abb. 157. Aus einer 13 Tage alten Kultur von Mesenchymzellen. Einzelne Zelle, Mitochondrien und Neutralrotgranula. Technik s. Abb. 156. Nach einem Originalphotogramm von W. H. Lewis.

am Deckglas, an toten Partikelchen, an den Körnern und Fortsätzen benachbarter Zellen. Sie können sich jederzeit wieder lösen und nach anderen Seiten bewegen, ganz ähnlich wie die Pseudopodien eines weißen Blutkörperchens (Abb. 41) oder eines filipoden Rhizopoden (Abb. 24). Wenn sich Zellausläufer berühren, und scheinbar verschmelzen, so findet doch niemals ein Austausch von Körnchen, Vakuolen oder Plastosomen (Abb. 157) statt, wie in einer einheitlichen Protoplasma-masse. Man wird deshalb mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, daß auch im embryonalen Körper das Netz der Bindegewebszellen aus ge-

trennten und nur verklebten Zellen besteht, die im übrigen aber amöboid beweglich sind. Dafür spricht auch, daß bei der Teilung (S. 89) eine wirkliche Durchschürung des Zelleibes erfolgt und die Fortsätze dabei erst eingezogen, später wieder ausgestreckt werden. Wir werden deshalb von einem mesenchymalen oder embryonal-bindegewebigen Netz sprechen und stellen seine Natur als Synzytium als zweifelhaft hin.

**92. Die Grundsubstanz.** Die Masse innerhalb der Netzmaschen, zwischen den Zellen, bezeichnen wir als Grund- oder Interzellulärsubstanz. Sie geht unmittelbar aus jener Flüssigkeit hervor, die zwischen den Primitivorganen sich befindet, solange ein Mesenchym nicht besteht. Deren Masse ist aber jedenfalls sehr gering; die an Schnitten sichtbaren Spalträume (Abb. 19 und 99) sind jedenfalls durch die Herstellung des Präparates außerordentlich erweitert. Welche physikalische Beschaffenheit die Grundsubstanz des

<sup>1)</sup> Für die Überlassung zahlreicher Originalphotogramme nach Kulturen bin ich Herrn Prof. Lewis in Baltimore zu Dank verpflichtet.

embryonalen Bindegewebes hat, ist schwer zu entscheiden. Das ganze Gewebe wird auch „Gallertgewebe“ genannt, aber dieser Ausdruck gilt für die Beschaffenheit des Gewebes im ganzen. Es ist sicher, daß ein System, das aus mikroskopischen Maschen einer gallertigen Substanz und einem darin befindlichen, kapillar festgehaltenen, nicht sehr dünnflüssigen Sol aufgebaut ist, die Konsistenz einer Gallerte haben muß. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß im Amnion-, vorzüglich im Säugetierembryo, der innerhalb seiner Eihüllen im Amnionwasser schwimmt und in der ersten Zeit seines Daseins keinerlei besonderen mechanischen Einwirkungen ausgesetzt ist, diese Grundsubstanz ein wirkliches Sol ist. Auch an Amphibienlarven, die frei im Wasser schwimmen, ist das für große Teile unseres Gewebes sicher der Fall. Sicher ist aber auch, daß bei diesen Larven an anderen Stellen durch Verfestigung des Sols zu einer mehr oder minder steifen Gallerte eine festere Beschaffenheit des Gewebes herbeigeführt und eine nahezu knorpelartige Konsistenz erzielt wird (Kiemenstrahlen). Solche Stellen färben sich nach Art des Schleimes und Knorpels und man darf wohl vermuten, daß hier Schleimkörper besonders reichlich anwesend sind. Auch an anderen Stellen des Gewebes sieht man in den Maschen Gerinnsel liegen, die eine gleiche Färbung annehmen. Bei Amnionembryonen ist das nur an wenigen Stellen der Fall. Die Anwesenheit größerer Mengen von Schleimkörpern hängt jedenfalls mit der größeren Festigkeit der Grundsubstanz zusammen.

Die Grundsubstanz enthält sicher Eiweißkörper in reichlicher Menge und man wird annehmen, daß ihre Beschaffenheit — Sol, Gallerte — auch unter physiologisch wechselnden Bedingungen sich ändert. Diese Beschaffenheit ist für den Stoffverkehr im Embryo nicht ohne Bedeutung. Das embryonale Bindegewebe vermittelt in seiner Grundsubstanz den Stoffverkehr der Primitivorgane und Organanlagen von und nach den Gefäßen (vgl. auch S. 171). Ein Sol strömt dabei im ganzen, läßt auch die größeren Moleküle, Submikronen und Mikronen wandern, eine Gallerte wirkt wie ein Ultrafilter und läßt nur Wasser und kleine Moleküle und Ionen durchtreten, wenn nicht vorgebildete weite Bahnen darin vorhanden sind.

In der Grundsubstanz tauchen sehr bald Fasern auf, vor allem kollagene Fasern (Abb. 158, 159). In diesem Zustand, dichte Zellnetze mit Grundsubstanz und Fasern, verharrt das Gewebe lange Zeit, bis es schließlich in das faserreichere und zellärmere Bindegewebe des jugendlichen und erwachsenen Körpers unmerklich übergeht.

Das Gewebe des Nabelstranges (Whartonsche Sulze) wird gewöhnlich als Typus des Gallertgewebes oder embryonalen Bindegewebes beschrieben. Vielleicht ist hier die Grundsubstanz wirklich gallertig, was auch der, größere Widerstandsfähigkeit erfordernden, Aufgabe des Gewebes entsprechen würde. Man kann in ihr basophile Gerinnsel zwischen

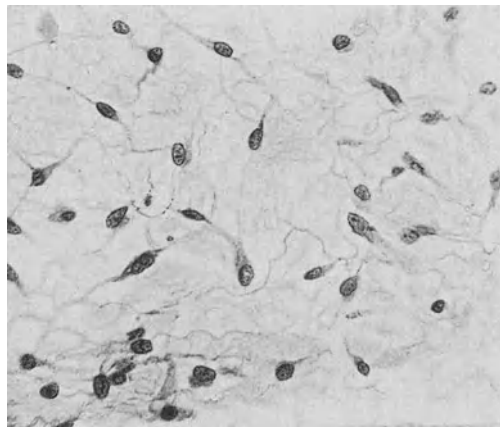


Abb. 158. Lockeres embryonales Bindegewebe mit Zellen und Fasern, Gewebe unter der Fascia superficialis an der Außenseite des Oberschenkels eines 15 cm langen Schweinefötus. Säurealizarinblau, Mallory. Phot. Kerne überzeichnet, 270 mal.

den Zellen und Fasern nachweisen. Muzin ist aus dem Nabelstrang nachgewiesen, er enthält auch eine bemerkenswerte Menge von Siliziumverbindungen. Das Gewebe ist in der Nähe der Gefäße faser- und zellreich, unter dem Epithel sehr locker (Abb. 159).

Die Anordnung der Zellnetze im embryonalen Bindegewebe wechselt. Vielfach sind die Zellausläufer rundlich und das Gewebe nach allen Richtungen gleichmäßig entwickelt. An anderen Stellen, Subkutis von Föten aus dem



Abb. 159. Lockere Gewebepartie aus dem sog. Gallertgewebe des Nabelstranges von einem menschlichen Fötus im 7. Monat. Säurealizarinblau, Mallory, Fasern blau, Zellen rot, P. 590 mal.

Bewegungen ausreichen, bei jenen derbe Stricke und Balken eingezogen werden müssen, damit das Ganze einen genügenden Widerstand und Zusammenhalt hat. Wir werden den mechanischen Apparat kleiner Tiere also vielfach anders gebaut finden, als den großer und das prägt sich vor allem in der Ausbildung spezifischer mechanischer Gewebeformen aus.

**94. Die Fasern der Bindesubstanz.** Die mechanische Leistung der Bindesubstanzen wird durch die Grundsubstanz<sup>1)</sup> vollzogen, vorzüglich

<sup>1)</sup> Wir verwenden das Wort Grundsubstanz so, daß einmal alles, was sich zwischen den Zellen befindet, damit bezeichnet wird. Diese Bedeutung ist vor allem für die

3.—4. Monat, bildet das Netz Lamellen, die parallel oder in spitzen Winkeln zur Oberfläche verlaufen.

**93. Ausgestaltung der embryonalen Gewebe.** Wir hatten gesehen, daß das embryonale Bindegewebe ein Negativ aller Organformen bildet. Das ganze System hängt in sich zusammen und dasselbe gilt auch im erwachsenen Körper für das ganze System des Bindegewebes. In dieses Gebäude von Platten, Wänden und Pfeilern wird der mechanische Apparat hineingebaut, in ihm kristallisieren gleichsam die Konstruktionselemente, die Knochen, Knorpel, Bänder usw. aus, aus denen der statisch-kinematische Apparat des Körpers besteht. Sie werden in der Ontogenese zuerst als Verdichtungen des Mesenchyms sichtbar, als Zellanhäufungen, die unscharf gegen die Umgebung abgegrenzt sind. Man pflegt sie als Blasteme zu bezeichnen (vgl. S. 122).

Für die Ausgestaltung dieses Apparates ist nun nicht nur die Art der mechanischen Beanspruchung maßgebend, sondern auch die absolute Größe der angreifenden Kräfte. Es ist bekannt, daß wenn die Länge eines Gegenstandes größer wird, seine Flächen im Quadrate, seine Raumgehalte, denen die Masse entspricht, im Kubus der Längenzunahme wachsen. Die Tragfähigkeit der Konstruktionsteile ist den Querschnitten der Konstruktionsteile proportional. Ein doppelt so großes Tier ist aber 8mal so schwer. Daraus wird verständlich, daß große Tiere eine viel ausgebildete statische (und teilweise auch kinematische) Konstruktion brauchen, als kleine, daß, wo bei diesen ein lockeres Gewebe, ein Paar Fasern des gewöhnlichen Bindegewebes zum Tragen, Stützen und Übertragen von

durch Fasern, deren wir zwei Arten zu unterscheiden haben. Die eine kommt in allen Binde-Substanzarten vor, während die andere zwar weit verbreitet ist, aber am Aufbau der Grundsubstanz weder des Knorpels noch der Knochen oder der Sehnen, regelmäßig teilnimmt. Wir wollen sie mit den gebräuchlichen Ausdrücken als kollagene und als elastische Fasern bezeichnen. Von diesen bildet die erstere das eigentliche Bauelement fast aller Binde- und Skelettsubstanzen (bis auf die elastischen Bänder).

Um sich beide Faserarten zur Anschauung zu bringen, untersucht man am besten das lockere Gewebe zwischen den Muskeln. Auch fettarme Teile des Unterhautbindegewebes sind geeignet. Man stellt sich ein sog. künstliches Ödembläschen her, indem man die Nadel einer mit Ringerlösung gefüllten Injektionsspritze, z. B. unter das Perimysium eines Muskels einsticht, ein wenig der Lösung aus der Spritze drückt und so ein kleines Bläschen erzeugt, das man mit einer Schere abkappt und unter das Deckglas bringt <sup>1)</sup>. Solche Präparate zeigen das lebensfrische Gewebe mit seinen Fasern und Zellen. Sie eignen sich vorzüglich zum Studium im Dunkelfeld, wobei man sich eines Paraboloidkondensators bedient <sup>2)</sup>,

Die meisten der sichtbaren Gebilde sind kollagene Fasern (Abb. 160, 161, 162), leicht gewellte, dickere und dünnere Stränge, die sich vielfach überkreuzen und auch verzweigen. Sie sind fein gestreift und haben am meisten Ähnlichkeit mit einer Haarlocke. Sie sind

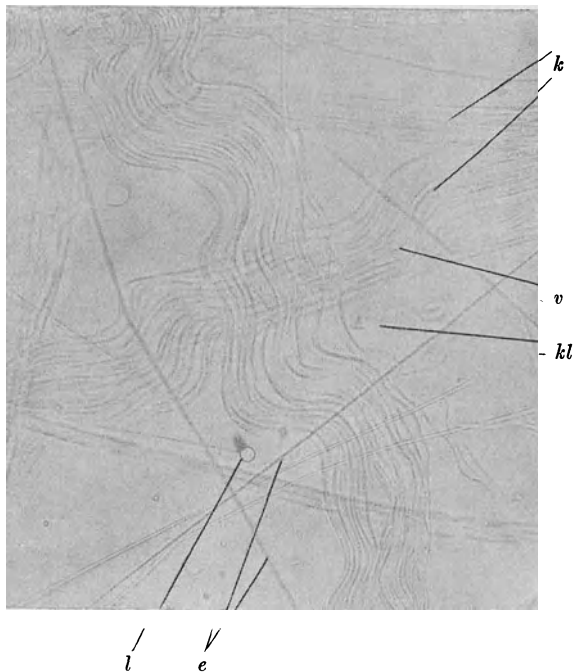


Abb. 160. Hund, Fasern des Bindegewebes, lebensfrisch. Perimysium, Ödembläschen mit Ringerlösung (s. nebenstehenden Text). Zwei gekreuzte kollagene Fibrillenbündel, Hellfeld, starke Ablendung 200 mal. Phot.; *e* elastische Faser, *k* kollagene Faser, *kl* Klasmatozyt (undeutlich), *v* Verzweigung der kollagenen Faser, *l* Luftblase.

aus feineren Elementen aufgebaut, den kollagenen Fibrillen. Diese sind sehr dünne, niemals verzweigte, langgestreckte Gebilde, ihre Dicke beträgt weniger als  $0,2 \mu$ , liegt also an der Grenze der genauen Abbildungsmöglichkeit. Ihre Länge ist unbekannt. Sie brechen das Licht nur wenig stärker, geformten Binde-Substanzen, Sehne, Knorpel, Knochen gültig. Für das ungeformte, speziell das lockere Bindegewebe hat man in dieser Grundsubstanz die Fasern von dem dazwischen Befindlichen zu unterscheiden. Letzteres nennen wir Grundsubstanz im engeren Sinne, oder Grundsubstanz schlechthin. Kittsubstanz ist das, was die Fibrillen in der Faser zusammenhält. Über Interfibrillarsubstanz siehe Knochen.

<sup>1)</sup> Für Fasern im Dunkelfeld stark quetschen, umranden mit Wachs oder Vaseline.

<sup>2)</sup> Ein Kardioidekondensator ist wegen der erforderlichen geringen Schichtdicke und des kleinen beleuchteten Feldes nicht zu verwenden. Vorteilhaft ist dabei ein „Hell-Dunkelfeldkondensator“, der zwischen Hell- und Dunkelfeld abzuwechseln gestattet.

als die Grundsubstanz, in die sie eingelagert sind. Frisches Bindegewebe des Menschen ist fast durchsichtig.

Die Faser zerfällt bei bestimmter Behandlung in ihre Fibrillen. Wir nennen also kollagene Faser ein Bündel aus kollagenen Fibrillen. Verzweigung und Verbindung der Fasern wird durch Auseinanderweichen und An-

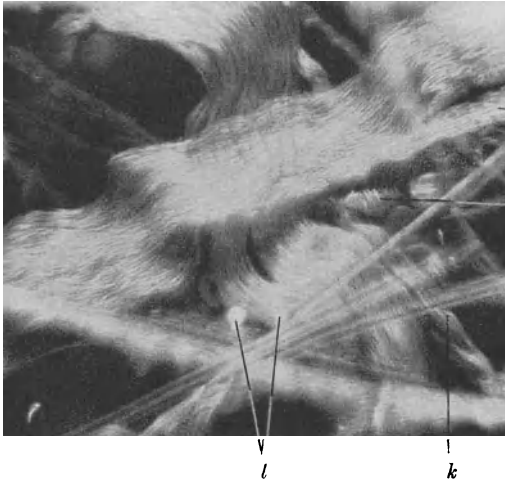


Abb. 161. Dasselbe Präparat wie 162 im Dunkelfeld, Phot. 200 mal.

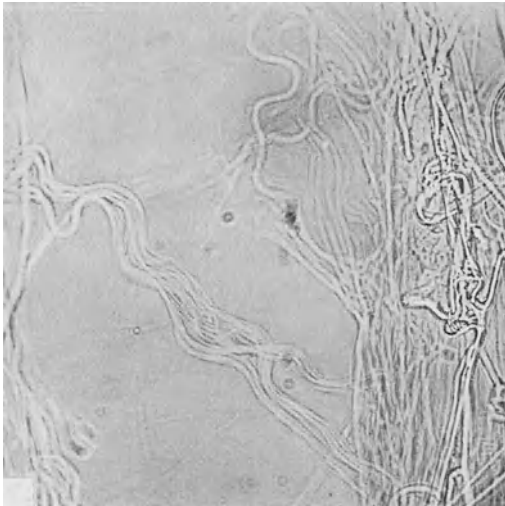


Abb. 162. Mensch, Fasern des Bindegewebes, intermuskuläres Bindegewebe. Künstliches Ödembläschen. Hellfeld starke Abblendung. 400 mal, Phot. Die Abbildung zeigt ein dünnes, sich teilendes kollagenes Fibrillenbündel, in der rechten Hälfte derbe elastische Fasern in hoher (*h*) und tiefer (*t*) Einstellung.

einanderlagern der Fibrillen hervorgerufen (Abb. 160).

Die elastischen Fasern sind dünner als die meisten kollagenen Fibrillenbündel; im Gegensatz zu diesen optisch leer, homogen. Der Eindruck, den sie im mikroskopischen Bilde hervorrufen, ist etwa dergleiche, wie der eines Glasstabes oder Glasfadens. Sie sind also nicht aus Fibrillen aufgebaut. Sie sind ferner verzweigt. Bei näherer Prüfung zeigt sich, daß alle Verzweigungen ineinanderlaufen, die Fasern also Teile eines Netzes sind. Die Netzmaschen können weit sein, mit dünnen Fasern oder eng mit dicken Fasern, ja das Netz kann in eine Platte mit Löchern übergehen (gefensterte Membran), die aber allseitig mit richtigen Fasern zusammenhängt, also nur ein besonders ausgebildeter Teil des Netzes ist (Abb. 163, 164, 165). Es ist wahrscheinlich, daß die gesamte elastische Substanz des Körpers ein zusammenhängendes Netz ist. Jedenfalls kommen natürliche Faserenden nicht zur Beobachtung. Die in den Präparaten vorkommenden sind künstlich und eingerollt, die entspannten Fasern spiralig gewellt. Der allseitige Zusammenhang des Netzes hält seine Spannung aufrecht.

**95. Optisches und chemisches Verhalten der kollagenen Faser.** Fast alle physikalischen und chemischen Untersuchungen der



kollagenen Faser sind an Sehnen angestellt. Diese sind Gebilde aus ganz eng gepackten kollagenen Fibrillen mit Zellen dazwischen und so für derartige Untersuchungen besonders geeignet. Die kollagenen Fasern haben eine weiße Farbe, daher der Name „weißes Bindegewebe“ für das an ihnen reiche gewöhnliche Bindegewebe.

Ein wesentliches Kennzeichen der kollagenen Fibrille ist ihre Doppelbrechung. Sie sind positiv einachsig doppelbrechend, die optische Achse entspricht der Fibrillenachse. Ein Sehnenlängsschnitt ist also zwischen gekreuzten Nikols dann hell, wenn er die Nikolebenen unter  $45^\circ$  schneidet (Abb. 166). Über dem Gipsplättchen Rot I zeigt er parallel zu dessen optischer Achse die Additionsfarben, also Blau oder Grün, senkrecht dazu die Subtraktionsfarbe, Gelb oder Orange, wenn er ohne das Plättchen Weiß

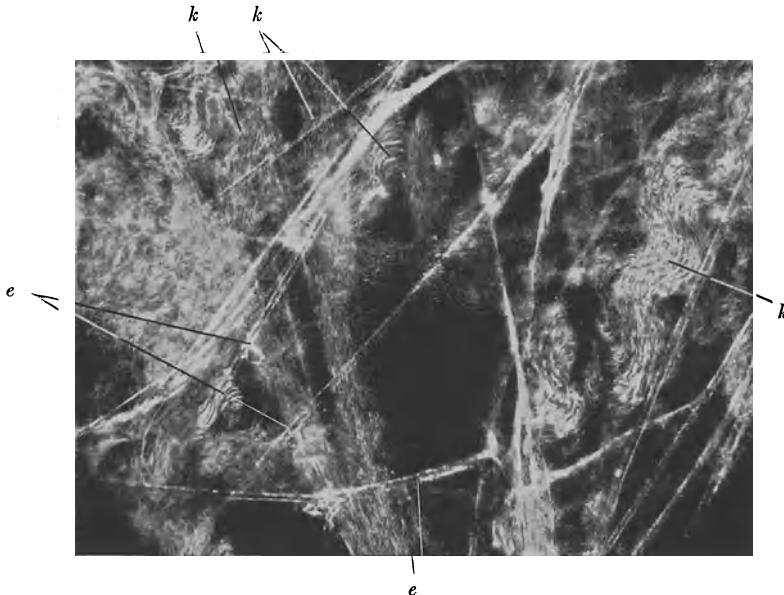


Abb. 163. Fasern des Bindegewebes im Dunkelfeld, dasselbe Objekt wie Abb. 162. 400 mal, Phot. *e* elastische, *k* kollagene Fasern.

oder Grau erster Ordnung zeigt <sup>1)</sup>. Ein Schnitt senkrecht zur Achse der Fibrillen erscheint in allen Stellungen zwischen gekreuzten Nikols dunkel, Aufhellungen lassen sich unschwer auf schief durchschnittenen oder umgekippte Fibrillenbündel zurückführen.

Hat man einen Ring aus kollagenen Fibrillen vor sich, in dem die Fibrillen zirkulär (tangential) verlaufen, so erscheint zwischen gekreuzten Nikols ein „negatives Kreuz“, d. h. vier Stellen sind ganz dunkel, die, an denen der Ring die Nikolebenen schneidet, vier Stellen dazwischen maximal hell (Abb. 167). Negativ heißt das Kreuz wegen seines Verhaltens über dem Gipsplättchen. Legt man dieses unter  $45^\circ$  ein, so erscheint der Ring dort, wo er die Ebenen der Nikols schneidet in der Farbe des Untergrundes (rot), dort, wo er die Achse des Gipsplättchens schneidet in der Subtraktionsfarbe, in der Entfernung von  $90^\circ$  von diesen Stellen in der Additionsfarbe. Diese optischen Erscheinungen ermöglichen mittels des Polarisationsapparates die Verlaufsrichtung kollagener Fibrillen in den Organen festzustellen.

Die Doppelbrechung der kollagenen Fibrillen erhält sich, wenn man das Gewebe mit Alkohol, Formol, Pikrinsäure, Sublimat behandelt. Sie geht verloren bei Behandlung

<sup>1)</sup> Über den Gebrauch des Polarisationsapparates siehe den Anhang, Mikroskopische Technik, oder Ambronn, loc. cit. S. 18.



mit Chromsäure und chromsauren Salzen. Dies zu wissen ist wichtig, wenn man fixiertes Material untersucht. Weiter kehrt sich die Doppelbrechung um, sie wird negativ, wenn man sie mit Phenolen behandelt. Über dem Gipsplättchen erscheint dann bei parallel laufenden Achsen von Gips und Sehne die Subtraktionsfarbe, bei senkrechter Kreuzung der Achsen die Additionsfarbe. Wäscht man die Phenole z. B. mit Xylol gut und vollständig aus, so erscheint wieder die normale positive Doppelbrechung. Auch das ist wichtig zu wissen, wenn man Schnitte untersucht, die mit Karbol-Xylol oder Nelkenöl aufgeheilt sind.

In allen Körpern tritt bei Zug- und Druckbelastungen Doppelbrechung entsprechend dieser Belastung auf. So wird auch bei zugbelasteten Sehnen die Doppelbrechung stärker. Keineswegs ist aber die Doppelbrechung des unbelasteten Materials an sich auf irgendwelche Spannungen in ihr zurückzuführen. Nach den Untersuchungen Ambrons ist eine solche Doppelbrechung immer durch eine besondere molekulare Struktur des Materials zurückzuführen. Die Moleküle und Molekülguppen<sup>1)</sup> liegen in regelmäßiger Ordnung zueinander (Raumgitterstruktur). Eine solche Struktur ist, gleichgültig wie der Körper sonst beschaffen ist, als kristallähnliche Struktur zu bezeichnen. Die kollagene Fibrille hat also eine solche Struktur. Dasselbe gilt für alle festen (widerstehenden, S. 165) Substanzen, insbesondere Fasern, des Pflanzen- und Tierreichs, Zellulose, Seide, Spinnenfäden<sup>2)</sup>, das Horn der Epidermis (s. Abb. 138). Die elastisch nachgebende „elastische“ Faser ist bemerkenswerterweise nicht doppelbrechend (entspannt). Sie hat also höchstwahrscheinlich keine solche regelmäßige Molekularstruktur. Das hängt wohl auch damit zusammen, daß Kristalle nur geringe elastische Formänderungen erleiden können. Bei stärkerer Deformation gehen sie eine Änderung der Molekularstruktur ein, indem die Bausteine längs vorgebildeter Flächen aufeinander gleiten<sup>3)</sup>.



Abb. 164. Netz elastischer Fasern aus dem Lig. flavum des Menschen, Alkoholpräparat vom Seizersaal, Gefrierschnitt, in 5% NaOH gekocht, in Wasser ungefärbt untersucht. Teil des Netzes mit den Netzknoten. 440 mal P.

Muzin dargestellt werden. Die Faser läßt sich dann durch Schütteln und Zupfen leicht in die Fibrillen zerlegen. Dasselbe läßt sich durch konzentrierte Pikrinsäure bei längerer Einwirkung erreichen.

Als reines Kollagen pflegt man Sehnen zu bezeichnen, die man durch Behandeln mit Wasser, Kalkwasser, Alkohol, Äther und Trypsinverdauung von fremden Bestandteilen gereinigt hat. Man rechnet es zu den Albuminoiden oder Gerüsteiweißkörpern, die durch Unlöslichkeit in Wasser und verdünnten Salzlösungen, chemische Resistenz gegen Alkalien und Säuren und ihre Verwendung zu mechanisch wirksamen Gebilden im Tierkörper ausgezeichnet sind. Analytisch ist wichtig, daß gewisse Aminosäuren, die am Aufbau der echten

<sup>1)</sup> Untereinander gleiche und gleichgerichtete Moleküle.

<sup>2)</sup> Röntgendiagramm. Die Naturwissenschaften 1923.

<sup>3)</sup> Vgl. Naturwissenschaften 1923. S. 177 ff.

Eiweißkörper teilnehmen, fehlen (Tyrosin, Tryptophan), Glykokoll sehr reichlich darin enthalten ist. Sie entstehen wahrscheinlich durch Abbau der echten Eiweißkörper<sup>1)</sup>.

Das Kollagen hat seinen Namen davon, daß es sich beim Kochen in Leim verwandelt, d. h. sich löst und die Lösung beim Erkalten zu einer Gallerte erstarrt. Nicht alle Bindegewebsarten liefern in gleicher Weise Leim und vor allem läßt sich aus jungem embryonalen Bindegewebe kein Leim gewinnen, auch wenn schon Fasern vom allgemeinen Charakter der kollagenen Fasern darin sichtbar sind. Man hat deshalb solche Fasern präkollagene Fasern genannt (siehe S. 168). Der Name Kollagen ist also nicht immer bezeichnend. Ihn

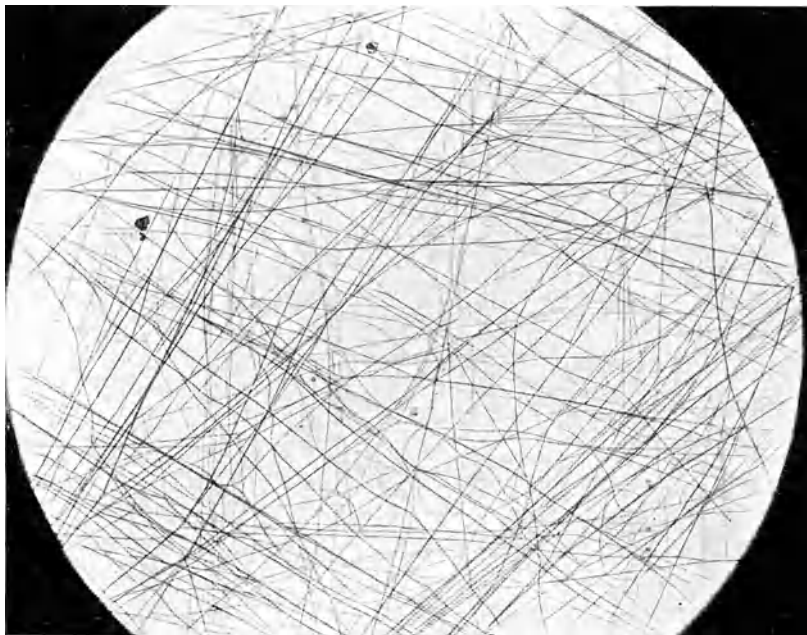


Abb. 165. Netz elastischer Fasern aus dem Unterhautbindegewebe vom Rind, halbtrockenes Zupfpräparat, Färbung mit saurem Orizin. Präparat von B. Henneberg, Gießen. 138 mal, Phot. Der schwarze Fleck links ist eine Verunreinigung im Präparat. Die geschlängelten Fasern sind durch Zerreißen entspannt. Die Verzweigungen an den stumpfwinkligen Knickungen zu erkennen.

zu ändern liegt indessen kein Grund vor. Derartige chemisch-physikalische Bezeichnungen sind mehr oder minder Eigennamen, die die Natur der damit gemeinten Körper nicht genau zu bezeichnen brauchen.

Es wäre verwunderlich, wenn ein so kompliziertes Gebilde, wie die kollagene Fibrille, überall gleich wäre. Gerade wie es außerordentlich verschiedene Arten von Stärke und vor allem geformter Stärke, Stärkekörnern, gibt, wird es auch verschiedene Arten kollagener Fibrillen geben. Wie das Stärkemolekül aus zahlreichen Glukosemolekülen in sehr verschiedener Weise aufgebaut sein kann, wie ferner in dem sphäritischen Kristallgebilde, das wir Stärkekorn nennen, diese Moleküle mit Wasser und anderen Dingen wiederum verschieden zusammentreten können, so müssen wir dasselbe von der kollagenen Faser annehmen, die mit einem Stärkekorn so viele Übereinstimmungen aufweist. Die kollagene Fibrille ist aus einer Substanz der Eiweißklasse aufgebaut, und wir sind gezwungen anzunehmen, daß die Mannigfaltigkeit, die diese Klasse noch innerhalb einer engsten Untergruppe zuläßt, tatsächlich ebenso vorhanden ist, wie bei der Stärke. Vielleicht ist die Um-

<sup>1)</sup> Vgl. Samartino: Biochem. Zeitschr. 1922. Nr. 133.

wandlung in Leim beim Kochen, die dem Körper den Namen gegeben hat, gar nicht einmal ein besonders charakteristisches Kennzeichen für diese Gruppe. Im Körper kommt Leim, gelatiniertes Kollagen, nicht vor, ebensowenig wie verkleisterte Stärke. Zur Lösung und Überführung dieser Dinge in den Stoffverkehr bedient sich der Körper des Abbaus durch Fermente.

Wir wollen kurz eine Reihe von Reaktionen anführen, die dazu dienen können, die kollagene Faser im Präparat zu kennzeichnen. Leider ist der Nachweis der Doppelbrechung an verhältnismäßig dicke Schichten gebunden. Bei Zusatz verdünnter Säure und verdünntem Alkalis quillt die kollagene Faser, sie wird dabei sehr viel dicker, etwas kürzer und verändert ihr Brechungs-

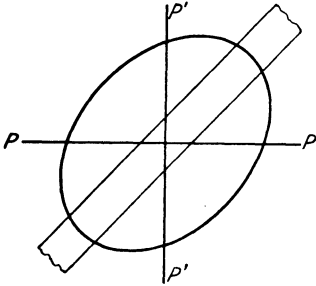


Abb. 166. Schema des Vorhaltens einer Sehne im polarisierten Licht. Nach Ambronn.  $PP'$  und  $P'P'$  die Ebenen der Nikolschen Prismen („Nikols“). Ein Sehnenfaden schneidet diese unter  $45^\circ$ , er erscheint dann hell. Die Ellipse zeigt die Lichtgeschwindigkeit in der Sehne von einem Punkt aus aufgetragen, Maximum entsprechend der Fibrillenachse, das Minimum senkrecht dazu. Dies Verhalten ist für alle Längsschnitte der Sehne gleich, so ergibt sich ein Rotationsellipsoid, mit der langen Achse als Rotationsachse; positiv, einachsige Doppelbrechung.

vermögen so, daß es dem des Wassers fast gleichkommt, die Faser dadurch bis auf einen Schatten für das Auge verschwindet (Änderung der Lichtbrechung) und die Fibrillenstruktur unsichtbar wird. Durch Neutralisieren wird die Quellung wieder rückgängig, Anwesenheit von reichlich Salz (Kochsalz) in der verdünnten Säure verhindert sie ganz. Starke Säuren und Alkalien lösen das Kollagen auf (Isolationsmethoden)<sup>1)</sup>. Beim Erwärmen auf  $60-70^\circ$  verkürzt sich die kollagene Faser schnell und gegen erheblichen Widerstand, ebenso wirkt eine konzentrierte  $CaCl_2$ -Lösung. Die Faser behält dabei ihr Gewicht, lagert also kein Wasser ein. Mit Formaldehyd behandelte Fasern verhalten sich ebenso, nur geht die Verkürzung erst bei höherer Temperatur vor sich ( $90-100^\circ$ ). Bei schneller Abkühlung streckt sie sich ruckartig auf etwa  $\frac{2}{3}$  der ursprünglichen Länge wieder aus, Ewaldsche Reaktion (Ewald 1919).

Von alkalischer Trypsinlösung wird Kollagen nicht angegriffen, wohl aber von saurer Pepsinlösung. Das ist eine wichtige Reaktion, um kollagene Fasern im Gewebe zu isolieren.

Wir nennen die spezifischen Färbemethoden, die man für die kollagene Bindegewebsfaser ausgearbeitet hat, zuletzt. Es ist sicher, daß sie keine chemischen Reaktionen im gewöhnlichen Sinne des Wortes sind, denn durch geringe Modifikationen in der Methode, z. B. durch lange Färbedauer, gelingt es, sehr viele andere Dinge damit zu färben. Auch bei „richtiger“ Anwendung der Methode färben sich meist andere Gebilde, wenn auch weniger intensiv, mit, die sicher keine kollagenen Fasern sind. Wir nennen von diesen Methoden als wichtigste: Die Säurefuchsin - Pikrinsäurefärbung nach van Gieson, besonders in der von Hansen gegebenen Vorschrift, die eine rote Färbung des „Kollagens“ liefert, die Malloryfärbung mit Anilinblau-Orange unter Vorbeizung mit Phosphormolybdän- oder Phosphorwolframsäure (Kollagen blau), und die Versilberung nach Bielschowsky, Methode Schulze-Ruzička (Kollagen schwarz). Es ist sehr schwer, die Grenzen der Leistungsfähigkeit dieser Methoden scharf abzustecken. Wir müssen eines festhalten, wir kennen das „Kollagen“ im Körper nur in der Form der doppelt-

<sup>1)</sup> Z. B. kann man durch Behandeln mit starker Kalilauge die quergestreiften Muskelfasern voneinander trennen.

brechenden Fibrille<sup>1)</sup>. Es ist sicher, daß der Erfolg der spezifischen Färbung von dem physikalischen Zustand der Fibrille in hohem Maße mitbedingt ist. Wieweit wir imstande sind, Umwandlungsprodukte des Kollagens, z. B. Stadien seines Abbaus oder Körper, die zu seiner Synthese dienen sollen, mit diesen Methoden nachzuweisen, ist ganz unsicher. Rötliche oder bläuliche Färbungen amorpher Substanz oder von Niederschlägen, wie sie im Fixationspräparat sich finden, beweisen gar nichts. Es ist wahrscheinlich, daß wir auch hier unsere Kenntnisse vom Stärkehorn in der Pflanze oder von der Zellulosemembran, die ja ebenfalls eine kristallähnliche Struktur haben, heranziehen können; Synthese und Abbau dieser geformten Sekrete erfolgt an Ort und Stelle aus und zu den niederen Polyosen oder Monosen durch Fermente, ohne daß zunächst ein gelöstes oder amorphes Produkt derselben chemischen Zusammensetzung nachweisbar wäre. Immer sollte man versuchen, die Diagnose „Kollagen“ in allen zweifelhaften Fällen mit dem Polarisationsmikroskop zu erhärten.

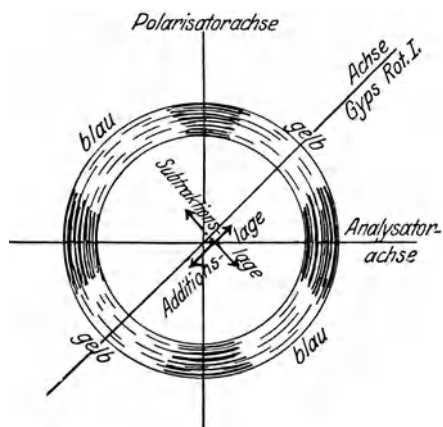


Abb. 167. Verhalten eines Ringes aus kollagenen Fasern zwischen gekreuzten Nikols über dem Gipsblättchen Rot I. Entstehung des „negativen Kreuzes“.



Abb. 168. Elastische Faser, von einer kleineren spiralförmig umspunnen. Aus dem intermuskulären Bindegewebe des Menschen, etwa 40jähr. Mann. Dunkelfeld. 400 mal, dasselbe Objekt wie Abb. 162 u. 163. Der Befund ist neu u. seine Bedeutung einstweilen rätselhaft.

**96. Die elastische Faser.** Bei den meisten Methoden erscheint die elastische Faser homogen (Abb. 162—164). Durch Färbungen gelingt es, eine stärker gefärbte Randzone nachzuweisen (Schwalbesche Scheide). Die Farbe der elastischen Fasern ist gelblich, jedoch wird das nur bei dicker Schicht sichtbar; das elastische Gewebe trägt daher auch den Namen gelbes Bindegewebe. Die elastische Faser ist im entspannten Zustande nicht doppelbrechend (vgl. S. 158). Durch Pepsinsalzsäure wird sie nur sehr schwer angegriffen, erst nach langer Einwirkung zeigen sich in der Faser Zerklüftungen. Deren Bedeutung für die Struktur ist unsicher. Trypsin in alkalischer Lösung löst sie schnell auf. Säuren und Alkalien, selbst in stärkerer Konzentration und in der Wärme bringen weder Quellung noch Auflösung zustande (Isolierung elastischer Fasern durch Kochen des Gewebes in 5% Kalilauge).

Auch für die elastische Faser sind eine Reihe von Färbeverfahren ausgearbeitet worden, die aber noch weniger „spezifisch“ sind, als die für die kollagene Faser. Wir nennen: Die Färbung mit nach Weigert behandelten

<sup>1)</sup> Die Häutchen, die z. B. die glatten Muskelzellen umgeben, lassen sich in Fibrillengitter auflösen.

basischen Anilinfarben<sup>1)</sup>, Resorzin-Fuchsin, aus Fuchsin dargestellt, auch Fuchselin genannt, ebenso Vesuvelin aus Vesuvin, Saffranelin aus Saffranin; ferner die mit Orzein aus salzsaurer Lösung. Auch die meisten basischen Anilinfarben färben sie in vielen Fällen, ebenso Hämatoxilin- und andere Tonerdelacke (Purpurin) nach geeigneter Vorbehandlung. Reine Färbungen der elastischen Fasern sind schwer zu erhalten, so färbt sich z. B. stets das Zelloidin mit, in das das Präparat eingebettet wurde. So gilt alles, was über die Kollagenfärbung gesagt wurde in verstärktem Maße, vor allem für den Nachweis von „Umwandlungen“, die Färbung hängt ganz weitgehend von der besonderen physikalisch-chemischen Natur der Faser ab.

**97. Elastische Formänderung.** Nicht minder gekennzeichnet, wie durch die optischen und chemischen Unterschiede sind die beiden Faserarten des Bindegewebes durch ihr Verhalten bei mechanischer Beanspruchung. Dieser Unterschied ist gerade der wichtigste, denn er bedingt ihre Verwendung in der Konstruktion.

Um dieses Verhalten voll zu würdigen, müssen wir eine kurze Erörterung aus der Lehre von der Elastizität und Festigkeit einschieben. Dies ist um so nötiger, als eine merkwürdige Begriffsverwirrung auf diesem Gebiete, unsere beiden Faserarten betreffend, in die anatomische Literatur eingedrungen ist<sup>2)</sup>.

Wenn man einen Körper belastet, so ändert er seine Form. Man nennt diese Formänderung eine „elastische“, wenn nach Aufhören der Belastung die ursprüngliche Form wiederhergestellt wird, anderenfalls nennt man sie unelastisch oder plastisch. Wir unterscheiden also elastische und unelastische Formänderungen. Zur Herbeiführung beider wird Arbeit verbraucht. Der Körper setzt der Formänderung einen Widerstand entgegen und dieser Widerstand wird bei der Formänderung überwunden. Die Größe der Formänderungsarbeit ist also das Maß der Formänderung mal dem Widerstande. Beim elastischen Körper wird diese Arbeit wieder abgegeben, beim unelastischen nicht. Elastische Formänderung speichert also Arbeit. Die lebendige Kraft des fliegenden Pfeiles ist die beim Spannen des Bogens diesem mitgeteilte und in ihm gespeicherte Biegeungsarbeit. Dieser Gedankengang erschließt uns die Verwendung elastischen Materiales in den Konstruktionen auch des tierischen Körpers.

Um das Verhalten eines Körpers unter der Einwirkung formändernder Kräfte zu kennzeichnen, zeichnet man eine Kurve auf, deren eine Ordinate die Größe der Last, deren andere die der Formänderung darstellt. Für unsere Zwecke ist zunächst die Beanspruchung durch Zug von Bedeutung.

Ein Stab oder Faden von überall gleichem Querschnitt wird am einen Ende eingespannt, an dem anderen Ende ein Zug an ihm ausgeübt, etwa durch ein angehängtes Gewicht. Größe der Last und Längenänderung werden in das Koordinatenkreuz eingetragen (Abb. 169, 170, 171). Jeder Last ist eine Länge zugeordnet und man kann die Gleichgewichtszustände aus der Kurve ablesen.

Die Kurve sagt an und für sich zunächst nichts aus über die Umkehrbarkeit der durch sie beschriebenen Formänderung. Tatsächlich lehrt aber die Erfahrung, daß die Stelle, an der die Formänderung nicht mehr umkehrbar ist, durch eine Änderung des Verlaufs

<sup>1)</sup> Vergl. die Lehrbücher der mikrosk. Technik (Anhang, Literatur!).

<sup>2)</sup> Triepel, auf den diese Verwechslung zurückgeht, entnimmt aus den verschiedenen Definitionen des Begriffes „Elastizität“, wie sie sich in Darstellungen der Physik finden, der Elastizitätsmodul sei das Maß der Elastizität. Er ist lediglich das Maß der sich der Deformation widersetzen (elastischen) Kräfte. Seine Folgerung für die Bezeichnung der beiden Faserarten, die elastische Faser sei nicht elastisch und deshalb die Bezeichnung zu verwerfen, stellt den im gewöhnlichen Leben und in der Technik üblichen Sprachgebrauch auf den Kopf, folgt auch keineswegs aus der von ihm angeführten Definition. Näheres siehe im Text.

der Kurve gekennzeichnet ist. Kein Körper ist von vornherein, d. h. bei kleinsten Beanspruchungen unelastisch, auch die weitgehend elastischen werden bei einer gewissen Belastung plastisch.

Je stärker die Belastung wird, um so länger wird der Stab (Abb. 169). Zunächst bleiben Belastung und Verlängerung einander annähernd proportional, die Kurve ist eine Gerade (oder die Kurve ist gegen die Abszisse konvex). Später wächst mit steigender Belastung die Verlängerung im allgemeinen schneller als die Last, die Kurve wird gegen die Abszisse konkav. Den Punkt, an dem dies eintritt, nennt man die Proportionalitätsgrenze (A). Schließlich reißt der Stab, Bruchgrenze. Vor dem Bruch zieht sich der

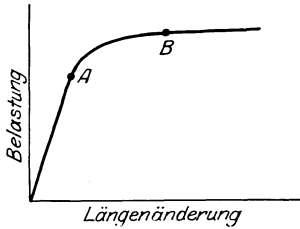


Abb. 169. Kurve der Längenänderung eines durch Zug belasteten eisernen Stabes. A die Proportionalitätsgrenze, B die Fließgrenze. Nach Föppl.

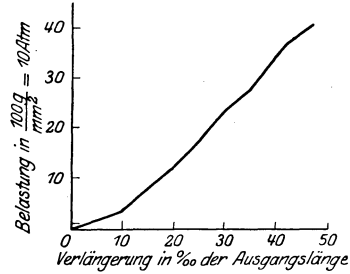


Abb. 170. Kurve der Längenänderung einer durch Zug belasteten Sehne. Plantaris longus vom Menschen. Nach Triepel.

Stab innerhalb eines kleinen Belastungsintervalls sehr schnell aus, er „fließt“. Den Punkt, an dem dies eintritt, bezeichnet die Fließgrenze (B). Diese Verlängerung gleicht sich nicht wieder aus, die „Elastizitätsgrenze“ liegt also vor der Fließgrenze, sie ist unscharf<sup>1)</sup>.

Innerhalb der Proportionalitätsgrenze gilt die Hookesche Formel:  $l = \frac{P \cdot L}{Q \cdot E}$ . Dabei ist L die Ausgangslänge, l die Verlängerung, P die Last, Q der Querschnitt und E eine Materialkonstante. E ist der Elastizitätsmodul, der den elastischen Widerstand des Materials mißt. Je größer E, desto kleiner ist l. Je größer E, desto mehr Widerstand setzt das Material dem Gewicht entgegen, desto größer muß P gemacht werden, um eine entsprechende Verlängerung zu erzielen. Auch ohne genaue Proportionalität und ebenso im konkaven Kurventeil behält E seinen Sinn, E bleibt dann eben nicht konstant, sondern ändert sich mit der Verlängerung. Das ganze elastische Verhalten des Materials, wie es durch die Kurve beschrieben wird, ist maßgebend für seine Verwendung in der Konstruktion.

**97. Elastisches Verhalten von kollagenem und elastischem Gewebe.** Um das elastische Verhalten unserer beiden Faserarten zu untersuchen, muß man Gewebe wählen, die die betreffende Faserart rein und in paralleler Anordnung enthalten, zugleich so beschaffen sind, daß ein genügend langes und dickes Stück für die Untersuchung gewonnen werden kann. Für

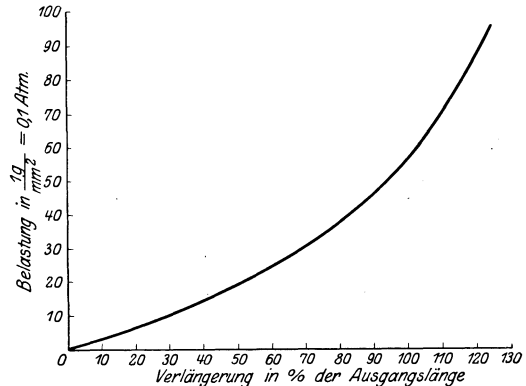


Abb. 171. Kurve der Längenänderung eines durch Zug belasteten Stückes vom Nackenband des Rindes. Nach Triepel.

<sup>1)</sup> Genau genommen fällt beides zusammen, man kann das Fließen nur willkürlich von der „bleibenden Verlängerung“ trennen. Praktisch ist Fließen eine Verlängerung ohne Erhöhung der Last, also durch ein der Abszisse paralleles Kurvenstück gekennzeichnet. Beim Ziehen von Drähten wird das Material so stark belastet, daß es fließt.

kollagene Fasern liefern Sehnen ein geeignetes Material, für das elastische Gewebe ist das Ligamentum Nuchae des Rindes zur Untersuchung benutzt worden. Neuere derartige Untersuchungen verdanken wir Triepel. Wir geben zwei Kurven seiner Untersuchung wieder.

Für den Vergleich muß man den verschiedenen Maßstab beider berücksichtigen. Die Kurve (Abb. 170) für die Sehne (Plantaris einer 50jährigen Frau) gibt die Last (Ordinate) in 10 Atmosphären (100 g pro qmm), die Verlängerung (Abszisse) in  $\frac{1}{100}$  der Ausgangslänge. Die Kurve für das Nackenband (Abb. 171) gibt die Last in 0,1 Atm. (1 g pro qmm) und die Verlängerung in  $\frac{1}{100}$  der Ausgangslänge. Um also die zweite Kurve in den Maßstab der ersten umzuzeichnen, müßte man bei der zweiten die Ordinate um das 100fache verkleinern, die Abszisse um das 10fache vergrößern, das ergibt, in das Ordinatensystem der ersten Kurve eingetragen, eine so flache Kurve, daß sie innerhalb der Zeichnung mit der Abszisse völlig zusammenfiel. Will man die erste in den Maßstab der zweiten umzeichnen, so muß die Ordinate 100fach vergrößert, die Abszisse auf  $\frac{1}{10}$  verkleinert werden, das ergäbe eine so steile Kurve, daß sie innerhalb der Zeichnung völlig mit der Ordinate zusammenfiel. Aus den Zahlen der Versuchsreihen sind die Elastizitätsmodulen (elastische Widerstände) berechnet worden. Dieser beträgt für die Sehne zwischen 2650 (Anfang) und 8800 (Bruch) kg/qcm (Atm.)<sup>1)</sup>. Gußeisen hat den Modul  $E = 750000$  Atm., Stahl  $E = 2200000$  Atm., trockenes Kiefernholz  $E = 30000$  Atm. Der Elastizitätsmodul dieses letzteren Materials sinkt erheblich mit zunehmendem Feuchtigkeitsgrad, das lebende Holz ist sehr feucht, hat also einen Elastizitätsmodul, der von dem der Sehne nicht so sehr verschieden ist. Der Riß der Sehne erfolgte bei einer Belastung von 450 kg/qcm. Über die Elastizitätsgrenze ist aus den angeführten Zahlen nichts zu entnehmen, sie liegt bei einer Dehnung 3–4%, bei einer Querschnittsbelastung von 300–350 Atm. Der elastische Widerstand ist also, verglichen mit dem technischer Materialien, Eisen, Stahl, Holz, gering. Wenn man aber bedenkt, daß die Beugesehnen der vier letzten Finger der Hand zusammen einen Querschnitt von mehreren qcm besitzen, so muß man schon ein Gewicht von 1–1½ Tausend kg an die hakenförmig gekrümmten Finger hängen, um die Sehnen zu bleibender Verlängerung zu veranlassen, vorausgesetzt, daß dieses Gewicht voll zur Formänderungsarbeit an den Sehnen in Wirkung zu setzen wäre. Für die gewöhnlich an den Sehnen angreifenden Lasten ist sie wenig dehnbar.

Tatsächlich kann die kollagene Fibrille aber doch nicht ganz unbeträchtlich nachgeben, bevor sie reißt, etwa 5%. Dies ist für dynamische Beanspruchung durch Ruck und Stoß wichtig (siehe S. 165).

Das gerade Gegenteil im elastischen Verhalten, wie das kollagene Gewebe, ist ein elastisches Band. Der Elastizitätsmodul beträgt 3,8–6,3 Atm., d. h. einer Dehnung wird nur ein geringer Widerstand entgegengesetzt. Da aber die elastische Dehnung sehr ausgiebig ist, bis weit über das Doppelte der ursprünglichen Länge, wobei der Widerstand auf das Doppelte ansteigt, so kann eine nicht unbeträchtliche Menge von Arbeit im gedehnten elastischen Bande gespeichert werden. Es ist also eine Federeinrichtung. Der Mensch besitzt größere elastische Bänder nicht. Die bedeutendsten sind die Ligamenta flava der Wirbelbögen (Abb. 164). Anders ist das bei großen Säugetieren, wo im Nackenband und in der elastischen Bauchfaszie ein Federapparat und eine elastische Bauchbinde größten Maßstabes verwirklicht sind.

**98. Technologie der mechanischen Gewebe des menschlichen Körpers.** Wir schließen an diese mechanischen Betrachtungen am besten eine kurze Erörterung darüber an, nach welchen Regeln die einzelnen mechanischen Gewebe in den Körper eingefügt sind. Eine solche Erörterung hat das ganze mechanische Verhalten der betrachteten Gewebe zum Gegenstand, vorzugsweise aber die Eigenschaften, die konstruktiv wertvoll sind und die besondere physiologische Eigenart des Gewebes ausmachen. Wir können eine solche Erörterung den Versuch einer Technologie der mechanischen Gewebe des Körpers nennen.

Das mechanische System des Körpers hat die Aufgabe, das Gefüge des Körpers gegenüber den in und an ihm wirkenden mechanischen Kräften zu behaupten. Wenn es also die mechanischen Kräfte gleichsam abfängt und die anderen Teile des Körpers von ihnen entlastet, so

<sup>1)</sup> Die Kurve ist zunächst gegen die Abszisse konvex,  $E$  steigt; kurz vor dem Bruch sinkt  $E$  etwas, die Kurve ist konkav, ein eigentliches Fließen findet nicht statt. Die Kurve für das elastische Band geht nicht bis zur Bruchgrenze, sondern endet noch vor der Elastizitätsgrenze.

muß es vor allem selbst dabei histologisch unverseht bleiben. An jedem Orte der Konstruktion ist die Beanspruchung in gewissen Grenzen konstant nach Art und Größe. Das ist die Voraussetzung jeder Konstruktion. Jedes mechanische Gewebe ist nun auf eine bestimmte Kombination von Beanspruchungen hin gebaut und es ist so in der Konstruktion verwendet, daß es gerade diesen Beanspruchungen ausgesetzt ist. Dabei bleibt es histologisch intakt.

Auf das letztere kommt es an: Man kann also den Zusammenhang der Eigenschaften des Gewebes und seiner Verwendung in der Konstruktion so formulieren: Die ausgenutzte Eigenschaft eines mechanischen Gewebes ist die, bei der für es charakteristischen Beanspruchung histologisch intakt zu bleiben.

Der Schlüssel für das Verständnis ist das elastische Verhalten. Die Widerstände, die ein Gewebe gegenüber den verschiedenen Beanspruchungen, Druck, Zug, Abscheerung, Biegung, Verwindung (Torsion) zeigt: sind niemals gleich Null. Aber dieser Widerstand ist entweder möglichst groß oder möglichst klein. Ist der Widerstand groß, so widersteht das Gewebe der Einwirkung, ist er klein, so gibt es nach. Das ergibt zwei Gruppen, nachgebende und widerstehende Gewebe.

Um das Verhalten des Materials der mechanischen Konstruktion völlig zu verstehen, müssen wir unterscheiden, ob es statisch oder dynamisch beansprucht wird. Bei ruhender Last sprechen wir von statischer Beanspruchung. Dynamische Beanspruchung setzt ein Stoß (Druck) oder Ruck (Zug). Für die statische Beanspruchung gelten die früher entwickelten Begriffe der Elastizitäts- und Festigkeitslehre.

Auch für die Lehre vom Stoß müssen wir von der Formänderungsarbeit ausgehen. Der stoßende oder ruckende Körper hat eine lebendige Kraft, die von dem auf diese Weise beanspruchten Teil aufzunehmen ist. Es wird also Formänderungsarbeit geleistet, und wieviel die Sehne oder der Skeletteil davon aufnehmen kann, bevor die Elastizitätsgrenze, die Grenze bleibender Veränderung oder gar die Bruchgrenze erreicht wird, ist für den Erfolg eines solchen Angriffes auf den mechanischen Apparat ausschlaggebend. Für das Hauptbaumaterial aller skelettogenen Substanzen, die kollagene Fibrille, ist diese Arbeit beträchtlich.

Die lebendige Kraft und aufzunehmende Formänderungsarbeit ist für jeden einzelnen Fall eine gegebene Größe,  $A$ , und nur von dem stoßenden Körper und seiner Bewegung abhängig<sup>1)</sup>. Diese Arbeit ist  $A = P \cdot s$ <sup>2)</sup>.  $P$  ist der „Stoßdruck“, der Druck, den der stoßende Körper in jedem Zeitpunkt des Deformationsvorganges auf die gestoßene Stelle ausübt,  $s$  ist eine Länge und mißt die Formänderung, z. B. die Abplattung einer gewölbten knorpeligen Gelenkfläche. Der Stoßdruck  $P$  muß so klein bleiben, daß er nicht über die Grenze hinausgeht, bei der das Material zerstört wird. Das geschieht dadurch, daß  $s$ , die Formänderung nicht zu klein ist, denn  $A = P \cdot s$  ist gegeben. Das elastische Verhalten des Materials muß also derartig sein, daß eine ausgiebige Formänderung erfolgen kann. Das ist der Sinn des Federns bei dynamischer Beanspruchung, dessen was man im gewöhnlichen Leben Elastizität nennt. Alle mechanischen Gewebe des menschlichen Körpers sind so beschaffen, daß erst erhebliche lebendige Kräfte eine Zerstörung bewirken, volkstümlich ausgedrückt: Der Mensch kann schon einen gehörigen Puff vertragen. Für dynamische Beanspruchung ist also jedes Material nachgebend.

Betrachten wir nacheinander die wichtigsten Materialien des menschlichen Skelettbaues, so bildet der Knochen den starren Körper der Konstruktion, aus dem sowohl die tragende Grundkonstruktion, wie auch der Apparat für Fortbewegung und Werkzeuge bestehen.

<sup>1)</sup> Relativbewegung der beiden reagierenden Körper, z. B. Erdboden und Sprung des Körpers darauf.

<sup>2)</sup> Richtiger  $A = \int P \cdot ds$ , da  $P = f(s)$ , d. h. für jeden Zeitpunkt der Formänderung verschieden,  $P$  steigt vom Beginn bis zum Ende der Formänderung an.



Im Körper der niederen Wirbeltiere wird auch der Knorpel, vor allem der hyaline Knorpel als Material für die starren Körper der Konstruktion verwendet. Bei den Säugetieren wird seine hohe Elastizität, gemessen durch das Verhältnis von aufgenommener und abgegebener Formänderung ausgenutzt, bei mittlerem elastischen Widerstande. An den Gelenken dient er als Federmaterial, das einmal vor allem Stöße abfängt, dann aber auch durch seine Nachgiebigkeit die Kongruenz der Gelenkflächen und so den Flächenschluß des kinematischen Paares für jeden Augenblick der Gelenkbewegung herstellt. Auch am knorpeligen Nasenskelett ist die elastische Formbarkeit des Knorpels von Bedeutung.

Diese letztere Eigenschaft wird am elastischen Knorpel noch stärker und die daraus hergestellten Teile sind außerordentlich biegsam unter Wiederherstellung der Form: Ohrmuschel, Kehldeckel. Die elastischen Eigenschaften dieser Knorpel und die der Faserknorpel sind im einzelnen nicht genauer untersucht, so daß man z. B. über die Elastizität der letzteren schwer ein Urteil gewinnen kann, sie scheint nicht sehr bedeutend zu sein, so daß man wahrscheinlich den elastischen Knorpel als ein formbar elastisches, viele Arten des Faserknorpels als ein formbar plastisches Material bezeichnen kann. Als Beispiel des letzteren Verhaltens diene die Zwischenwirbelscheibe.

Das Sehngewebe wird als zugfestes, aber widerstandslos biegsames Material verwendet. Der Biegungswiderstand einer Sehne ist so gering, daß ein Stück von einiger Länge nicht einmal sein eigenes Gewicht aufrecht tragen kann. Das beruht auf ihrem fibrillären Aufbau. Diese beiden Eigenschaften werden in der Konstruktion benutzt, plastische Biegsamkeit und Zugfestigkeit. Beispiele geben die Beugesehnen der Hand oder die um Rollen verlaufenden Sehnen (*Musc. obliquus sup. des Auges, Tensor veli palatini*).

Auch das elastische Band ist durch seinen Aufbau aus gegeneinander verschieblichen Fasern in erheblichem Maße plastisch biegsam, seine Verwendbarkeit als Federmechanismus haben wir oben (S. 164) geschildert. Meist ist das elastische Gewebe zu feinen Netzen angeordnet und dient zum selbsttätigen Wiederausgleich von Formänderungen (z. B. Haut). Am bedeutsamsten wird seine Verwendung in der Gefäßwand. Die rhythmische Herzarbeit wird in der elastischen Aortenwand gespeichert und als lebendige Kraft des gleichmäßig strömenden Arterienblutes abgegeben, man sieht wie der Begriff der Formänderungsarbeit für das Verständnis dieser Anordnung fruchtbar wird.

Eine eigenartige Verwendung kommt dem Fettgewebe zu. Es ist das plastische Gewebe des Körpers. Es bildet Polsterungen und Gleitlager. Diese sind nicht eigentlich federnd, sondern gleichen die Formänderung bei Entlastung allmählich durch das eingebaute elastische Gewebe aus. Gewebe, wie der Wangenfettpropf oder die *Plica synovialis patellaris* des Kniegelenks haben keinerlei feste Eigenform, sondern füllen einen bei Bewegungen wechselnden Raum aus.

Wir wollen uns hier mit dieser Übersicht begnügen. Bei den einzelnen Gewebearten und den durch sie aufgebauten Organen werden wir auf die hier angedeuteten Probleme gelegentlich zurückzukommen haben.

**99. Entstehung der beiden Faserarten.** Die Herkunft des eigentlichen mechanischen Elementes der Bindesubstanzen, der kollagenen und der elastischen Fasern ist eines der umstrittensten Probleme der Histologie. Zwei Anschauungen stehen sich gegenüber: Entstehung der Fasern im Zusammenhang mit Zellen und Entstehung ohne einen solchen Zusammenhang frei in der Grundsubstanz. Am eingehendsten erörtert ist die Herkunft der kollagenen Fibrillen. Wir beginnen mit diesen.

Entstehung von Fibrillen in Zellen oder auf ihrer Oberfläche kommt sicher vor (Meves: Beinsehnen von Hühnerembryonen. 1910; M. R. Lewis: Unterhautbindegewebe desselben Objektes in der Deckglaskultur. 1917). (Abb. 172). Die Zellen sind also „Fibroblasten“ (s. bei Bindegewebe). Die kollagene Fibrille erscheint so als typisches „geformtes Sekret“ (S. 81), nach Art der Kalknadeln, Stärkekörner, Chitinhäutchen. Eine besondere Mitwirkung von Plastosomen oder Granulis verschiedener Art ist behauptet worden, die Beobachtung der lebenden fibrillenbildenden Zelle (M. R. Lewis) ließ nichts davon erkennen.

Die Anschauung, daß auch im Innern von Zellen Fasern entstünden, wird durch Präparate gestützt, die zeigen, daß sich im Innern der das Retikulum des retikulären Bindegewebes bildenden Zellen kollagene Fasern befinden. (Abb. 186). Die Begründer der Histologie (Schwann, R. Virchow, vgl. Strickers Handbuch 1874) nahmen an, daß Bindegewebszellen sich ganz in Fasern „umwandeln“. Diese Anschauung würde für die Bindegewebsfaser annehmen, was wir für das Element des Horns, das Hornschüppchen sicher wissen (S. 136). Sie hat sich als unzutreffend erwiesen, die Zellen bleiben erhalten, aber ein Rest jener Anschauung erhält sich in der Annahme, daß ein Teil der Zelle, wenigstens ihre Ausläufer, sich in Fasern umbilden. Wir haben in einem früheren Kapitel (S. 83) dargestellt, wie der Streit um diese Dinge zum Teil ein Streit um Worte ist. Es handelt sich um die Synthese eines besonderen Körpers durch das lebende Protoplasma. Im Falle der kollagenen Fibrillen wird überdies ein besonders geformtes Gebilde mit periodischer (kristallähnlicher) Struktur aufgebaut. An diesem Aufbau können chemisch verschiedene Moleküle beteiligt sein. Ob und wie Wasser in die Fibrille eingelagert ist, muß ebenfalls offen bleiben. Das Baumaterial wird dem Protoplasma entnommen und es fragt sich, wieviel bei der Synthese vom Protoplasma übrig bleibt. Beim Hornschüppchen geht diese Synthese in den äußeren Schichten der Zelle, ringsherum vor sich, der Rest stirbt ab und bleibt im Innern liegen. Etwas Derartiges ist bei der kollagenen Faser und wie wir schon hier feststellen können, bei den elastischen Netzen sicher nicht der Fall. Die Faser enthält weder innen noch außen Reste von Zellen, sie ist völlig einheitlich zusammengesetzt. Das Problem der Entstehung der Fasern ist dieses: Welcher Art ist ihr physikalisch-chemischer Aufbau und wie kommt er zustande, d. h. im Zusammenhang mit Zellen oder ohne diese, wenn ersteres der Fall, außen oder innen (ziemlich nebensächlich), welches ist die Muttersubstanz, wo befindet sie sich vorher, wie wird sie ergänzt, kurz alle Fragen, die wir überhaupt bei Synthesen im Tierkörper stellen. Die bisherige Diskussion, so umfangreich sie auch ist, hat das Problem nur sehr wenig gefördert, ist vielmehr fast immer einer scharfen Fassung des Problems ausgewichen. Dasselbe gilt für die Grundsubstanz aller übrigen Skelettsubstanzen.

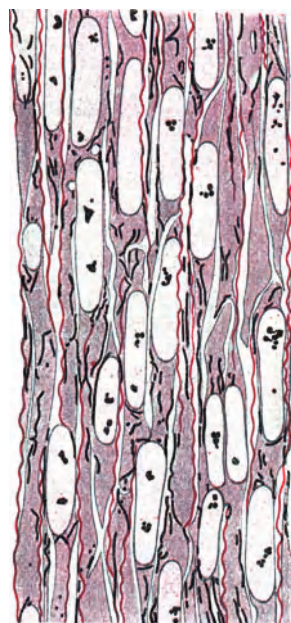


Abb. 172. Längsschnitt durch die Sehne eines 8tägigen Hühnerembryos. Entstehung kollagener Fäserchen im Ektoplasma von Fibroblasten. Nach Meves 1910.

Gewöhnlich wird die kollagene Fibrille bei ihrer Entstehung mit den genannten Kollagenfarbstoffen gefärbten Präparaten verfolgt. Wir haben ausführlich erörtert, daß all diese Farbstoffe nur gestatten, die fertige Fibrille als solche zu erkennen, wenn der Befund diese Diagnose an und für sich wahrscheinlich macht. Von vielen Untersuchern wird angegeben, daß bevor man im embryonalen Bindegewebe durch die spezifischen Färbemethoden kollagene Fibrillen und Fasern nachweisen könne, man „Silberfibrillen“ fände. Durch eine der zahlreichen Silbermethoden werden schwarzgefärbte feine Fäserchen dargestellt, an Orten, wo sich später die nach van Gieson oder Mallory färbbare Fibrille befindet. Sie wird auch „präkollagene“ Fibrille genannt und soll ein Vorstadium

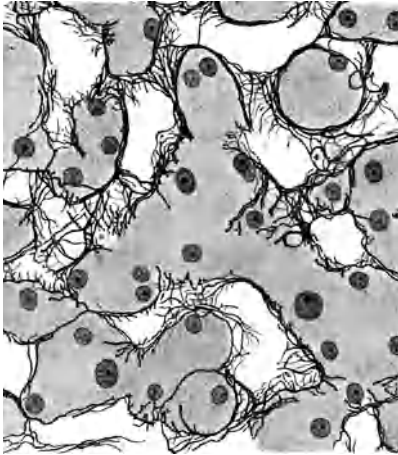


Abb. 173. Gitterfasern aus der Leber des Menschen. Aus Braus, Anatomie des Menschen. Bd. II.

der späteren Fibrillen sein, etwa nach Art von Profermenten und ähnlichen Dingen aus der Drüsensekretion. Die „Gitterfasern“ verschiedener Organe sind wahrscheinlich solche Silberfibrillen, die in diesem jugendlichen Zustand beharren (Abb. 173).

Nun ist allerdings richtig, daß solche Gewebe mit Silberfibrillen keinen Leim geben, aber das tun auch embryonale Gewebe nicht, die schon mit van Gieson oder Mallory färbbare Fibrillen enthalten (S. 153). Daß jede neue Bindegewebsfibrille zuerst eine Silberfibrille ist und dann durch einen chemischen Umbau zur kollagenen werde, ist nicht wahrscheinlich<sup>1)</sup>.

Zunächst entstehen einzelne Fibrillen, nach einiger Zeit sind auch Bündel von solchen, die kollagenen Fasern erkennbar. Die Fibrillen werden durch Kittsubstanz vereinigt; in diesem Zustand finden sie sich sehr bald außerhalb der Zellen. Die letzteren bleiben beweglich (M. R. Lewis) und legen sich bald den Fasern dicht an, bald trennen sie sich von ihnen.

Es erscheint fraglich, ob eine erste Entstehung von Bindegewebsfibrillen oder elastischen Netzen außerhalb von Zellen, frei in der Grundsubstanz wirklich vorkommt. Für die spätere Vermehrung wird dies mit größerer Sicherheit behauptet.

Eins der beststudierten Beispiele ist die Chordascheide niederer Wirbeltiere, Zyklotomen (v. Ebner). Diese Scheide besteht aus kollagenen Fibrillen, die nach außen von einer elastischen Membran eingeschlossen werden. Innen liegt ihr das Chordaepithel an, sie selbst enthält keine Zellen. Die Fibrillen bilden mehrere sich kreuzende Schichten und die ganze Masse wird dicker mit dem Wachstum des Tieres. Von verschiedenen Orten einer Anzahl von Wirbeltieren wird beschrieben, eine zunächst homogene Schicht zerfalle in Fibrillen. Es wird angenommen, daß eine solche Masse von Zellen ausgeschieden werde und dann die Ausbildung der Fibrillen unter der Einwirkung eines bestimmt gerichteten Zuges geschehe.

Wir hatten früher (S. 107) erwähnt, daß unter der Wirkung eines konstanten Zuges sich aus oder in einem Bindegewebe Sehnengewebe entwickle. Der Wirkung eines charakteristischen und für den betreffenden Ort konstanten elastischen Spannungszustandes wird allgemein eine besondere Rolle, zum mindesten für die Richtung der sich entwickelnden Fasern zugeschrieben. Diese Vermutung dürfte etwas häufig herbeigezogen worden sein, ohne die Erwägung, ob sich an der betreffenden Substanz überhaupt ein Spannungszustand ausbilden und für einige Zeit erhalten kann. Das ist nur möglich in einem System, das innerhalb der angreifenden Kräfte elastisch ist. In einem plastischen Körper wird ein solcher Spannungszustand alsbald ausgeglichen, darauf beruht ja gerade dies Verhalten.

<sup>1)</sup> Ranke hat für solche Wandlungen des chemisch-physikalischen Aufbaus das Wort „Imprägnation“ eingeführt. Dieser Ausdruck ist nicht glücklich. Eine Erklärung ist immer nur eine Zurückführung auf Bekanntes und das müssen wir in physikalisch-chemischen Zuständen und Vorgängen suchen; was man in der Technik als Imprägnation bezeichnet, gibt nur ein sehr unzureichendes Bild.

Eine Gallerte genügt dieser Forderung für mit zunehmender Festigkeit wachsende Beanspruchungen. Es ist fraglich, ob das System der anastomosierenden Mesenchymzellen dieser Bedingung genügt, sie ist sicher nicht vorhanden für eine flüssige Grundsubstanz. In einem Sol kann bei erheblicher Viskosität momentan ein Spannungszustand entstehen, alsbald verschwinden mit der unelastischen Verschiebung der Teilchen (die Spannungen<sup>1</sup>). Das Verhältnis von Spannungszustand und Ausbildung der Bindegewebsfasern ist also ein offenes Problem. Ist ein System da, an dem die Belastungen angreifen können, so ist es sehr wahrscheinlich, daß sie eine Struktur schaffen können, die diese Belastungen aufnimmt. Jedenfalls liegt die Hauptsache des Vorganges der lebenden Substanz ob, die auf die durch die Beanspruchung gesetzten Reize reagiert.

Für die Ausbildung von Fibrillen in einer Gallerte unter der Wirkung von Zugkräften ist der Ausdruck „Ausprägung“ in Gebrauch. Es ist dies einer der in der Histologie der Bidesubstanzen zahlreichen Fälle, in denen durch einen Ausdruck, der scheinbar eine Art von erklärendem Bild liefert, an dem eigentlichen Problem vorbeigeredet und vorbeigedacht wird. Der Ausdruck ist denkbar unglücklich gewählt, denn mit dem Ausprägen und Ausstanzen von Münzen und Blechgegenständen aus Metallstreifen (alle anderen Bedeutungen sind ebenfalls schon übertragen) hat der Vorgang nicht das Geringste zu tun.

Eine naheliegende physikalisch-chemische Analogie zur Fibrillenbildung findet man in gewissen Gerinnungsvorgängen, z. B. der Entstehung des Blutfibrins aus dem Fibrinogen, unter dem Einfluß des Fibrinfermentes.

Für die elastischen Fasernetze gelten ähnliche Fragestellungen, wie für die kollagenen Fasern. Jedoch ist bisher nur ein Aufbau innerhalb von Zellen beschrieben worden. Es sollen zuerst Körnchen entstehen, die sich dann zu den Netzfäden vereinigen.

Wie einen Aufbau, so gibt es im Körper auch einen Abbau von Fasern. Wahrscheinlich geschieht das unter dem Einfluß von Fermenten, die die Fasern in Lösung bringen. Beim Knochen werden wir diesen Vorgang genauer kennen lernen, er geschieht dort durch Riesenzellen. Ob die Fibroblasten nicht nur Faserbildner, sondern auch Zerstörer sein können, ist unsicher. Vielleicht fällt die faserzerstörende Fähigkeit gewisser Bindegewebsformationen (Knochenmark, Granulationsgewebe) immer besonderen Zellen (Wanderzellen) zu, die niemals in diesen Geweben fehlen. Ist totes Gewebe zu zerstören und abzugrenzen, etwa bei einem infektiösen Vorgang, so geschieht das durch sich ansammelnde Leukozyten, „demarkierende Eiterung“ und Granulationsgewebe<sup>2</sup>) mit Hilfe von Fermenten. Was dabei zerstört wird, sind die Fasern des Bindegewebes, die Zellen zerfallen nach ihrem Tode von selbst (Autolyse).

**100. Einteilung der Bidesubstanzen.** Wir hatten früher geschildert, wie das embryonale Bindegewebe die Zwischenräume zwischen den Organanlagen erfüllt (Negativform) und wie in dieses System der statisch-kinematische Apparat hineinkonstruiert wird. Die Teile dieses Apparates besitzen eine Eigenform, die ihrer mechanischen Angabe entspricht. Sie bestehen aus besonderen Arten der Stützsubstanzgruppe. Sie sind und bleiben eingebettet in den Rest jenes zusammenhängenden Systems, das man gewöhnlich mit dem Ausdruck „Bindegewebe“ schlechthin zu bezeichnen pflegt, in jene Masse, die man bei der anatomischen „Präparation“ zu entfernen pflegt, um die verschiedenen Organe in ihrer Form und ihrem Zusammenhang darzustellen. Die Teile dieses Systems haben also keine Eigenform und nicht jene scharf umrissene mechanische Aufgabe, wie jene Konstruktionselemente eines mechanischen Apparates, wenn sie auch mechanischer Aufgaben keineswegs ermangeln. Wir unterscheiden also zunächst zwei Gruppen von Bidesubstanzen, ungeformte und geformte Bidesubstanz. Auch histologisch besteht zwischen den beiden Gruppen ein charakteristischer Unterschied: die ungeformte enthält mehrere Zellformen, die geformte stets nur eine. Die Zellart der letzteren entspricht der einer Art der ungeformten, die wir als Fibroblasten im folgenden genauer kennen lernen werden. Diese Tatsache hängt damit zu-

<sup>1</sup>) Definition einer Flüssigkeit.

<sup>2</sup>) s. S. 171.

sammen, daß die ungeformte Bindesubstanz noch Aufgaben nicht mechanischer Art hat.

Die ungeformte Bindesubstanz umfaßt lockere und derbe Formen, zellarme und zellreiche, die aber durch mannigfache Übergänge verbunden sind. So können wir als zwei Haupttypen das „lockere faserige Bindegewebe“ und das „derbe oder straffe Bindegewebe“ unterscheiden, welch letzteres die mannigfachen Hüllen und „Scheiden“ bildet, in die die größeren Nerven und Gefäße eingebettet sind. Auch die Lederhaut gehört in diese Gruppe. Mit den „Kapseln“ z. B. Milz- und Leberkapsel, ist der Übergang zu den geformten Bindesubstanzen, speziell dem Gewebe der Sehnen und Bänder gegeben. Das Fettgewebe ist histologisch und physiologisch eng mit dem ungeformten Bindegewebe verbunden und bei diesem zu behandeln. Eine besondere Art ungeformter Bindesubstanz ist das retikuläre Bindegewebe, in dem der Aufbau des Mesenchyms aus Zellnetzen erhalten bleibt.

Zuweilen wird das ungeformte Bindegewebe auch „ungeordnetes“ Bindegewebe genannt. Ein ungeordnetes Gewebe irgendwelcher Art gibt es in keinem Tierkörper, sondern jedes Molekül liegt so, wie es seiner physiologischen Funktion entspricht. Speziell gibt es auch kein Bindegewebe mit „ungeordneten Fasern“. Überall sind diese so angeordnet, wie es den mechanischen Anforderungen des Ortes entspricht. Diese Anordnung ist beim ungeordneten Bindegewebe schwer zu übersehen. Wo wir sie erkennen können, z. B. in der Lederhaut oder im Perimysium des Muskels, zeigt sich ein den Aufgaben des Organs entsprechendes System.

Die geformten Bindesubstanzen, die Skelettsubstanzen im eigentlichen Sinne des Wortes teilen wir ein in:

Sehnengewebe, daran angeschlossen die elastischen Bänder;

Hyalinknorpel;

elastischer Knorpel;

Faserknorpel, ein Sammelbegriff für eine Reihe z. T. sehr verschiedener Gewebe;

Knochengewebe.

## Das ungeformte Bindegewebe.

**101. Verbreitung und Aufgaben.** Ohne Grenze gehen die verschiedenen Formen des ungeformten Bindegewebes ineinander über, nur die Mengenanteile seiner Bestandteile wechseln, ohne daß im ganzen wesentliches an seinem Aufbau geändert wird. Man kann wohl sagen, daß das Bindegewebe an jeder Stelle des Körpers seine Besonderheiten hat.

Das ungeformte Bindegewebe ist durch den ganzen Körper verbreitet und dringt in alle Organe ein, überall zwischen deren spezifischen Elemente sich einschubend. Man bezeichnet es hier als interstitielles Bindegewebe und pflegt ihm die nicht bindegewebigen Organzellen als Parenchym gegenüberzustellen. Dieses Verhalten kommt vorzüglich dadurch zustande, daß es überall die Gefäße begleitet und diese umgibt, ebenso wie die Nerven, die überall im Bindegewebe verlaufen. Es gibt nur wenige Orte, wo ein solches interstitielles Gewebe fehlt, z. B. in den Leberläppchen, auch im Zentralnervensystem herrschen besondere Verhältnisse.

Das Verständnis des nicht ganz einfach zu überblickenden Aufbaus unserer Gewebeart wird wesentlich erleichtert, wenn wir zuvor kurz seine Aufgaben entwickeln. Fünf Aufgaben kommen dem Bindegewebe zu:

Die erste Aufgabe ist mechanischer Art und an die Fasern und ihre Anordnung gebunden. Stützen, Zusammenhalten, Umhüllen ist die eine Seite dieser Funktion, Verschieben, Gleiten, Mitgehen, seine Form ändern, die andere Seite. Der Zusammenhalt der Organe des Körpers und

ihre Beweglichkeit gegeneinander wird durch ihre Einbettung in das ungeformte Bindegewebe erreicht, der Zusammenhalt tritt bei den derben, die Verschieblichkeit bei den lockeren Formen stärker hervor.

Die zweite Aufgabe hängt mit der Ernährung zusammen. Die Kapillaren sind von Bindegewebsschichten begleitet und in diese eingebettet. Der Stoffaustausch zwischen den Zellen der verschiedenen Organe und dem Blute vollzieht sich z. T. durch das Bindegewebe hindurch. Die „Gewebsflüssigkeit“ zwischen der und den Zellen sich der Stoffverkehr vollzieht, ist nichts anderes, als ein Teil des Bindegewebes (vgl. auch S. 153). Rechnen wir noch hinzu, daß überall das Bindegewebe Fettzellen führt, so wird es als einer der wichtigsten Orte für die Speicherung von Brennmaterial im Körper wichtig.

Die dritte Aufgabe ist durch die Bedeutung unseres Gewebes für den Wasserhaushalt des Körpers gegeben. Beständig wird das Wasser im Körper zwischen Blutbahn und Gewebe, und zwar im wesentlichen der Grundsubstanz des ungeformten Bindegewebes, hin und her geschoben.

Es ist nicht wahrscheinlich, daß das Protoplasma der lebenden Zellen unter normalen Verhältnissen seinen Wassergehalt stark ändert, mit Ausnahme der Zellen, die unmittelbar an der Aufnahme und Abgabe des Wassers beteiligt sind. Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, diese wichtigen Vorgänge zu schildern. Es sei nur soviel angedeutet, daß sowohl das Blutplasma, wie die Grundsubstanz des Bindegewebes Lösungen sind, und zwar vorwiegend von Salzen (iondispers) und hydratisierten Körpern der Eiweißgruppe (kolloiddispers). Die Wasserbindung und Wasseranziehung dieser Systeme ist maßgebend für die Wasserverschiebung. So wird z. B. in die Blutbahn eingeführte verdünnte Salzlösung (physiologische NaCl oder Ringelösung) alsbald vollständig ins Bindegewebe abgeschoben; wird dieser Salzlösung ein geeignetes Kolloid zugesetzt, so bleibt sie in der Blutbahn. Der Zustand der Gefäß-, d. h. der Kapillarwände ist dabei von großer Bedeutung. Dieser ist vom Nervensystem abhängig, und so kann dieses auch Einfluß auf die Wasserverschiebung im Körper gewinnen. Die Mittel, mit denen dieser Haushalt arbeitet, sind: die Kapillarwand und die beiden kolloidalen Systeme diesseits und jenseits von ihr.

Waren die bisher geschilderten Aufgaben an die zwischenzelligen Bestandteile des Bindegewebes gebunden, so fallen die beiden noch zu erwähnenden diesen Zellen selbst zu. Die eine davon, die wir als vierte Aufgabe nennen, ist die Rolle des ungeformten Bindegewebes bei der Regeneration. Im allgemeinen werden für den menschlichen Körper die Gewebe aus ihresgleichen regeneriert, Epithelien aus diesen, Bindesubstanz aus Bindesubstanz (Muskel- und Nervenregeneration ist nur in beschränktem Umfange möglich). Für die ganze Gruppe der Bindesubstanzen gilt aber, daß die Regeneration überall aus dem ungeformten Bindegewebe erfolgt, in das die zu reparierenden Konstruktionselemente eingebettet sind, und das sie als Periost, Perichondrium, Endost, Peritonium usw. umkleidet und durchzieht. Da überall um die Gefäße herum sich solches Bindegewebe befindet, so sind es vielfach die Zellen der Gefäßscheide oder Begleitzellen der Gefäße, die sich vermehren und die regenerierenden Blasteme bilden.

Mit dieser Aufgabe in Zusammenhang steht die fünfte Aufgabe, die Bedeutung, die das Bindegewebe bei der Abwehr von Mikroorganismen und anderen Schädigungen hat. Die spezifische Organzelle, das Parenchym, beantwortet solche Schädigungen meist nur damit, daß es mehr oder minder degeneriert oder gar zugrunde geht. Die Zellen des Bindegewebes neben denen des Blutes nehmen den Kampf auf. Die positive Seite des Vorganges, der als „Entzündung“ einen solch bedeutenden Teil der Lehre von den krankhaften Vorgängen bildet, ist ganz eine Aufgabe des Bindegewebes und des Blutes. Durch Freßzellen, Phagozyten und abgrenzende und abschließende Wucherungen (Granulationsgewebe<sup>1)</sup>) erfolgt der Gegenangriff und das Bindegewebe ist das

<sup>1)</sup> Als Granulationsgewebe wird die Masse bezeichnet, die z. B. am Grunde heilender Hautdefekte sichtbar ist. Sie besteht aus neugebildeten Blutkapillaren, spindelförmigen

System, dem im Verein mit den Gefäßen und ihrem Inhalt diese Aufgabe zukommt.

**102. Aufbau des ungeformten Bindegewebes, die Zellen.** Wir unterscheiden am Bindegewebe dreierlei: die Zellen, die Fasern und die Grundsubstanz. Die Zusammenordnung dieser drei Dinge besprechen wir bei der Grundsubstanz. Wir beginnen mit den Zellen.

Deren gibt es im Bindegewebe eine Reihe sehr verschiedener Arten. Ihre Einteilung, Bedeutung und ihre Beziehungen zueinander, sowie zu den Zellen des Blutes, ist umstritten, die Benennung durch eine große Zahl von Namen verworren. Es ist sicher, daß im normalen Leben Zellen aus dem Blut und, z. T. unter Vermittlung der Lymphgefäße, wieder dahin zurückwandern. Bei krankhaften Vorgängen findet das in vermehrtem Maße statt. Setzen nun Umbildungen und Vermehrungen von Zellen ein, so ist es außerordentlich schwierig, den Lebenslauf und Stammbaum aller Zellen festzulegen, die man in den Präparaten zu Gesicht bekommt.

Hinzu kommt die Schwierigkeit der Methode. Das Studium fixierter geschnittener und gefärbter Präparate führt nicht zu klarer Einsicht. Das normale Bindegewebe ist in Schnitten von Organen kaum zu entwirren, seine verschiedenen Zellformen schwer zu erkennen. Vor allem ist das gewöhnliche Hämatoxylin-Eosin-Präparat dem Bindegewebe gegenüber fast unbrauchbar. Biologische Experimentalmethoden haben größere Klarheit gebracht. Im Vordergrund steht die Vitalfärbung. Wir haben das künstliche Ödembläschen genannt<sup>1)</sup>. Benutzt man zum Einspritzen eine Lösung von Neutralrot in Ringerlösung, so erhält man sehr kennzeichnende Bilder der Zellen (Abb. 175). Eine andere Versuchsanordnung ist, dem Versuchstiere viele Tage lang kleine Dosen von gewissen Farbstoffen, Trypanblau, Isaminblau, einzuführen. Dann werden gewisse Zellen besonders kenntlich. Auch Einspritzungen von kolloidalem Silber, Aufschwemmungen von Ruß (Zeichentusche) und von Karminkörnchen lassen Zellen erkennen, die diese Dinge aufnehmen und speichern. Es ist ferner zu hoffen, daß das Explantat für die Erforschung des Bindegewebes noch Namhaftes leistet.

Wir unterscheiden im ungeformten Bindegewebe folgende Zellarten:

Fibroblasten,	Wanderzellen verschiedener Art,
Klasmatozyten,	Plasmazellen,
Chromatophoren,	Fettzellen.
Mastzellen,	

Diese Zelltypen sind bei den Säugetieren im allgemeinen in ähnlicher Weise vorhanden und ohne besondere Schwierigkeiten zu erkennen, wenn auch jede Tierart ihre Besonderheiten hat. Bei anderen Wirbeltieren, vor allem den niederen, Anamniern, ist das anders, die Bindegewebszellen sind nur schwierig mit den bei den Säugetieren beobachteten in Parallele zu setzen.

Die Fibroblasten werden auch Bindegewebszellen schlechthin genannt (Abb. 174 u. 175). Sie sind die wenig veränderten Nachkommen der Zellen des Mesenchymnetzes. Sie beherrschen die Bildung der Fasern, die regenerativen Aufgaben des Bindegewebes fallen ihnen zu. Sie sind große verzweigte Zellen, an vielen Stellen, namentlich dort, wo das Bindegewebe im ganzen flächenhaft angeordnet ist, sind sie platt, schleierartig; an anderen Stellen, z. B. zwischen derben Bindegewebsbündeln, haben sie ganz unregelmäßige Formen, den Lücken zwischen den Fasern entsprechend. Der Kern ist der Gestalt der Zelle entsprechend oft langgestreckt, oder flach oval, das Chromatin darin (fixiert, gefärbt) fein verteilt. Der Zelleib ist fast klar, mit wenigen Körnchen, im fixierten Präparat ganz hell und, da kaum färbbar, schwer zu erkennen. Im Leben sind Plastosomen sichtbar, mit entsprechenden Methoden darstellbar (Abb. 157). Seine Ausläufer breiten sich weit im Gewebe aus, deren Grenzen sind besonders schwer festzustellen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß wenigstens an vielen Stellen

Zellen (Fibroblasten) und einer Reihe anderer Zellformen, deren Herkunft umstritten ist, darunter sicher Wanderzellen aus dem Blute.

<sup>1)</sup> S. 155, jedoch nicht quetschen.

ihre Verbindungen untereinander zeitlebens bestehen bleiben. Ob die Zellen normalerweise amöboid beweglich sind, ist fraglich.

Für die Klasmatozyten (Abb. 174 und 175) sind zahlreiche Namen in Gebrauch. Wir wählen den ältesten (Ranvier), entsprechend den in der Biologie üblichen Nomenklaturregeln. Er ist nicht bezeichnend, denn die Zellen schnüren normalerweise keine Teilchen ab, auch warf Ranvier basophil granulierten Zellen der Amphibien, die wohl den Mastzellen der Säuger entsprechen, damit zusammen. Andere Namen, die teils besondere Eigenschaften,



Abb. 174. Zellformen des lockeren ungeformten Bindegewebes vom Menschen. Septum zwischen zwei Fettläppchen der Unterhaut, Totalpräparat, Färbung mit Hämatoxylin. P. 900 mal. *f* Fibroblasten, *f'* Fibroblast einer kollagenen Faser angeschmiegt, *k* Klasmatozyten, *w* Wanderzelle.

teils ihr reichliches Vorkommen an bestimmten Stellen angeben, sind: Ruhende Wanderzellen (Maximow), Histozyten (Aschoff), Makrophagen (Evans and Scott), Adventitiazellen (teilweise, Marchand), Pyrrolzellen (Goldmann).

Die Klasmatozyten sind, verglichen mit den Fibroblasten, scharf gegen die Umgebung abgegrenzt, rundlicher, plumper, mit derben kurzen Ausläufern, ihre Gestalt wechselnd, je nach dem Platz, der zur Verfügung steht. Sie liegen frei im Gewebe, nicht den Fasern angeschmiegt, wie vielfach die Fibroblasten, ohne unmittelbare Verbindung mit ihresgleichen oder anderen Zellen. Der Zelleib ist körnchenreich, er speichert Neutralrot in derben Granulis, fixiert und gefärbt erscheint das Protoplasma schaumig. Am kennzeichnendsten ist ihr Aussehen



bei Tieren, denen Trypanblau und ähnliche, Pyrrol enthaltende Farbstoffe (Name Pyrrolzellen), Tusche, kolloidales Silber, Karminkörnchen und ähnliche Dinge einverleibt wurden. Sie nehmen den Farbstoff auf und scheiden ihn in konzentrierter Form in Vakuolen ab (Segregationsapparat, Evans). Sie sind dann sehr stark damit beladen, während die Fibroblasten nur wenige, mit Farbstoff gefüllte Vakuolen aufweisen. Diese Fähigkeit teilen die Klasmatozyten mit gewissen Retikulumzellen (s. S. 134), und man rechnet wenigstens einen Teil von ihnen — die in der Adventitia liegenden — zum retikulo-endothelialen Apparat. Dieses Aufnahme- und Speichervermögen hängt mit ihrer Eigenschaft als Phagozyten zusammen (Makrophagen). Ob sie sich für gewöhnlich amöboid fortbewegen, ist zweifelhaft (ruhende Wanderzellen),



Abb. 175. Lockeres Bindegewebe der Katze, Vitalfärbung mit Neutralrot. *ef* elastische Faser, *kf* kollagene Faser, *f* Fibroblasten, *k* Klasmatozyten, *m* Mastzellen. Nach Maximov 1904.

sicher, daß sie bei Entzündungen beweglich werden. Es wird ihnen dabei ein namhafter Anteil an den Abwehrvorgängen zugeschrieben. Bei geeigneten Methoden findet man Klasmatozyten überall im Bindegewebe, vorzüglich auch in der Adventitia der Gefäße.

Für die Entstehung der Klasmatozyten wird angegeben, daß sie embryonal aus Mesenchymzellen entstehen. Nachwuchs aus Fibroblasten sei noch im erwachsenen Körper nachzuweisen, auch Umwandlung aus Lymphozyten wird behauptet. Bei Hühnerembryonen von 7 Tagen sind entsprechende Zellen reichlich im Gewebe vorhanden, im Bindegewebe menschlicher Föten von 3—4 Monaten findet man ebenfalls Zellen, die ihnen ähnlich sind. Sichere Unterscheidung von Wanderzellen ist nur mit biologischen Methoden möglich.

Beim Menschen kommen nur an wenigen Stellen für gewöhnlich Farbzellen, Chromatophoren vor (s. Haut). Bei vielen niederen Wirbeltieren bilden sie einen charakteristischen Bestandteil des Bindegewebes. Von besonderer Bedeutung sind sie in der Aderhaut (s. Auge).

Mastzellen finden sich bei Anwendung geeigneter Methoden an den meisten Stellen des Bindegewebes. Sie werden auch histogene Mastzellen genannt, zum Unterschied von den Mastzellen, besser basophilen (Mast-) Leukozyten des Blutes. Es sind spezifische Elemente des ungeformten Bindegewebes (Abb. 176 u. 177). An manchen Stellen (seröse Häute) finden sie sich besonders

entlang den Gefäßen. Sie sind abgerundet, kleiner als die Klasmatozyten, ohne Ausläufer und Fortsätze. Der Zelleib ist mit groben Granulis vollgepfropft, so der Kern zwischen diesen kaum sichtbar. Die Granula werden von Wasser und wässerigen Fixierungsmitteln zerstört, am besten durch starken Alkohol erhalten und mit in Alkohol gelösten basischen Farben gefärbt. Mit einigen (Thionin) färben sie sich metachromatisch (vgl. S. 148 (Abb. 176)). Am lebensfrischen Präparat sind sie mit Neutralrot stark färbbar (Abb. 174), eins der besten Beispiele dafür, daß dieser Farbstoff vorgebildete Strukturen färben kann. Die Aufgabe der Mastzellen im Körper ist fraglich. Mit „Mast“ hat sie sicher nichts zu tun, die chemische Natur der Granula ist unbekannt. Der Name „Mastzellen“ ist jedoch eingebürgert und auch in fremde Sprachen übergegangen. Auch die Mastzellen sind nicht beweglich.

Die Wanderzellen des Bindegewebes (Abb. 174) sind dieselben, die auch im Blute sich finden. Es mag dahingestellt bleiben, ob es besondere Wanderzellen gibt, die das Bindegewebe niemals verlassen. Die verschiedenen Arten werden wir beim Blute besprechen. Es sei hier nur erwähnt, daß man eosinophile und neutrophile Leukozyten und Lymphozyten im Bindegewebe antrifft (s. Blut).

Die Natur der Plasmazellen ist von allen Zellformen des Bindegewebes am meisten umstritten und es ist fraglich, ob es, vielleicht mit Ausnahme der serösen Häute, überhaupt im nicht krankhaft veränderten Bindegewebe Plasmazellen gibt. Mit diesem Namen werden rundliche, manchmal platte Zellen bezeichnet, mit rundem, chromatinreichem Kern und basophilem Protoplasma, letzteres ohne Granula. Mit Thionin sind sie zuweilen metachromatisch färbbar. Im Netz verschiedener Tiere findet man sie regelmäßig (Abb. 176).

Über die Fettzellen siehe S. 177.

**103. Anordnung der Fasern.** Die Fasern des Bindegewebes hatten wir ausgiebig gekennzeichnet. Es bleiben nur noch einige Worte darüber zu sagen, wie speziell im ungeformten Bindegewebe die Anordnung der Fasern sich gestaltet. Die besondere Art dieses Gewebes an jedem Orte beruht auf Menge und Anordnung der Fasern. Soweit diese Anordnung bekannt und von besonderer Bedeutung für die Organfunktion ist, werden wir ihrer bei den Organen gedenken. Das lockere Gewebe in und zwischen den Muskeln, das gewöhnlich als Typ der lockeren Form gilt, zeigt eine Anordnung der kollagenen Fasern in Maschen. Das ist aber nur an vorsichtig hergestellten Totalpräparaten zu erkennen, nicht an zerpupftem und zerschnittenem Gewebe. Solche recht- und spitzwinkeligen Maschen zeigt auch das Gewebe zwischen den Drüsenläppchen zwischen den Fettläppchen der Unterhaut und sonstiger größerer Fettanhäufungen. Diese Anordnung bedingt weitgehende Verschieblichkeit. Als Beispiel eines derben durchflochtenen Bindegewebes nennen wir die Lederhaut (Abb. 178).

**104. Die Grundsubstanz im engeren Sinne.** Zellen und Fasern sind von der „Grundsubstanz“<sup>1)</sup> umgeben. Für sie gilt das, was wir für die des embryonalen Bindegewebes (S. 152) entwickelt hatten. Sie kann durch sehr große



Abb. 176. Aus dem Osmentum majus eines Hundes, Alk. abs. Thionin. Zellen der Gefäßseide. *m* Mastzellen, *p* Plasmazellen, *f* Fibroblast. Reproduktion in d. Farben d. Präparates. P. 960mal.

<sup>1)</sup> Vgl. Anmerkung S. 154.

Mengen Wasser vermehrt werden. Man bezeichnet diesen Zustand, der bei mannigfachen Krankheitszuständen auftritt, als Ödem. Die praktische Medizin nützt das aus, um Flüssigkeit oder Arzneistoffe dem Körper zuzuführen. Man kann Wasser literweise in das Unterhautbindegewebe einfüllen (als Ringerlösung oder physiologische Kochsalzlösung), von da aus wird es dann dem Kreislauf zugeführt. Die subkutane Injektion (Morphiumsspritze) ist jedem Laien bekannt. Das alles beweist, daß an diesen Stellen die Grundsubstanz ein Sol ist, denn nur ein solches kann man verdünnen.

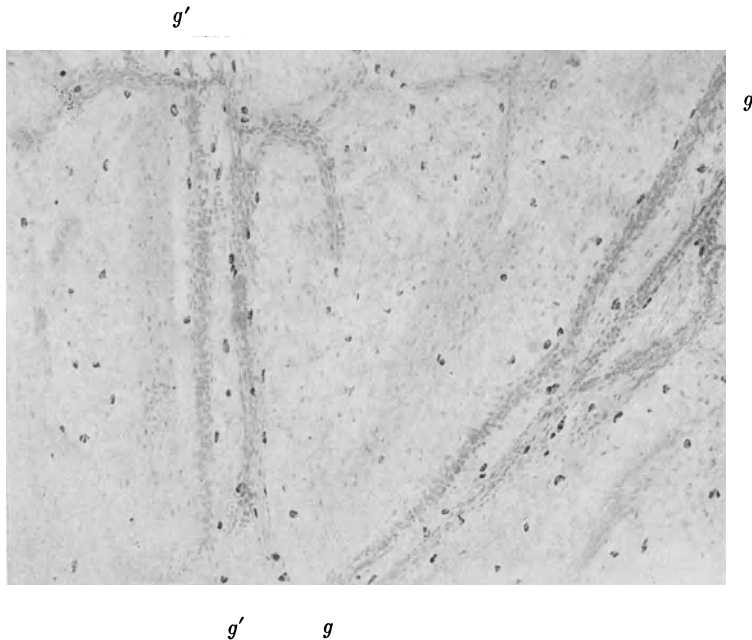


Abb. 177. Mesenterium vom Hund, Alk. absol. Thionin. Verteilung der Mastzellen (die dunklen Körperchen),  $g$   $g$  und  $g' g'$  Gefäße. Phot. 24 mal.

Es wird vielfach angenommen, die Gewebsflüssigkeit, mit ihr das Wasser der Ödeme und künstlich eingeführte Wassermengen, befänden sich in besonderen Spalten, Saftspalten, Gewebsspalten<sup>1)</sup>. Diese Spalten würden von Lamellen begrenzt, die aus Zellen, Fasern und einer besonderen gallertigen Substanz bestünden, in die die Zellen und Fasern eingelagert seien. Diese Anschauung wurde vor allem von Laguesse vertreten, um gewisse lamellenartig aufgebaute Bindegewebsmassen, vor allem des fötalen Körpers zu erklären. Sie ist durch nichts gerechtfertigt<sup>2)</sup>. Die Anordnung der Fasern zu flächenhaften Netzen (nach Art eines gewebten Stoffes) erklärt völlig das besondere Verhalten derartigen Gewebes. Die Zellen sind an solchen Stellen flach und legen sich der Fläche nach den Faserlamellen auf. Schon dies erklärt die Tatsache, daß eine Flüssigkeit sich im wesentlichen nur parallel zu diesen Lamellen bewegt. Wird sie vermehrt, so schiebt sie sich zwischen sie, ohne daß durch sie hindurch eine nennenswerte Flüssigkeitsbewegung statthat, und drängt sie auseinander. Das wird um so verständlicher, wenn wir die Reibungsverhältnisse beim Durchtritt von Flüssigkeiten durch derartige Gittersysteme berücksichtigen. Jedem ist geläufig, daß ein Tuch oder ein Papierfilter um so langsamer filtriert, je dichter es ist. Im großen und ganzen gilt, daß der Widerstand eines solchen Filters umgekehrt proportional der vierten Potenz des Porendurchmessers ist; sinkt der Porendurchmesser auf die Hälfte, so steigt der Widerstand auf das 16fache.

<sup>1)</sup> Die Gewebsspalten sollen nach einer Anschauung der Anfang des Lymphgefäßsystems sein. Nach neueren Untersuchungen entstehen die Lymphgefäße als Ausstülpungen von Venen und bleiben zeitlebens blind geschlossen.

<sup>2)</sup> Vgl. auch Nageotte. (Lit.)

Nimmt man hinzu, daß die Flüssigkeit, die Zellen und Fasern umspült, nicht Wasser, sondern ein Eiweißsol, von erheblicher innerer Reibung ist, so wird verständlich, wie sich die Bewegung dieser Flüssigkeit zwischen den Lamellen gestalten muß. Man hat also nicht nötig, eine besondere Gallerte zwischen den Fasermaschen zu erfinden; Silberniederschläge, die als Beweis angeführt werden, sind in ihrem Zustandekommen selbst erklärungsbedürftig. Die Negativbilder von Zellen, die sie liefern, stimmen mit dem Bilde der lebensfrischen Zellen nicht überein. Es ist möglich, daß eine gewisse Sorbtion der Eiweißkörper der Grundsubstanz an den Fasern stattfindet und an dem Zustandekommen der Silberbilder beteiligt ist.

Das Bindegewebe des Körpers hat keineswegs überall lamellosen Aufbau. In den Gefäßscheiden sind die „Gewebsspalten“, d. h. die Räume zwischen den Fasern ganz unregelmäßig, ebenso im Korium und dem interstitiellen Gewebe der meisten Organe.

Wir stellen uns den Aufbau des Bindegewebes also folgendermaßen vor: Ein je nach dem Ort und seinen mechanischen Anforderungen sehr verschiedenes Geflecht kollagener Fasern, darin das elastische Netz, das Ganze eingetaucht in ein Sol von wechselnder Zähigkeit, die Fibroblasten angeschmiegt an die kollagenen Bündel, hin und wieder zu endothelähnlichen Belägen der Fasergeflechte zusammentretend, in ihrer Begleitung Klasmatozyten, Mastzellen, zuweilen Chromatophoren, Wanderzellen mehr oder minder reichlich in dem System umherkriechend.

Die Konsistenz der Grundsubstanz, bedingt durch ihren Wassergehalt, ist maßgeblich für die Verschieblichkeit des Ganzen. Wird dem Körper sehr viel Wasser entzogen, z. B. durch die heftigen Durchfälle bei Cholera und choleraähnlichen Zuständen, so wird das Bindegewebe ganz steif und Falten der Haut bleiben stehen. Vielleicht ist die bekannte Steifheit der kalten Finger auf eine Konsistenzänderung der Grundsubstanz und des Fettes durch die niedere Temperatur zurückzuführen.

**105. Das Fettgewebe, Aufbau und Verbreitung.** Im ungeformten Bindegewebe finden sich ständig Fettzellen. Man muß geradezu die Fettzellen als eine kennzeichnende Zellform dieses Gewebes anführen. Größere Fettmengen treten jedoch zu besonderen Gewebekörpern zusammen, die große Mächtigkeit gewinnen können. Man pflegt deshalb ein besonderes Fettgewebe zu unterscheiden. Das ist auch hier geschehen.

Das Fett findet sich im unversehrten Gewebe immer innerhalb von Zellen. Wir haben es (S. 81) schon als Beispiel eines in der Zelle gespeicherten Sekretes aufgeführt. Die ausgebildete Fettzelle ist kugelig und groß. Den größten Teil nimmt der Fetttropfen ein. Er ist umschlossen von einer dünnen Protoplasma-hülle, in der der Kern liegt. Dieser ist von ein wenig reichlicherem körnigem Protoplasma umgeben (Siegelringform in der Profilansicht, Abb. 42). Eine besondere Zellmembran hat die Fettzelle nicht. Die Protoplasma-hülle um den Fetttropfen ist derb und entspricht einer Krusta (S. 25). Die öfters genannten, angeblich aus Kollagen bestehenden Hüllen sind Täuschungen, hervorgerufen durch die zwischen den Fettzellen sich befindenden feinen Fasern<sup>1)</sup>.

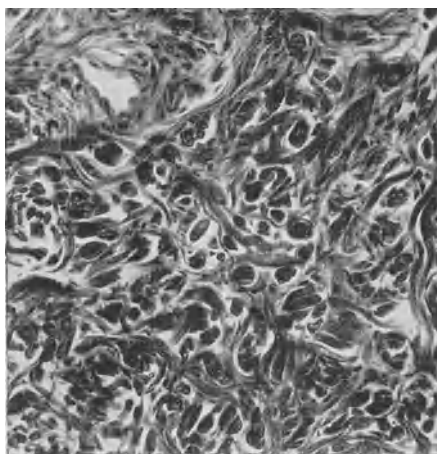


Abb. 178. Derbes ungeformtes Bindegewebe mit durchflochtenen kollagenen Fasern. Lederhaut des Handtellers eines 6jährigen Kindes. Phot. 230mal. Färbung Säurealizarinblau-Mallory.

<sup>1)</sup> Selbstverständlich färbt sich bei längerer Einwirkung auch die das Fett umgebende protoplasmatische Hülle mit den „Bindegewebsfärbungen“ bläulich (Mallory) oder rötlich (van Gieson).

Frisches Fettgewebe läßt nur starklichtbrechende Kugeln erkennen (Abb. 179). Das sind die Fettzellen. Sie sind leicht verletzlich, so daß bei nicht ganz sorg-



Abb. 179. Fett aus dem großen Netz des Menschen. Totalpräparat ungefärbt in Glyzerin. Die länglichen Schatten sind Gefäße. Man sieht scharf abgegrenzte Lämpchen und eine Gruppe im Bindegewebe zerstreuter Zellen. Phot. 42 mal.

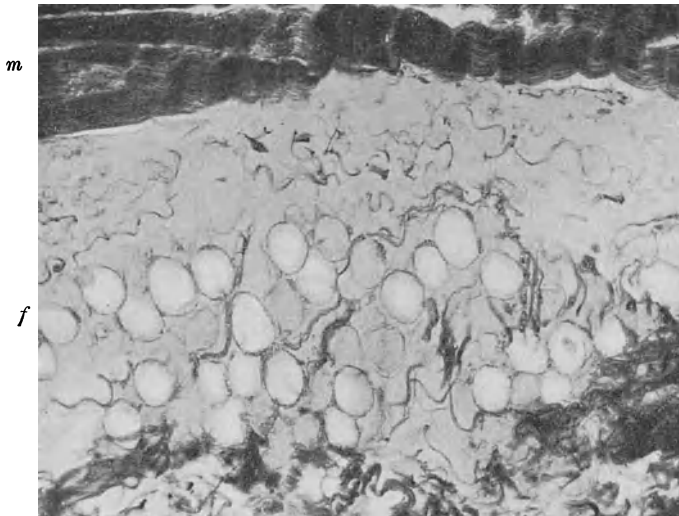


Abb. 180. Intramuskuläres Bindegewebe vom Hund. Schnitt, Fettzellen (leer), *f* in lockerer Anordnung zwischen den kollagenen Fasern *m* Muskelfasern. Alk. absol. Azokarmin-Mallory, 175 mal. Phot.

fältiger Präparation Fettzellen zertrümmert werden. Es liegen dann Fett-tropfen frei im Gewebe. Bei Schnittpräparaten (Gefrierschnitten) ist das immer der Fall. Aus den in Balsam eingebetteten Präparaten ist das Fett heraus-

gelöst und man sieht nur die hohlen Blasen (Abb. 180 u. 184). Die in Fettzellen zuweilen sichtbaren Nadeln sind Fettsäurekristalle. Man färbt das Fett durch Überosmiumsäure (Reduktion zu Osmium, schwarz) oder Fettfarbstoffe (Sudan, Scharlach).

Die Fettzellen kommen zerstreut oder in kleinen lockeren Gruppen im Bindegewebe vor (Abb. 180), zwischen den Fasern und Netzen, den Zellen und um die kleineren Gefäße herum. Größere Fettmassen gleichen in ihrer Anordnung Drüsenkörpern. Bindegewebssepten grenzen große und kleine Lappen und Läppchen ab (Abb. 181, 185). Solche Läppchen sieht man z. B. im Netz neben zerstreuten Zellen (Abb. 179). Die Läppchen haben besondere Blutgefäße, die sie versorgen und ein reiches Kapillarnetz umspinnt die einzelnen Zellen (Abb. 181 u. 182). So erhält man den Eindruck, als ob besondere Fettspeicherorgane ausgebildet seien, deren reiches Gefäßnetz die Aufgabe hat, einen schnellen Zu- und Abtransport des Fettes zu ermöglichen. Solche größeren Fettmassen findet man im Unterhautbindegewebe, in den Mesenterien und im Netze, unterdem parietalen Bauchfell, als Fettkapsel um die Niere herum. In Fällen starker Fettleibigkeit kann das ganze ungeformte Bindegewebe mit Fett vollgestopft sein, zwischen und in den Muskeln, den Drüsen, ja zwischen den Elementen des Herzmuskels (Fettherz).

Diese Fettmengen sind in der Hauptsache Speicherfett. Verbrennt der Körper mehr, als ihm an Kalorien zugeführt werden, so schwinden sie. Geringe Fettmengen sind geeignet, die Verschieblichkeit der Organe, und so die Funktion des lockeren Bindegewebes, zu unterstützen. Das Fettgewebe ist zugleich das pla-

stische Gewebe des Körpers. Das wird an vielen Stellen ausgenutzt für die mechanische Konstruktion. Neben dem Speicherfett können wir ein Baufett unterscheiden. Solche Fettorgane pflegen dem Verbrauch auch in der höchsten Not lange Zeit vorenthalten zu werden, so daß man auch an völlig ausgezehrten Leichen diese Stellen noch fettreich findet. Es sind das Fettkörper in den Gelenken und um diese herum, z. B. die Plica synovialis des Kniegelenks, das Fett in der Fossa acetabuli des Hüftgelenks. Die erstgenannte Falte füllt den Gelenkraum vorn stets an, ohne die Bewegung zu hindern; ähnlich wirken Fettmassen um das Schultergelenk



Abb. 181. Gefäßversorgung der Fettläppchen im Omentum majus des Menschen. Injektion von der Art. gastroepiploica aus. Die blutgefüllte Vene ist heller und weniger scharf umrandet. Totalpräparat, ungefärbt in Glycerin. 175 mal. Phot.



und andere Gelenke, sowie zwischen Bändern. Das Fett der Orbita bildet geradezu eine Gelenkpfanne für den Augapfel. Wir stehen und gehen auf den Fettpolstern der Ferse und des Sohlenballens. Auch viele Tiere gehen auf Fett: Sohlenballen von Katze und Hund, die gewaltigen Fettpolster des Elefantenfußes (vgl. auch S. 166).

**106. Entwicklung des Fettgewebes.** Was die Entstehung der Fettzellen anbelangt, so sind wahrscheinlich an jedem Orte des ungeformten Bindegewebes Zellen (Fibroblasten?) zeitlebens imstande, Fett zu speichern und sich

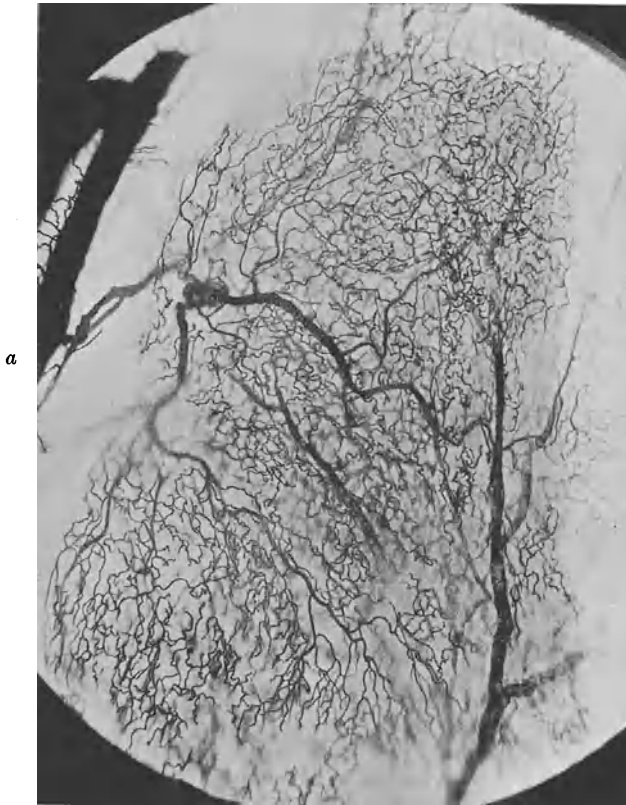


Abb. 182. Dasselbe Objekt. Nahezu vollständige Injektion eines Läppchens, enges Kapillarnetz, in dessen Maschen die Fettzellen. Totalpräparat, ungefärbt, Balsam (Fettzellen leer und unsichtbar). *a* Arterie, *v* Vene (im Blut gefüllt). 45 mal. Phot.

in Fettzellen umzuwandeln. Auch der Blutgefäßapparat scheint sich einer solchen Neubildung von Fettgewebe durch reicheren Ausbau des Kapillarnetzes anpassen zu können.

Embryonal entsteht beim Menschen das Fettgewebe in der gleichen Weise. Zellen des Mesenchymnetzes bilden sich zu Fettzellen um (Abb. 183, 184). So ist es im Unterhautbindegewebe. Von vornherein werden dabei Läppchen um Blutgefäße gebildet, die nach und nach an Umfang zunehmen (Abb. 185). Bei manchen Tieren und beim Menschen an einigen Stellen, z. B. in der Nierenkapsel (Hammar) werden die Läppchen und der dazu gehörige Blutgefäß-

apparat schon vor der eigentlichen Fettspeicherung ausgebildet. Zellen des Bindegewebes werden zu großen protoplasmareichen Zellen, die Fortsätze verschwinden und die Zellen gewinnen das Aussehen von Drüsenzellen (Steatoblasten). Nach Art von Drüsenkörpern liegen sie in Läppchen um die Blutgefäße. Diese Zellen füllen sich dann mit Fett. Auch hier erhalten die Fettzellen durch Umwandlung von Bindegewebszellen in Steatoblasten ständig neuen Zuwachs.

Werden gespeicherte Fettmengen gebraucht, so wird das Fett durch Fermente (Lipasen) in der Zelle aufgespalten und dem Kreislauf zum Verbrauch zugeführt. Das Schicksal der Fettzellen kann dabei nicht als völlig geklärt bezeichnet werden. Wenn sich jede Fettzelle in eine Bindegewebszelle oder

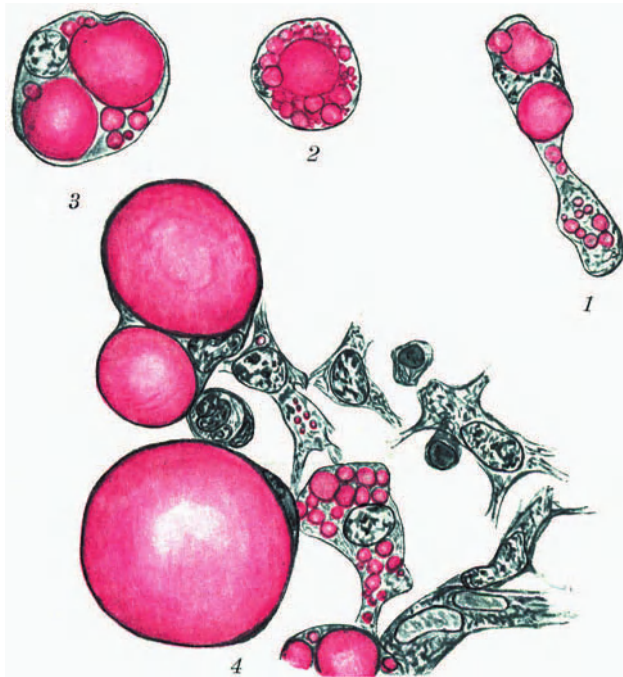


Abb. 183. Entstehung der Fettzellen im Unterhautgewebe des Armes bei einem menschlichen Fötus im 7. Monat. Formol, Gefrierschnitt, Sudan, Hämatoxylin. P. 900 mal. 1, 2, 3 einzelne Zellen, 4 Zellgruppe aus einem Läppchen.

eine Zelle anderer Art zurückverwandeln würde, so müßte man bei abgemagerten Personen an Stelle der früher oft reichlichen Fettmassen ein zellenreiches Gewebe finden. Das ist nicht der Fall. Nur in Fällen schnellen Schwundes findet man das frühere Fett durch sog. seröse Fettzellen ersetzt. Es sind dies Fettzellen, in denen der Raum, den das Fett einnahm, durch eine seröse Flüssigkeit ersetzt ist. Auch Abb. 42 zeigt einen solchen Raum, in dem noch ein mäßig großer Fetttropfen sich befindet.

**107. Das retikuläre Bindegewebe.** Das Mesenchymnetz bleibt vielleicht im ungeformten faserigen Bindegewebe als Netz der mit Ausläufern versehenen Fibroblasten erhalten. Ein dem allgemeinen Aufbau nach nahezu unverändertes Mesenchymnetz ist das retikuläre Bindegewebe (Abb. 186). Es findet sich an Orten, an denen Wanderzellen sich vermehren (adenoides, zytogenes Gewebe), also in den Lymphknoten, in der Milz, den lymphatischen



Organen der Mundhöhle, ebenso im Knochenmark, kurz in Verbindung mit dem hämopoetischen System. Es hat hier z. T. phagozytäre Eigenschaften (retikulo-endothelialer Apparat). Ferner bildet es das Stratum proprium der Darmschleimhaut von der Kardia bis zum After. Auch hier finden sich reichlich Wanderzellen und Keimzentren (Noduli lymphatici solitarii und agregati, siehe beim Darm).

Das Netz dieses Gewebes ist verhältnismäßig widerstandsfähig. Das liegt daran, daß Fasern darin eingelagert sind (Abb. 187).

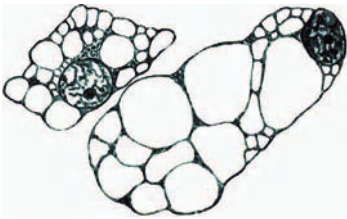


Abb. 184. Dasselbe Objekt wie Abb. 183. Paraffinschnitt, Fett herausgelöst, zwei Fettzellen mit den Vakuolen, die das Fett enthielten. P. 900 mal.

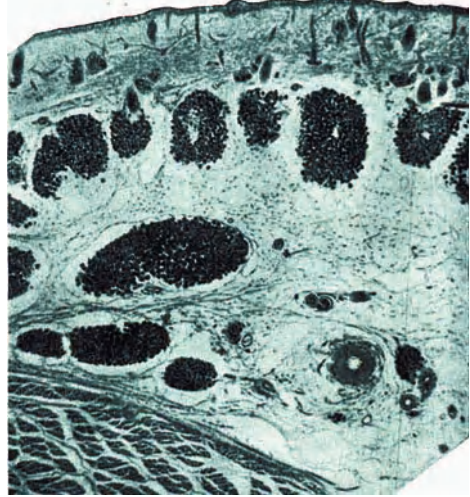


Abb. 185. Dasselbe Objekt wie Abb. 183. Fettläppchen im Unterhautgewebe. Gefrierschnitt, Sudan, Hämatoxylin. Phot. 15 mal.

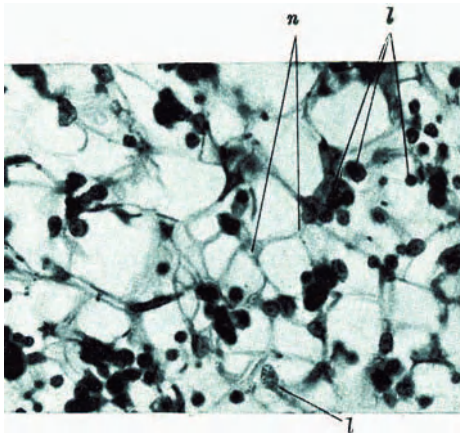


Abb. 186. Retikuläres Bindegewebe aus dem Lymphknoten einer Katze. Pikrinsäure, ausgeschlüttelter Gefrierschnitt, Hämat. Eosin. Phot. 460 mal.  
n Netzknotten, l Lymphozyten.

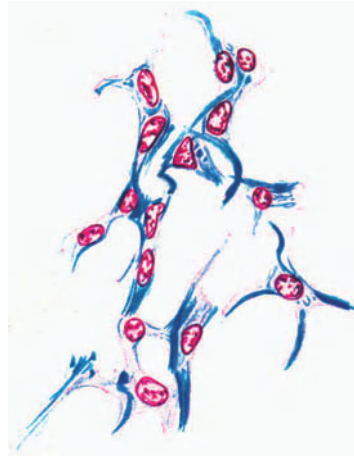


Abb. 187. Retikuläres Bindegewebe aus einem Mesenteriallymphknoten (Lymphsinus) d. Menschen. Hingerichteter, Pikrinsublimat, Azokarmir-Mallory, kollagene Fasern (blau) im Zellnetz. P. 504 mal.

Diese Fasern sind wohl im ganzen derselben Art, wie die kollagenen, sie geben jedoch keinen Leim (Retikulin). Sie färben sich mit Bindegewebsfärbungen, sind für Trypsin unverdaulich (Höhl) und geben die Ewaldssche Reaktion.

Ein besonderes Bindegewebe, sehr zellenreich und faserarm findet sich an vielen Stellen des weiblichen Geschlechtsapparates. Das „Stroma“ ovarii, das Stratum proprium der Uterusschleimhaut haben Besonderheiten, die sie sowohl vom gewöhnlichen Bindegewebe, wie vom retikulären trennen. Näheres siehe bei diesen Organen.

## Die geformten Bindesubstanzen.

(Eigentliche mechanische Gewebe.)

**108. Material der Sehnen, Bänder und Kapseln.** Die geformten Bindesubstanzen liefern das Material für die Konstruktionselemente des Bewegungsapparates. Wie wir S. 166 erwähnten, sind Bänder und Sehnen zugleich zugfeste und biegsame Teile. Jedes parallelfaserige, derbe, d. h. faserreiche Bindegewebe kann dieser Aufgabe dienen. So sehen wir denn, daß es außer dem echten Sehnengewebe noch eine Reihe von Zwischenformen zwischen diesem und den derben Formen des ungeformten Bindegewebes gibt.

Zu diesen Zwischenformen gehören die Kapseln, die z. B. die Leber, die Niere, die Lymphknoten umgeben. Auch die Gelenkkapseln und das Stratum fibrosum des Periosts gehören hierher. Sie bestehen aus dichten Lagen kollagener Fasern, zwischen denen Fibroblasten liegen. Die Form dieser Zellen ist die der Lücke, die sie ausfüllen. Das Gewebe geht ohne scharfe Grenze in das ungeformte Bindegewebe über, in das die Organe eingebettet sind (z. B. Lymphknoten).

An diese aus einander vielfach überkreuzenden Fasern aufgebauten Membranen schließen sich die Verstärkungsbänder der Gelenkkapseln und Sehnenscheiden (Fibrae annulares der Finger). Die Fasern verlaufen einander parallel, und vom typischen Sehnengewebe unterscheidet sie nur die fehlende Unterteilung in Bündel und die unregelmäßigere Gestalt der Zellen, die zwischen den kollagenen Fibrillen liegen (Abb. 188).

Das Element des Sehnengewebes wollen wir eine Sehnenfaser (Primärbündel) nennen. Es ist das ein Bündel aus einander parallel laufenden kollagenen Fibrillen, in so enger Packung, daß man auf Quer- und Längsschnitten nichts von dem fibrillären Aufbau wahrnimmt, sondern eine homogene Substanz vor sich zu haben glaubt. Nur die Spaltbarkeit in der Längsrichtung verrät den Aufbau aus Fibrillen. Kalkwasser (u. a. vgl. S. 158) löst die Schleimsubstanz, die die Fibrillen verkittet, so daß sich so behandelte Sehnen in Fibrillen zerzupfen und auseinanderschütteln lassen.

Innerhalb der Sehnenfasern liegen die Sehnenzellen. Auf dem Längsschnitt erkennt man ihre Anordnung in Reihen hintereinander, im polarisierten Licht erscheinen sie als spindelförmige Aussparungen in der helleuchtenden Fibrillenmasse (Abb. 189 u. 190). Auf dem Querschnitt zeigen sich sternförmige Figuren, die diesen in eine Reihe mehr oder minder vollständig getrennter

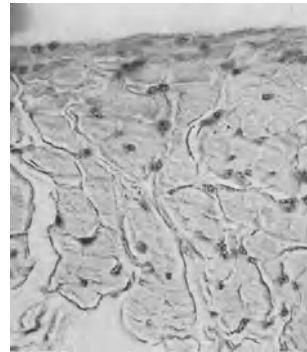


Abb. 188. Längsschnitt durch die Sehnenscheide, Querschnitt der Fibrae annulares vom Finger eines 6jährigen Kindes; unregelmäßig begrenzte Bündel mit Zellen dazwischen, oben die Fläche an der die Sehne gleitet (unscharf) Hämatoxylin. Phot. 230 mal.

Felderchen zerlegen (Abb. 191 u. 192). Ein solches Feld kann man dem Querschnitt der kollagenen Faser des lockeren Bindegewebes vergleichen. Die sternförmige Figur kommt durch Spalten zustande, in denen ebenso geformte Zellen stecken (Flügelzellen), die aber die Spalten nur z. T. ausfüllen. Anastomosen von Zellausläufern kommen vor. Die Ausläufer sind Platten,



Abb. 189. Beugesehne der Hand eines 6jährigen Kindes. Längsschnitt. Hämatoxylin. 90mal Phot. bei *a* ein Septum des Peritenonium internum mit zahlreichen Zellkernen und Gefäßen, *b* durch das Schneiden entstandene Spalten.

die wie die Blätter eines Buches an dessen Rücken, an der Zelle sitzen. Sie sind jedoch unregelmäßig gestaltet und vor allem im Sehngewebe von Föten kommen auch niedrigere und rundliche Fortsätze vor. Hier, beim Fötus, sind

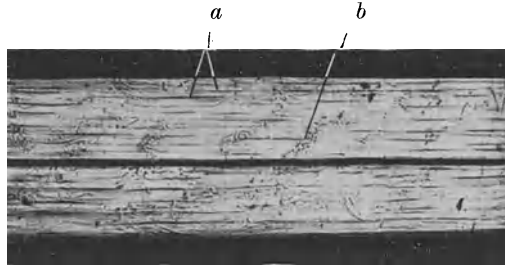


Abb. 190. Dasselbe Objekt wie Abb. 189, im polarisierten Licht, die Achsen der Nicols stehen so, daß die Sehne sie unter  $45^\circ$  schneidet. Phot. 130 mal. *a* Zellen (als dunkle spindelförmige Aussparungen sichtbar, *b* Fäserchen, die sich durch das Schneiden quer über den Schnitt gelegt haben und Schatten geben.

die Zellen zahlreicher, als beim Jugendlichen und Erwachsenen (Vermehrung der Fibrillenmassen) (Abb. 193 u. 194).

**109. Bau der Sehnen und Bänder.** Die Sehnenfasern können in größeren und kleineren Gruppen in das ungeformte Bindegewebe eingelagert sein. Abb. 195 zeigt die quergeschnittenen Fasern einer Palmaraponeurose. Sie heben sich hellglänzend aus dem grauen matten Bindegewebe ab (Photogramm eines ungefärbten Schnittes in Wasser). In den Bändern sind sie zu größeren Bündeln vereinigt, die einzelnen Fasern durch lockeres Gewebe mehr oder weniger weit getrennt. In der Sehne ist der Aufbau aus zu Gruppen vereinigten Fasern (Primärbündel, Sekundärbündel) noch regelmäßiger (Abb. 196). Das die Fasern einzeln und im ganzen umhüllende Bindegewebe heißt Peritenonium (externum, internum) (Abb. 196). Spärliche Nerven und Blutgefäße verlaufen darin. Die

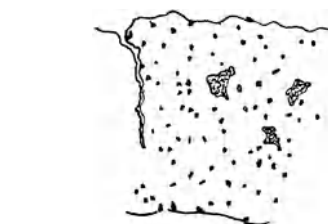
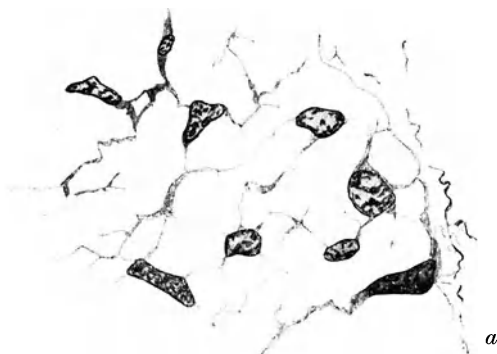


Abb. 193. Verteilung der Zellen im Querschnitt, dasselbe Objekt wie Abb. 191. Die größeren Felderchen Gefäße mit interstitiellem Gewebe. P. 260 mal.

Abb. 191. Aus einem Querschnitt durch den Tractus ileotibialis der Fascia lata eines Föts im 4. Monat, die Zellen mit ihren Fortsätzen zerlegen den Querschnitt in Felderchen. Bei *a* der Außenrand mit querverlaufenden lockeren Fäserchen. P. 1700 mal.



Abb. 192. Sehnenzelle, Flügelzelle aus dem Querschnitt einer Handbeugesehne eines 6jähr. Kindes. P. 1700 mal.

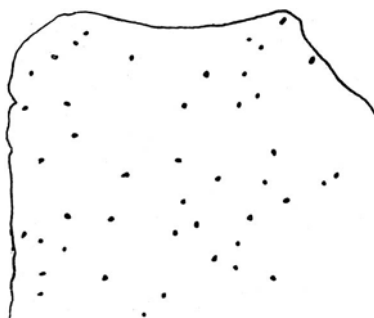


Abb. 194. Verteilung der Zellen im Querschnitt, dasselbe Objekt wie Abb. 191. P. 260 mal.

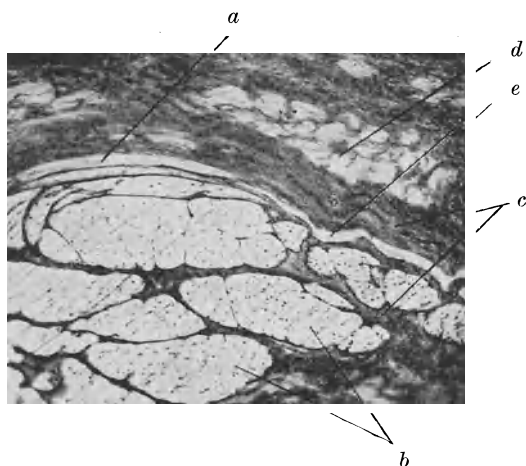


Abb. 195. Querschnitt durch den distalen Teil der Palmaraponeurose eines 6 jährigen Kindes; ungefärbter Zelloidinschnitt in Wasser bei starker Abblendung. Phot. 92 mal. *a* längsgetroffene, *b* quergetroffene Sehnenfasern, *c* ungeformtes lockeres Zwischengewebe, die optisch homogene Sehnenmasse erscheint hell, das lockere Zwischengewebe durch totale Reflexion dunkel; *d* (leere) Fettzellen, *e* eine Spalte.

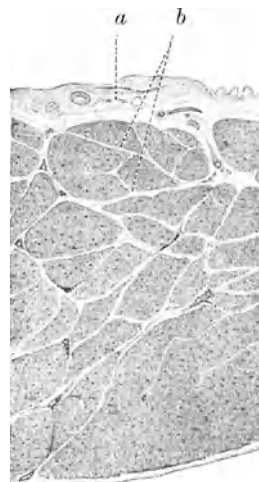


Abb. 196. Querschnitt der Sehne eines Zehenstreckers eines 8jähr. Kindes. Schwache Vergrößerung. *a* Peritenonium externum, *b* Peritenonium internum. Aus Braus, Anatomie.

Richtung der Fibrillen im Peritononum ist quer zur Sehne, so daß ein Sehnenquerschnitt im polarisierten Licht betrachtet, unter allen Winkeln die

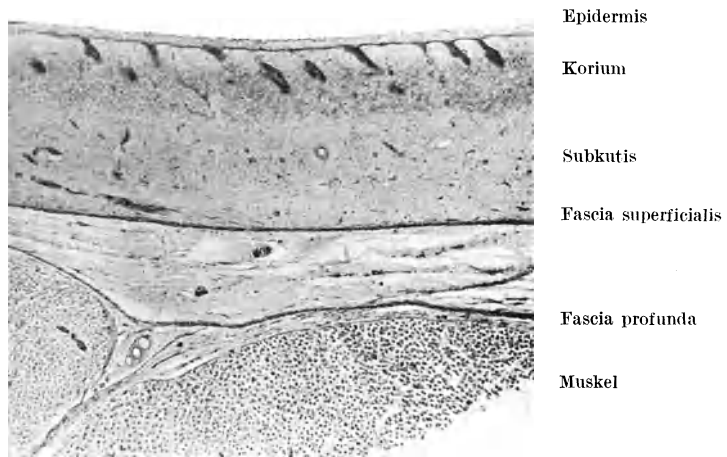


Abb. 197. Querschnitt durch die Außenseite des Ohrschenkels eines 16 cm langen Schweineföts. Azokarmin, Mallory, Phot. 24 mal.

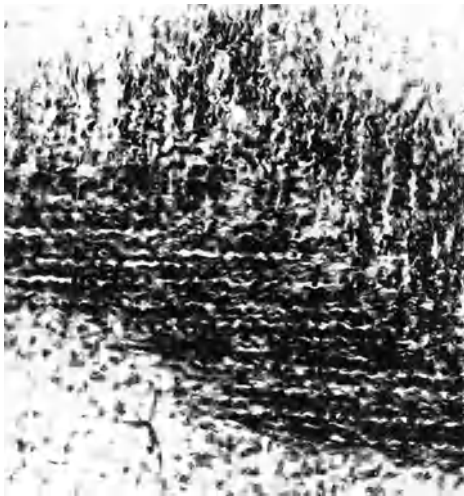


Abb. 198. Flachschnitt durch die Fascia superficialis des Objekts der Abb. 197 (vgl. Beschriftung!). Säurealizarinblau — Mallory. Phot. 150 mal. Man sieht die einander senkrecht überkreuzenden Bündel. Da das Objekt leicht gewölbt ist zeigt ein Flachschnitt beide Schichten nebeneinander.

den Richtungen vereinigt. Eine Lage der einen Verlaufsrichtung wird von einer Lage der anderen bedeckt, eine eigentliche Durchflechtung der Bündel kommt nicht vor.

**110. Elastische Bänder.** Aus elastischen Fasern aufgebaute Konstruktionsteile kommen im mechanischen Apparat des Menschen nur an wenigen Stellen

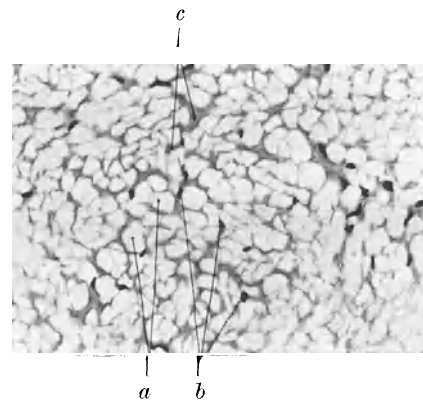


Abb. 199. Querschnitt des Ligamentum nuchae vom Rind. Präparat der Gießener Sammlung. Phot 330 mal. Kerne überzeichnet. Hämatoxylin. *a* elastische Fasern, *b* Kerne, *c* interstitielles kollagenes Gewebe.

dunklen Felder von hellglänzenden Ringen umgeben zeigt (mit negativen Kreuzen, vgl. Abb. 167).

In den Faszien (Abb. 197 u. 198) sind Sehnenfasern in zwei meist einander in rechten Winkel kreuzen-

vor. Die Ligamenta flava der Wirbelbögen sind die bekanntesten, auch das Ligamentum intermalleolare besteht vorwiegend aus elastischen Fasern. Bei den Huftieren ist der Kopf am Nackenband federnd aufgehängt. Aus der Küche bekannt sind die elastischen Fasern der Bauchmuskeln des Rindes, die dem Kochen, dem Messer wie den Zähnen in gleicher Weise Widerstand leisten (vgl. S. 164 u. 166). Auch an stärkeren elastischen Bändern kann man eine Unterteilung in grobe Bündel feststellen. Auf dem Querschnitt eines solchen Bündels erscheinen die elastischen Fasern allseitig von kollagenen Fäserchen umspinnen, die quer zu der Beanspruchungsrichtung des Bandes verlaufen. In diesem interstitiellen Gewebe liegen auch die Zellen, von denen man auf den Präparaten gewöhnlich nur die Kerne sieht (Abb. 199). Die elastischen Fasern selbst sind, wie überall, ein Netzwerk (Abb. 164). Die Maschen dieses Netzes sind eng, und den vielfachen Verzweigungen entsprechend sind die Querschnittsbilder der elastischen Fasern sehr unregelmäßig gestaltet.

## Der Knorpel.

**111. Die verschiedenen Arten des Knorpels.** Mit dem Namen Knorpel werden eine Reihe von Geweben bezeichnet, die eine gewisse mechanische Beschaffenheit haben. Das Wort Knorpel ist nicht von der Histologie oder Anatomie geprägt, sondern gehört der Umgangssprache an, und so kommt es, daß mehr oder weniger alle Gewebe damit bezeichnet werden, die die bekannte „knorpelartige“ Konsistenz besitzen. Etwas, das schneidbar, mehr oder minder elastisch formbar und doch in gewisser Weise gegen die verschiedenen Beanspruchungen fest ist, wird so bezeichnet.

So wird u. a. auch der entkalkte Knochen und das entkalkte Zahnbein „Knochenknorpel“ bzw. „Zahnknorpel“ genannt.

Unter den Geweben, die von der Histologie als Knorpel bezeichnet werden, unterscheiden wir den hyalinen, den elastischen und die verschiedenen Arten der Faserknorpel. Besonders in der letzten Gruppe werden sehr verschiedene Gewebearten zusammengefaßt. Wir wollen uns in unserer Erörterung im wesentlichen auf die beim Menschen vorkommenden Formen beschränken.

Noch weniger als bei anderen Geweben kann man beim Knorpel eine Gewebestruktur von der feineren Architektur des Skelettelementes unterscheiden. Die knorpeligen Teile des mechanischen Apparates sind besonders geeignet, um den Unterschied zu zeigen zwischen der menschlichen Technik, die ein vorhandenes Material, möglichst dessen gegebener Struktur entsprechend verwendet, und dem Körper, der den Aufbau eines Apparateiles beginnt, man könnte fast sagen, schon bei den Atomen, und in einer einheitlichen Konstruktion bis zum Skelettstück durchführt, wie er etwa im Knorpelring der Luftröhre vorliegt. Dabei kann man aber sehr wohl wiederkehrende Strukturteile, Elemente des Gewebes, unterscheiden. Wir beginnen mit dem Prototyp der ganzen Gruppe, dem hyalinen Knorpel.

**112. Der hyaline Knorpel, seine Zellen.** Der hyaline Knorpel ist eine, in dünnen Platten durchsichtige, in dickerer Schicht bläulich getrübt erscheinende Masse. Er setzt der Deformation durch Druck, Zug, Biegung einen erheblichen Widerstand entgegen. So ist er geeignet, an vielen Stellen die starren Teile der Skelettkonstruktion zu liefern (Kehlkopfskelett). Die Festigkeit von Stücken, die aus dem aus Knorpel bestehenden Organ herausgeschnitten werden, ist nach verschiedenen Richtungen sehr verschieden. Die in der Literatur vorhandenen Bestimmungen sind ohne Rücksicht auf diese Tatsache gewonnen und infolgedessen ziemlich wertlos (Beninghoff).

Das Knorpelgewebe besteht aus den Zellen und der Knorpelgrundsubstanz. Er ist von einer besonderen bindegewebigen Hülle, dem Perichondrium umgeben. Innerhalb eines Knorpelteiles befinden sich keine anderen Gewebe, vor allem sind weder lockeres, „interstitielles“ Bindegewebe noch Blutgefäße noch Nerven darin enthalten (vgl. dagegen Sehne, Muskel).

Grundsubstanz heißt beim Knorpel die ganze zwischen den Zellen befindliche Masse <sup>1)</sup>. Die Zellen liegen in ihr in rundlichen, glattwandigen Höhlen (Knorpelhöhlen). Sie sind an den meisten Stellen beim Erwachsenen und jugendlichen Menschen nicht verzweigt. Im lebenden Gewebe füllen sie die Höhlen vollständig aus (Abb. 200). Wir hatten sie früher (S. 29) als Beispiel für die Zellanatomie genannt und abgebildet (Abb. 32). Ein rundlicher oder ovaler Kern, klares Grundplasma, Plastosomen, hin und wieder Fetttropfen sind darin zu erkennen.

Läßt man zu einem lebensfrischen Knorpelstück, z. B. dem flachen Sternalknorpel eines Wassermolches, den man in Ringerlösung unter dem Deckglas beobachtet, eine starke Salzlösung fließen, so erfolgt derselbe Vorgang, den wir an der Pflanzenzelle (S. 20) kennen gelernt hatten, eine Plasmolyse. Die Zelle

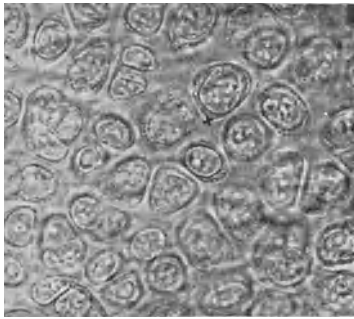


Abb. 200. Lebender Sternalknorpel von *Triton taeniatus* (Wassersalamander) in Ringerlösung. Phot. 400 mal.

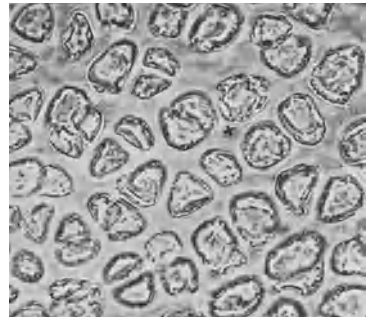


Abb. 201. Dasselbe Präparat wie Abb. 200, Plasmolyse der Knorpelzellen mit 20%  $\text{KNO}_3$ . Die mit  $\times$  bezeichnete Zelle ist in beiden Photogrammen dieselbe und scharf eingestellt. Phot. 400 mal.

zieht sich von der Wand der Höhle zurück, und fällt gleichsam zusammen (Abb. 201). Wäscht man wieder mit Ringerlösung aus, so wird der frühere normale Zustand wiederhergestellt; der Vorgang läßt sich mehrere Male an derselben Zelle wiederholen. Dies Experiment beweist, daß die Zelle von einer semipermeablen Außenhaut umgeben ist, mit der sie der Höhlenwand in derselben Weise anliegt, wie die Pflanzenzelle ihrer Membran. Wie weit die Zelle bei der Plasmolyse geschädigt wird, ist nicht bekannt, die mehrmalige Wiederholung desselben Vorganges beweist, daß die Außenhaut intakt bleibt. Innerhalb der Zelle kann man größere Flüssigkeitsansammlungen nach Art des Saftraumes der Pflanzenzelle nicht erkennen; es muß aber angenommen werden, daß die in den Intermizellarräumen der Zelle vorhandene verdünnte Salzlösung gegen die Umgebung der Zelle, also die Grundsubstanz <sup>2)</sup> hypertonisch ist und so die osmotische Spannung (Turgor) der semipermeablen Außenhaut der Zelle zustandekommt. Dieser Turgor ist bei den grundsubstanzarmen Knorpeln (vgl. S. 198 und Abb. 104 weniger für den Knorpel des Tritonsternums) für die Konsistenz des Gewebes wichtig.

<sup>1)</sup> Vgl. Anm. S. 154.

<sup>2)</sup> Richtiger gegen die in den Intermizellarräumen der Chondromukoidgallerte (s. S. 190) vorhandene verdünnte Salzlösung.



Die Knorpelzelle ist wasserreich und gegen Schädigungen sehr empfindlich. Elektrische Induktionsschläge bringen sie (R. Heidenhain, Rollet) zu einer Art von Kontraktion, der aber keine Ausdehnung folgt und die vom Tode der Zelle begleitet ist. Sie beruht wohl auf einer Entmischung des kolloidalen Systems, das das Protoplasma bildet (Koagulationsnekrose, Abb. 202).

Plasmolyse und Entmischung wirken zusammen, um eine Fixation der Knorpelzelle nur sehr unvollkommen gelingen zu lassen. Zwar wird der Kern in der gewöhnlichen Weise erhalten, um ihn herum ist jedoch nur ein Häuflein von Gerinnseln zu sehen, das vielfach mit einzelnen Teilen an der Wand der Knorpelhöhle haftet, so daß eine sternförmige Figur zustandekommt (Abb. 203 u. 207). Dieses Verhalten ist für die Knorpelzelle kennzeichnend (Schaffer). Der Plasmolyseversuch ist am besten geeignet, das Verhältnis von Grundsubstanz und Zelle zu erhellen. Es ist dasselbe, wie das zwischen der Pflanzenzelle und ihrer Membran (geformtes Sekret). Gerade wie bei manchen Pflanzen die Zelle ihr Membrangehäuse verlassen kann (Algenschwärmer), so ist es gelungen, Knorpelzellen in der Kultur ohne Grundsubstanz zu züchten, und eine Reinkultur nackter Knorpelzellen zu erhalten (Fischer 1922<sup>1</sup>).

Das Protoplasma fixierter Knorpelzellen pflegt basische Farben reichlich aufzunehmen, ebenso wie viele Teile der Grundsubstanz dies tun. Es ist fraglich, ob sich das für eine Theorie der sekretorischen Leistung der Knorpelzelle und der Art des Aufbaus der Grundsubstanz verwenden läßt (s. S. 190).

In vielen Fällen findet man bei fixierten Knorpeln die Höhle von fadenförmigen Gerinnseln erfüllt, die zu vielen Unklarheiten Veranlassung gegeben haben. Das Zustandekommen dieses Kunstproduktes ist leicht zu erklären. Die Einwirkung der Fixierungsmittel ruft sofort eine Plasmolyse und Zerfall des Zelleibes hervor. Bei weiterer Einwirkung des Mittels fallen aus der in der Höhle neben der geschrumpften Zelle befindlichen Flüssigkeit Gerinnsel in Form eines Gewirres feinsten Fäden aus. Diese färben sich lebhaft mit basischen Farben.



Abb. 202. Ein anderes Präparat derselben Art wie Abb. 200 und 201. Koagulationsnekrose der Zellen durch Induktionsschläge. Die mit  $\times$  bezeichnete Zelle ist scharf eingestellt, das Präparat liegt in Ringerlösung. Phot. 400 mal.



Abb. 203. Junge Larve von Salamandra maculosa (Feuersalamander). Fix. Kalibichromat-Formol (Kopsch). Zerfall des Zelleibes bei der Fixation. Gruppenbildung durch Teilung der Zellen und Höhlen. Bei *a* im Zelleib Plastosomen, die dunkleren Pünktchen. Saffranin. Phot. 800 mal.

<sup>1</sup>) Das ist von Bedeutung für die Beurteilung der Ekto-Endoplasmatheorie der Grundsubstanz (Hansen, s. Lit.), die hier abgelehnt ist. Wo wir semipermeable Membranen haben, bilden sie die Oberfläche des Ektoplasmas. Will man einen Ektoplasmateil der Knorpelzelle von einem Endoplasmateil analog dieser Unterscheidung bei anderen Zellen, abgrenzen, so hat man den ersteren einwärts von jener semipermeablen Haut, der natürlichen Grenze (Bier) der Zelle gegen ihre Umgebung zu suchen. Eine solche Unterscheidung kann jedoch nur gezwungen erfolgen.



Die Innenseite frischer Knorpelhöhlen ist vollständig glatt und die Zelle liegt ihr vollständig an.

**113. Die Grundsubstanz.** Der wichtigste Bestandteil der Grundsubstanz sind kollagene Fibrillen. Sie sind jedoch im normalen hyalinen Knorpel nicht in Bündeln zu Fasern vereinigt. Die sehr feinen Fibrillen bilden vielmehr einen dichten Filz, in dem besondere Bündel nicht zu unterscheiden sind. Der größere Teil der festen Bestandteile des Knorpels entfällt auf die Fibrillen. Sie sind eingebettet in eine Substanz desselben Lichtbrechungsvermögens, so daß

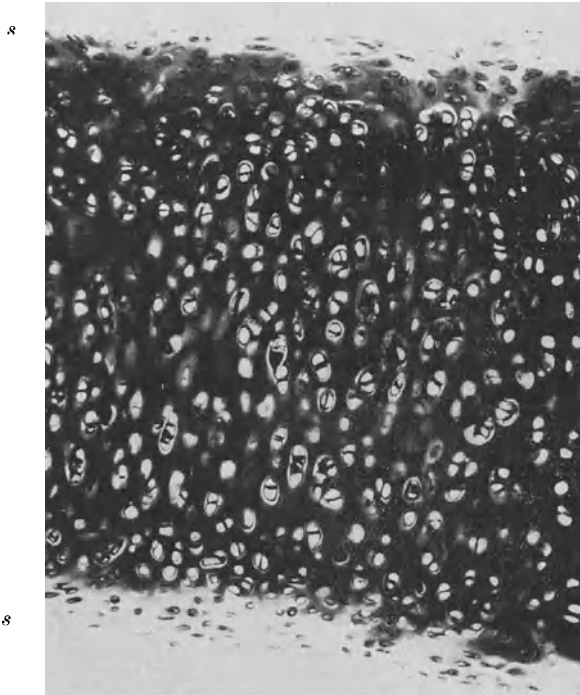


Abb. 204. Trachealknorpel vom Menschen (Querschnitt der Trachea). Starke Färbung mit angesäuertem Toluidinblau. Perichondrium ungefärbt, in den subperichondralen Schichten (s) Färbung der Kapseln, in der Mitte um die Kapseln ein ungefärbter Hof. Phot. 70 mal.

der frische Knorpel völlig homogen erscheint. Diese Substanz ist eine Gallerte von bei verschiedenen Knorpeln und Knorpelarten (s. Faserknorpel) wechselnder Konsistenz.

Diese Masse besteht aus einem Schleimkörper, dem Chondromukoid<sup>1)</sup>. Ein Bestandteil dieses Körpers, die Chondroitinschwefelsäure, die den Glukosaminbaustein des Schleimkörpers enthält, ist noch in anderer Form im Knorpel enthalten als freie Säure und als deren Natriumsalz, wahrscheinlich in lockerer Bindung (Adsorption) an die Fibrillen und die Gallerte. Ein großer Teil des Kollagens ist nicht durch die üblichen Färbemethoden darzustellen und wird

<sup>1)</sup> Die Schleime, die von Drüsen und Epithelien geliefert werden, werden als Muzine bezeichnet, die aus anderen Geweben, vorzüglich aus den Binde-Substanzen gewonnenen, als Mukoide. Beide enthalten als charakteristische Gruppe einen Aminozucker, das Glukosamin.

als „maskiert“ bezeichnet (Hansen). Der maskierende Körper ist die Chondroitinschwefelsäure.

Seit längerer Zeit bekannt ist die eigenartige Verteilung der Färbung in der Grundsubstanz des Knorpels, wenn diese den verschiedenen histologischen Färbemethoden unterworfen wird. Durch Anwendung verschiedener Methoden kann man so eine „Farbanalyse“ der Knorpelgrundsubstanz ausführen. Im großen und ganzen fällt das Ergebnis dieser Analyse zusammen mit dem, was das Polarisationsmikroskop über den Verlauf der Fibrillen festzustellen gestattet.

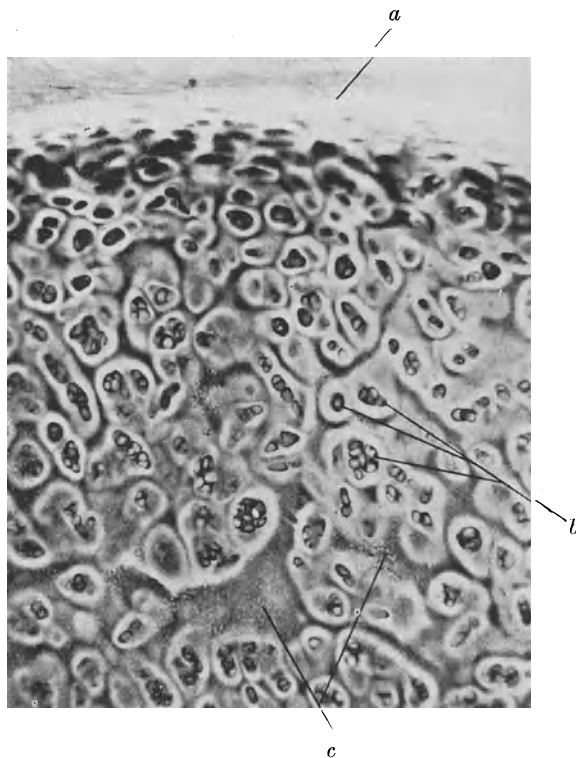


Abb. 205. Oberes Thyreoidhorn vom Menschen, Querschnitt. Schwache Färbung mit angesäuertem Toluidinblau, Kapseln, Territorien, Interterritorien sichtbar. *a* Perichondrium, *b* Zellgruppen mit Kapseln, *c* Interterritorium in „Asbestfaserung“ umgewandelt. Phot. 55 mal.

Der größte Teil der Knorpelgrundsubstanz färbt sich bei genügend langer Einwirkung mit basischen Farbstoffen, wie Methylenblau, Bismarkbraun, Toluidinblau, Thionin, Saffranin; mit den drei letzteren in metachromatischem Farbton (Abb. 204). Nur die an das Perichondrium sich unmittelbar anschließenden Schichten und ringförmige Höfe um die Zellen und Zellgruppen bleiben ungefärbt<sup>1)</sup>. Durch Abstufung der Intensität der Färbung, die sich durch verschieden lange Färbungsdauer mit derselben Farblösung erzielen läßt, kann man stärker und schwächer gefärbte Zonen unterscheiden (Abb. 205). Eine

<sup>1)</sup> Bei starker Vergrößerung zeigt sich, daß die Färbung nicht homogen, sondern körnig ist. Es ist wahrscheinlich, daß dies durch die bei der Fixation körnig geronnene Chondromukoidgallerte bedingt ist.

Schicht, die eigentliche Wand der Höhle, in der die Zelle sitzt, färbt sich am stärksten, und hält den Farbstoff auch am längsten fest, wenn man versucht, ihn z. B. mit Alkohol wieder auszuziehen. Diese Schicht ist auch bei vielen Knorpeln durch stärkere Lichtbrechung am ungefärbten Präparat zu erkennen, sie wird Kapsel genannt. Um die Kapsel liegen konzentrisch angeordnete Höfe schwächerer und stärkerer Färbung, deren Anordnung im einzelnen bei verschiedenen Knorpeln sehr verschieden ist. Sie umgreifen einzelne Zellen und Zellgruppen und werden Territorien genannt. Zwischen den Territorien sind — meist wieder stärker färbbare — Teile erkennbar, die Interterritorien (Balken). Diese Ausdrücke beziehen sich zunächst nur auf das Farbenbild des Knorpelschnittes.

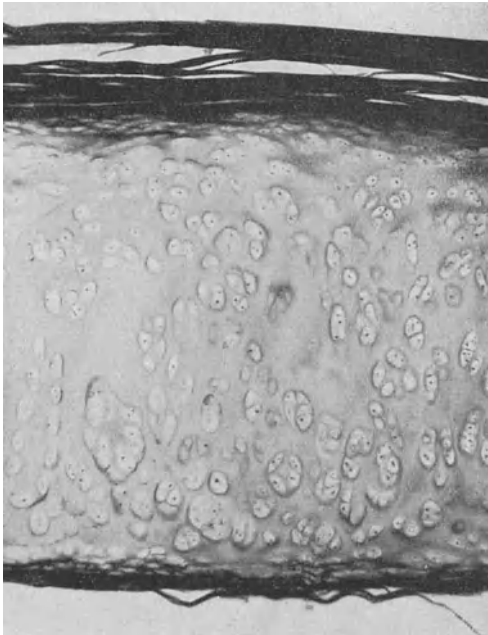


Abb. 206. Trachealknorpel vom Menschen. Färbung mit v. Giesonlösung. Perichondrium, subperichondrale Schichten, einzelne Zonen in den Territorien gefärbt. Phot. 70 mal.

Die Färbung mit sauren liefert das genaue Negativ der Färbung mit basischen Farbstoffen (Abb. 206). Das Perichondrium und die benachbarten Knorpelschichten (subperichondrale Schichten) färben sich stark, häufig auch ein Hof der Territorien. Besonders die Kollagenfärbungen (Pikrofuksin nach Hansen) sind dazu geeignet. Kombiniert man eine schwächere basische mit einer intensiveren sauren Färbung, so erhält man farbenprächtige Bilder der verschiedenen Höfe und Zonen (Abb. 207).

Eine scharfe Grenze zwischen Perichondrium (Kapselgewebe, S. 183) und subperichondralen Schichten ist nicht zu erkennen. Die Menge der die Fasern maskierenden und verkittenden Gallerte nimmt von außen nach innen unmerklich zu (Abb. 208). Verfolgt man jedoch auf Flachschnitten die Form der Zellen, so sieht man, wie in einer Schicht die Zellen mit einem Male rundlich sind und in zunächst flach zwetschgenkernförmigen Höhlen liegen. Nach außen von diesen Zellen liegen zwischen den Fasern des Perichondriums die typischen Fibroblasten.

Im Anschluß an Hansen nimmt man an, daß die verschiedene Basophilie der verschiedenen Teile der Knorpelgrundsubstanz durch einen verschiedenen Gehalt an adsorbierter Chondroitinschwefelsäure hervorgerufen werde.

Über Unterschiede der chemischen Beschaffenheit der Grundsubstanz an verschiedenen Stellen ist genaueres nicht bekannt. Hierbei kommen Verschiedenheiten des relativen Anteils an Kollagen, Chondromukoid und Wasser für jede Stelle in Betracht. Jedoch ist es nicht wahrscheinlich, daß die Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen uns über diese Mengenanteile Aufschluß gibt, denn die Stellen, an denen die kollagenen Fibrillen am dichtesten liegen, die Kapseln, färben sich am intensivsten. An diesen Stellen ist aber der Mengenanteil an Gallerte am geringsten. Nimmt man nämlich an, daß die Gallerte überall gleich steif ist (gleicher Wassergehalt, diese Annahme ist zweifelhaft), so würde folgen.

daß an jeder Stelle Chondromukoid- und Kollagenanteil der Grundsubstanz einander umgekehrt proportional sind.

Durch Behandlung mit verdünnten Alkalien wird die Färbbarkeit der Knorpelgrundsubstanz mit basischen Farbstoffen aufgehoben, nach Hansen erscheint sie wieder, wenn der Schnitt mit einer Lösung von Chondroitinschwefelsäure behandelt wird. Bei der Laugenbehandlung wird zunächst das Chondromukoid nicht aufgelöst.

Unterwirft man Knorpelschnitte in einer schwach alkalischen Trypsinlösung der Verdauung, so verhält sich nach genügend langer Einwirkung (etwa 24 Stunden bei 35°), der Schnitt in jeder Beziehung wie reines Kollagen (Leim, Färbung, Hitzeschumpfung, Ewaldsche Reaktion). Die Doppelbrechung bleibt erhalten und ist nach Richtung der optischen Achsen und Intensitätsverteilung nicht geändert. Das beweist, daß für die Erscheinungen unter dem Polarisationsmikroskop einzig und allein die Verteilung und Richtung der kollagenen Fibrillen maßgebend ist. Am verdauten Schnitt heben sich die Kapseln als besonders stark lichtbrechende Teile ab; mit ihrem atlasartigen Glanz erinnern sie an feine Sehnenbündel. Neben dem Perichondrium sind sie die Orte der stärksten Doppelbrechung. Sie bestehen also aus besonders eng gepackten kollagenen Fibrillen.

Die Architektur der Knorpelgrundsubstanz, wie sie das Polarisationsmikroskop erschließt, stimmt im allgemeinen mit dem Ergebnis der „Farbanalyse“ überein. Das Bauelement der inneren Teile der Knorpelgrundsubstanz ist ein kugel- oder eiförmiges Gebilde. Wir wollen es ein Chondron (Benninghoff) oder eine Knorpelkugel nennen. Dieser Name ist dem für das Bauelement des Knochens, das Osteon (Biedermann) oder Knochenröhrchen nachgebildet.

Die Knorpelkugel ist im einfachsten Falle die zu einer Zelle gehörige, konzentrisch fibrillierte Grundsubstanz, einzellige Knorpelkugel. In den größeren Knorpeln erwachsener Menschen überwiegen die mehrzelligen Knorpelkugeln. Die Zellen liegen in Gruppen oder Nestern zusammen und die Fibrillierung verläuft so, daß zunächst jede einzelne Zelle dann ein Paar oder eine kleinere Gruppe, schließlich das ganze Nest von Fibrillenzügen umkreist wird (Abb. 209 und 210).

Die Art der Wicklung der Fibrillen in den Kugeln im einzelnen ist unbekannt. Sie verläuft in sehr vielen Richtungen, man erhält z. B. beim Trachealknorpel von den Knorpelkugeln übereinstimmende Polarisationsbilder bei sehr verschiedenen Schnittrichtungen.

Zwischen den Knorpelkugeln liegen Schichten mit anderem Fibrillenverlauf.

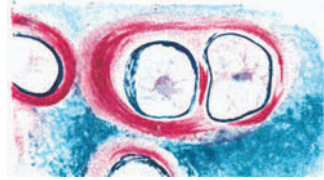


Abb. 207. Trachealknorpel vom Menschen. Methylenblau v. Giesson und Hansen, basophile und azidophile Zonen. Phot. 290 mal.

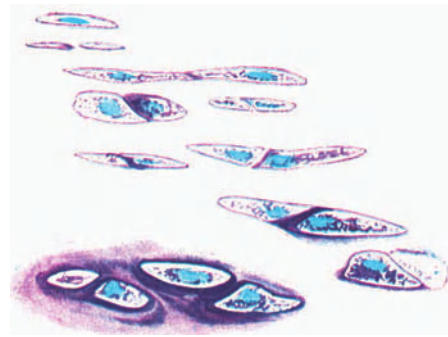


Abb. 208. Subperichondrale Zone aus einem Querschnitt des oberen Thyreoidhorns vom Menschen. Färbung mit saurem Toluidinblau. Zu äußerst langgestreckte Zellen, weiter nach Innen Gruppen mit basophilen Höfen. Kerne orthochromatisch, blau, Gerinnsel in den Zelleibern und Teile der Grundsubstanz metachromatisch violett. Phot. 435 mal.

Wir nennen sie Zwischenschichten. Annähernd fallen Knorpelkugeln und Territorien und Zwischenschichten und Interterritorien zusammen.

Kugeln und Zwischenschichten bilden das Innere des Knorpelstückes. Sie werden umhüllt vom Perichondrium und der subperichondralen Schicht. Diese letztere ist nicht scharf vom Perichondrium zu trennen und beide gehen unmerklich ineinander über (vgl. S. 192).

**114. Aufbau der Knorpelringe der Trachea.** Um den Aufbau eines knorpeligen Skeletstückes eingehender zu besprechen, wählen wir den Trachealknorpel<sup>1)</sup>. Die Knorpelspangen der Luftröhre sind Stücke eines Hohlzylinders, die hinten offene Ringe bilden. Über die Form im einzelnen vergleiche man die Lehrbücher der Anatomie. Diese Ringe werden im wesentlichen im Sinne einer Biegung senkrecht

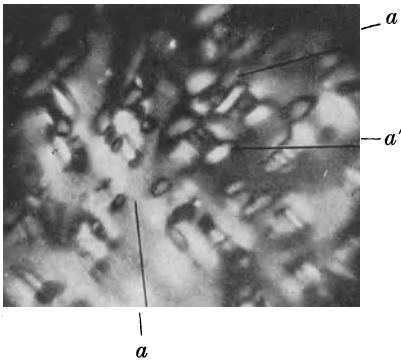


Abb. 209. Oberes Thyreoidhorn vom Menschen, ungefärbter Querschnitt Pol. Licht, Nicolebenen parallel den Seiten der Abbildung, Fibrillen in Diagonalstellung erscheinen hell. Um die Zellen *a* und *a'* je vier helle und dunkle Stellen, d. h. negative Kreuze; konzentrischer Verlauf der Fibrillen, einzellige Knorpelkugeln; bei *a* fallen die Aufhellungen zweier benachbarter Zellen an der Berührungsstelle zusammen, die Knorpelkugeln berühren sich. Der Schnitt ist so gedreht, daß die Zwischenschichten in der Nähe von *a* und *a'* dunkel erscheinen. Bei dem unregelmäßigen Verlauf der Fibrillen in den Zwischenschichten des Objektes erscheinen an anderen Stellen die Zwischenschichten hell (*b*).  
Phot. 100 mal.

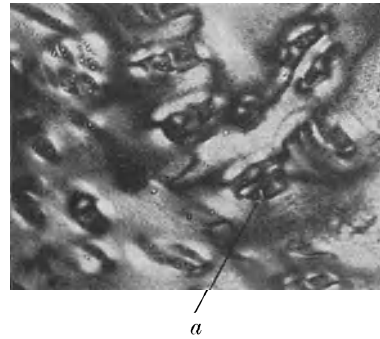


Abb. 210. Oberes Thyreoidhorn vom Menschen, ungefärbter Querschnitt in 10% NaCl-Lösung, Pol. Licht, Achsen der Nicolebenen parallel den Seiten der Abbildung. Mehrzellige Chondrone. Bei *a* ist eine Gruppe von Knorpelzellen sichtbar, zirkuläre Fibrillierung um die ganze Gruppe, die in Diagonalstellung liegenden Kapselteile (innerhalb der Gruppe) ebenfalls hell. Vgl. im übrigen Erläuterung zu 210, dort in der Knorpelkugel keine Aufhellungen.  
Phot. 100 mal.

zu ihrer Fläche beansprucht. Die Fasern des Perichondriums verlaufen ringförmig um den Zylinder herum, also senkrecht zu dessen Mantellinien, und zwar an Innen- und Außenseite gleich. Dabei sind sie einander nicht vollständig parallel, sondern sie kreuzen sich in spitzen Winkeln. Der Verlauf der Fibrillen in den subperichondralen Schichten bleibt zunächst derselbe wie im Perichondrium. Im Innern des Knorpelstückes dagegen verläuft die Hauptmenge der Fibrillen senkrecht zum Perichondrium. Die Abb. 211 zeigt einen senkrecht zur Achse des Hohlzylinders liegenden Schnitt zwischen gekreuzten Nicols, so, daß die beiden Haupttrichtungen der Fibrillen die Ebenen der Nicols unter  $45^\circ$  schneiden. Die Knorpelkugeln des Innern sind senkrecht zum Perichondrium gestreckt, und so verlaufen ihre Fibrillen

<sup>1)</sup> Im Anschluß an Benninghoff, dessen Darstellung hier bestätigt und in einigen Punkten ergänzt werden kann.

zum großen Teil mit denen der Zwischenschichten parallel. Eine Zone jederseits (A) erscheint auf unserem Photogramm dunkel. Dreht man das Präparat, so hellen sich diese Schichten teilweise auf, jedoch bleiben einige Stellen unter allen Winkeln dunkel. Drehen wir weiter bis die Hauptrichtungen der Fibrillen in

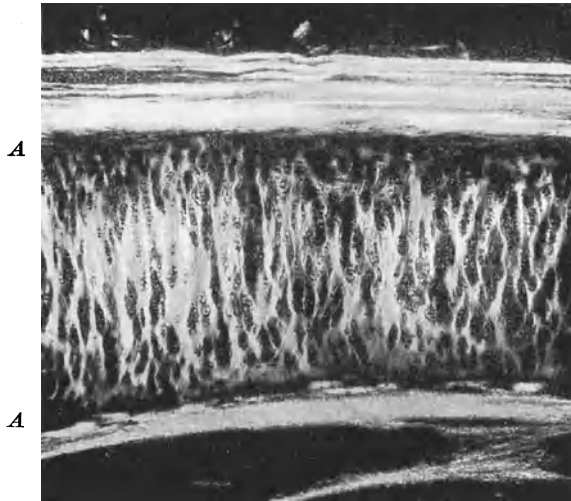


Abb. 211. Trachealknorpel, Mensch, Schnittrichtung quer zur Trachea. Pol. Licht. Nicol-ebenen diagonal zum Viereck der Abbildung. Perichondrium und Mitte hell, Zonen A dunkel, über diese vergl. Text. Phot. 42 mal.

die Nicolebenen fallen, so erscheinen die ganzen Zwischenschichten dunkel. Die zirkulären Fasern der Knorpelkugeln treten dann als negative Kreuze hervor (vgl. Abb. 209 u. 210) und man gewinnt beim Hin- und Herdrehen eine Anschauung über die Grenze zwischen den Fibrillen der Kugeln und denen der Zwischenschichten.

Von besonderem Interesse ist die Zone A. In ihr biegen die Fibrillen, aus den Zwischenschichten kommend, in dazu senkrechte Richtungen um, aber nicht allein, so daß sie sich der Perichondriumfaserung anschließen, sondern auch in der Weise, daß sie nach Art der Blätter einer Palme nach allen Seiten auseinanderstreben. Das ist auf einem Flachschnitt durch diese Zone besonders deutlich; er zeigt beim Drehen zwischen gekreuzten Nicols unter allen Winkeln helle Streifen. Bei der genannten Richtungsänderung der Fibrillen der Zwischenschichten schließen sie sich teilweise der subperichondralen Schicht an, teils laufen sie in die Zwischenschichten zurück. Sie umkreisen dabei die äußeren Knorpelkugeln, deren Fibrillen sie sich auf der äußeren Seite anschließen. Abb. 212 gibt ein Schema des Fibrillenverlaufs.

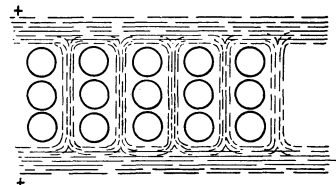


Abb. 212. Schema des Fibrillenverlaufs im Trachealknorpel, im Anschluß an Benninghoff, die runden Kreise sind die Knorpelkugeln.

Der geschilderte Aufbau des Trachealknorpels ist die Lösung der Aufgabe, eine gebogene Platte herzustellen, die gegen Biegung im Sinne stärkerer Krümmung elastischen Widerstand leistet.

Wird ein Balken oder eine Platte gebogen, so erleidet die Seite, über die gebogen wird, (konkave Seite) eine Formänderung durch Druck, die andere (konvexe) Seite eine Formänderung durch Zug. Im Materiale entstehen entsprechend verteilte Zug- und Druck-

kräfte.

spannungen. Zwischen Druck- und Zugseite liegt die „neutrale“ Fläche, in der die Normalspannungen = 0 sind (Abb. 213). Nach Bennighoff befindet sich bei einem in der angegebenen Art belasteten Trachealing diese Stelle dicht unter dem äußeren Perichondrium. Das einwärts gelegene Material, die ganze Masse der eigentlichen Knorpelsubstanz wird auf Druck beansprucht. Diese Verschiebung der neutralen Zone gegen das äußere Perichondrium beruht darauf, daß dieses wegen der geringen Dehnbarkeit der in ihrer Längsrichtung belasteten Perichondriumfasern dem Zuge nur wenig nachgeben kann, während der eigentliche Knorpel dem Drucke stärker nachgibt. Die Größe der Formänderung in der gebogenen Platte ist um so größer, je weiter entfernt sie von der neutralen Zone liegt. Ist das Material ungleich deformierbar, so verschiebt sich diese Zone gegen die Seite des stärkeren Widerstand leistenden Materials; die Formänderungsarbeit ist auf beiden Seiten der neutralen Fläche gleich mit entgegengesetztem Vorzeichen.

Die zugfeste Außenschicht wird als Zuggurtung bezeichnet, bei allen Knorpeln haben wenigstens Teile des Perichondriums diese Aufgabe. Der Knorpel selbst ist also Druckschicht.

Ein gedrückter Stab wird kürzer und dicker. Senkrecht zur Druckrichtung herrschen also Zugspannungen. Dieser entspricht im Trachealknorpel die Fibrillierung der Zwischenschicht. Sie bildet zugfeste Streifen oder Stäbe, die in der neutralen Zone verankert sind und auf der konkaven Seite in einem zugfesten Belag, dem inneren Perichondrium zusammenhängen. Die Räume zwischen diesen Stäben sind durch die allseitig druckfesten Knorpelkugeln ausgefüllt. Auch bei der Formänderung dieser Kugeln durch Druck sind es die senkrecht zur Druckrichtung auftretenden Zugspannungen, die auf die kollagenen Fibrillen der Knorpelkugeln wirken. Bei der Deformierung der Knorpelkugeln bleibt deren Volum konstant, die Oberfläche wird also größer. So leistet die aus Zwischenschichten und Knorpelkugeln aufgebaute Grundsubstanz der Druckwirkung Widerstand, indem die Druckspannungen in Zugspannungen umgesetzt und von den entsprechend angeordneten kollagenen Fibrillen aufgenommen werden.

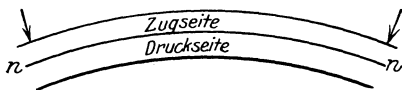


Abb. 213. Schema eines auf Biegung beanspruchten Balkens, n-n die neutrale Fläche.

Ist beim Trachealknorpel der mechanische Aufbau entsprechend seiner typischen Beanspruchung einigermaßen zu übersehen, so fehlt uns für komplizierter gebaute

Knorpelteile einstweilen eine entsprechende Kenntnis. Auch bei diesen sind die Konstruktionselemente von derselben Art, Knorpelkugeln, Zwischenschichten, Perichondrium und subperichondrale Schichten. Der Aufbau der Knorpelkugeln ist bei allen Knorpeln ähnlich, es ist aber wahrscheinlich, daß die Fibrillenwickelungen in ihnen der typischen Beanspruchung des Ortes entsprechen (vgl. Intervertebralscheibe S. 212). Die Faserung des Perichondriums verläuft stets entlang der Oberfläche des Organs. Bei den Hörnern des Schildknorpels ist sie der Achse des stabförmigen Fortsatzes parallel, bildet also eine typische Zuggurtung gegen Biegung. Die Fibrillierung der Zwischenschichten steht meistens senkrecht auf der des Perichondriums, was auch bei den Schildknorpelhörnern der Fall ist.

**115. Entstehung und Wachstum des hyalinen Knorpels.** Die knorpeligen Skelettstücke entstehen aus Blastemen, Mesenchymverdichtungen, die die Form des zukünftigen Skeletteiles Vorbilden. Diese Blasteme sind so dicht, daß in ihnen ein Kern dicht neben dem anderen liegt. Zelleiber und Zellgrenzen sind schwer zu erkennen. Sie werden auch als Vorknorpel bezeichnet. Im Innern beginnend und unter ständiger Vergrößerung des Blastems nach außen fortschreitend, wird die Grundsubstanz gebildet (Abb. 214). Es erscheint ein feines Balkenwerk. Jetzt wird auch die Gliederung des Blastems in Zellen deutlich, von denen je eine in den Maschen des Fachwerkes liegt. Die Grundsubstanzwände sind zunächst sehr dünn; sie sind einheitliche Massen zwischen den Zellen und stellen keine Membranen der einzelnen Zellen dar, wie es die Zellulosehüllen der Pflanzenzellen sind. Dieses Verhalten ist für den echten Knorpel kennzeichnend (vgl. S. 207). Dieses Fachwerk ist von vornherein stark

basophil (und metachromatisch sich färbend), bei niederen Wirbeltieren wechselt die Färbbarkeit mit der weiterschreitenden Entwicklung (Schaffer). Nach und nach nimmt die Masse der Grundsubstanz zu.

Bei Knorpeln menschlicher Föten ist die Architektur der Grundsubstanz von der des Erwachsenen erheblich verschieden. Es fehlt vor allem die Gliederung in Knorpelkugeln und Zwischenschichten. Die Zellen haben unregel-

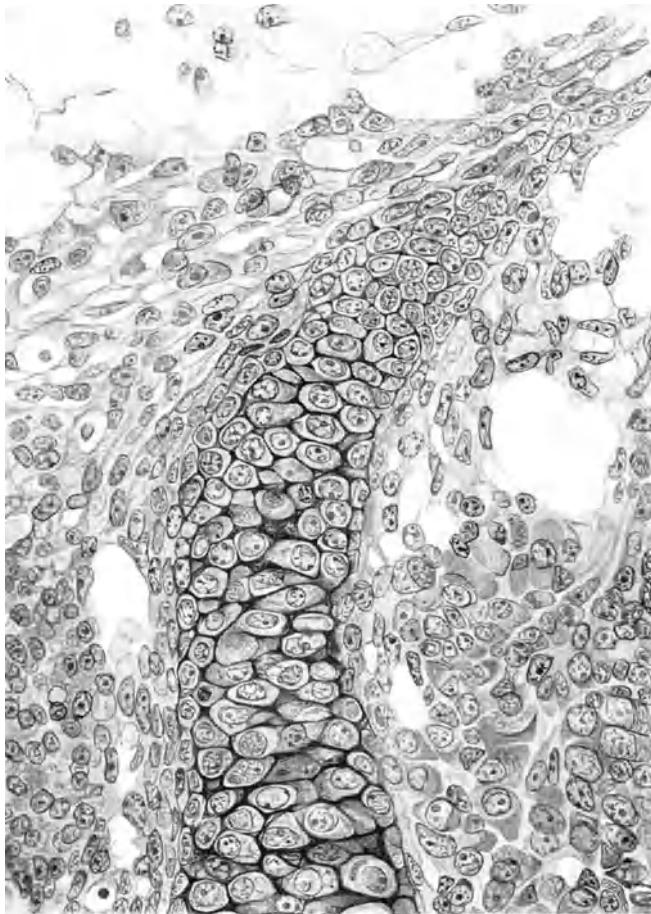


Abb. 214. Querschnitt durch den Rumpf eines Mäuseembryos, Knorpelbildung im Wirbelbogen. Hämatoxylin, Toluidinblau (stark angesäuert). Die im Präparat metachromatisch violette junge Knorpelgrundsubstanz ist schwarz gezeichnet. 460 mal. Vierling gez.

mäßige Gestalt (Abb. 215), sie sind eckig, verzweigt, ähnlich den Bindegewebszellen, jedoch ohne anastomosierende Ausläufer. Jede Zelle liegt in ihrer abgeschlossenen Höhle. Die Fibrillierung der Grundsubstanz zieht, wie das Polarisationsmikrop zeigt, in einer Hauptrichtung zwischen den Zellen hin. Eigenwickelungen um die Zellen fehlen. Die Fibrillierung geht einheitlich durch das Knorpelstück hindurch, ähnlich wie bei rein bindegewebigen Organen. Damit zeigt der fötale Knorpel eine Parallele zu dem fötalen Knochen, der als geflechtartiger oder Bindegewebsknochen



(Weidenreich) eine entsprechende Anordnung seiner Fibrillen zeigt (vgl. Abb. 248). In Analogie zu der Unterscheidung von Geflecht- und Lamellenknochen wollen wir so einen kugelfreien oder Geflechtknorpel von einem Kugelknorpel unterscheiden.

An den Kehlkopfknorpeln eines einjährigen Kindes sind die ersten Knorpelkugeln mit dem Polarisationsmikroskop nachzuweisen, zirkuläre Fibrillen um die einzelnen, jetzt abgerundeten Zellen.

Die ersten Grundsubstanzmassen zwischen den Zellen sind sehr dünn (Abb. 214). An Masse überwiegen die Zellen. Bei manchen Tieren, z. B. den Larven der Froschlurche, bildet ein ähnliches Knorpelgewebe bis zur Metamorphose das Skelett. Es wird als Zellknorpel (Kölliker) bezeichnet (auf Abb. 104 sichtbar). Für die Festigkeit des Gewebes ist der Turgor der großen wasserreichen Zellen von Bedeutung. Toter Zellknorpel ist viel



Abb. 215. Aus einem Schnitt, durch die noch rein knorpelige Handwurzel eines menschlichen Fötus im 7. Monat. Schnitt ungefärbt in 10% Kochsalzlösung, spindelförmige und verzweigte Zellen in ebenso gestalteten Höhlen (Zellen etwas geschrumpft). Bei *a* ein Gefäßkanal mit Bindegewebe rund herum. Phot. 190 mal.

weicher und schlaffer als lebensfrischer, in derselben Art wie sich ein verwelkter Pflanzenteil von einem frischen unterscheidet. Beim Menschen können vielleicht die Knorpel der kleinsten Bronchien als Zellknorpel bezeichnet werden, da in ihnen die Zellen an Masse überwiegen. Die fötalen Knorpel sind richtige „Grundsubstanzknorpel“.

Vom Rande her erhält das wachsende Knorpelstück ständig Zuwachs. Dieses Wachstum durch Anbau (Apposition) schließt sich unmittelbar an das Wachstum des ersten Blastems mit der von innen ständig nachrückenden Grundsubstanzbildung an. Es sind jedoch bald Fibrillen im ganzen Mesenchym vorhanden. Die an Zellen reichen Schichten des Bindegewebes, die das Knorpelstück umgeben, können wir jetzt als Perichondrium bezeichnen. Ihre Fibrillen werden in die Grundsubstanz hineingenommen, ja es ist nicht unwahrscheinlich, daß die größere Anzahl der Fibrillen der sich außen neu ansetzenden Grundsubstanz aus dem

Perichondrium stammt. Die „Verknorpelung“ besteht dann darin, daß Chondromukoid und Chondroitinschwefelsäure gebildet werden, die die Fibrillen einschließen und alsbald „maskieren“ (Abb. 216, man beachte die Farbenverteilung). Durch solchen Anbau wird im wesentlichen das Wachstum des Geflechtknorpels bestritten. Auch die subperiostalen Schichten der bleibenden Knorpelteile werden durch Anbau aus dem Periost gebildet und vermehrt. Das Wachstum von innen heraus, durch Einbau (Intussuszeption) führt vor allem zur Bildung der mehrzelligen Knorpelkugeln. Die Knorpelzellen teilen sich und zwischen den beiden Tochterzellen wird eine Scheidewand gebaut, gerade wie zwischen zwei Pflanzenzellen nach der Teilung. Durch Vermehrung dieser Grundsubstanz rücken die Zellen auseinander (Abb. 203). So kommen die großen und kleinen Zellnester zustande, aus einzelligen Knorpelkugeln werden große mehrzellige.

Wie ist das nun aber möglich? Die Knorpelgrundsubstanz ist ein fester Körper, der sich keineswegs von innen her aufblähen läßt. Die meist übliche Schilderung des Knorpelwachstum geht an der Tatsache vorüber, daß ein

solches Wachstum nicht möglich ist, ohne eine durch die ganze Grundsubstanz des Stückes harmonisch koordinierte Substanzumlagerung.

Die Bildung neuer Grundsubstanzmengen geht von den Zellen aus. Die konzentrische Anordnung der Grundsubstanz um die Zellen herum ist der Ausdruck dessen, daß die Zelle an der Innenwand ihrer Höhle ständig neue Schichten anlagert. Da diese Höhle aber nicht kleiner wird, ja nach der Teilung der Zelle an Größe zunimmt, bis die Größe der Mutterzelle und -höhle wieder erreicht ist, so folgt, daß die ganze Knorpelkugel von innen heraus ständig ausgedehnt wird. Das ist durch einen bloßen Druck von innen her nicht möglich.

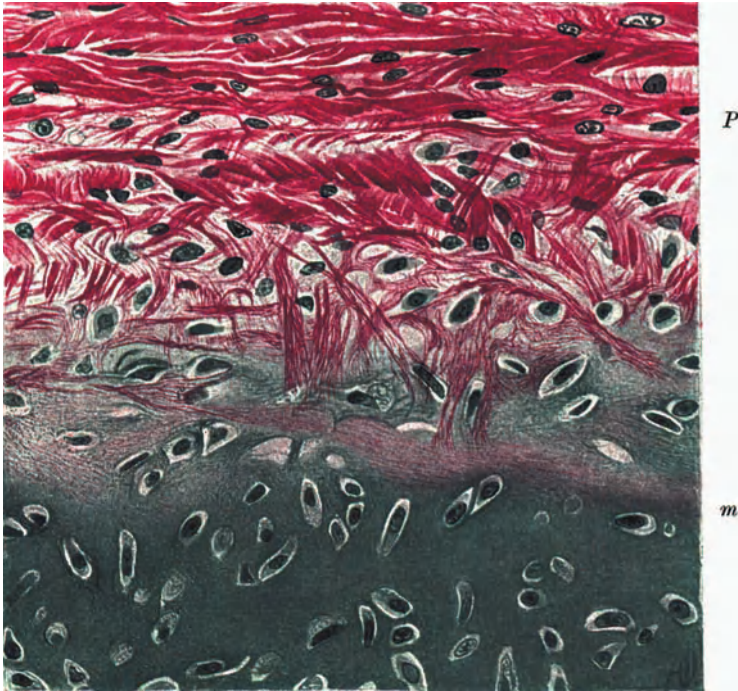


Abb. 216. Seitenwand eines Handwurzelknorpels vom menschlichen Föt im 7. Monat. Toluidinblau v. Gieson (das blaue ist schwarz wiedergegeben). Aufnahme von Fibrillen (rot) in die sich in den Bereich des Perichondriums ausdehnende Grundsubstanz. *P* Perichondrium, *m* Zone in der die Fibrillen in das Chondromukoid eingebettet (maskiert) werden.

Bei der Festigkeit des vom Perichondrium umspannten Stückes würde diese Annahme zu ganz ungeheuren Drucken führen. Uns steht aber eine andere Erklärungsmöglichkeit offen. Das ist ein durch das ganze Knorpelstück gleichmäßig sich vollziehender Quellungsvorgang. Wir nehmen an, das Chondromukoid sei eine Gallerte, in die die kollagenen Fibrillen eingelagert sind. Diese Gallerte quillt und die kollagenen Fibrillen werden umgelagert; die Bögen, in denen sie um die Zellen und Zellgruppen verlaufen, werden flacher (Abb. 217).

Nehmen wir Auflösung und Wiederaufbau der Fibrillen in der Grundsubstanz nicht an und nach allem, was wir von der Physiologie der Stützsubstanzen bei Tieren und Pflanzen wissen, ist das nicht sehr wahrscheinlich, so müssen die Fibrillen beim Quellungswachstum in der Chondromukoidgallerte gleiten.

Dieser Anschauung entspricht die Tatsache, daß die Fibrillen in der innersten Schicht, der Kapsel, am dichtesten gepackt sind. Sie entstehen hier und werden nach außen zu durch die quellende und sich wieder verfestigende Gallerte gleichsam verdünnt. Ob eine Vermehrung der Fibrillen in der Grundsubstanz erfolgt, wissen wir nicht. Diese Frage berührt ein früher erörtertes sehr schwieriges Problem der Stützsubstanzen überhaupt (vgl. S. 168).

Soviel wir wissen sind die äußeren Schichten der Knorpelkugel nicht wesentlich wasserreicher als die inneren. Eine Quellung ist aber eine Wasseraufnahme, neben Quellung und Gleiten der Fibrillen im Mizellargerüst der sich dehnenden Chondromukoidgallerte, muß also eine ständige Neueinlagerung von Chondromukoid in die Gallerte erfolgen.

Es genügt jedoch nicht, daß dieser Vorgang durch eine Knorpelkugel hin koordiniert ist. Durch das ganze Stück und bis ins Perichondrium hinein muß die Substanzumlagerung gleichzeitig vor sich gehen. Sonst ist ein Wachstum

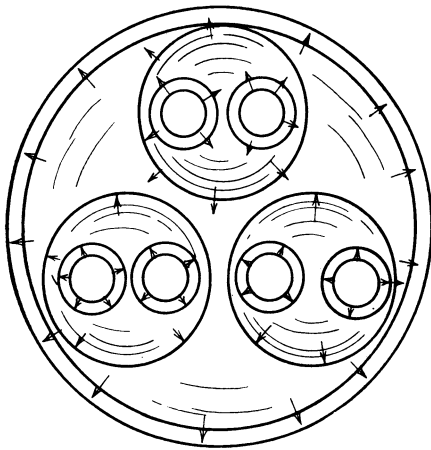


Abb. 217. Schema des Knorpelwachstums von Innen heraus (Expansion, Intussuszeption, Quellungswachstum). Die Pfeile geben die Richtung der Ausdehnung und der durch diese entstehenden Drucke an.

mit dem Quellungswachstum der Grundsubstanz in Zusammenhang steht. Vielleicht bildet die Chondroitinschwefelsäure, auf deren Verteilung diese Farbverteilung im wesentlichen zurückzuführen ist, einen Teil des Materials, das zur Wiederverfestigung der gequollenen Gallerte dient.

Wir stellen uns das Wachstum des Knorpels von innen heraus also etwa folgendermaßen vor: Der fötale Knorpel wächst zunächst ganz oder fast ganz durch Anbau. Von einem bestimmten Zeitpunkt an, etwa vom 1. Jahre der Geburt an runden sich die Knorpelzellen ab und fangen an, Knorpelkugeln mit konzentrischen Fibrillen um sich abzulagern. Die Knorpelkugeln werden mehrzellig und ständig größer. Ihre äußeren Schichten schließen sich in ihrem Verlauf den Fibrillen an, die Bestandteil des fötalen „geflechtartigen“ Knorpels waren. So entstehen die Zwischenschichten. Wahrscheinlich geht alle Substanzneubildung, vor allem die der Fibrillen, von den Zellen aus.

Schaffer hat angenommen, daß die Grundsubstanz auch durch Umwandlung ganzer Zellen vermehrt werde. Insbesondere bei niederen Wirbeltieren (Zyklostomen), soll diese Art der Grundsubstanzbildung eine bedeutende Rolle spielen. Es wäre zunächst zu erörtern, nach Analogie welcher anderen besser bekannten Vorgänge man sich diesen Vorgang im Knorpel zu denken habe. Man wird die Hornschüppchen der Plattenepithelien heranziehen.

eines festen Körpers von innen heraus, und das Knorpelstück ist ein solcher, nicht möglich. Es ist anzunehmen, daß während der Wachstumsperiode im Innern des Knorpels ein erheblicher Druck herrscht, der von der quellenden Grundsubstanz ausgeht. Die lebende Zelle leistet diesem Druck Widerstand, sie ist mit Wasser gefüllt, und hält es durch ihre Salze und hydrophilen Kolloide innerhalb der semipermeablen Außenhaut fest.

Was sich also als „intussuszeptionelles Wachstum“ des Knorpels auf dem Papier sehr einfach macht, ist auf seine physikalisch-chemischen Möglichkeiten hin analysiert ein sehr verwickelter Vorgang. Wir kennen ihn im einzelnen nicht. Es dürfte nicht unwahrscheinlich sein, daß die in den verschiedenen Färbungen der einzelnen Zonen (S. 191) zum Ausdruck kommende Schichtung, die zwar in der Art ihrer Anordnung mit der Fibrillenverteilung übereinstimmt, diese an Kompliziertheit aber weit übertrifft, irgendwie

Hier wird zu Lebzeiten der Zelle in deren Außenschicht Horn gebildet. Dann stirbt die Zelle ab, ihr Rest im Innern vertrocknet, und das vormals rundliche Gebilde wird zu einem flachen Schüppchen zusammengepreßt. Ebenso wird man für den Knorpel eine letzte sekretorische Leistung der Zelle annehmen, bei der sich unter Abscheidung von Grundsubstanz die Höhle stark verkleinert. Stirbt die Zelle nun ab, so läßt sie ihr Turgorwasser fahren, sie wird auch alsbald autolytisch aufgelöst, und bei dem herrschenden Quellungsdruck im wachsenden Knorpel wird die Höhle zusammengepreßt, das darin enthaltene Wasser verliert sich in der Grundsubstanz und die Knorpelzelle und -höhle wird nach und nach in dieser unerkennbar. Die von Schaffer beschriebenen und abgebildeten „verdämmernden“ Zellen lassen einen solchen Vorgang sehr wohl annehmen. Daß das totale Eiweiß nekrotischer Zellen sich in eine typische Struktur umwandelt, ist nicht wahrscheinlich.

Es ist fraglich, ob ein solcher Vorgang in größerem Ausmaße in den wachsenden Knorpeln des Menschen vorkommt. Mit Ausnahme besonderer Stellen (s. nächsten Absatz) konnte ich in fötalen, jugendlichen und erwachsenen Knorpeln des Menschen „verdämmernde“ Zellen nicht auffinden. Insbesondere zeigte sich bei dem Studium von Serienschritten, daß Stellen, die an die von dem genannten Forscher abgebildeten erinnerten, sich als Anschnitte von Knorpelkugeln und Zellen erwiesen. Dasselbe war bei dem Knorpel junger, in Metamorphose begriffener Frösche der Fall. Es soll jedoch nicht bestritten werden, daß ein Vorgang, wie der beschriebene, sich an gewissen Stellen auch beim Menschen findet.

**116. Alterserscheinungen im Knorpel.**

Die Stellen, an denen Zellen sicher in reichlichem Ausmaß in der Grundsubstanz zugrunde gehen, sind die sog. „Asbestfaserungen“.

Man bezeichnet so Stellen, die schon mit bloßem Auge durch ihre Trübung und ihren asbest- oder atlasartigen Glanz hervortreten. Unter dem Mikroskop zeigt sich, daß es sich um Teile der Zwischenschichten handelt, die eine grobe, ferber Faserung zeigen. Im durchfallenden Licht erscheinen solche Stellen dunkel.

Um die Asbestfaserung im Dunkelfeld aufleuchten zu lassen, stellt man sich ein einseitig beleuchtetes Dunkelfeld her. Bei enger Blende wird der Diaphragmenträger so weit exzentrisch verschoben, daß die beleuchtenden Bündel vollständig am Objektiv vorbeigehen (Abb. 16c). Dreht man nun den Blendenträger herum, bis der beleuchtende schiefe Strahl senkrecht zur Faserung einfällt, so erscheint diese hellleuchtend auf dunklem Grunde (Abb. 218). Bei parallel zur Faserung einfallendem Strahl bleibt sie dunkel.

Im Bereich der Asbestfaserung ist die Doppelbrechung verstärkt (Abb. 219), die optische Achse der Doppelbrechung entspricht der Faserung und es zeigt sich, daß diese überall durchaus in der Hauptfibrillenrichtung der Zwischenschichten liegt. Daraus ist zu erschließen, daß es sich um eine grobe Bündelung und parallele Ausrichtung der kollagenen Fibrillen handelt.

Die Verteilung der basischen und sauren Färbung läuft über die Asbestfaserung hinweg, so daß bei einer kombinierten Färbung (S. 192) verschieden gefärbte Zonen der Quere nach über sie hinweggehen.

In den Asbestfaserungen kann man Stellen beobachten, an denen Zellen zugrunde gehen. Die Höhlen werden zu schmalen Spalten parallel der Faserung und verschwinden

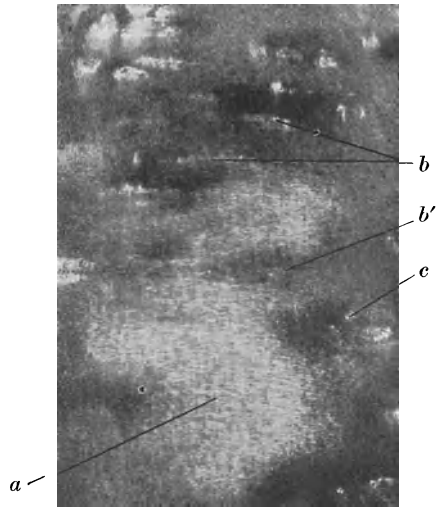


Abb. 218. Aus einem Querschnitt durch das obere Thyreoidhorn eines erwachsenen Mannes. Asbestfaserung im einseitig beleuchteten Dunkelfeld. Die beleuchtenden Bündel fallen senkrecht zur Faserung ein und diese leuchtet hell inmitten der dunklen übrigen Grundsubstanz auf. Auch die Zellen (fixiert, Gerinnsel in den Höhlen) erscheinen hell. *a* die Faserung, *b* Zellen zusammengepreßt, *b'* im Verschwinden begriffen, *c* unversehrte Knorpelzelle. Phot. 190 mal. Vgl. auch Abb. 205, Hinweisungsstrich *c*.

dann ganz. Solche Bilder sieht man vorwiegend an Stellen, an denen die flachen Zellen der subperichondralen Schichten in der Asbestfaserung verschwinden. Vielleicht gehen aber auch Knorpelkugeln in ihr auf, jedenfalls zeigen sich in Asbestfaserung umgewandelte Teile der Grundsubstanz als breite zellfreie Bezirke, die die Zwischenschichten, denen sie sich ihrer allgemeinen Anordnung anschließen, erheblich an Ausdehnung übertreffen.

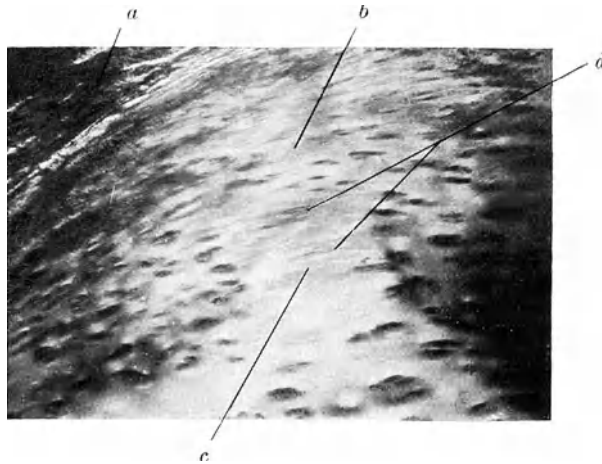


Abb. 219. Dasselbe Präparat wie Abb. 218 (ungefärbt in 10% NaCl-Lösung). Pol. Licht. Phot. 80 mal. Achsen der Nikols diagonal zur Abbildung. *a* Perichondrium (dunkel), *b* subperichondrale Schichten, *c* Asbestfaserung, *d* Zellen, in dieser verschwindend.

Man findet Asbestfaserungen nur in Knorpeln älterer Personen, etwa vom 30. Jahre an. Welche Vorgänge sie herbeiführen, wissen wir nicht, vielleicht darf vermutet werden, daß der Druck, den das Quellungswachstum zur Folge hat, bei ihrer Entstehung mitbeteiligt ist (Schieferung).



Abb. 220. Aus dem Trachealknorpel eines erwachsenen Mannes (Ende eines Ringes). Albumoidkörnchen. Färbung mit salzsaurem Orzein, überzeichnetes Photogramm 375 mal.

Im Innern der knorpeligen Skeletteile älterer Personen findet sich regelmäßig „Albumoid“ (Hansen). Solche Knorpel sehen auf dem Schnitt trüb und gelblich aus. Es handelt sich um kleine Kügelchen (Abb. 220), die sich im ganzen Bereich der Grundsubstanz, der Zwischenschichten, der Kugeln einschließlich deren innersten Lagen, der Kapseln, finden. Das Albumoid ist ein Eiweißkörper aus der Gruppe der Albuminoide oder Gerüsteweißkörper (Mörner, Schmiedeknecht, s. bei Hansen). Es färbt sich wie Elastin, z. B. mit saurem Orzein. Es ist in Trypsin verdaulich und nicht doppelbrechend; bei Färbungen des Knorpels mit basischen Farben erscheinen die Kügelchen als Aussparungen. Ob das Albumoid mit dem Elastin identisch ist, ist unbekannt. Es wird als Zersetzungsprodukt der Chondromukoidgallerte aufgefaßt.

Eine weitere Alterserscheinung im Knorpel ist die Ablagerung von kohlen saurem Kalk. Er erscheint zuerst in der Nachbarschaft von Zellen. Wenn die Ablagerungen umfangreicher werden, werden große Teile der Grundsubstanz mit kohlen saurem Kalk durchsetzt, so daß man sie an Schnitten mit bloßem Auge sehen kann. Der Kalk ist in der Form von Kügelchen abgelagert,

an denen man jedoch keine Doppelbrechung erkennen kann. Die Kügelchen sind also keine Sphärite.

In alten dicken Knorpelstücken, vorzüglich im Rippenknorpel treten Erweichungen auf. Beim Schneiden fallen die erweichten Stellen heraus, es entstehen Löcher. Es scheint, daß der Erweichung das Auftreten von Asbestfaserung vorangeht.

**117. Saftstrom im Knorpel.** Die eben besprochenen regelmäßig zu beobachtenden Alterserscheinungen des hyalinen Knorpels werden von den meisten Histologen mit der mangelnden Gefäßversorgung des Knorpels in Zusammenhang gebracht. Das aus Knorpel bestehende Organ enthält kein Kapillarnetz. Nur im Perichondrium finden sich nicht besonders zahlreiche Gefäße. In dieser Hinsicht steht der Knorpel einzig da. Ein Organ, wie der Rippenknorpel, von der Dicke des Rückenmarks oder eines kleinen Fingers, ist in seinem Stoffverkehr auf das angewiesen, was auf dem Diffusionswege hinein- und herausströmt.

Dabei hat sich herausgestellt, daß ein vorgebildetes Kanalsystem in der Grundsubstanz für den Stoffstrom nicht besteht. Die mannigfachen Angaben über ein solches haben sich als Irrtümer herausgestellt. Es ist aber nachgewiesen, daß selbst gröbere Partikelchen, z. B. die Körnchen einer Karminaufschwemmung in die Knorpelzellen hineingelangen. Die Bahnen, auf denen der Stoffverkehr vor sich geht, müssen die Intermizellarräume des Chondromukoids sein. Wasser, Salze, sämtliche Verbrauchs- und Baustoffe für die Zellen, sämtliche Stoffwechselprodukte müssen diesen Weg nehmen. Vielleicht ist die Vermutung nicht ganz unrichtig, daß solange das Quellungswachstum mit den ständigen Erweiterungen und Bewegungen im Mizellargerüst der Chondromukoidgallerte andauert, der Stoffverkehr keinerlei Schwierigkeiten hat, daß aber mit dessen Aufhören, Veränderungen in der Grundsubstanz, vor allem in der Chondromukoidgallerte auftreten, die die Bahnen für den Stoffverkehr nach und nach verengern oder verlegen. Eine solche Dekomposition könnte z. B. das Auftreten der Albumoidkörnchen sein. Weiter als zu Vermutungen reichen unsere Kenntnisse indessen bisher nicht aus.

**118. Der elastische Knorpel.** Den elastischen Knorpel hatten wir als ein elastisch formbares Gewebe schon genannt. Er heißt auch Netzknorpel, da elastische Netze von derselben Art, in der überhaupt die elastische Substanz im Körper vorkommt (vgl. S. 156), in ihnen vorhanden ist. Die wichtigsten elastischen Knorpel des Menschen sind die der Ohrmuschel, des Kehlkopfs und der Ohrtrompete.

Die elastischen Netze sind in eine Grundsubstanz eingelagert, die mit der des hyalinen Knorpels übereinstimmt, die elastische Substanz kommt also zu den übrigen Bestandteilen hinzu. Die Grundsubstanz besteht also auch beim elastischen Knorpel aus kollagenen Fibrillen und einer Chondromukoidgallerte, an die in derselben Weise Chondroitinschwefelsäure adsorbiert ist, wie beim Hyalinknorpel. Sie nimmt basische Farben in derselben Weise auf, wie jener, während nach Behandlung mit verdünnten Alkalien keine Färbung eintritt. Durch Verdauen mit Trypsin wird das Chondromukoid und die elastischen Fasern entfernt. Der Schnitt gleicht dann einem ebenso behandelten aus Hyalinknorpel. Betrachtet man ihn in Wasser bei starker Abblendung, so treten die Stellen, an denen das elastische Netz sich befand, als Hohlräume hervor. Das letztere wiederum läßt sich durch Kochen mit 5%iger NaOH-Lösung rein darstellen. Auch die Doppelbrechung entspricht der des Hyalinknorpels, nur daß die elastischen Fasern als dunkle Aussparungen dabei sichtbar werden.

Die Färbung mit den beim Hyalinknorpel geschilderten Mitteln ergibt ganz ähnliche Bilder wie dort, ein Perichondrium mit ebensolcher subperichondraler

Schicht, die eine unregelmäßige Abgrenzung gegen das stark basophile Innere des Stückes zeigt (Abb. 222, 223). Die Knorpelkugeln sind besonders mit dem Polarisationsmikroskop deutlich abzugrenzen. Sie sind durchweg einzellig, die färbbaren Höfe um die Zellen sehr unregelmäßig, der innerste Hof, die Kapsel, bald azidophil, bald basophil. (Z. B. am Kehildeckel eines erwachsenen Mannes in den Außenschichten basophil, im Innern acidophil.) Das Bild eines mit Toluidinblau gefärbten Schnittes zeigt nicht die regelmäßige hübsche Zeichnung eines ebenso behandelten Hyalinknorpelschnittes.

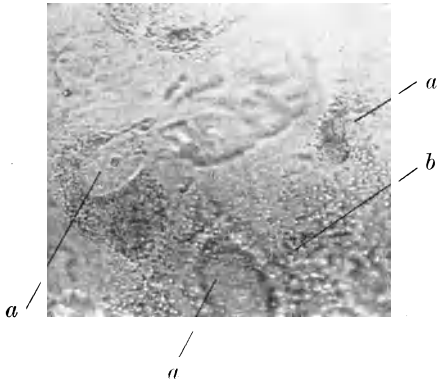


Abb. 221. Aus dem Rippenknorpel eines 43jährigen Mannes. Kalkablagerung von Zellen. Schnitt ungefärbt in 10% NaCl-Lösung. Phot. etwa 300 mal. *a* Zellen, *b* Kalkkügelchen.

Die elastischen Netze bestehen im Perichondrium aus in dessen Fläche angeordneten Maschen aus dünnen Fasern. Sie setzen sich in bogenförmigem Verlauf in die darunter liegenden Schichten fort (Abb. 224). Im Innern werden die Maschen enger, die Fasern dicker. Sie bilden eigenartige Knoten (Abb. 223, 225), die sich bei stärkerer Vergrößerung als plattenartige Verzweigungsstellen erweisen, ganz ähnlich, wie die in der

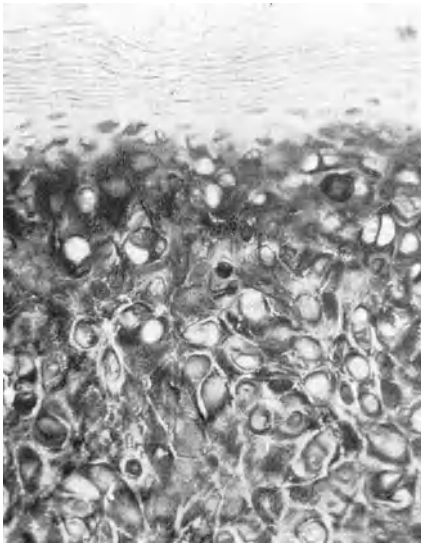


Abb. 222. Epiglottis vom erwachsenen Menschen. Toluidinblau. Phot. 120 mal. *a* Perichondrium, *b* subperichondriale Schicht, *c* innere Hauptmasse des Skelettstückes.



Abb. 223. Dasselbe Objekt wie 222. Übersicht der Schichten. Färbung mit Purpurin in  $AlCl_3$ . Kerne und elastische Netze gefärbt. *a*, *b*, *c* wie bei 222, in Zone *c* die Netzknoten deutlich. Phot. 130 mal.



Abb. 164 dargestellten Verzweigungen aus einem elastischen Bande. Die elastischen Netze des Knorpels zeigen keine anderen Formen, als wie sie in anderen, elastische Netze enthaltenden Organen zur Beobachtung gelangen. Die innersten Zonen der Kugeln (Kapseln) sind an älteren elastischen Knorpeln frei von elastischen Netzen.

Die elastischen Netze sind an in Wasser oder Alkohol liegenden Schnitten ohne Färbung gut zu sehen, durch „Elastinfärbungen“ ohne besondere Vorbehandlung vollständig darzustellen. Sie sind also nicht, nach Art der kollagenen Fibrillen, maskiert.

Neben den Netzen kommen in älteren elastischen Knorpeln, im Kehildeckel, im Ohrknorpel, runde Körner vor, die sich wie die elastische Substanz der

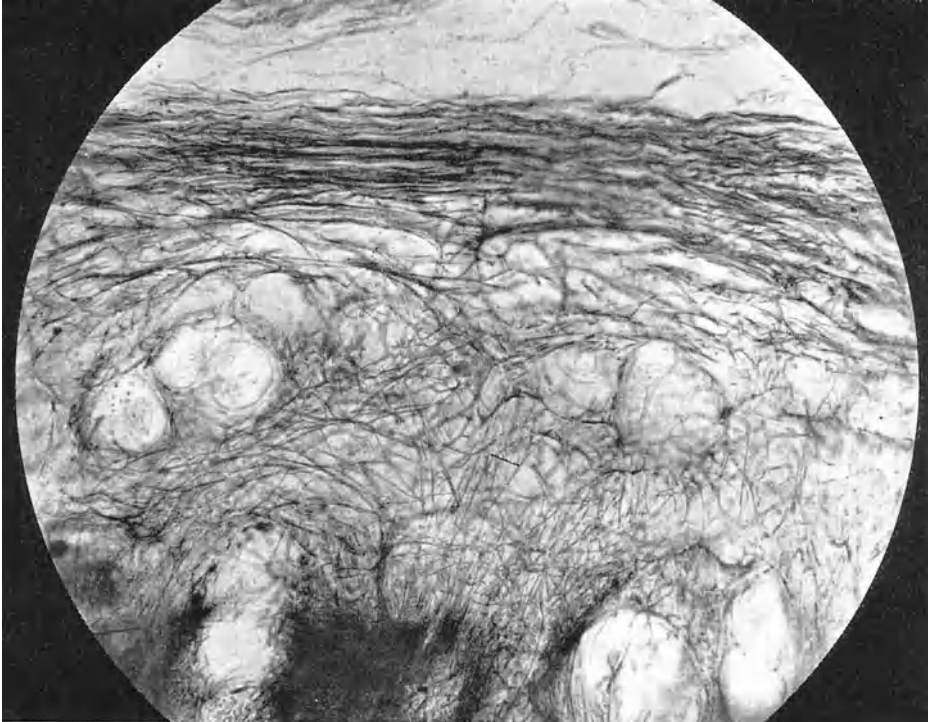


Abb. 224. Dasselbe Objekt wie 222. Färbung der elastischen Netze mit saurem Orzein. Äußere Schichten. Phot. 450 mal. *a* Perichondrium, *b* Zone der dünnen Bögen, *c* Zone der Netzknoten.

Netze verhalten. Sie werden von einigen Autoren als aus derselben Substanz, wie diese also aus Elastin bestehend, angesprochen. Wir haben aber bereits in älteren hyalinen Knorpeln Körnchen derselben Art kennen gelernt, die wir dort als Albumoid bezeichneten. Auch diese färben sich mit Orzein (vgl. S. 202). Sie werden als Produkt physikalisch-chemischer Zerstörung der Grundsubstanz aufgefaßt. Es ist wahrscheinlich, daß die im Innern der älteren elastischen Knorpel vorkommenden Körner von derselben Art wie die an entsprechender Stelle vorkommenden des Hyalinknorpels, also als Albumoid zu bezeichnen sind. Eine genaue Unterscheidung von Albumoid und Elastin können wir einstweilen nicht machen. Die Färbung ist nicht maßgebend, was sich verschieden färbt, ist vielleicht chemisch, sicher physikalisch verschieden, was sich gleich färbt, braucht nicht dasselbe zu sein.



Die Art der Einlagerung ist in beiden Fällen die gleiche, annähernd gleichmäßige Verteilung der Körnchen bis in die Kapseln, die von Netzen frei sind. Die Anschauung, daß Netze und Körner etwas Verschiedenes sind (Elastin und

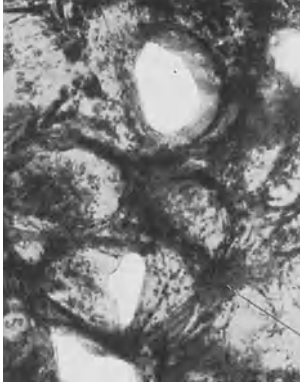


Abb. 225. Dasselbe Präparat wie 224, innere Schicht, *a* Netzknoten, beachte die Pünktchen. Phot. 450 mal.

Albumoid) wird vielleicht noch dadurch unterstützt, daß unmöglich so kleinen Körnern aus elastischer Substanz eine mechanische Bedeutung beigemessen werden kann. Bei der Formänderung der ganzen Platte erleiden so kleine Gebilde selbst nur eine sehr geringe Formänderung, während die durch das ganze Stück zusammenhängenden Netze eine ausgiebige Federwirkung entfalten können.

An fötalen elastischen Knorpeln ist von Körnchen nichts wahrzunehmen. Sie treten gerade wie das Albumoid erst beim Erwachsenen auf.

Über die histologische Entwicklung des elastischen Knorpels fehlen uns wirklich aufklärende Untersuchungen. Ein Ohrknorpel aus dem 5. Monat zeigt die typische Bildung jungen Knorpels — schmale Grundsubstanzwände zwischen eng gelagerten Zellen. Er enthält bereits elastische Netze. Abb. 226 zeigt die elastischen Netze aus einem etwas älteren Ohr (Fötus des 6. Monats). Die Netzmaschen verlaufen fast gerade von einem Perichondrium zum anderen. Der eines Fötus aus dem 7. Monat zeigt (Abb. 227) im Innern bereits eine Anordnung der Maschen, derart, daß diese die Höhlen umgeben. Nach Schaffer entsteht auch der elastische Knorpel der Epiglottis von vornherein als solcher. Es wäre für die Theorie der geförmten Sekrete von außerordentlicher Bedeutung, wenn man aufklären könnte, in welcher Weise die Netze am Wachstum der Grundsubstanz teilnehmen.

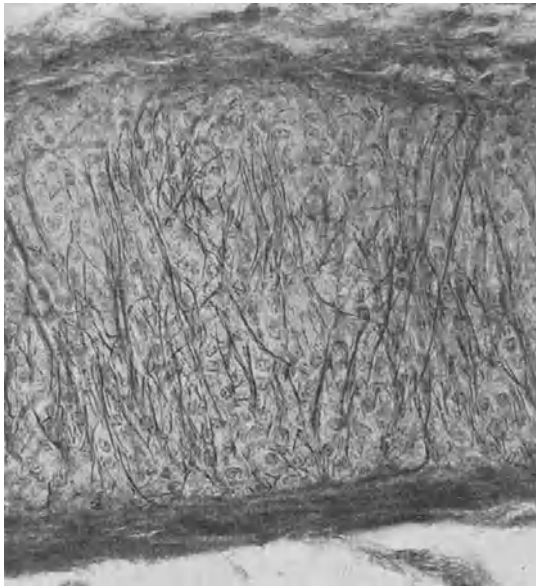


Abb. 226. Ohrknorpel eines menschlichen Fötus aus dem 5.—6. Monat, saures Orzein, Naphtholgrün, Kerne, Bindegewebe, elastische Netze gefärbt. Die elastischen Fasern laufen senkrecht durch das Stück hindurch. Phot. 330 mal.

Die Zellen des elastischen Knorpels bieten keine Besonderheiten.

**119. Die verschiedenen Arten des Faserknorpels, choroide und chondroide Gewebe.** Mit dem Namen Faserknorpel werden eine Reihe recht verschiedener Gewebe zusammengefaßt. Was eine dem Hyalinknorpel ähnliche Konsistenz und dabei eine deutlich faserige Struktur besitzt, wird so genannt. Es wäre richtig, nur solche Gewebe mit dem Namen

Knorpel zu bezeichnen, deren Grundsubstanz aus kollagenen Fibrillen besteht, die in eine Gallerte aus Schleimkörpern eingebettet sind. Wir vermuten zwar, daß dort, wo wir das Gewebe mit Toluidinblau usw. (S. 148) metachromatisch färben können, solche Körper vorhanden sind, aber einmal tritt eine solche Färbung nicht in allen Fällen ein, und zweitens sind die Bedingungen, unter denen diese Reaktion in ihnen eintritt, zu wenig bekannt, um daraus allein ein Urteil über die chemische Zusammensetzung des Gewebes zu gewinnen. Im übrigen wissen wir von der chemischen Zusammensetzung und dem physikalischen Aufbau der verschiedenen „faserknorpeligen“ Organe zu wenig, um daraus für die Einteilung und Benennung dieser Gewebe eine brauchbare Grundlage zu entnehmen.

Schaffer, dem wir eingehende Untersuchungen über die ganze Gruppe der Knorpelgewebe verdanken, hat nach anderen Gesichtspunkten eine Einteilung der uns beschäftigenden Gewebe gegeben. Er geht aus von zwei Geweben oder Organen, die in ihrer mechanischen Leistung sehr ähnlich, aber nach verschiedenen Konstruktionsprinzipien aufgebaut sind, von der Chorda dorsalis und dem echten Hyalinknorpel.

Die Chorda dorsalis niederer Wirbeltiere (Zyklostomen) besteht aus Zellen. Ihr Protoplasmakörper mit dem Kern bildet, ähnlich, wie bei den Fettzellen, eine dünne Blase, die einen Hohlraum einschließt. Dieser ist mit einer wässrigen Flüssigkeit gefüllt. Die ganze Zelle ist von einer Membran umschlossen, und durch den osmotischen Druck der eingeschlossenen Flüssigkeit wird das ganze Gebilde gespannt (vgl. Pflanzenzelle). Viele solcher Zellen liegen nebeneinander und füllen einen aus elastischen Häuten und kollagenen Fibrillen gebildeten Schlauch aus (Abb. 228). Das Ganze hat die Konsistenz eines frischen Pflanzenstengels.

Die einzelnen Zellen lassen sich voneinander mit ihren Membranen trennen. Wo mehrere Membranen zusammenstoßen, sind am Schnitt kennzeichnende zwickelartige Lücken zu erkennen. Ein Gewebe, das solche von Membranen umschlossene und mit diesen isolierbare Zellen enthält, nennt Schaffer ein chordoides Gewebe.

Aus dem hyalinen Knorpel sind Zellen mit dazu gehörigen Membranen nicht zu isolieren, sondern nur nackte Zellen und Bruchstücke eines einheitlichen Fachwerkes aus Grundsubstanz. Ein nach Art des Hyalinknorpels gebautes Gewebe nennt Schaffer ein chondroides Gewebe.

Auch das Verhalten der Zellen selbst zeigt bei beiden Gruppen Unterschiede. Die Knorpelzelle ist leicht zerstörbar (S. 189). Die Zellen der chondroiden Gewebe sind weniger verletzlich, sie werden bei der Fixierung in ihrer Form erhalten, zuweilen schrumpfen sie ein wenig innerhalb ihrer Membran (Abb. 229). Dieser Unterschied gilt jedoch nur gegenüber der Zelle des vollentwickelten Knorpelgewebes, jugendliche Knorpelzellen sind weniger wasserreich und erfüllen in fixierten Präparaten die ganzen Höhlen.

Unter dem Namen „blasiges Stützgewebe“ faßt Schaffer nun weiter alle die Gewebe zusammen, deren mechanische Beschaffenheit von dem Turgor ihrer Zellen mitbedingt ist. Nach den in den letzten Absätzen entwickelten Gesichtspunkten unterscheidet er chordoides und chondroides blasiges Stützgewebe.

Ein Beispiel für ein chondroides blasiges Stützgewebe ist der schon erwähnte Zellknorpel der Froschlarven; ein „Faserknorpel“ aus dieser Gewebegruppe ist der Knorpel der

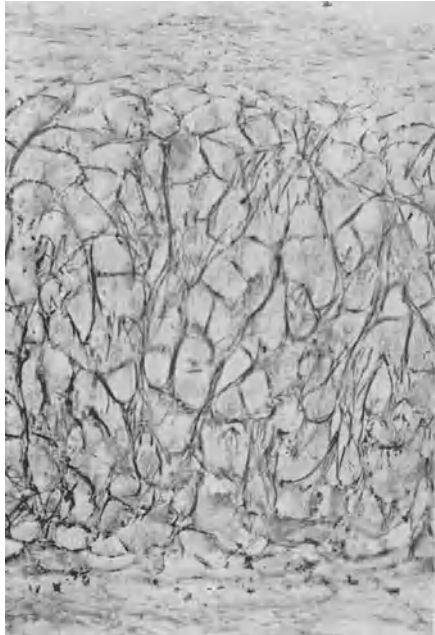


Abb. 227. Ohrknorpel eines menschlichen Föts aus dem 7. Monat, saures Orzein. Die elastischen Netze umspinnen bereits die Zellen. Phot. 330 mal. a Perichondrium.

Achillessehne beim Frosch. Er besteht aus großen blasigen Zellen, durch deren Turgor das Gewebe prall gespannt erhalten wird. Sie sind eingebettet in ein dünnes Fachwerk aus Grundsubstanz, in das aber zahlreiche derbe Fasern eingelagert sind. (Chordoides blasiges Gewebe s. nächsten Paragraphen.)

**120. Gelenkzwischen Scheiben und Pfannenlippen.** Wir beschränken uns für die genauere Betrachtung auf die beim Menschen vorkommenden Gewebe.

Das Gewebe der Gelenkzwischen Scheiben (Disci articulares und Menisci) wird als Faserknorpel bezeichnet. Jedoch sind die dichtgepackten kollagenen Fasern, die die Hauptmasse des Organs bilden, wahrscheinlich nicht in Chondromukoid eingebettet. Sie gleichen nach optischem Verhalten und Färbbarkeit durchaus dem Gewebe der Sehnen oder Kapseln (Abb. 229). Die Zellen zeigen jedoch Besonderheiten, die das Gewebe dem Knorpel nahe stellen. In den äußeren Schichten (Abb. 230) sind die Zellen in Membranen (Kapseln) ein-

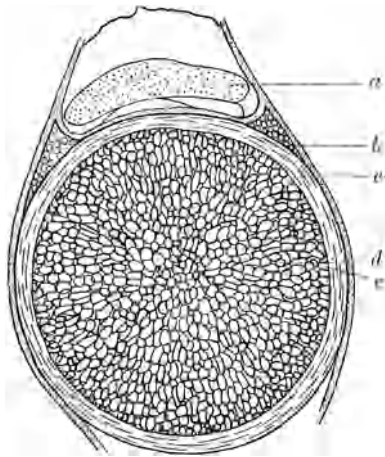


Abb. 228. Querschnitt durch die Chorda dorsalis eines Neunauges. Nach v. Ebner 1897. *a* Rückenmark, *b* elastische Chordascheide (schwarz), *c* kollagene Chordascheide, *d* Chorda-epithel, *e* Chordazellen. Vgl. auch S. 168.

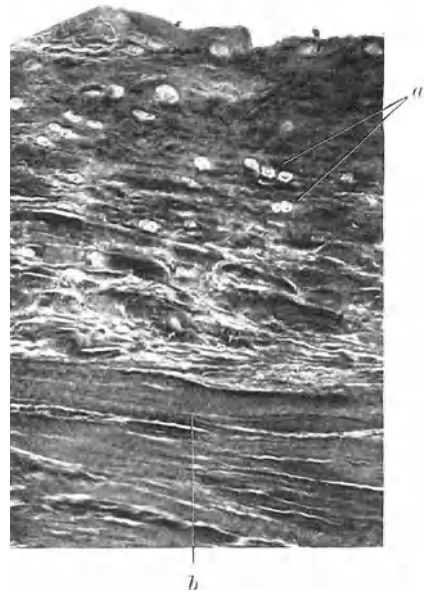


Abb. 229. Senkrechter Schnitt durch die Mitte des Sternoklavikularmeniskus vom Menschen. Gallaminblau, v. Gieson. Phot. 140 mal. Bei *a* die äußere Schicht aus gekreuzten Fasern mit Kapseln, bei *b* die innere Schicht aus parallelen Fasern (vgl. Abb. : 31).

geschlossen, sie sind von ovaler Gestalt, scheinbar weniger wasserreich als typische Knorpelzellen, daher bei der Fixation nicht zu formlosen Gerinnseln zerfallend (chordoides blasiges Gewebe nach Schaffer). Die Membranen färben sich mit basischen Anilinfarben, mit Toluidinblau metachromatisch, an einzelnen Stellen sieht man auch kleine verschwommene metachromatische Höfe um die Zellen herum, was die Vermutung nahe liegt, daß dort Mukoide das Gewebe durchtränken. Mit Bindegewebsfärbungen färben sich die Membranen nicht. An günstigen Stellen kann man jedoch eine Doppelbrechung der Membranen nachweisen (negatives Kreuz zwischen gekreuzten Nikols über Gips, Rot I. Ordnung). Es wird sich bei ihnen also wohl um Wickelungen kollagener Fibrillen handeln.

Wo der Meniskus an der Kapsel ansetzt, liegen dieselben blasigen Zellen in lockere Bindegewebsbündel eingebettet.

Im Innern der Zwischenscheibe hat das Gewebe völlig die Kennzeichen des Sehngewebes: typische Flügelzellen (s. S. 184) zwischen parallelen Fibrillenbündeln. Diese letzteren laufen einander aber nicht durchweg wie in einer Sehne parallel, sondern schneiden sich in spitzen Winkeln (Abb. 229, b). Zwischen ihnen sind spärliche Schichten interstitiellen Gewebes vorhanden. Das Besondere des Gewebes ist, daß sich der Zelleib der Flügelzellen mit Toluidinblau stark metachromatisch belädt, etwa wie die Zellen der subperichondralen Schichten des Knorpels (vgl. Abb. 208). Auch das interstitielle Gewebe zwischen den Bündeln erscheint auf einem mit Toluidinblau gefärbten Schnitt dunkelviolet. Das alles ist bei einer gewöhnlichen Sehne nicht der Fall. Wir wollen ein derartiges Gewebe als Knorpelsehne bezeichnen.

Ob die Blasenellen der Außenschichten eine besondere Druckfestigkeit des Gewebes herbeiführen, oder ob die für die Erhaltung des fibrösen Gewebes notwendigen Zellen bei den auf den Gelenkzwischenscheiben lastenden Drucken durch den Einschluß in Membranen vor dem Zerquetschen geschützt werden, muß dahingestellt bleiben. Welche Bedeutung ferner die eigenartige Abänderung des Sehngewebes im Innern der Scheibe hat, wieweit aus dem Farbbild auf den physikalisch-chemischen Aufbau und seine Bedeutung für die Mechanik des Gewebes geschlossen werden kann, ist ebenfalls fraglich.

Die Pfannenlippe (*Labrum glenoidale*) des Hüftgelenks ähnelt in ihrem Bau den Zwischenscheiben. Nur überwiegt der knorpelsehnige Anteil bedeutend (Abb. 231) und nur eine dünne Schicht blasigen Gewebes überzieht die dem Gelenkkopf zugewendete Fläche. An der dieser entgegengesetzten Seite gleicht das Gewebe der Innenschicht der Gelenkkapseln (s. unter Gelenke). Diese Schicht enthält auch Blutgefäße, während die Pfannenlippe selbst ebenso wie die Zwischenscheiben nach Art des Knorpels gefäßlos ist.

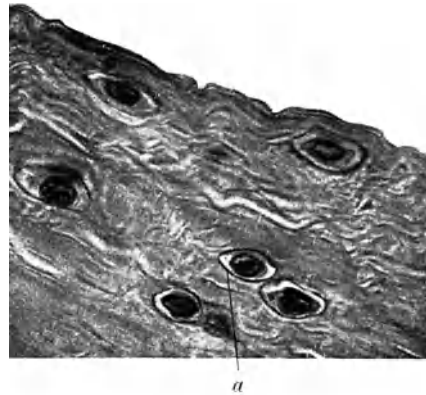


Abb. 230. Dasselbe Objekt wie 229, Gallein, Methylenblau. Äußere Schicht. Phot. 720 mal. Die Kerne und Kapseln sind etwas überzeichnet. *a* Kapsel.

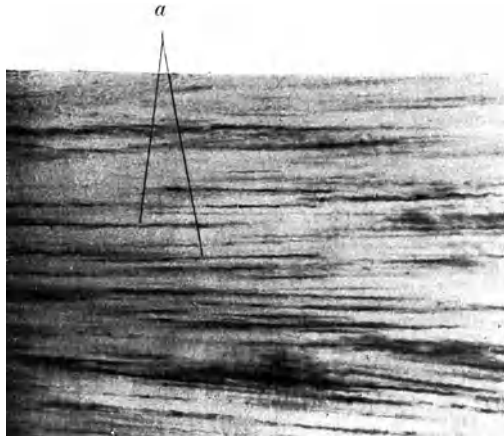


Abb. 231. Längsschnitt durch die Pfannenlippe (*Labrum glenoidale*) des Hüftgelenkes. Toluidinblau. Innerer, „knorpelsehniger“ Teil. Phot. 110 mal. *a* metachromatisch gefärbte Zellen.

**121. Schambeinfuge und Zwischenwirbelscheibe.** Das Gewebe der Schambeinfuge und der Zwischenwirbelscheiben kann man als echten Faserknorpel bezeichnen. Man kann es kennzeichnen als einen Knorpel, in dem die Zwischenschichten an Masse die Knorpelkugeln überwiegen. Gleichzeitig ist das Kollagen derselben Schichten zu derben Bündeln vereinigt und in eine weiche Chondromukoidgallerte eingebettet. In dieser bleiben die

kollagenen Bündel ähnlich verschieblich wie in einem derben Bindegewebe. An vielen Stellen geht Hyalinknorpel räumlich unmittelbar in Faserknorpel über.

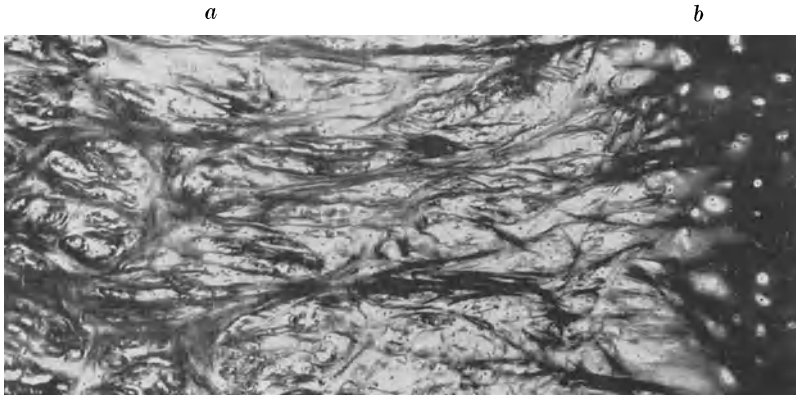


Abb. 232. Frontalschnitt durch die Symphyse eines erwachsenen Menschen. Gallaminblau, v. Gieson. Rand des Faserknorpels (*a*), Übergang zum Hyalinknorpel (*b*). Im Hyalinknorpel helle (nicht azidophile) Höfe, darin als feine Pünktchen die mit Gallaminblau gefärbten Zellkerne sichtbar. Ebensolche hellen Höfe mit Pünktchen, wird man bei genauerm Hinsehen im Faserknorpel entdecken. Phot. 73 mal.

Die Schambeinfuge (Symphyse) besteht aus einer Schicht Faserknorpel, deren Fasern in einer dünnen Lage von Hyalinknorpel wurzeln, die die Knochen-

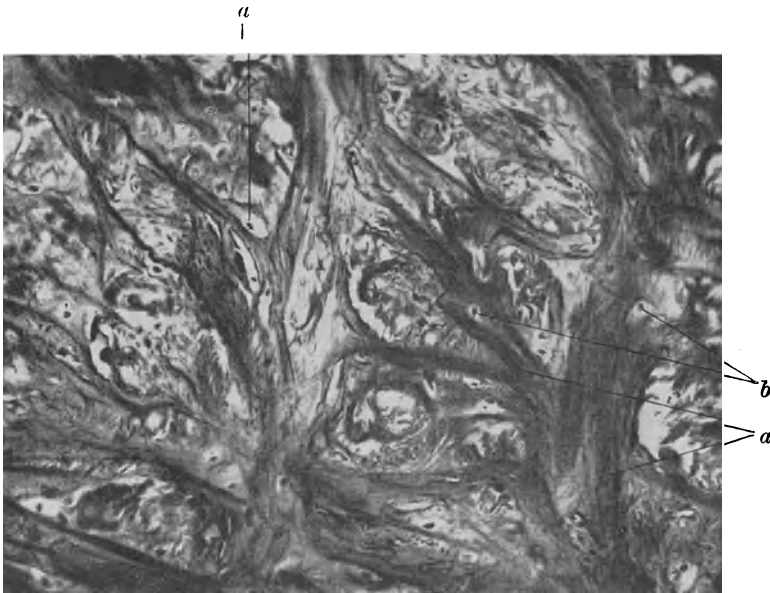


Abb. 233. Dasselbe Präparat wie 232. Mitte des Faserknorpels. *a* Bündel kollagener Fibrillen, *b* Zellen (Kerne als dunkle Punkte) mit hellen Höfen. Phot. 180 mal.

enden der beiden Schambeine überzieht. Das Gewebe geht an der Außenfläche der Fuge in Bindegewebe über, das beide Knochenenden an der Oberfläche ver-

einigt (die verschiedenen Bänder). Zuweilen findet sich im Innern der Fuge eine Spalte. Abb. 232 zeigt das Photogramm eines mit Pikrofuchsin gefärbten Schnittes. Man erkennt einen stark azidophilen Hyalinknorpel (a). In diesen strahlen derbe Faserbündel ein, zwischen denen Knorpelkugeln sichtbar sind. Weiter nach dem Innern zu durchflechten sich die Bündel entsprechend den drei Hauptebenen, so daß sie vorwiegend in Frontal-, Sagittal- und Querebenen verlaufen. So sieht man auf einem durch die Mitte des Knorpels verlaufenden Frontalschnitt die sich rechtwinklig kreuzenden Bündel, in deren Lücken quergetroffene Bündel liegen. Die Zellen sind auch im Innern in typische Knorpelkugeln eingeschlossen, die auf dem Pikro-Fuchsinbild hell er-

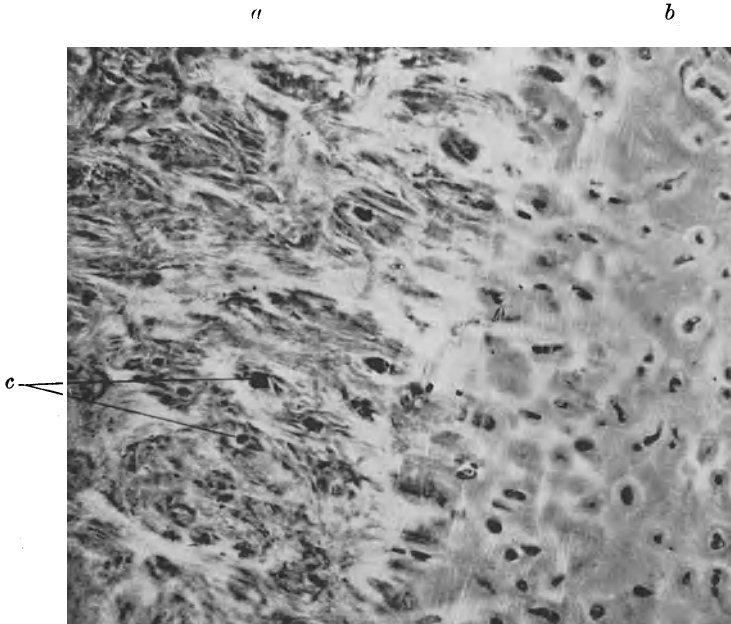


Abb. 234. Dasselbe Objekt wie 232. Rand, Übergang des Faserknorpels in den Hyalinknorpel. Phot. 73 mal. (Dieselbe Vergrößerung und Orientierung wie Abb. 234. *a* Faserknorpel, *b* Hyalinknorpel. Der Schnitt ist so dick, daß die Kapseln als geschlossene dunkle Flecke erscheinen, in beiden Knorpelarten zu erkennen, bei *c* im Faserknorpel leichter zu finden. Um diese Kapseln Höfe, diese auch im Faserknorpel, z. B. am unteren Strich bei *c*, zu erkennen. (Bei allen Abbildungen kann man eine schwache Lupe benutzen.)

scheinen (Abb. 233). Ein mit Toluidinblau gefärbter Schnitt zeigt den Hyalinknorpel mit Zellen, Territorien und Interterritorien und im Faserknorpel eine unregelmäßigere fleckige Verteilung des Farbstoffes. Ein genaueres Studium der Farbverteilung lehrt, daß es sich dabei um verwaschene Höfe um lebhaft gefärbte Knorpelkugeln handelt, die ohne zu deren Verläufe in Beziehung zu stehen auf die zwischen den Kugeln hinziehenden Bündel übergreifen. Eine Gliederung in Territorien und Interterritorien ist nur nahe dem Hyalinknorpel angedeutet (Abb. 234).

Das Polarisationsmikroskop klärt die eigentliche Architektur, d. h. den Fibrillenverlauf weiter auf. Die Mitte der Fuge zeigt die sich durchkreuzenden Fasern (Abb. 236). Der Rand zeigt den Hyalinknorpel mit den deutlich erkennbaren Knorpelkugeln und den einstrahlenden Fasern (Abb. 235). In der

Stellung des Schnittes, in der — zwischen gekreuzten Nikols — die einstrahlenden Fibrillen am hellsten sind (Stellung des Photogramms Abb. 235), sind die Zwischenschichten des Hyalinknorpels dunkel. Drehen wir nun den

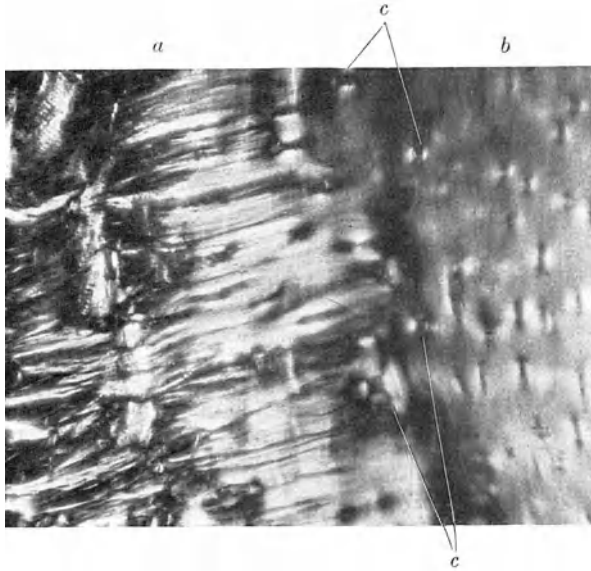


Abb. 235. Dasselbe Objekt wie 232. Rand, Polarisiertes Licht, Nicolebenen diagonal zur Abbildung. *a* Faserknorpel, *b* Hyalinknorpel, *c* Knorpelkugeln (4 helle Flecke, negative Kreuze) im Hyalinknorpel. Phot. 80 mal.

Schnitt, so werden die dunklen Stellen des Hyalinknorpels heller, die einstrahlenden Bündel dunkel. Die Richtung der Fibrillen im Hyalinknorpel kreuzt sich also schiefwinklig mit der der einstrahlenden Bündel. An geeigneten Stellen und bei geeigneter Stellung des Schnittes kann man auch innerhalb des eigentlichen faserknorpeligen Teiles die negativen Kreuze der Knorpelkugeln erkennen.



Abb. 236. Dasselbe Objekt wie 232. Mitte der Symphyse. Pol. Licht. Phot. 44 mal. Nicolebenen diagonal zur Abbildung. Die Menge der sich in die Schnittebene durchflechtenden Fasern erscheint geringer als sie ist, da die annähernd in die Nikolebenen fallenden Zweige dunkel bleiben. Es ist die Stellung aufgenommen, in der die Hauptbündel (vgl. Abb. 233) in die Diagonalstellung zu den Nicolebenen fallen.

Abb. 237 zeigt eine Knorpelkugel mit Höhle und Zelle bei starker Vergrößerung.

Das Gewebe der Zwischenwirbelscheibe gleicht im wesentlichen dem der Symphyse. Wie bei dieser strahlen in den die Wirbelenden überziehenden Hyalinknorpel die Fasern des Faserknorpels ein. Verschieden von jener ist vor allem die Anordnung der zu derben Bündeln vereinigten Fibrillen. Das ganze Organ ist aus konzentrisch verlaufenden Schichten aufgebaut. Außen bestehen diese aus derbem sehnähnlichen Gewebe. Nach innen zu werden sie dann knorpelig und der Übergang der rein fibrösen in die knorpeligen Schichten vollzieht sich in



ganz ähnlicher Weise wie beim Hyalinknorpel (vgl. S. 192). Die Zusammensetzung der Schichten ändert sich nach dem Innern der Scheibe zu noch weiter. Die Menge der Fibrillen wird immer geringer, und die Chondromukoidgallerte immer wässriger. Im Innern ist die Grundsubstanz so weich, daß sie fast fließt. Diese Masse bildet den Nucleus pulposus. Innerhalb dieser weichen innersten Gallerte liegen die Reste der epithelialen Chorda dorsalis (s. Abb. 276). Die Gallerte des Nucleus pulposus selbst ist aber nichts anderes als eine fibrillenarme Knorpelgrundsubstanz mit weicher wässriger Chondromukoidgallerte.

Die Zellen sind oft zu mehreren in Knorpelkugeln eingeschlossen. Diese färben sich vor allem in ihren innersten Schichten stark metachromatisch mit den bekannten Farbstoffen. Die basische Färbung ist in der übrigen Grundsubstanz wie in der Schambeinfuge in unregelmäßigen Höfen um die Kugeln verteilt (Abb. 238). Bei dieser Färbung heben sich jedoch die konzentrischen Schichten gut gegeneinander ab. An der Schichtgrenze ist meist ein farbloser Streifen

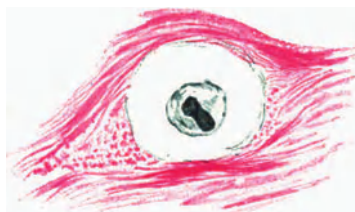


Abb. 237. Dasselbe Objekt wie 232. Gallaminblau, v. Gieson. Mitte der Symphyse, Knorpelkugel (ganz hell), darin die Zelle mit Kern (schwarz), rund herum verschieden getroffene Bündel kollagener Fibrillen.  
P. 1100 mal.

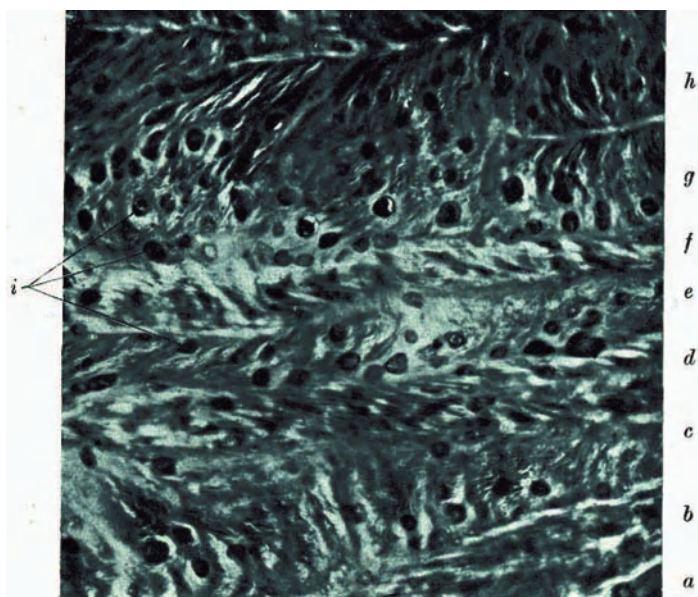


Abb. 238. Schnitt durch die Zwischenwirbelscheibe vom erwachsenen Menschen (Schnitt-  
richtung senkrecht zur Wirbelsäulenachse). Toluidinblau. Phot. 73 mal. *a—h* quergetroffene  
Ringschichten, *i* Zellen in Kapseln eingeschlossen.

zu sehen, auch gerinnt die Chondromukoidgallerte in Figuren, die der Fibrillierung entsprechen.

Die Richtung der Fibrillen ist in jeder Schicht verschieden von der in den benachbarten, in derselben Schicht aber gleich. Die Fibrillen laufen schief



(spiralig) durch die Schicht von einem Wirbelende zum anderen. In benachbarten Schichten kreuzen sie sich, es wechseln also immer links herum gewickelte Schichten mit rechts herum gewickelten ab (vgl. Bau der Osteone).

Die Eigenwicklung der Knorpelkugeln läßt sich zuweilen in prachtvollen negativen Kreuzen nachweisen (Abb. 239). Es ist sehr wahrscheinlich, daß in den fibrillenreichen derben Schichten die Wicklung der Kugel senkrecht zum Verlauf der Fibrillen in der Schicht ist. Fällt der Schnitt nämlich in die Ebene der Schichtfibrillierung, so zeigen die

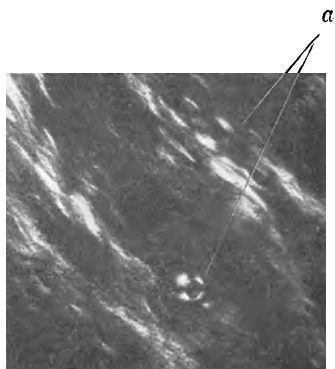


Abb. 239. Zwischenwirbelscheibe vom erwachsenen Menschen. Nucleus pulposus, Paraffinschnitt, Schnitt durch die aus dem frischen Querschnitt der Scheibe hervorgequollene Masse. Ungefärbt in 10% NaCl. Pol. Licht. Nicol ebene parallel den Seiten der Abbildung. Phot. 150 mal. *a* Kapseln mit negativen Kreuzen, Fibrillen der Zwischenschicht als helle Streifen sichtbar.

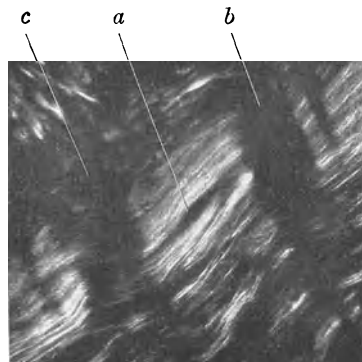


Abb. 240. Sagittalschnitt durch die Zwischenwirbelscheibe, Paraffinschnitt ungefärbt in 10% NaCl. Pol. Licht, Nicol ebene parallel den Seiten der Abbildung. Phot. 150 mal. *a* Kapsel, erscheint als Aussparung, *b* dunkle Stellen im wellig verlaufenden Fibrillenbündel, an denen die Richtung der Fibrillen in die Nicol ebene fällt.

Kugeln keinerlei Aufhellung (Abb. 240), wie man auch den Schnitt dreht. Da solche Kugeln aber im gewöhnlichen Licht und am gefärbten Präparat durchaus den anderen gleichen, die die Doppelbrechung zeigen, so folgt, daß die mangelnde Aufhellung am Verlauf der Fibrillen liegt, sie sind senkrecht getroffen, verlaufen also in flachen Schraubenwindungen senkrecht zur Schnittebene, d. h. senkrecht zur Hauptfibrillierung der Schicht.

## Der Knochen.

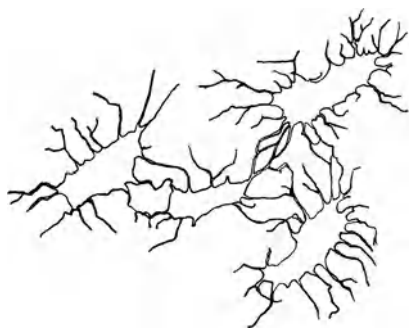


Abb. 241. Knochenhöhlen. Knochenplättchen der unteren Muschel, aus einem mazerierten Schädel, im ganzen in Balsam eingeschmolzen. P. 900 mal.

**122. Die Zellen, Knochenhöhlen.** Die starren Teile des Bewegungsapparates bestehen beim Menschen und den Säugetieren aus Knochen, dem bei mannigfachen (statischen) Beanspruchungen — bei Druck, Zug, Biegung, Verwindung — festen Gewebe. Auch beim Knochen unterscheiden wir die Grundsubstanz von den in diese eingelagerten Zellen. Die Hohlräume, in denen diese Zellen liegen, nennt man wie beim Knorpel „Höhlen“, Knochenhöhlen. Am mazerierten, d. h. durch Fäulnis seiner weichen Bestandteile beraubten Knochen, sind diese Höhlen leer. Am trockenem

Knochen sind sie daher mit Luft gefüllt und in einem Schliff oder einem dünnen Plättchen, wie es z. B. im Siebbeinlabyrinth oder in den Nasenmuscheln vorkommt, erscheinen die Höhlen im durchfallenden Licht dunkel (totale Reflexion).

Die Höhlen sind zugespitzt oval und etwas abgeflacht, haben also die Gestalt eines Zwetschkernes (v. Ebner). Sie senden nach allen Seiten Ausläufer aus, die sich mit denen benachbarter Zellen verbinden (Abb. 241). So ist der ganze Knochen von feinen Kanälen durchzogen (Abb. 242 u. 243), die allseitig untereinander zusammenhängen und an den Außen- und Innenflächen des Knochens ausmünden, den Knochenkanälchen. Sie dienen als Bahnen für den Stoffverkehr im Knochen.

In diesen Höhlen stecken die Zellen, die im allgemeinen eine mit der Höhlenform übereinstimmende

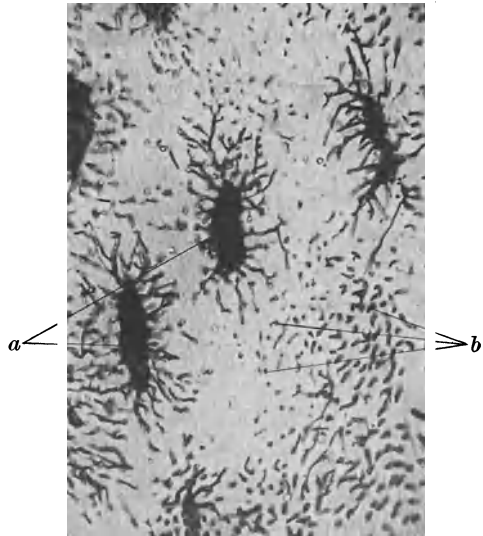


Abb. 242. Knochenhöhlen und Knochenkanälchen, Längsschliff durch den Oberschenkel, nach der Methode von Zimmermann (Böhm und Oppel — Romeis Nr. 894) mit Fuchsin gefüllt. Phot. 490 mal. *a* Höhlen, flach im Schliff liegend, *b* quer durchgeschliffene Kanälchen.

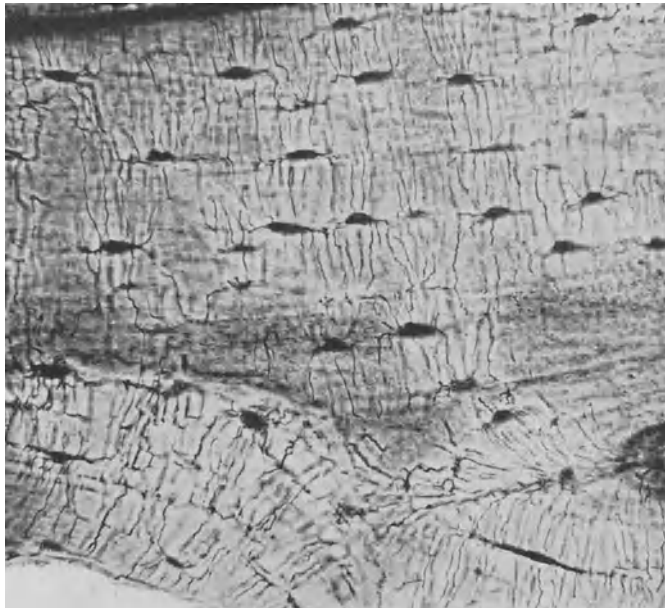


Abb. 243. Knochenhöhlen in der Kantensicht, Schnitt durch den IV. Mittelhandknochen vom 6jährigen Kinde, Thioninmethode nach Schmorl. Phot. 300 mal.

Gestalt besitzen. Es ist jedoch fraglich, ob jederzeit alle Kanäle ganz von Zellausläufern eingenommen sind. Wahrscheinlich ist, daß die Ausläufer

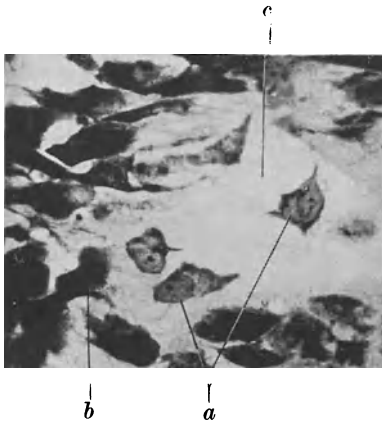


Abb. 244. Knochenzellen. Aus einem Flachschnitt durch das Schädeldach eines Föts aus dem 7. Monat, Färbung mit alkalischem Toluidinblau. Phot. 460 mal. *a* Knochenzellen, *b* Osteoblasten (undeutlich), *c* Grundsubstanz (farblos). Vgl. auch Abb. 248.

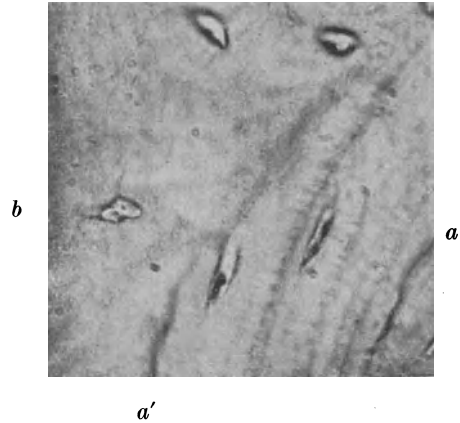


Abb. 245. Grenzscheiden der Knochenhöhlen. Schädeldach des Erwachsenen, Schnitt durch den mit Formol fixierten und nach v. Ebner entkalkten Knochen, Färbung mit Naphthopurpurin. Phot. 550 mal. *a* und *a'* Kittlinien, *a* in scharfer, *a'* in unscharfer Einstellung, bei *b* scharf eingestellte Knochenhöhle.

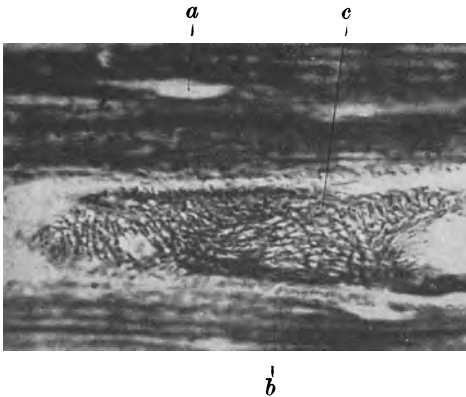


Abb. 246. Knochenfibrillen mit Silber gefärbt, Längsschnitt durch eine Phalanx. Präparat von O. Schultze, in Stöhr-Schultze: Lehrbuch der Histologie abgebildet. Phot. nach dem Präparat Nr. 4430 der Würzburger Sammlung. 320 mal. *a* Knochenhöhle, leer, von einem hellen, fibrillenfreien Hof (Grenzscheide) umgeben, *b* quergetroffene, *c* flachgetroffene Lamellen mit Fibrillen, es sind zwei Lamellen mit gekreuzten Fibrillen übereinander sichtbar.

gerade wie die der Mesenchymzellen eine gewisse Beweglichkeit besitzen, und so die Möglichkeit besteht, Verbindungen aufzuheben und anzuknüpfen. Die Zellen selbst unterscheiden sich wenig von Bindegewebszellen. Meist ist der Zelleib basophil (Abb. 244).

Die Knochenhöhle ist von einer besonderen Schicht umgeben, von derselben Art, wie sie die Kittflächen bildet. Wie diese enthält sie keine Fibrillen und färbt sich mit Hämatoxylin und anderen Tonerdelackfarben stärker als die übrige Grundsubstanz. Sie wird als Grenzscheide der Knochenhöhlen bezeichnet (Abb. 245).

Es gelingt<sup>1)</sup>, diese Scheiden zu isolieren, also die Höhlen mit ihrer Auskleidung als Wand für sich darzustellen. Diese Gebilde sind die Knochenkörperchen (R. Virchow).

**123. Die Grundsubstanz.** Die Grundsubstanz des Knochens besteht aus kollagenen Fibrillen, die in eine Zwischenmasse, die Kittsubstanz eingelagert sind (v. Ebner 1875). Die

<sup>1)</sup> Vgl. ältere Literatur, Strickers und Koellikers Handbuch.

Fibrillen sind sowohl auf Schliften wie auf geeignet entkalkten Schnitten sichtbar, durch Silberfärbung (Bielschofsky) gelingt es, sie isoliert, d. h. ohne die Kittsubstanz, zu färben (Abb. 246). Die Kittsubstanz enthält Kalksalze und verdankt diesen ihre Härte, so daß das ganze Gewebe die bekannte „knochenharte“ Konsistenz erhält.

Diese Salze sind: Kalziumphosphat (85%), Kalziumkarbonat (10%), Magnesiumphosphat (1,5%), Kalziumfluorid (0,3%)<sup>1)</sup>. Sie lassen sich mit Säuren (HCl, HNO<sub>3</sub>) ausziehen, ohne daß die Struktur der Grundsubstanz sichtbar geändert wird. Verhindert man dabei durch Zusatz von Salz (10% NaCl) die Quellung des Kollagens, so unterscheidet sich der Knochen optisch sehr wenig von unentkalktem. Er ist dann leicht schneidbar und biegsam. Ohne Salzzusatz entkalkter Knochen ist glasig durchscheinend (Knochenknorpel, Säurequellung des Kollagens). Die Kalksalze sind also nicht sichtbar in größeren Teilen in der Grundsubstanz vorhanden, sondern in sehr feiner, molekularer Verteilung und Bindung an die Kittsubstanz.

Das Verhalten des Knochens im polarisierten Licht (grundlegende Untersuchung von v. Ebner 1875) ist ganz durch die Anordnung der kollagenen

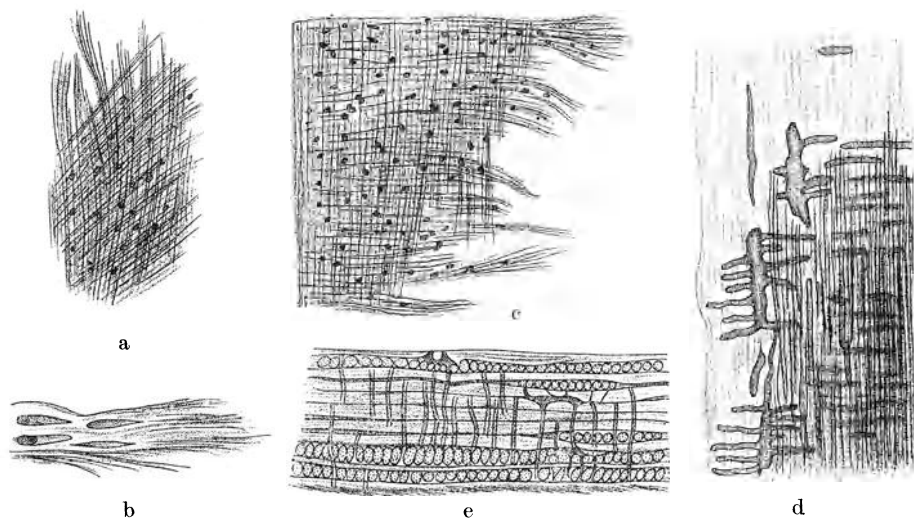


Abb. 247. Fibrillärer Bau des Knochens nach v. Ebner 1875. a–c Fibrillenbündelchen an abgeschabten Teilen entkalkter Knochen unmittelbar sichtbar, d Schliff im zugeschmolzenen Rohr mit Wasser erhitzt, Fibrillen gelöst, am trockenen Schliff dann als schwarze Linien sichtbar (Hohlräume, Luft), e Querschliff mit Lamellen, Knochenhöhlen und Kanälchen, an den Lamellen diese in Bündeln, beachte die „auskeilenden“ Lamellen.

Fibrillen bedingt. Wird ein Knochenschliff durch Glühen von den Fibrillen befreit oder diese durch Erhitzen der Schliffe mit Wasser im zugeschmolzenen Röhrchen zerstört, so behält er Form und Kalkgehalt und die Stellen der Fibrillen werden als feine Kanälchen sichtbar (Abb. 247d). Werden diese Hohlräume durch ein Medium von gleichem Brechungsindex, wie der übrige Schliff ausgefüllt, so wird eine schwach negative Doppelbrechung sichtbar<sup>2)</sup>. Die Untersuchung von Knochenschliffen oder von nach v. Ebner behandelten

<sup>1)</sup> Zit. nach Oppenheimer: Handbuch der Biochemie. Jena 1909.

<sup>2)</sup> Dies Verhalten des geglühten Schliffes kann jedoch nicht als Beleg für das optische Verhalten der Kittsubstanz gelten. Es ist nur anorganisches Material übrig geblieben, das sicher durch das Glühen eine ganz andere Molekularstruktur erhalten hat als sie die Kittsubstanz besaß.

Schnitten<sup>1)</sup> mit dem Polarisationsmikroskop ist die wichtigste Methode um den Feinbau der Knochensubstanz festzustellen. Die Methoden, mit denen die Fibrillen gefärbt werden (Bielschowsky und die Fibrinfärbung nach Weigert) kommen nur für gewisse Stellen und als Ergänzung in Betracht. In den Aufbau der kompakten und spongiösen Knochensubstanz gewähren sie nur unvollkommene Einblicke. Das Schnittpräparat nach v. Ebner zeichnet sich durch große Einfachheit in der Herstellung aus.

Es ist fraglich, ob die fibrillenfrie Substanz der Kittflächen und der Grenzscheiden mit der Kittsubstanz zwischen den Fibrillen völlig übereinstimmt.

**124. Anordnung der Fibrillen im Knochen.** Wir unterscheiden zwei Arten von Knochensubstanz, den geflechtartigen Knochen und den Lamellenknochen. Beim geflechtartigen Knochen sind die Fibrillen zu Bündeln ver-

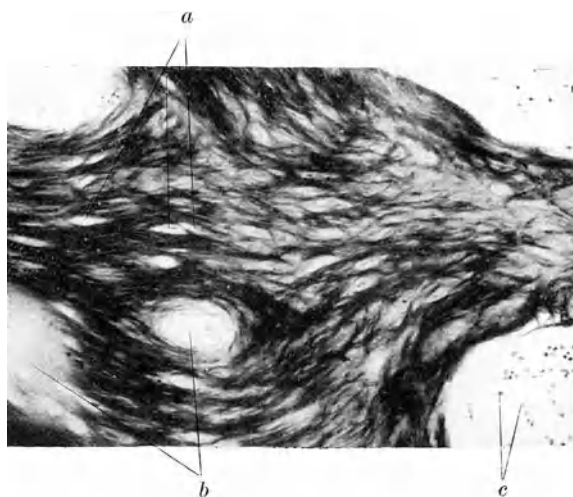


Abb. 248. Geflechtartiger Knochen, Flachschnitt durch das Schädeldach eines Föts aus dem 7. Monat, Fibrillenfärbung nach Weidenreich mit Weigerts Fibrinfärbung. Phot. 160 mal. *a* Lücken, in denen die auf Abb. 244 abgebildeten Zellen liegen, *b* Markräume, *c* rote Blutkörperchen in einem Gefäße des Markraumes.

einigt. Sind sie besonders derb, so spricht man von grobfaserigem oder grobgeflechtigem Knochen. Die Anordnung der Fibrillen entspricht durchaus der im faserigen derben Bindegewebe, wie es z. B. die Scheiden der Nerven und Gefäße zusammensetzt. Wir können ihn geradezu als erstarrtes Bindegewebe bezeichnen (Bindegewebsknochen). Die Zellen sind mehr oder minder regelmäßig darin verteilt (Abb. 248), die Bündel weichen auseinander, schließen sich wieder zusammen und lassen Lücken für die Zellen frei. So werden mehr oder minder massige Knochenteile gebildet. Sie sind von den Knochenkanälchen durchzogen und als Balken und Wände um Gefäße herum angeordnet. Eine besondere Gliederung der Grundsubstanz ist also nicht zu beobachten (Abb. 249).

Soweit wir Einsicht haben, entspricht der Verlauf der Fibrillen der Art der Beanspruchung des betreffenden Stückes. Die Knochen der Amphibien bestehen z. B. größtenteils

<sup>1)</sup> Entkalken des Knochens in 5% HCl + 10% NaCl, Gefrierschnitte (auch Einbetten in Paraffin oder Zelloidin oder Freihandschnitte sind möglich); untersuchen in Wasser, starkem Alkohol oder am besten in 10% NaCl. Gut mit Wachs umrandete NaCl-Präparate halten sich jahrelang.

aus solchem geflechtartigen Knochen, vor allem aber wird das ganze embryonale Skelett der Säugetiere und auch des Menschen aus geflechtartigem Knochen aufgebaut und erst im Laufe der ersten Lebensjahre durch Lamellenknochen ersetzt. An Stellen, an denen Bänder in den Knochen einstrahlen, findet sich auch beim Erwachsenen Knochen von geflechtartiger Struktur.

Im Lamellenknochen ist die Grundsubstanz, wie der Name sagt, in dünnen Platten, Lamellen, angeordnet. Ihre Dicke beträgt  $4,5-11 \mu$ , die Mittelwerte sind die häufigsten (Koelliker). Die Fibrillen sind in ihnen zu sehr feinen Bündelchen zusammengelagert, die (nach v. Ebner) eine Dicke von etwa  $3 \mu$  haben. Sie laufen einander parallel. Zwischen sie hindurch treten die Ausläufer der Knochenhöhlen, die Knochenkanälchen hindurch (Abb. 247 e). Dabei weichen die Bündelchen ein wenig auseinander, so daß ganz spitze rhombische Maschen zustande kommen<sup>1)</sup>. Praktisch, d. h. für den mechanischen und optischen Effekt, haben diese Abweichungen vom parallelen Verlauf keine Bedeutung.

Eine Lamelle, deren Fasern auf dem Schnitt der Länge nach getroffen sind, erscheint gestreift, eine mit der Quere nach getroffenen Fasern erscheint punktiert oder gefeldert. Letzteres Verhalten kommt vor allem durch die Knochenkanälchen zustande, die die Lamelle durchsetzen und in Felderchen teilen. Die wirklichen Fibrillen erkennt man am besten bei offener Blende (Gebhardt) als feine Pünktchen, die vor allem beim Bewegen der Mikrometerschraube deutlich werden. Die punktierte Lamelle erscheint auch dunkler (Abb. 250). (Über die Erklärung des optischen Verhaltens im Hellfeld siehe bei v. Ebner, auch bei Biedermann eingehend dargestellt.)

Zwischen den Lamellen sind die Zellen in ihre Höhlen eingelagert, hin und wieder liegen sie in ihnen, dann weicht die Lamelle in zwei Hälften auseinander, zwischen denen die Höhle mit ihrer Scheide liegt (Abb. 250). Die Höhlen haben die typische Zwetschkerngestalt und liegen so, daß die lange Achse dem Fibrillenverlauf der einen der berührenden Lamellen entspricht und sie mit der Fläche der Lamelle anliegen. Aus der Lage der Höhlenachse kann man also den Verlauf der Fibrillen in der Lamelle erschließen.

Nach v. Ebner treten aus einer Lamelle in die andere zuweilen Bündel über, das dürfte im wesentlichen bei Lamellen mit gleicher Fibrillenrichtung vorkommen.

Mit dem Namen „Sharpeysche Fasern“ bezeichnet man Fibrillenbündel, die von der Umgebung des Knochens her in diesen eindringen (Abb. 251). Sie durchsetzen die Lamellensysteme in der Regel der Quere nach. Bänder und

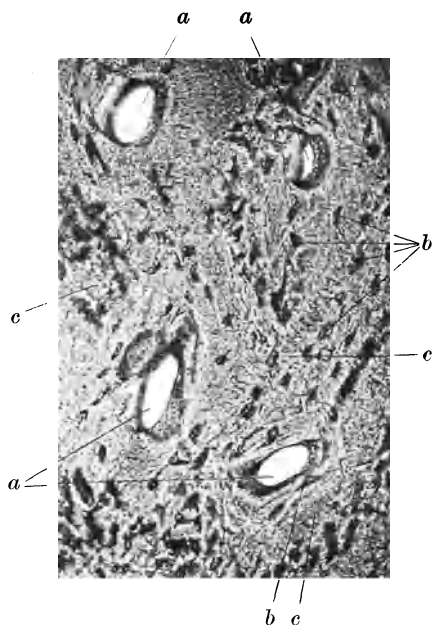


Abb. 249. Geflechtartiger, grobfaseriger Knochen, Querschnitt durch den Oberschenkel eines Neugeborenen, ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung, starke Abbildung. Phot. 160 mal. *a* Gefäßkanäle, *b* Knochenhöhlen (dunkel), *c* grobe Bündel von Knochenfibrillen.

<sup>1)</sup> Nach v. Ebner tauschen sie Fibrillen aus, nach Koelliker nicht.

Sehnen befestigen sich durch solche Fasern am Knochen. Sie entstehen dadurch, daß bereits vorhandene Bindegewebsfasern in die sich bildende Knochengrundsubstanz aufgenommen werden. Auch beim geflechtartigen Knochen kann man

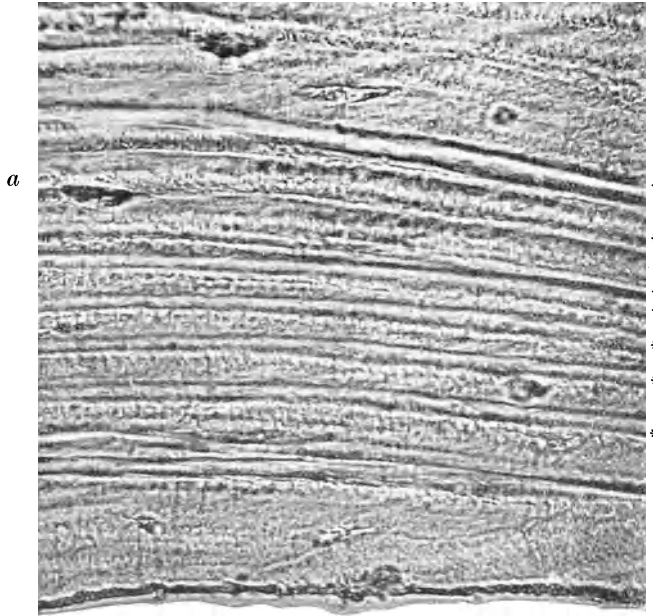


Abb. 250. Punktierte und gestreifte Lamellen, dünner Schnitt durch das Schädeldach eines Erwachsenen; abgebildet sind Lamellen, die einen größeren Raum der Diploe begrenzen, ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung starke Ablendung. Phot. 600 mal. Gestreifte Lamellen, dazwischen punktierte, bei *a* eine Knochenhöhle (dunkel).



Abb. 251. Sharpeysche Fasern, Querschnitt einer Grundphalanx eines 6jährigen Kindes, ventrale Außenfläche, Färbung nach van Gieson, keine Kernfärbung. Phot. 290 mal. *a* Stratum fibrosum, des Periosts, das gleichzeitig den Boden der Sehnscheide bildet, *b* Kambiumschicht des Periosts, *b'* dessen äußere gefäßreiche Lage mit Fibrillen, *b''* dessen innere Lage mit den Osteoblasten, die, ungefärbt, nur als Schatten sichtbar sind. Aus der Schicht *b'* gehen zahlreiche Fasern in den Knochen hinein; zwischen ihnen in der Schicht *b''* liegen die Osteoblasten, *c* Generallamellen des Knochens mit Knochenhöhlen.

Sharpeysche Fasern beobachten, nämlich besondere derbere Bündel, die sich aus der Masse des übrigen Knochens herausheben. Es ist wahrscheinlich, daß viele, wenn nicht alle dieser Fasern nicht „verknöchert“ sind, d. h. die Kittmasse zwischen den Fibrillen unterscheidet sich nicht von der gewöhnlicher Bindegewebsfasern (S. 158) und hat keine Kalksalze aufgenommen.

**125. Lamellensysteme, das Osteon oder Knochenröhrchen.** Wenn das knochenbildende Gewebe anfängt an Stelle der geflechtartigen Knochenmassen Lamellen aufzubauen, so geschieht das immer in der Form, daß eine Reihe gleichlaufender Lamellen, ein Lamellensystem gebildet wird. Die Lamellen folgen dabei in ihrem Verlauf der Gesamtform des Knochens, solche Lamellen heißen Generallamellen (Abb. 252). Sie finden sich an der Außenseite des Knochens und als Begrenzung des Markraumes. Die äußeren Generallamellen enthalten



Abb. 252. Generallamellen. Schnitt durch das Schädeldach vom Erwachsenen, Innenfläche (Tabula vitrea) (ungefärbt in 10<sup>0</sup>/<sub>0</sub>iger NaCl-Lösung. Phot. 60 mal). *a* Innenseite des Knochens mit Resten des Periosts (der Dura mater), *b* Generallamellen der Tabula vitrea, in diese eingeschlossen ein Osteon (schief vom Schnitt getroffen, daher oval), darüber Osteonknochen, der unter Erweiterung der Hohlräume ohne scharfe Grenze in die Diploe übergeht. Vgl. Abb. 260.

sehr häufig Sharpeysche Fasern. In den inneren, die überhaupt in größerer Ausdehnung nur selten zur Beobachtung gelangen, fehlen sie, ebenso wie in den Speziallamellen. Diese letzteren Systeme schließen einen Hohlraum ein, den Haversschen Kanal, der Blutgefäße enthält. Das Spezialsystem heißt auch Haversches System. Sind die Lamellen eines Spezialsystems regelmäßig ausgebildet, so stellen sie einen Hohlzylinder dar, ein Knochenröhrchen oder Osteon (Biedermann). Besonders beim Menschen kommt es nun in sehr vielen Fällen weder zu regelmäßigen General- noch zu regelmäßigen Spezialsystemen. In den Hohlräumen, in die neue Systeme eingebaut worden sind (s. S. 243), trifft man dann Systeme an, die in der Mitte dick sind und an den Rändern dünn auslaufen, etwa von der Form der Schalenstückchen, wie sie entstehen, wenn man einen Apfel nicht in der Form eines fortlaufenden Bandes schält, sondern die Schale in kleineren Stückchen herunterschneidet.



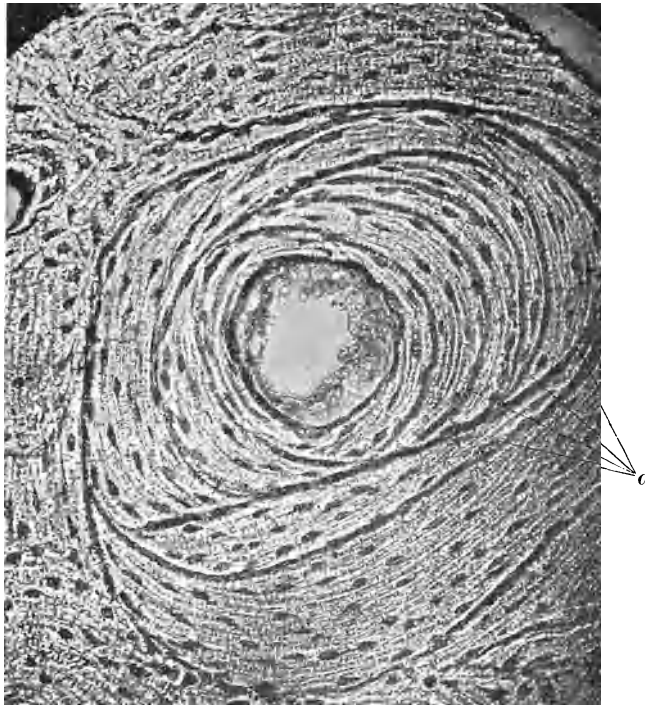


Abb. 253. Schachtelsystem aus einem Querschnitt des Oberschenkelschaftes vom Erwachsenen, ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung. *a* Kittlinien. Phot. 160 mal.

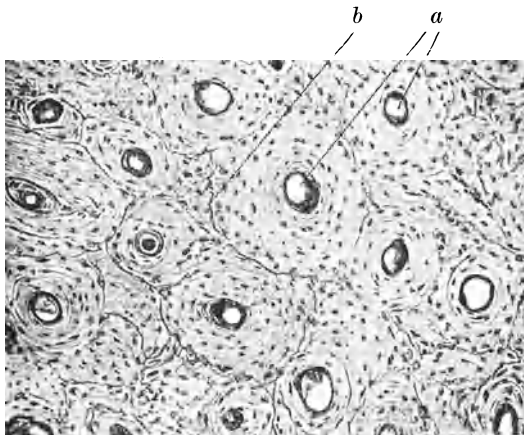


Abb. 254. Haverssche Kanäle und dazugehörige Lamellensysteme (Spezialsysteme oder Haverssche Systeme, das ganze Röhrchen heißt Osteon). Aus einem Querschnitt des Oberschenkelschaftes vom Erwachsenen ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung, starke Ablendung. Phot. 60 mal. *a* Haverssche Kanäle, *b* Kittlinien, die die Systeme voneinander trennen, bei \* etwa 2 cm vom Rande zwei durch Kittlinien umgrenzte Interstitialsysteme (Bruchstücke jederlei Art).

Solche Stücke kleiden die Nischen der Hohlräume aus (Knochenschalen). Vor allem die Wände größerer Markräume sind in dieser Weise tapeziert.

Da beim Wachstum und weiterem Ausbau des Knochens immer wieder Teile zerstört werden und neue Systeme die Löcher in den alten ausfüllen, so findet man zahlreiche Bruchstücke zwischen den regelmäßiger gebauten Röhren, die Interstitiallamellen.

Alle Systeme sind durch Kittflächen voneinander getrennt, die auf dem Schnitt oder Schliff als Kittlinien die einzelnen Felder zusammengehöriger Lamellen abgrenzen (Abb. 254).

Beim Menschen sind auch Röhren nicht selten, die aus

einer Reihe von Knochenschalen bestehen. Diese sind durch Kittlinien voneinander getrennt und greifen übereinander, wie Boden und Deckel einer Schachtel, wir nennen sie Schachtelsysteme (Abb. 253). Bei anderen Säugtieren kommen Lamellensysteme vor, die sich auf keine der hier genannten Systemtypen zurückführen lassen (z. B. im Kanonenbein vom Rind).

Das Hauptbauelement des Knochens ist beim Menschen also das Osteon, das Haverssche System (Abb. 254). Sein Hohlraum, der Haverssche Kanal, gehört einem Netz von Kanälen an, die mit den darin enthaltenen Gefäßen den Knochen durchziehen. Kanäle ohne Lamellensysteme heißen Volkmannsche Kanäle. Sie finden sich vor allem an der Oberfläche, und führen Verbindungsgefäße zwischen dem Periost und dem Haversschen Kanalsystem.

Der Querschnitt der Höhlung eines Knochenröhrchens hat annähernd Kreisform. Starke Abweichungen von dieser Form im Schnitt sind in den meisten Fällen auf eine schiefe Schnittrichtung zurückzuführen. Die Verbindung der Mittelpunkte der Hohlraumquerschnitte nennen wir die Achse des



Abb. 255. System Haversscher Kanäle im Längsschnitt. Dicker radialer Längsschnitt durch den Oberschenkelschaft vom Erwachsenen, ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung, starke Ablendung. Phot. 23 mal. Bei *a* ist eine Verzweigung des Kanalsystems getroffen.

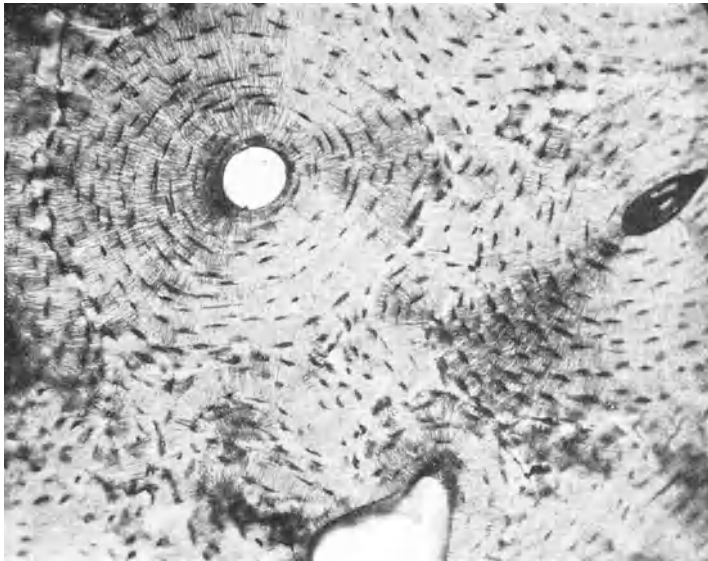


Abb. 256. Osteon mit den konzentrisch angeordneten Knochenhöhlen und den radiär verlaufenden Knochenkanälchen. Querschliff des Oberschenkelschaftes vom Erwachsenen, Fuchsinfüllung des Hohlraumsystems (vgl. Abb. 242). Phot. 100 mal.

Röhrchens. Diese Achsen bilden also ein verzweigtes System, entsprechend dem in den Röhrchen befindlichen Gefäßnetz (Abb. 255). Die Lamellen bilden Zylindermäntel um die Hohlräume. Die äußere Begrenzung ist unregelmäßig.

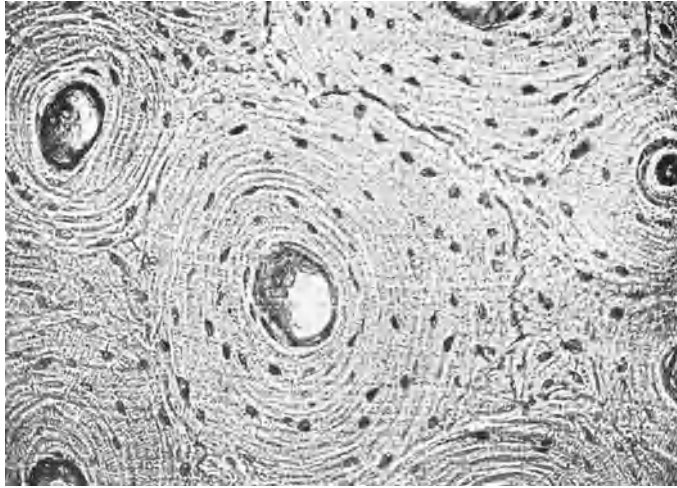


Abb. 257. Osteon im Querschnitt, Oberschenkelschaft vom Erwachsenen, ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung, starke Abblendung. Phot. 170 mal.

Die Knochenhöhlen mit den Zellen liegen in konzentrischer Anordnung um den Haversschen Kanal herum (Abb. 256). Da sie mit ihrer Fläche den Lamellen anliegen, so erscheinen sie auf dem Querschnitt des Systems in der



Abb. 258. Dasselbe Osteon wie Abb. 257, im polarisierten Licht, Nicolieben entsprechend den Seiten der Abbildung. Phot. 170 mal.

Kantenansicht (vgl. auch Abb. 243). Längsschnitte und Schlitze, die Lamellen in der Flächenansicht zeigen, lassen auch die Höhlen in dieser Ansicht erscheinen (Abb. 242). Die Ausläufer der Höhlen, die Knochenkanälchen, gehen nach allen Seiten von diesen aus. Die von den Kanten des „Zwetschgenkerns“ ausstrahlenden biegen alsbald senkrecht um, so daß alle Kanälchen die Lamellen senkrecht durchsetzen (Abb. 243, 256 und 286).

Der Verlauf der Fibrillen in den Lamellen ist niemals der Achse wirklich parallel oder senkrecht zu dieser. Die Fibrillen bilden vielmehr Schraubenlinien. Die Steigung der Schraube wollen wir durch den Winkel  $\alpha$  messen, den sie mit einer Mantellinie bildet (Abb. 259 a). Dieser Winkel ist also niemals  $= 90^\circ$  oder  $= 0^\circ$ ; es kommen jedoch sehr steil gewinkelte und ebenso sehr flachgewinkelte Lamellen vor<sup>1)</sup>.

Die gestreiften und punktierten Lamellen eines Röhrchenquerschnittes entsprechen solchen steilen und flachen Schrauben. Zwischen diesen Extremen

<sup>1)</sup> Um eine umständliche Umschreibung zu vermeiden, wollen wir von „gewinkelten Lamellen“ sprechen. Wir vergleichen sie mit den Drahtspulen eines Induktionsapparates; auch hier würde man von steil- und flachgewinkelten Spulen sprechen.

des Verlaufes finden sich alle Zwischenstufen in der Größe des Steigungswinkels. Bevorzugt (nach Gebhardt) sind jedoch mittlere Winkel, um  $45^{\circ}$  herum und die beiden Extreme. Diese Lamellenarten sind im Osteon in der Regel so vereinigt, daß immer eine rechtsgewundene mit einer linksgewundenen Schraube abwechselt, jede Lamelle also von zwei entgegengesetzt gewickelten Lamellen begrenzt ist (weiteres s. S. 249).

Der Lamellenbau der Osteone ist im Querschnitt am deutlichsten sichtbar, wenn steil und flach gewickelte Lamellen abwechseln (Abb. 257 u. 258). Lamellen mit mittlerer Steigung erscheinen punktiert. Betrachtet man benachbarte Lamellen dieser Art bei starker Vergrößerung und bewegt die Mikrometerschraube, so sieht man die Pünktchen nach entgegengesetzten Richtungen wandern: entgegengesetzte Wickelung der Fibrillen.

Das Bild des Röhrchenquerschnittes unter dem Polarisationsmikroskop ist in seinen Einzelheiten ziemlich verwickelt <sup>1)</sup>; wir gehen von einem reinen Querschnitt aus. Ein Schnitt, der für die mikroskopische Betrachtung dünn genug ist, zeigt Interferenzfarben <sup>2)</sup> höchstens bis zum schwachen Gelb 1. Ordnung. Letztere Stellen sind aber schon so dick, daß sie für die Untersuchung mit stärkeren Vergrößerungen nicht mehr geeignet sind. Wir betrachten also nur Schnitte, in denen keine höheren Farben vorkommen, als ein reines Weiß erster Ordnung (abwärts über grau bis schwarz). Die Doppelbrechung der Knöchelgrundsubstanz beruht auf den darin enthaltenen Fibrillen. Es kommt dafür also nur die Richtung senkrecht zur Fibrillenachse in Betracht. Steht die Fibrille also schräg zur Schnittebene, so ist die Aufhellung ungefähr der Projektion des Fibrillenstückchens auf die Schnittebene proportional. Am besten vergleicht man die Stärke der Aufhellung mit der verschieden dicker Schnitte. Je dünner der Schnitt, desto dunkler ist das Grau auch bei flach im Schnitt liegenden Fibrillen. Bei gleich dicken Schnitten entsprechen also die Stellen mit steilstehenden Fibrillen in ihrem Verhalten unter dem Polarisationsmikroskop einem dünneren Schnitt und haben demgemäß niedrigere Interferenzfarben, als die Stellen, an denen die Fibrillen flach im Schnitt liegen. Nun hängt bei einer bestimmten Stellung des Schnittes unter dem Polarisationsmikroskop die Aufhellung weiter ab von der Richtung, die die Fibrillenachse oder ihre Projektion in die Schnittebene mit dem Achsenkreuz der Nicols bildet. Die Schnittpunkte der Lamellenringe

<sup>1)</sup> Wir halten uns bei unserer Analyse im wesentlichen an den Querschnitt. Der Längsschnitt gibt zwar über die Steigung der Schraube in der gerade vom Schnitt getroffenen Lamelle schnelle Auskunft (Einzelheiten bei Gebhardt III). Für die Analyse des Aufbaues der Osteone ist er aber weniger zu brauchen, denn das Bild des Schnittes wechselt mit der Lage des Schnittes im Osteon. Diese ist bei Gefrierschnitten oder gar bei Schliffen, die sich nicht als Serie herstellen lassen, nicht ohne weiteres bekannt. Dadurch kommt eine unbekannt Variable in das Problem, deren umständliche Bestimmung dessen Lösung nicht fördert.

<sup>2)</sup> Das polarisierte Licht wird beim Durchtritt durch die doppelbrechende Substanz in zwei Strahlen zerlegt, entsprechend den beiden Hauptachsen der Elastizitätseipse (Abb. 166). Nach dem Durchtritt vereinigen sich beide Strahlen. Da der eine gegen den anderen einen Gangunterschied aufweist, treten Interferenzfarben auf. Die Größe des Gangunterschiedes hängt von der Dicke und der Art der Substanz ab, also bei gleicher Substanz nur von der Dicke der doppelbrechenden Schicht. Die Skala der Farben ist:

I. Ordnung: Schwarz, Grau, Graublau, Weiß, Gelb, Braungelb bis Orange, Rot.

II. Ordnung: Violett, Indigo, Blau, Grün, Gelb, Orange, Rot.

III. Ordnung: Violett, Blau, Grün, Gelb, Rosaorgane, Rot (aus Fischer: Med. Physik, dort oder bei Ambronn orientiere man sich über Einzelheiten).

Legt man zwei doppelbrechende Schichten übereinander, so addieren sich bei gleichgerichteter optischer Achse die Farben, bei senkrechter Kreuzung der Achsen subtrahieren sie sich.

mit diesen Achsen bezeichnen wir mit den Zahlen  $0^\circ, 90^\circ, 180^\circ, 270^\circ$  (Abb. 259c). Erfolgt nun überhaupt eine derartige Aufhellung, daß sie bei gegebenen Verhältnissen, wie Stärke der Lichtquelle, Abblendung, Empfindlichkeit und Adaptationszustand des Auges oder Empfindlichkeit der Platte und Belichtungsdauer bei photographischen Aufnahmen, gerade eben sichtbar wird, so wird das an den Punkten  $45^\circ, 135^\circ$  usw. der Fall sein. Je flacher die Wickelung ist, desto mehr breitet sich die Aufhellung gegen die Achsen schnittpunkte  $0^\circ, 90^\circ$  usw. aus. Das Verhalten über dem Gipsplättchen Rot 1. Ordnung entspricht dem Schema der Abb. 167.

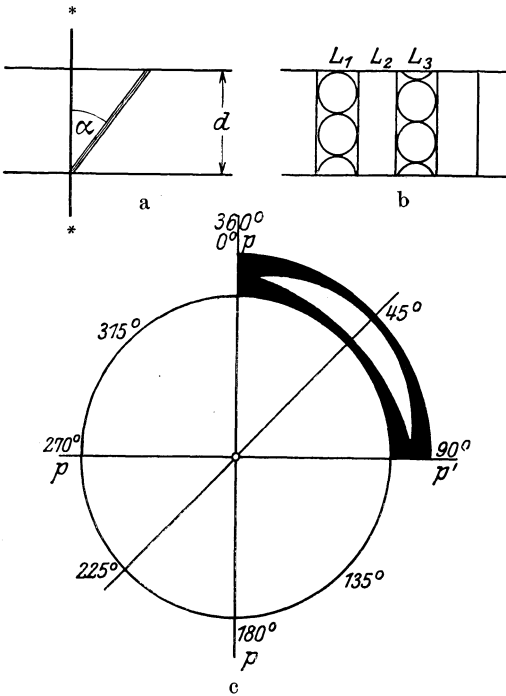


Abb. 259. Erläuterung zu den Polarisationsbildern der Lamellen. a ein Knochenschnitt oder -Schliff ist senkrecht durchschnitten gedacht,  $d$  ist seine Dicke, ein Fibrillenbündel ist eingezeichnet, das mit der Achse des Knochenröhrchens  $\times - \times$ , die senkrecht im Schnitt steht, den Winkel  $\alpha$  bildet. b dasselbe wie a, einige Lamellen  $L_1, L_2, L_3$ , die senkrecht vom Schnitt getroffen sind, sind eingezeichnet, in ihnen die flach liegenden Fibrillenbündel. Diese allein geben den Polarisations-effekt, man sieht, wie die wirkliche Dicke der doppelbrechenden Substanz in der Mitte der Lamellen am größten ist und gegen die Ränder zu abfällt (Sehnen des Kreises!). c der Kreis ist der Querschnitt einer Lamelle,  $p-p$  und  $p'-p'$  (bei  $270^\circ$  steht irrtümlich  $p$  statt  $p'$ ) die Achsen der Nicols. Der rechte obere Quadrant zeigt die Form, die der helle Teil einer Lamelle hat.

sich viermal. Auf diese Weise lassen sich die wechselnden Bilder der Lamellensysteme erklären.

Der Verlauf in den Generallamellen und in den Lamellenschalen ist ganz ähnlich wie in den Röhrchen (Abb. 260). Auch hier kreuzen sich die Fibrillen benachbarter Lamellen vielfach unter annähernd rechten Winkeln, so daß man das Bild der gestreiften und punktierten Lamellen oder hellen und dunklen unter dem Polarisationsmikroskop bei geeigneter Schnitttrichtung gewinnt.

Besonders auf den Photogrammen (Abb. 258 u. 290) tritt noch eine weitere Eigentümlichkeit des Polarisationsbildes hervor; die Aufhellungen enden gegen die dunklen Achsenkreuze spitz und selbst dort, wo bei den Punkten  $45^\circ$  usw. die Aufhellungen unmittelbar zusammenstoßen (flache Wickelungen benachbarter Lamellen), sind sie gegen die Achsenkreuze zu getrennt. Das erklärt sich folgendermaßen: Maßgebend für die Aufhellung ist wieder die Dicke der doppelbrechenden Schicht (Abb. 259b). Die Fibrillenbündel haben einen rundlichen Querschnitt und sind durch Kittsubstanz getrennt. Die Summe der Querschnitte dieser Bündel ist in der Mitte der Lamellen am größten und nach den Grenzen der Lamellen zu geringer. Nun multiplizieren sich die Aufhellungen gemäß dem Winkel zum Achsenkreuz, gemäß der Steilheit der Fibrillen und gemäß der wahren Dicke der Fibrillenmasse in jedem Punkte des Schnittes. Dieses Produkt ist am größten an den Punkten  $45^\circ$  und in der Mitte jeder Lamelle. Es fällt gegen den Rand der Lamelle und gegen den Achsenschaten zu ab und wechselt von Lamelle zu Lamelle gemäß der Steilheit der Wickelung. Der helle Teil jeder Lamelle hat also im Bilde der Lamellensysteme unter dem Polarisationsmikroskop die Gestalt eines in der Mitte am breitesten und nach beiden Seiten zugespitzten Bogens (Abb. 259c). Diese Figur wiederholt

In allen Systemen ist ein Auskeilen<sup>1)</sup> einzelner Lamellen zwischen den anderen nicht selten (Abb. 247e). Man sieht z. B. auch auf dem Röhrenquerschnitt eine Lamelle nicht völlig um den ganzen Zylinder herumgreifen, sondern an einer Stelle spitz endigen. Im polarisierten Licht erscheint dann eine Unregelmäßigkeit (Abb. 258), indem die Zahl der hellen Streifen in den verschiedenen Quadranten nicht übereinstimmt. Bei genauer Betrachtung entpuppen sich derartige Unregelmäßigkeiten meist als durch auskeilende Lamellen verursacht, eine verschiedene Steigung der Fibrillen an verschiedenen Stellen derselben Lamelle scheint sehr selten vorzukommen.



Abb. 260. Dasselbe Objekt wie 252 im polarisierten Licht, Nicol Ebenen den Seiten der Abbildung entsprechend. Phot. 80 mal. *a* Generallamellen, *b* Osteon (schief geschnitten), *c* ein flach im Schnitt liegendes Lamellensystem.

**126. Entwicklung der knöchernen Skeletteile.** Man pflegt in der Entwicklung des Skeletts drei Stadien zu unterscheiden, das häutige, besser blastematische Skelett, das knorpelige oder Primordialskelett und das knöcherne Skelett. Die Blasteme des ersten Stadiums sind die S. 196 genannten Mesenchymverdichtungen, in denen die Knorpelteile des Primordialskelettes entstehen. Jedoch nicht alle Knochen des späteren, bleibenden Skeletts werden zunächst in Knorpel ausgeführt, sondern das Knorpelskelett weist gegenüber dem knöchernen Lücken auf. Die bedeutendste dieser Lücken ist dort, wo später das Schädeldach entsteht. Das knorpelige Primordialkranium des Menschen und der Säugetiere ist dorsal vom Gehirn durch ein Gewebe geschlossen, das aus einem im Verhältnis zum jugendlichen Stadium, faserreichen Bindegewebe besteht und wie eine Haut die Lücke des Knorpelschädels schließt. In dieser Haut entsteht das knöcherne Schädeldach, der innere Teil wird zur Dura mater, die auch zeitlebens das innere Periost des Schädels bleibt.

<sup>1)</sup> Unter „Auskeilen“ versteht man in der Geologie das Verschwinden einer Schicht, wobei sie allmählich dünner wird. Im Querschnitt hat sie die Form eines Keiles.

Eine solche „häutige“, d. h. bindegewebig faserige Grundlage, wie sie das Primordialkranium dorsal schließt, bildet nun keineswegs auch die Grundlage der übrigen, ohne Knorpelmodell entstehenden Knochen. Diese entstehen vielmehr frei im Mesenchym.

Man teilt die Knochen nach ihrer Entwicklung ein, in knorpelig vorgebildete oder Ersatzknochen und nicht knorpelig vorgebildete

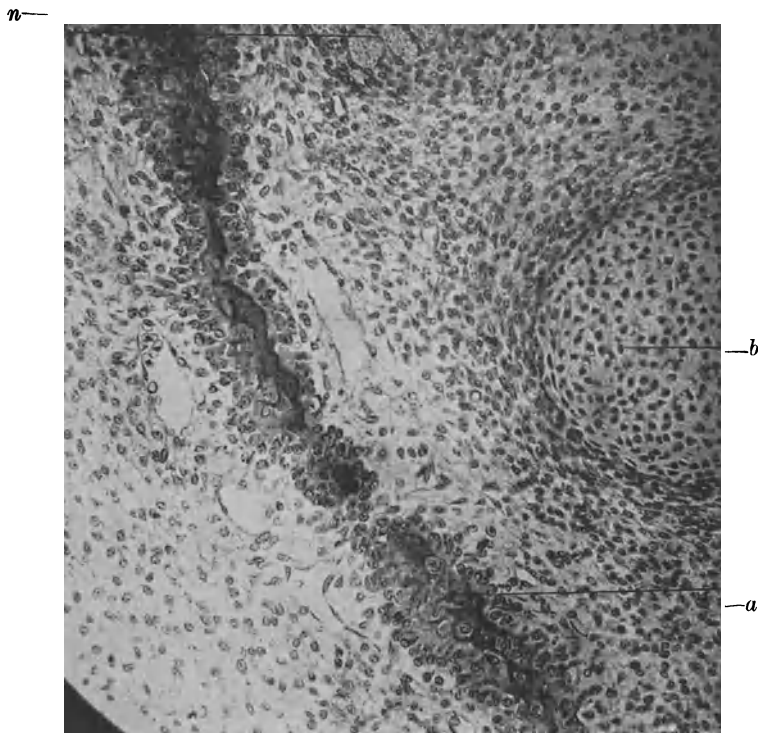


Abb. 261. Freie Knochenbildung im Mesenchym. Erste Anlage des Unterkiefers, von einem Schweineembryo von 20 mm Länge. Hämatoxylin, van Gieson. Phot. 170 mal. Im Mesenchym sind noch keine Fibrillen vorhanden, das Periost ist nur durch die Gefäße um den Knochen angedeutet, außerhalb dieser entsteht später das Stratum fibrosum. *a* Knochen (dunkel) mit Osteoblasten dicht besetzt, *b* Meckelscher Knorpel, *n* Nervus mandibularis.

Deck- oder Belegknochen. Zu diesen gehören das Schädeldach und die große Mehrzahl der Gesichtsknochen und das Schlüsselbein, zu jenen alle übrigen.

Diese Art der Unterscheidung betrifft aber nur die Art, in der der Knochen als Organ entsteht, nicht die, in der das Gewebe sich entwickelt. An den Anfang unserer Besprechung der Knochenentwicklung stellen wir deshalb einen Satz Schaffers (1916) des Inhalts: daß „Knochengewebe überall und immer auf dieselbe Weise, nämlich durch spezifische Knochenbildungszellen, die Osteoblasten (Gegenbaur) erzeugt wird“<sup>1)</sup>.

Die besondere Komplikation bei der Bildung der Ersatzknochen beruht darauf, daß gleichzeitig mit der Bildung des Knochengewebes ein anderes Gewebe weggeschafft werden muß. Wir unterscheiden für unsere Darstellung im

<sup>1)</sup> Im einzelnen gibt es mancherlei Unterschiede, die vor allem die Menge der aus dem Mesenchym aufgenommenen vorhandenen Fibrillen betrifft. Näheres siehe bei Petersen 1919 und Weidenreich 1923, auch S. 232.

folgenden: eine freie Knochenbildung, ohne Modell und eine Knochenbildung mit Knorpelmodell, auf knorpeliger Grundlage.

**127. Freie Knochenbildung.** Wir hatten früher (S. 82) die Knochensubstanz unter die geformten Sekrete gerechnet. Sie ist das Produkt besonderer Zellen, der Osteoblasten. Überall wo wir Neubildung von Knochensubstanz im Gange finden treten diese großen Zellen auf, mit ihrem körnig trüben, basophilen Zelleibern, in denen der Kern meistens an der einen Seite der Zelle, und zwar auf der dem Knochen abgewendeten Seite liegt (Abb. 261—263). Am Kernende haben die Zellen Ausläufer, durch die sie untereinander und mit Mesenchymzellen zusammenhängen. Für die Frage eines Synzitiums gilt dasselbe, wie für das Mesenchym überhaupt (S. 151).

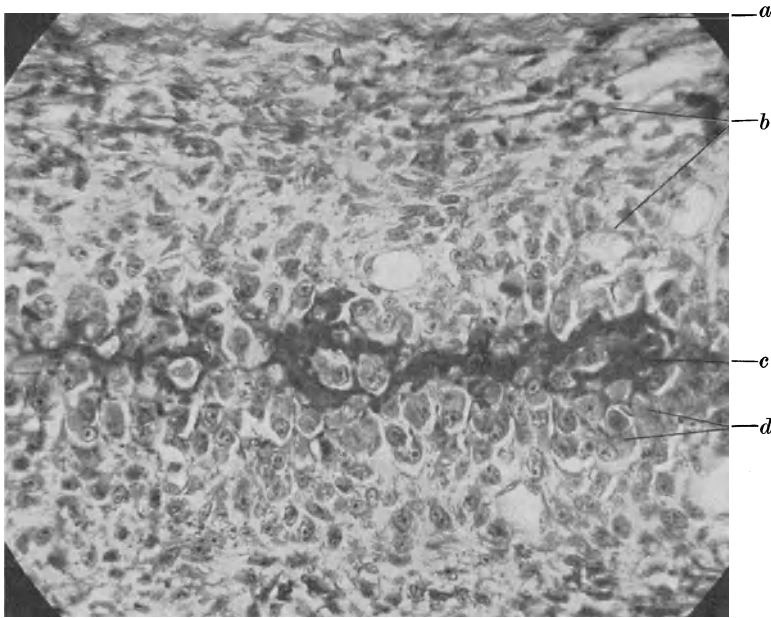


Abb. 262. Freie Knochenbildung im Mesenchym, Anlage des Periosts, zahlreiche Fibrillen im Mesenchym, auch in der Kambiumschicht des Periosts. Nasenbein im Querschnitt des Kopfes eines Katzenfötus von 6 cm Länge. Hämatoxylin, van Gieson. Phot. 390 mal.

*a* Stratum fibrosum des Periosts, *b* Kambiumschicht des Periosts, *c* Knochen, *d* Osteoblasten.

Die Osteoblasten erscheinen im Mesenchym an den Stellen, an denen Knochen gebildet werden soll, sie lagern sich zu anfangs kleinen Gruppen zusammen und beginnen Knochengrundsubstanz zwischen sich aufzubauen. Ihre Zahl vermehrt sich mit zunehmender Größe des jungen Skelettstückes. Es ist wahrscheinlich, daß sie sich nicht nur durch Teilung, sondern auch durch Ergänzung aus dem Mesenchym vermehren. Dorthier stammen auch die ersten Osteoblasten.

Es ist sicher, daß auch in einem Mesenchym, das erst sehr wenige oder gar keine kollagenen Fibrillen enthält, eine aus Fibrillen und Kittsubstanz bestehende Knochenmasse von Osteoblasten gebildet werden kann (Abb. 261). Diese Zellen sind also wirklich Knochenbildner, die die ganze organische Grundlage der Knochengrundsubstanz aufbauen. Wie dies geschieht, ob getrennt, oder in der Form einer zunächst homogenen Masse, in der die Fibrillen erst nachträglich gleichsam auskristallisieren, muß dahingestellt bleiben. In dem letzteren Falle wäre die Kittsubstanz der nach der Ausscheidung der Fibrillen übrig gebliebene Rest. Ein derartiger Vorgang, Entmischung, Gerinnung, Kristallisation, kurz Trennung der Phasen in der zuerst ausgeschiedenen Masse muß aber sehr schnell nach



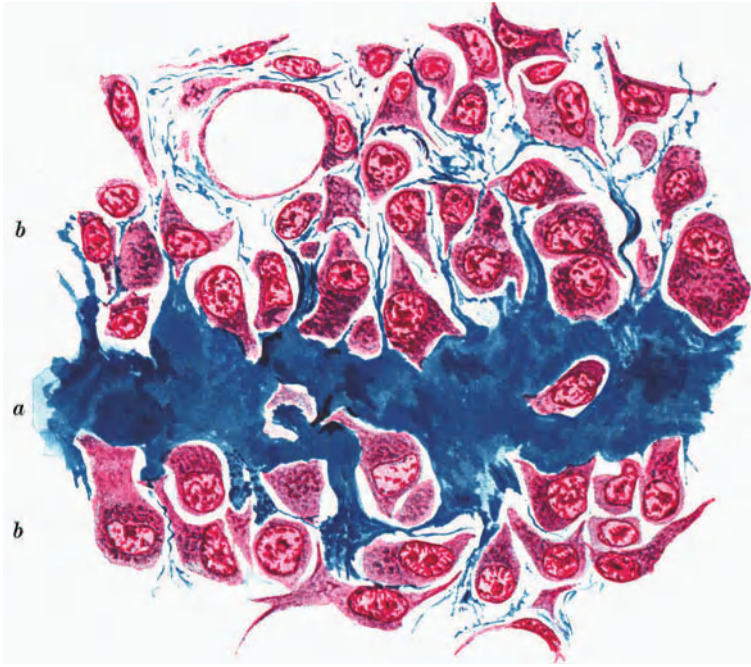


Abb. 263. Dasselbe Objekt wie 262, Färbung mit Säurealizarinblau, Mallory. Fibrillenbündel laufen vom Periost in den Knochen. P. 1000 mal. *a* Knochen (blau), *b* Osteoblasten (rot). Der Knochen ist verschieden dicht, daher die fleckige Färbung.

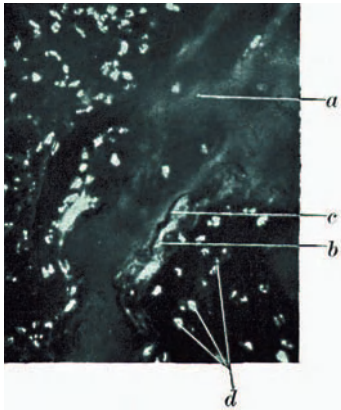


Abb. 264. Knorpelrest mit aufgelagertem Knochen, enchondraler Knochen aus dem Längsschnitt einer Phalanx eines Föts im 7. Monat. Polarisiertes Licht, Nicol ebene entsprechend den Seiten der Abbildung. Phot. 180 mal. *a* Knorpel grau, seine Fibrillierung läuft in der Diagonale der Abbildung, *b* Knochen ganz hell (Fibrillierung ebenso), *c* Kittlinie (schwarz), *d* Zellkerne (hell, Sublimatfixierung doppelbrechend). Die Stellung des Präparats ist so, daß sowohl Knorpel wie Knochen maximal hell erscheinen.

der Ausscheidung vor sich gegen, denn das unentmischte System ist bisher niemals nachgewiesen worden. Vor allem ist die junge Knochen substanz von vorn herein und in ganzer Ausdehnung doppelbrechend. Wird Knochen substanz auf irgend einer Unterlage, z. B. einem Knorpelrest oder auf früher gebildetem Knochen abgesetzt, so erscheint eine Kittfläche, d. h. eine dünne Schicht fibrillenfreier Substanz, die also nicht doppelbrechend ist und daher unter dem Polarisationsmikroskop in allen Lagen dunkel erscheint (Abb. 264). Für eine Theorie, die die organische Grundlage der Knochen grund substanz als zuerst homogenes — d. h. mindestens kolloidales, nicht grobdisperses System — auffaßt, ist diese Kittlinie schwierig zu erklären, es sei denn, daß man an ein Sorptionshäutchen an der Berührungsfläche dächte. Nimmt man aber an, daß die Osteoblasten Kitt substanz und Fibrillen, jedes für sich ausscheiden, bald das eine, bald das andere, so wird das ganze Problem der Struktur des Knochens von vorn herein in die rätselhafte Tätigkeit lebender Substanz verlegt, die die Struktur der Grundsubstanz mit den als Reiz wirkenden mechanischen Bedingungen des Ortes in Übereinstimmung bringt.

Die Kalksalze erscheinen erst in der Grundsubstanz einige Zeit nach der Ablagerung, so daß ganz junge Knochenstücke überhaupt kalkfrei, ältere von

einem unverkalkten Saum umgeben sind (Abb. 265). Man nennt die noch unverkalkte Substanz Osteoid. Sie färbt sich, auch nachdem durch Säuren die Kalksalze aus dem ganzen Stück entfernt sind, anders als die, die bereits Kalksalze enthielt (vgl. auch Abb. 285 u. 286). Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Verkalkung ein, bei normaler Beschaffenheit aller Umstände, automatisch, d. h. ohne Eingreifen des lebenden Protoplasmas, vor sich gehendes Ereignis ist, indem das Osteoid einige Zeit nach der Ablagerung, der Gewebsflüssigkeit die nötigen Ionen (s. S. 217) entnimmt und sie in der Kittsubstanz bindet. Die Bildung der Knochengrundsubstanz erfolgt also immer in zwei Zeiten, Bildung des organischen Anteils und Verkalkung. In die Einzelheiten auch des letzteren Vorganges haben wir einstweilen keinen Einblick.

Wenn nun im Verlaufe der fortschreitenden Entwicklung im embryonalen Bindegewebe, das das junge Knochenstück mit seinem Osteoblastenlager umgibt (Abb. 262), kollagene Fibrillen in großen Mengen entstanden sind, so werden viele davon in den sich bildenden Knochen aufgenommen (Abb. 263). Das ganze Gewebe ist dann mit Fibrillen durchsetzt und besonders an den Stellen, an denen eine innige Verbindung des Periosts mit dem Knochen erfolgt, sieht man dicke Bündel aus jenen in diesen eintreten, das sind dann Sharpeysche Fasern. Im geflechtartigen Knoten sind die Sharpeyschen Fasern meist nicht von den anderen Fibrillenbündeln zu unterscheiden.

Mit der Umwandlung des Mesenchyms in ein faserreiches embryonales Bindegewebe entwickelt sich auch ein Periost (Abb. 251 u. 262). Eine faserreiche Schicht hüllt den Knochen ringsherum ein, das *Stratum fibrosum* des Periosts. Einwärts, gegen den Knochen zu liegt eine an Gefäßen und Zellen noch reichere, aber faserärmerere Schicht, deren innerste Lage von den Osteoblasten gebildet wird. Diese Schicht wird als *Kambiumschicht* des Periosts (Billroth) bezeichnet<sup>1)</sup>.

Nach und nach wird die Knochenschicht dicker. Dabei werden Osteoblasten in die Knochengrundsubstanz eingeschlossen. Sie mauern sich gleichsam selbst ein und werden zu den Knochenzellen, die in den Knochenhöhlen liegen und deren Ausläufer zum Teil von vornherein miteinander in Verbindung stehen, zum Teil neu entstehen. Dabei werden feine Kanälchen in der Kittsubstanz zwischen den Fibrillen teils ausgespart, teils neu in diese eingegraben, die Knochenröhrchen.

Das neugebildete Knochenstück ist außer von den Knochenhöhlen und den Knochenkanälchen von zahlreichen Hohlräumen durchzogen. Auch diese werden von vornherein bei der Bildung des Knochens ausgespart. Ihr Inhalt ist das primäre Knochenmark und nichts anderes als ein eingeschlossener Teil der Kambiumschicht. Die Hohlräume bleiben untereinander verbunden und werden von Blutgefäßen durchzogen. Das junge Knochenstück ist von wechselnder Dichtigkeit, je nachdem es mehr wie ein Schwamm von Kanälen durchzogen, zwischen denen die Knochengrundsubstanz geschlossene Wände bildet,

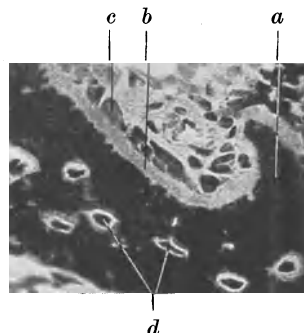


Abb. 265. Osteoid. Querschnitt durch den Unterarm eines Fötus von 12 Wochen. Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Phot. 360 mal. *a* Knochen, schwarz, *b* Osteoid, grau, *c* Osteoblasten, *d* Knochenzellen.

<sup>1)</sup> Kambium, das unter der Rinde der Holzgewächse liegende Bildungsgewebe, das nach innen Holz, nach außen Rinde bildet. Der Vergleich ist treffend, auch der Knochen wächst nach Art eines Holzkörpers nur durch Apposition.

oder mehr wie ein Fachwerk aus Bälkchen aufgeführt ist. Immer ist die Menge der Knochengrundsubstanz sehr viel geringer, als das Gesamtvolumen des Stückes ausmacht

Die Menge der in diesen Knochen bei der Bildung einbezogenen bereits vorhandenen Fibrillen ist sehr wechselnd. Ist sie groß, wie das bei den Knochen des Schädeldaches der Fall ist, so spricht man von Bindegewebsverknöcherung (Kölliker). Bei Föten kann man immer typische Osteoblasten finden, von pathologischen Knochenbildungen

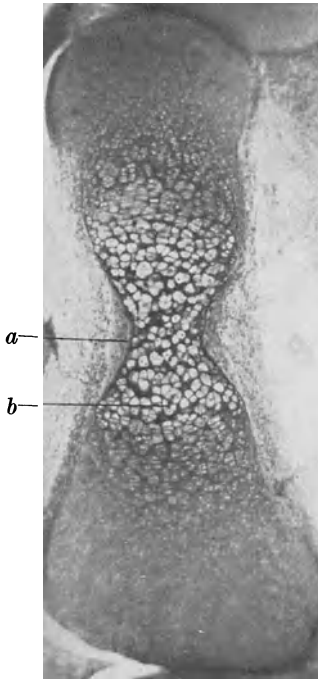


Abb. 266. Verknöcherung knorpelig vorgebildeter Skeletteile. Phalanx II eines der mittleren Finger, Föt von 12 Wochen. Hämatoxylin. Phot. 44 mal. *a* Knochenmanschette, *b* Knorpel, in der Mitte mit großen Höhlen und verkalkt (dunklere Färbung!). Da der Schnitt seitlich von der Mitte des Skelettstückes liegt, so ist dieses in der Mitte etwas eingezogen.

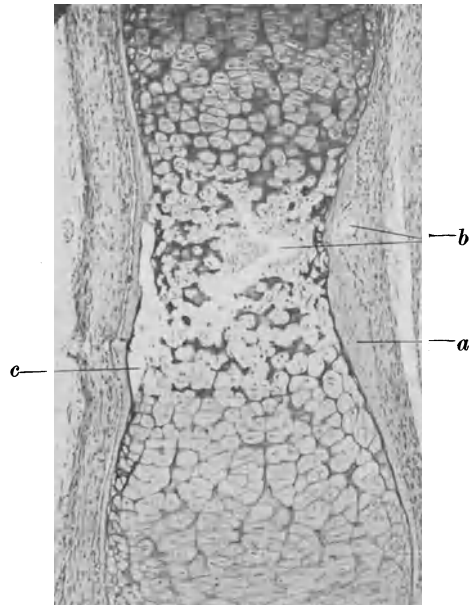


Abb. 267. Verknöcherung knorpelig vorgebildeter Skeletteile. Phalanx I eines der mittleren Finger, Föt von 12 Wochen. Naphthopurpurin. Phot. 65 mal. Knochenmanschette größer als bei Abb. 266, Knorpel wie dort, aber in der Mitte durch einwachsendes primäres Mark zerstört. *a* Knochen, *b* Hauptarterie des einwachsenden Markes (Fixation des Objektes durch Injektion, daher Gefäße weit offen), *c* Stelle, an der sich durch das Schneiden der Knochen vom Knorpel abgehoben hat.

wird eine Bindegewebsverknöcherung ohne typische Osteoblasten beschrieben. Fibroblasten würden dann deren Rolle übernehmen. Ob es eine Knochenbildung gibt, die wirklich vollständig in drei Zeiten verläuft (Fibrillen aus dem Mesenchym, Kittsubstanz von den Osteoblasten gebildet, Verkalkung) im Gegensatz zu der gewöhnlichen, in zwei Zeiten verlaufenden Knochenbildung (S. 231), muß dahingestellt bleiben.

Der von der freien Knochenbildung erzeugte fötale Knochen ist stets geflechtartiger Natur (Abb. 245).

**128. Ersatz knorpeliger Skeletteile durch knöcherne.** Die knorpeligen Skeletteile sind in das embryonale Bindegewebe eingebettet, das aus den äußeren

Teilen des knorpelbildenden Blastems hervorging (Abb. 214). Man bezeichnet es als Perichondrium, obwohl es mit der, einen wichtigen mechanischen Teil des knorpeligen Skelettstückes bildenden, später sogenannten Schicht wenig Ähnlichkeit hat. Es handelt sich um Gewebe mit zunächst wesentlich formbildender, nicht betriebsphysiologischer Aufgabe.

Die Überführung des knorpeligen Skelettstückes in ein knöchernes gestaltet sich verschieden bei langen und kurzen Knochen und auch das Wachstum beider, das mit dem des schnell wachsenden fötalen Körpers Schritt hält, unterscheidet sich in gleichem Maße. Die kurzen Skelettstücke werden zunächst nur von innen her durch Knochen ersetzt, bei den langen wird auch außen auf der Oberfläche des Knorpels Knochen gebildet. Beide Vorgänge werden als enchondrale und perichondrale Knochenbildung unterschieden.

Die Bildung der Knochengrundsubstanz ist in beiden Fällen dieselbe, wie die bei der freien Knochenbildung. Vor allem die perichondrale Knochenbildung gleicht auch darin der freien, daß, wie dort, aus dem Periost reichlich Fasern in die Knochengrundsubstanz aufgenommen werden. Der einzige Unterschied ist, daß sie einseitig vor sich geht, die auf den Knorpel aufgesetzte Knochenlage ist nur auf der einen Seite her von Osteoblasten besetzt, mit der anderen liegt sie dem Knorpel ohne irgendwelches Zwischengewebe dicht auf (Abb. 266 u. 267). Die Osteoblasten entstammen demselben Blastem (Perichondrium), das den Knorpel umhüllte. Jetzt, wo es Knochen bildet und umhüllt, heißt es Periost und der Knochen auch periostaler Knochen.

Sehr bald nach dem Erscheinen des Knochens, der z. B. in den Fingern zuerst im dorsalen Teil des Umfangs erscheint (Schusik), schließt er die Diaphyse ringförmig ein (Abb. 266). Diese Knochenmanschette wächst in die Dicke und in die Länge, indem sie sich immer weiter auf die Epiphyse hinaufschiebt. Da diese aber ebenfalls wächst und gleichsam davonläuft, so bleibt die Anordnung der knorpeligen und knöchernen Teile zueinander erhalten, von den ersten Zeiten der Knochenbildung an, bis zum Ende des Knochenwachstums.

Auch die Manschette des perichondralen Knochens ist von Hohlräumen und Kanälen durchzogen (Abb. 268), zwischen denen die eigentliche Knochensubstanz mit ihren Höhlen und Zellen, Wände und Balken bildet.

Der Knorpel, der sich zunächst noch innerhalb der perichondralen Knochenmanschette befindet, wird zerstört und ein Hohlraum, der primäre Markraum, tritt an seine Stelle. Gleichzeitig werden Knochenbälkchen im Innern gebildet, die aber im Vergleich zum Markraum nur wenig Platz einnehmen, und sehr bald wieder der Zerstörung anheimfallen. Dieser Knochen ist der

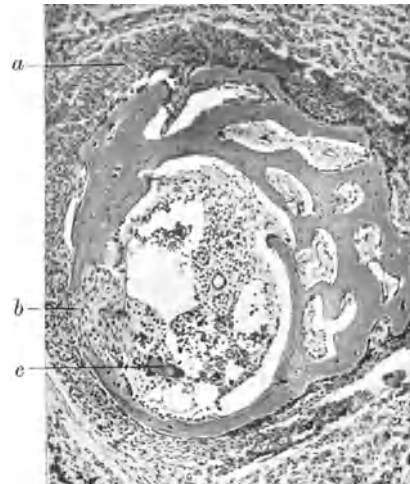


Abb. 268. Verknöcherung knorpelig vorgebildeter Skeletteile. Querschnitt durch den Unterarm des Fötus von 12 Wochen. Färbung mit Hämatoxylin, Eosin. Phot. 78mal. Der Knorpel ist an der vom Schnitt getroffenen Stelle schon vollständig entfernt, an seiner Stelle ein Hohlraum vorhanden, der mit primärem Knochenmark gefüllt ist, der Knochen ist von zahlreichen Hohlräumen durchzogen. *a* Periost, *b* Öffnung in der Knochenmanschette, durch die das Knochenmark mit dem Periost in Verbindung steht (Foramen nutritivum), *c* Rest eines enchondralen Knochenbälkchens, mit Osteoklasten besetzt; vgl. auch Abb. 265.



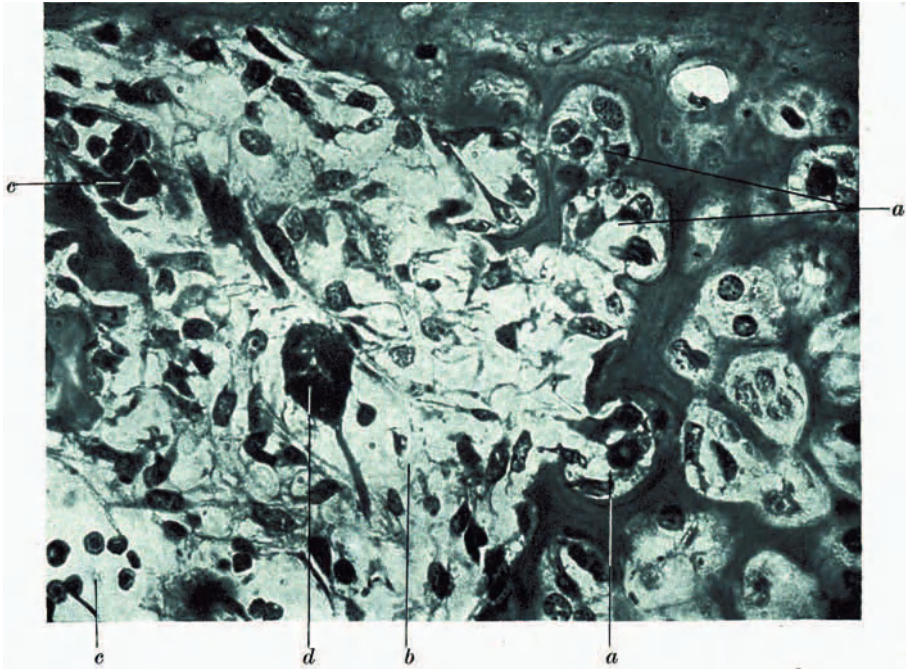


Abb. 269. Großer Zerstörungsraum, Vordringen des Markgewebes in die Knorpelhöhle. Phot. 450 mal. *a* von Markgewebe erfüllte Knorpelhöhlen, *b* der schon vom Knorpel befreite Raum mit Markgewebe darin, *c* Blutgefäße mit roten Blutkörperchen, *d* Riesenzelle, wahrscheinlich noch mit Kapillare in Zusammenhang.

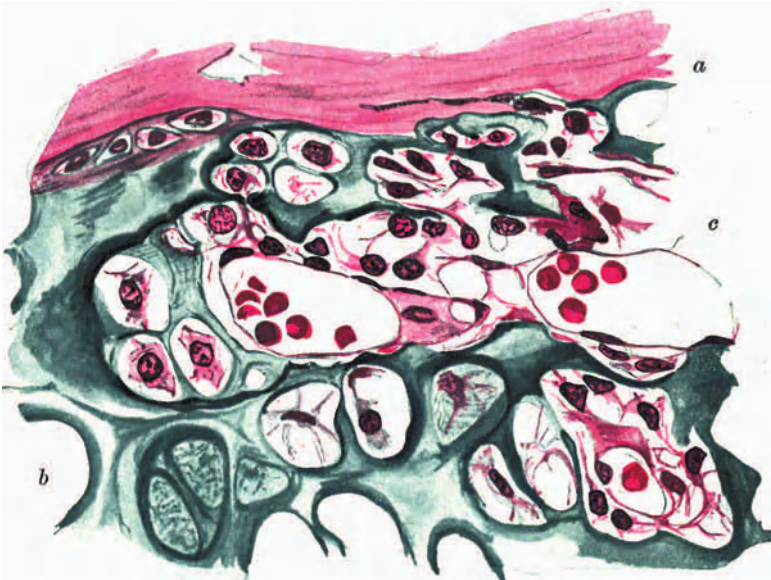


Abb. 270. Hohlraum im Knorpel nahe der Knochenmanschette, mit Blutgefäßen, in diesen rote Blutkörperchen, Eröffnung von Knorpelhöhlen. P. 630 mal. *a* Knochen, *b* noch intakter Knorpel, *c* Zerstörung des Knorpels. Beachte an der linken Grenze des Zerstörungsraumes drei Höhlen mit veränderten Knorpelzellen (vgl. Text).

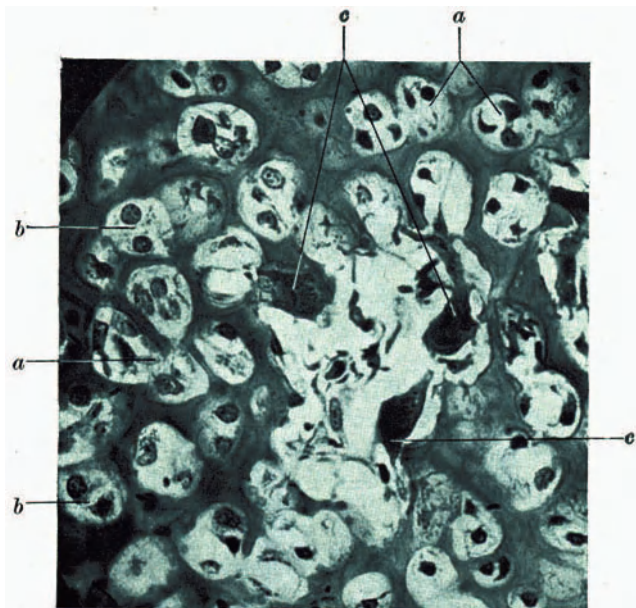


Abb. 271. Noch enger Hohlraum im Knorpel, an seiner Wand drei Riesenzellen, Chondroklasten, die augenscheinlich damit beschäftigt sind, ihn zu erweitern. Phot. 410 mal.  
*a* Knorpelhöhlen mit eingewachsenem Markgewebe, *b* Knorpelhöhlen, die wahrscheinlich von veränderten Knorpelzellen eingenommen sind, *c* Riesenzellen.

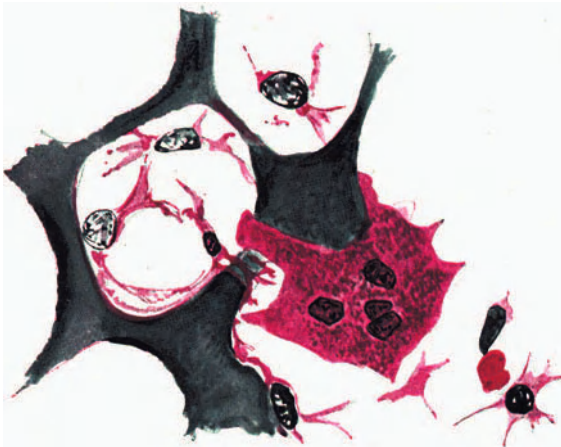


Abb. 272. Die linke obere Riesenzelle der Abb. 269. P. 1000 mal.

Abb. 268—272. Zerstörung des Knorpels bei der enchondralen Verknöcherung. Phalanx I eines mittleren Fingers des Fötus von 12 Wochen. Alle Abbildungen aus demselben Präparat, Eisenhämatoxylin (Weigert), Eosin.

enchondrale Knochen. Die „enchondrale Verknöcherung“ ist im wesentlichen ein Zerstörungsvorgang.

Bevor der Knorpel zerstört wird, geht er einige charakteristische Veränderungen ein. Er wächst, aber ohne Vermehrung der Grundsubstanz, durch Vergrößerung der Höhlen, so daß er, auf die Volumeinheit gerechnet, grundsubstanzärmer und einem Zellknorpel ähnlich wird (Abb. 266). Gleichzeitig wird in der Grundsubstanz kohlenaurer Kalk in sehr feinen Körnchen abgelagert. Die Stellen, an denen dies vor sich geht, sind mit bloßem Auge als weißlich getrübe Flecke sichtbar (Verknöcherungspunkte). Bei Behandlung mit Säure verschwindet der Kalk unter Aufbrausen. Die verkalkte Knorpelgrundsubstanz ist auch nach Entfernung des Kalkes zu unterscheiden. Sie färbt sich mit Hämatoxylin und anderen Lackfarben wesentlich dunkler als die unveränderte Knorpelgrundsubstanz.

Der so veränderte Knorpel wird nun zerstört (Abb. 268–271). Durch einen der gefäßführenden Kanäle im perichondralen Knochen wächst ein Gewebe gegen den Knorpel vor, das als primäres Knochenmark bezeichnet wird und der Kambiumschicht des Periosts entstammt. Es besteht aus neugebildeten Blutgefäßen, sternförmigen Mesenchymzellen und Wanderzellen. Es hat große Ähnlichkeit mit dem früher (S. 171 Anm.) erwähnten Granulationsgewebe, das die Heilung sowohl von Substanzverlusten, wie auch die Zerstörung zugrundegegangenen Gewebes bewirkt.

Zunächst werden die Knorpelhöhlen eröffnet, indem Löcher in ihrer Wand entstehen. Durch diese wächst Markgewebe in sie ein.

Das Schicksal der Knorpelzellen ist zweifelhaft. Meist wird angenommen, sie gingen zugrunde. Aus Schnittpräparaten ist das aber nicht mit Sicherheit zu entnehmen. In der Eröffnungszone des Knorpels beobachtet man zahlreiche Höhlen, die mehrere Zellen enthalten, auch solche, die noch nicht eröffnet worden sind; auch haben die Knorpelzellen dieser Zone ein anderes Aussehen als die der ungestörten Schichten. Ihr Zelleib pflegt nicht in Gerinnsel zerfallen zu sein (S. 189), sondern ist vielfach wohl abgegrenzt, wie bei manchen ganz jungen Knorpelzellen. Da wir aus dem Experiment wissen (S. 189), daß Knorpelzellen ohne Grundsubstanz weiterleben können, so ist es wohl möglich, daß die Zellen der eröffneten Knorpelhöhlen wieder werden, was sie waren, nämlich, daß sie in das große Reservoir formbildender Potenzen zurückkehren, als das wir das urgeformte, vor allem embryonale Bindegewebe kennen gelernt haben. Das Kambiumgewebe des Periosts und das primäre Mark gehören dazu.

Es scheint, daß die erste Eröffnung der Höhlen von Markgewebe mit Kapillaren, die weitere Zerstörung der Knorpelgrundsubstanz durch Riesenzellen geschieht. Zu Beginn der enchondralen Vorgänge wird im wesentlichen erst ein Hohlraum geschaffen und aller Knorpel weggeschafft. Abb. 270 zeigt, wie inmitten eines mit neuartigen Zellen (Markzellen, veränderten Knorpelzellen) angefüllten Knorpelhöhlensystems ein Hohlraum von drei Riesenzellen (Chondroklasten) ausgeht.

Nach Angabe mancher Untersucher entstammen die Riesenzellen den Kapillaren. Aus den Endothelwänden dieser entstehen Sprossen, die später hohl werden. Das sind dann neugebildete Kapillaren (vgl. Blutgefäße). Ganz ähnlich sollen die Riesenzellen sich entwickeln, indem diese Sprossen oder Auswüchse der Kapillaren ungegliederte, kernreiche Protoplasmamassen werden, die sich auflösen, aber auch ihren Zusammenhang mit der Kapillarwand noch eine Zeitlang aufrecht erhalten können. Sie entfalten ihre zerstörende Tätigkeit wahrscheinlich durch die Absonderung verdauender Fermente, die die Teile, denen sie anliegen, auflösen. Sie betätigen damit Fähigkeiten, die dem Endothel keineswegs fremd sind. Dieses ist vielfach zur Phagozytose befähigt. Man nennt die Riesenzellen Chondroklasten, wenn sie Knorpel, Osteoklasten, wenn sie Knochen zerstören. Ein anderer Name ist Myeloplaxen.

Der so gebildete primäre Markraum rückt nach allen Seiten vor, seitlich bis der Knorpel gänzlich beseitigt und die perichondrale Knochenmanschette erreicht ist. Gegen die Epiphysen zu frißt er sich immer weiter in den Knorpel

hinein, wobei die Mitte ein wenig voran geht und der Knorpel am perichondralen Knochen ein wenig länger stehen bleibt.

Innerhalb des Hohlraumes gelangt Knochen zur Ablagerung, der enchondrale Knochen (Abb. 273—276). Er wird auf stehenbleibende Reste der Knorpelgrundsubstanz und von innen her auf den perichondralen Knochen abgesetzt. Die Reste der Knorpelgrundsubstanz hängen mit dem unversehrten Knorpel zusammen. Ihre frei in den Markraum vorragenden Teile werden in Knochenbälkchen eingebettet, die sich mit ihrem anderen Ende an der perichondralen Knochenwand des Markraumes befestigen. So wird die

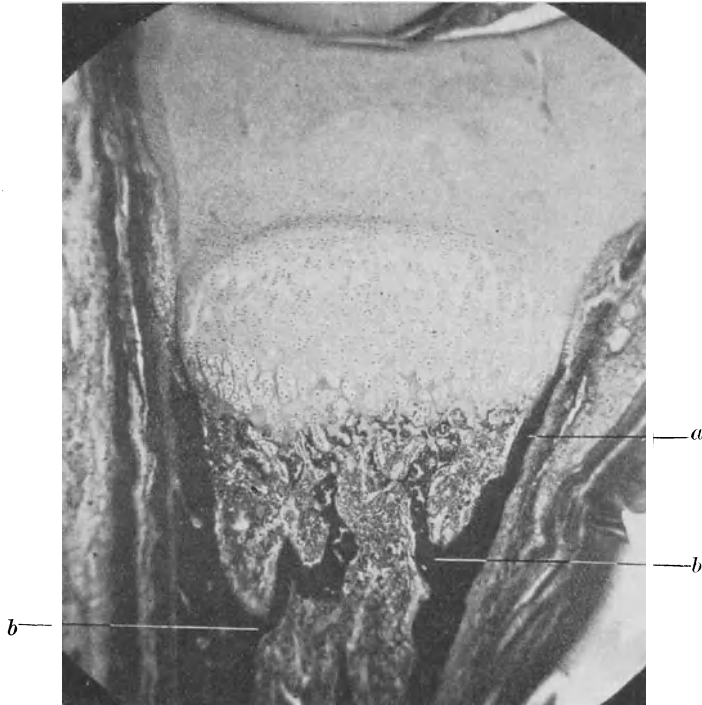


Abb. 273. Enchondrale Verknöcherung, Übersicht. Phalanx eines Föts aus dem 8. Monat, proximale Epiphyse. Hämatoxylin, van Gieson. Phot. 37 mal. *a* Periostaler Knochen, *b* Ansatz der enchondralen Knochenbälkchen an der periostalen Manschette. Knochen ganz dunkel, Knorpel hell, beachte die (hellen) Knorpelzwickel im enchondralen Knochen, das Gelenkende des Knorpels ist acidophil, daher dunkler als seine übrigen Teile.

knorpelige Epiphyse in der Knochenmanschette befestigt und festgehalten (Abb. 273).

Die Reste der Knorpelgrundsubstanz entstehen durch die Zerstörung eines Kammer-systems, der Knorpelhöhlen, und bilden Plättchen mit halbkugelförmigen Nischen (Abb. 274 und 275). Auf dem Schnitt sind sie als zwickelartige Figuren sichtbar. Die Nischen werden durch Knochen ausgefüllt und meistens gerät eine Knochenzelle in die Mitte der halbkugelförmigen Masse hinein, die in der alten Knorpelhöhle sitzt (Globulus osseus). Im Flachschnitt durch ein solches Bälkchen scheinen dann runde Knocheiteilchen inmitten des Knorpels zu sitzen.

Sehr bald nach dem Einsetzen der Knorpelzerstörung und der enchondralen Knochenbildung bildet sich das während der ganzen Verknöcherung erhalten bleibende typische Bild heraus.



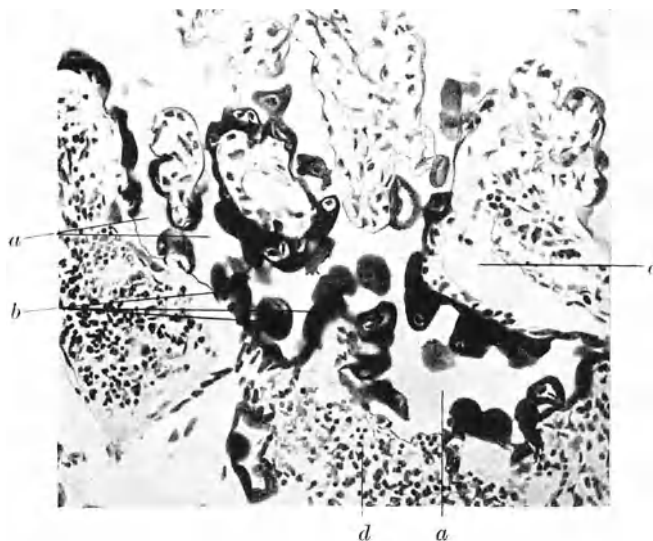


Abb. 274. Färbung mit Hämatoxylin, van Gieson, Knorpel hell, Knochen dunkel (die nicht von Knochen bedeckten, freien Ränder des Knorpels sind nach dem Präparat nachgezeichnet).

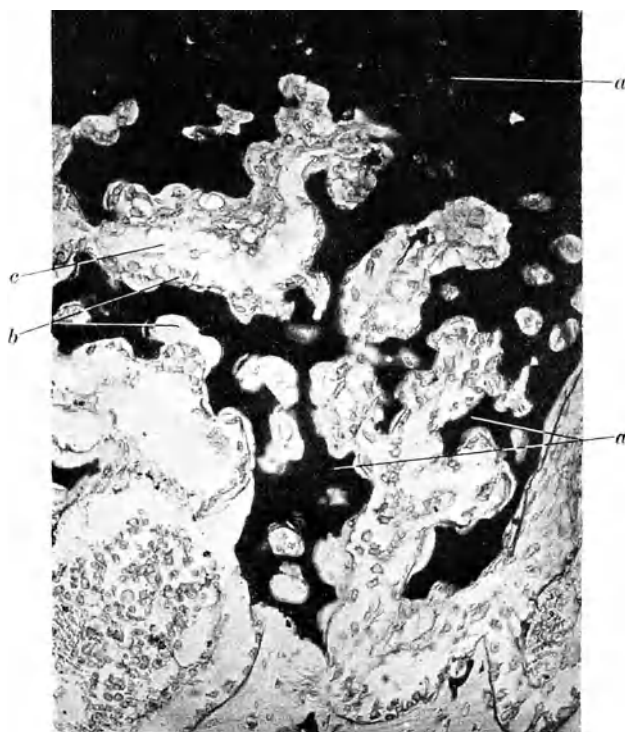


Abb. 275. Färbung mit Toluidinblau, Knorpel dunkel, Knochen hell, die Grenzen des Knochens sind nachgezeichnet. *a* Knorpel, *b* Knochen, auf Abb. 272 Globuli ossei, *c* Gefäße des Markes, *d* Markgewebe.

Abb. 274 und 275. Enchondraler Knochen auf den Resten der Knorpelgrundsubstanz. Lendenwirbel eines Fötus aus dem 4. Monat. Phot. 180 mal.

Die an ihrem Diaphysenende annähernd eiförmige Epiphyse sitzt in der Knochenmanschette, wie in einem etwas zu kleinen Eierbecher. Sie wird von unten angefressen. Geht man von der Gelenkfläche her gegen den Markraum durch sie hindurch, so trifft man folgende Zonen an (Abb. 273 und 276):

1. Den unveränderten wachsenden Epiphysenknorpel.
2. Knorpel mit erweiterten Knorpelhöhlen, die weiter gegen die Diaphyse zu in Reihen stehen. Diese Reihenstellung kommt durch das nach den Seiten

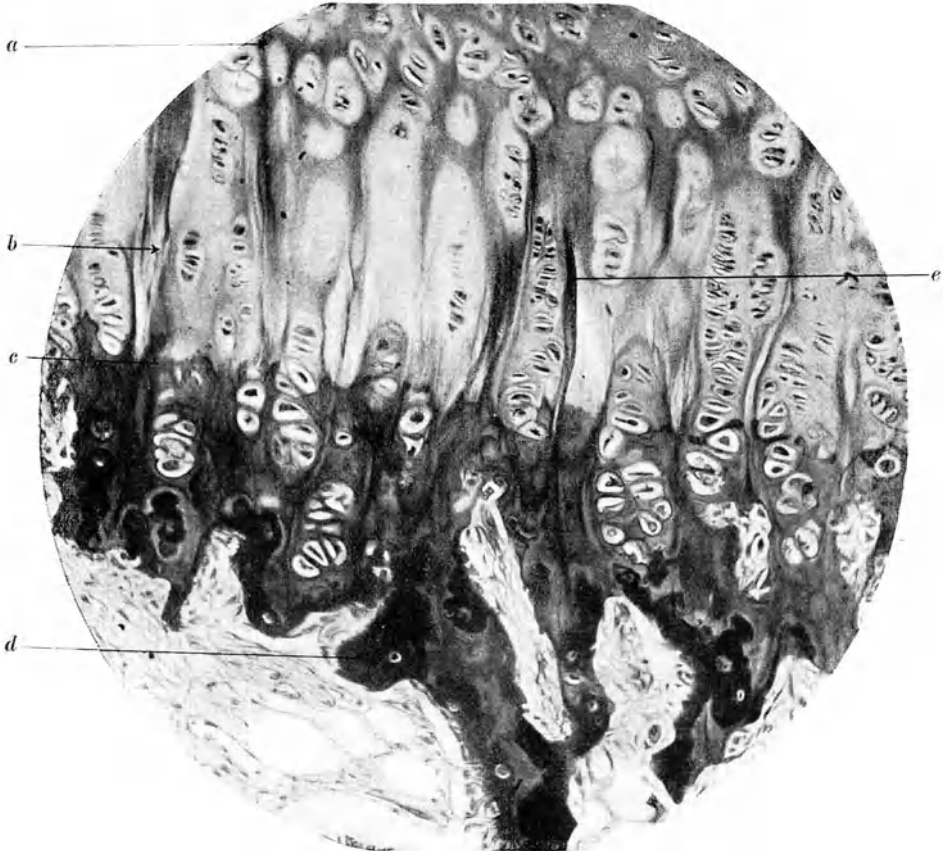


Abb. 276. Enchondrale Verknöcherung. Schaftseite der Epiphysenlinie der Grundphalanx IV des 6jährigen Kindes. Anthrazenblau, van Gieson. Phot. 160 mal. *a* Zone des Knorpels mit erweiterten Knorpelhöhlen, *b* Zone des Reihenknorpels, *c* verkalkter Knorpel (der Strich zeigt auf die Grenze gegen den unverkalkten Knorpel, dieser hellgrau, der verkalkte dunkelgrau), *d* Knochen (schwarz), *e* Falte im Schnitt.

verhinderte Wachstum von Innen heraus zustande (Schaffer). Die am weitesten gegen den Markraum zu gelegenen Schichten sind verkalkt.

3. Die Eröffnungszone, Eröffnung der Knorpelhöhlen durch einwachsendes Markgewebe.

4. Die Zone der Zerstörung und enchondralen Knochenbildung. Der größte Teil der Knorpelgrundsubstanz wird durch Chondroklasten beiseite geschafft und Knochen auf die Reste abgelagert.

Die Grenze des enchondralen und perichondralen Knochens ist durch eine Kittlinie gekennzeichnet, die sich z. B. nach Färbung mit Hämatoxylin

deutlich abhebt. Diese Linie, oft unregelmäßig und mehrfach, kommt zustande wie andere Kittlinien (S. 243). Innerhalb dieser Linie findet man die zwickelartigen Knorpelteilen in den Knochen eingeschlossen, das Kennzeichen enchondral gebildeten Knochens.

Die Verknöcherung der Epiphysen, der kurzen und platten Knochen gleicht der enchondralen Knochenbildung in den langen Skelettstücken (Abb. 277 und 278). Die Unterschiede erklären sich durch den Mangel der perichondralen

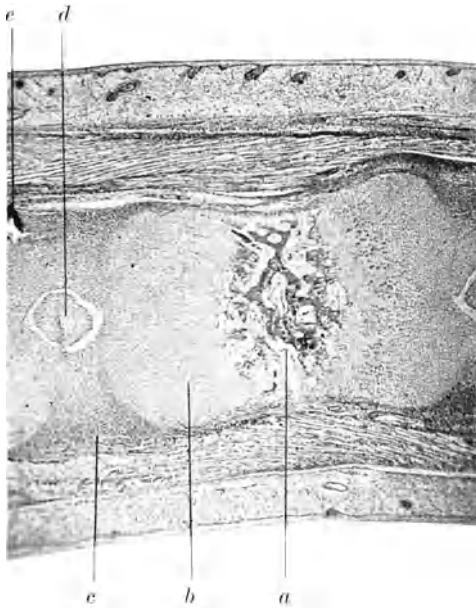


Abb. 277. Enchondrale Verknöcherung, Knochenkern im Wirbel. Sagittalschnitt durch den Schwanz eines Schweineföts von 16 cm Länge. Färbung mit Gallein. Phot. 22 mal. *a* Knochenkern, *b* Knorpel, *c* Zwischenwirbelscheibe, *d* Chordarest in der Zwischenwirbelscheibe, *e* Verletzung des Schnittes.

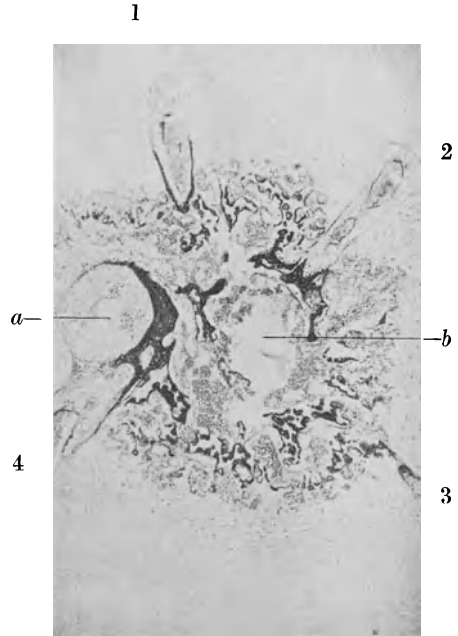


Abb. 278. Knochenkern aus dem Lendenwirbel eines Föts im 4. Monat. Dasselbe Objekt wie 274 und 275. Hämatoxylin, van Gieson. Phot. 21 mal. 1—4 Gefäßkanäle, die in den Knochenkern hineinführen, mit Knochenscheiden am inneren Ende. *a* Gefäß, *b* Markraum, zwischen den Gefäßkanälen schreitet die Zerstörung des Knorpels und die enchondrale Knochenbildung nach außen vor.

Hülle. Erst wenn der enchondrale Vorgang die Oberfläche des Knochens erreicht hat, tritt dort das Perichondrium in Tätigkeit und bildet als Periost Knochen. Da das Wachstum des nur enchondral verknöchernenden Stückes nach allen Seiten ungehemmt ist, so gibt es keinen Reihenknorpel und die Verknöcherungslinien zeigen nicht die spitzwinkeligen Formen wie bei den langen Knochen, sondern flache Bögen (Abb. 275, 278—280).

**129. Weitere Umbildung und Wachstum des Knochenstückes.** Beim Knorpel haben wir zweierlei Arten des Wachstums unterschieden, Wachstum durch Einbau (Quellungswachstum) und Wachstum durch Anbau. Der Knochen hat nur das letztere. Auch bei ihm sind die Fibrillen in eine Kittsubstanz eingelagert, aber diese ist verkalkt und starr. Diese Eigenart der Knochengrundsubstanz bedingt die Art des Knochenwachstums und die Rolle des Knorpels als dessen Vermittler. Die Knorpel-epiphyse wächst nach allen Seiten,

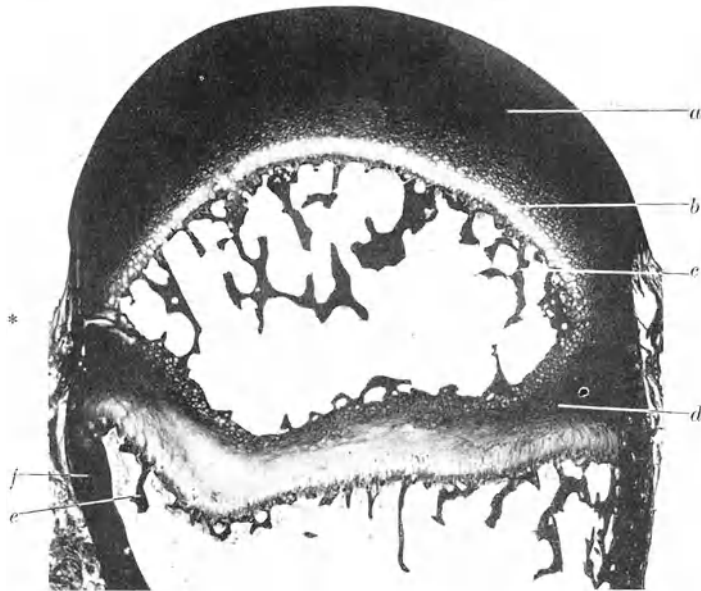


Abb. 279. Distale Epiphyse des Metacarpale IV des 6jährigen Kindes. Übersicht, van Gieson. Phot. 12mal. *a* Gelenkknorpel (stark acidophil), *b* Knorpelzone mit weiten Höhlen (basophil), darunter die etwas dunklere Schicht des verkalkten Knorpels, *c* Knochenbälkchen des Epiphysenkernes, *d* Epiphysenlinie, *e* enchondrale Knochenbälkchen des Schaftes, *f* periostaler Knochen des Schaftes, bei \* Foramen nutritium der Epiphyse.

sie allein ermöglicht das Längenwachstum des Knochens. Durch den Knochenkern in der Epiphyse wird der Knorpel nach und nach in zwei Teile zerlegt, den Gelenkknorpel und die Epiphysenlinie (Abb. 279). Die vollständige Zerlegung tritt ein, wenn der Epiphysenkern die Oberfläche erreicht. Der Gelenkknorpel bedingt das — sehr viel langsamere — Wachstum der Epiphyse nach allen Seiten, also auch nach der Gelenkseite. Auch er wird mit seiner Vergrößerung in gleichem Maße von unten her abgebaut (Abb. 281). Die Epiphysenlinie bewirkt neben einem geringen Wachstum der Epiphyse gegen den Schaft zu, vor allem das gesamte Längenwachstum des Schaftes. Auch an den zunächst rein enchondral verknöchernden Knochen, z. B. den Wirbeln bilden sich später Epiphysenlinien aus, durch die das weitere Wachstum vermittelt wird.

Die Epiphysenknorpelfuge wächst vorwiegend gegen den Schaft zu, den

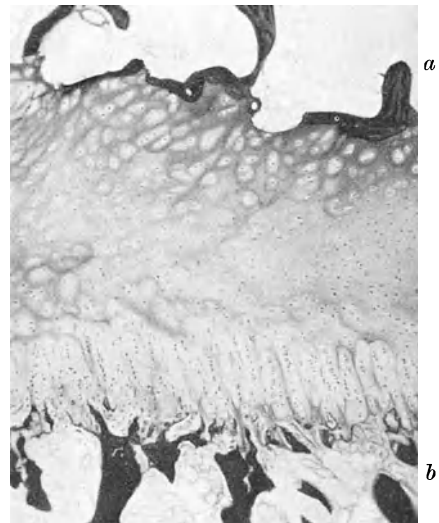


Abb. 280. Übersicht über die Epiphysenlinie, proximale Epiphyse der Grundphalanx IV (die distalen Epiphysen der Phalangen haben keine Epiphysenlinien) des 6jähr. Kindes. Gallaminblau, van Gieson. Phot. 33mal. *a* Epiphysenseite, *b* Diaphysenseite. (Gallaminblau färbt nur Kerne.)

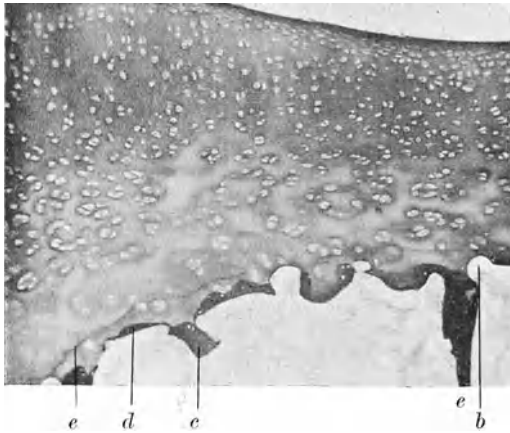


Abb. 281. Gelenkseite der Epiphyse desselben Objekts, wie Abb. 280. Dieselbe Färbung. Phot. 33 mal. *a* Knorpel, *b* Nische im Knorpel, Zerstörung vom Mark aus, *c* Knochenbälkchen, *d* mit Knochen ausgefüllte Knorpelnische, *e* Grenze des verkalkten gegen den unverkalkten Knorpel.

schönsten Reihenknorpel kann man an solchen älteren Epiphysenlinien beobachten (Abb. 276 u 280). Gleichzeitig wird sie von beiden Seiten her zerstört und Knochen an ihre Stelle gesetzt, innen auf die oben beschriebene Art der enchondralen Knochenbildung, außen indem sich der periostale Knochen mit seinem Rande immer weiter vorschiebt. Es findet ein Wettlauf zwischen Zerstörung und Wachstum des Knorpels statt, unter normalen Verhältnissen halten sich beide Vorgänge die Wage, bis gegen Ende des Wachstums die Epiphysenlinie durchbrochen wird und sich die Markräume von Schaft und Epiphyse vereinigen. Vorzeitiges Verschwinden der Fuge führt

zu schweren Wachstumsstörungen (chondyrophische Zwerge).

Der Verlauf der Fibrillen in der Knorpelfuge ist so, daß sie im Reihenknorpel diesen Reihen entsprechend, im übrigen Teil senkrecht dazu, d. h. quer zur Achse des Skelettstückes verlaufen. Zwischen beiden Schichten findet sich eine Umbiegungsschicht, in der die Fibrillen aus der einen Verlaufsrichtung in die andere umbiegen. Dies betrifft die Zwischenschichten, um jede Knorpelzelle herum findet man Knorpelkugeln.

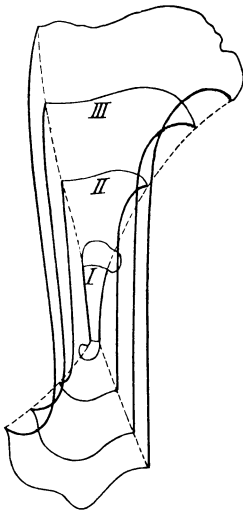


Abb. 282. Schema des Wachstums eines Röhrenknochens. 4 Stadien des Humerusschaftes (*I* mit den Knorpel-epiphysen) von Rinderföten sind ineinander gezeichnet. Das kleinste Stadium fällt völlig in die älteren hinein, die Ecken, die durch punktierte Linien miteinander verbunden sind, zeigen, wie Anbau und Zerstörung zusammenwirken müssen, um eine Form in die andere überzuführen. Nach Kölliker 1889.

**130. Umbau der Knochensubstanz.** Auch das eigentliche knöcherne Skelettstück verändert seine Form. Ja man kann vielleicht sagen, daß es beim Menschen wenige Gewebe gibt, in denen dauernd so viel Bewegung ist, wie gerade im Knochen. Vergleicht man Knochen eines Neugeborenen mit denen eines älteren Individuums, so erkennt man, daß z. B. der kleinere fast vollständig in der Markhöhle des größeren Platz hat und doch geht der eine Zustand kontinuierlich aus dem anderen hervor (Abb. 282 u. 283).

Der Umbau wird durch ständige Zerstörung alter und Ablagerung neuer Knochensubstanz bewirkt. Das setzt schon am embryonalen Knochen ein, unmittelbar nach Beginn der Verknöcherung. Der enchondrale Knochen wird in demselben Maße zerstört, wie er gebildet wird und auch die perichondrale Knochenmanschette wird von innen her ausgegagt und der Markraum im Innern erweitert. Schon sehr bald ist von dem ganzen zuerst gebildeten Knochen nichts mehr übrig. Das Skelett des

Neugeborenen besteht noch aus geflechtartigem Knochen (Abb. 249), schon am mehrjährigen Kind ist von solchem Knochen fast nichts mehr nachzuweisen. Er ist vollständig zerstört und durch Lamellenknochen ersetzt.

Der Ersatz durch Lamellenknochen führt nicht unmittelbar zu dem Zustand, wie wir ihn am Erwachsenen beobachten. Es werden zunächst nicht Osteone gebildet, sondern ein „in toto konzentrischer Knochen“. Das heißt, es werden zunächst nur Generallamellen, die das ganze Stück umgreifen, abgelagert. In diesem Knochen werden dann Hohlräume ausgenagt, die als bald wieder von Speziallamellensystemen, Osteonen, ausgefüllt werden. Die Abb. 284—286 zeigen Knochenpräparate von der Phalanx eines sechsjährigen Kindes, in denen der „in toto konzentrische Bau“ in einen Bau aus Röhren, Osteonen, übergeführt wird.

Auch der in der Epiphyse neugebildete Knochen ist Lamellenknochen, zum Teil Röhrenknochen. Nur Bälkchen, die im Innern des Schaftes die Epiphysenlinie in diesem festhalten und die bald der Zerstörung anheimfallen, sind typische enchondrale Bälkchen mit Knorpelinschlüssen und unterscheiden sich in keiner Weise von den gleichartigen Gebilden bei Föten. Sie bestehen aus geflechtartigem Knochen mit unregelmäßig in der Längsrichtung verlaufenden Fibrillen.

Die Zerstörung wird auch bei der Zerstörung des Knochengewebes durch Riesenzellen bewirkt. Solche Osteoklasten findet man in den Markräumen schon an den allerersten enchondralen Bälkchen. Sie liegen in kleinen Vertiefungen (Howshipsche Lakunen) (Abb. 287).

Durch die Zerstörung im Innern der Knochensubstanz entstehen nach und nach große, unregelmäßig begrenzte Hohlräume, die von Markgewebe mit Gefäßen erfüllt sind, die Haversschen Räume (Abb. 284). Sie werden durch Lamellenknochen wieder ausgefüllt. So entstehen die Haversschen Systeme mit dem Haversschen Kanal in der Mitte, die Knochenröhren oder Osteone. Das Osteon wird also immer in eine Lücke hineingebaut, in die Trümmer alter Osteone oder des in toto konzentrischen Knochens.

Überall, wo Knochen auf anderen abgesetzt wird, wird erst eine

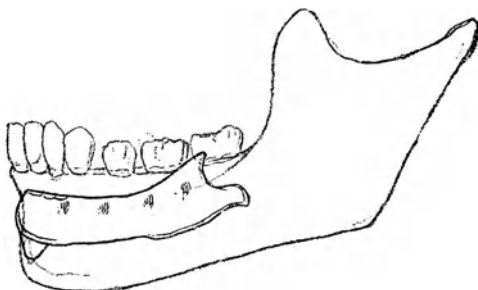


Abb. 283. Ein Unterkiefer eines Neugeborenen in einen solchen des Erwachsenen hineingezeichnet. Nach Kölliker 1889.



Abb. 284. Umbau des Knochens, Metacarpale IV vom 6-jährigen Kinde, Querschnitt, Thioninmethode von Schmorl. Phot. 90 mal. *a* Frisch in Generallamellen ausgenagter, Haversscher Raum (Inhalt teilweise aus dem Gefrierschnitt herausgefallen), *b* Generallamellen, durch Kittlinien untergeteilt, *c* Periost, *d* Haversscher Raum mit beginnender Knochenausfüllung.

Kittlamelle (auf dem Schnitt oder Schliff als Kittlinie sichtbar) gebildet. Die Kittlinien und die von ihnen begrenzten Lamellensysteme zeigen also die Art des Wachstums des Knochens an (Abb. 288 u. 289).

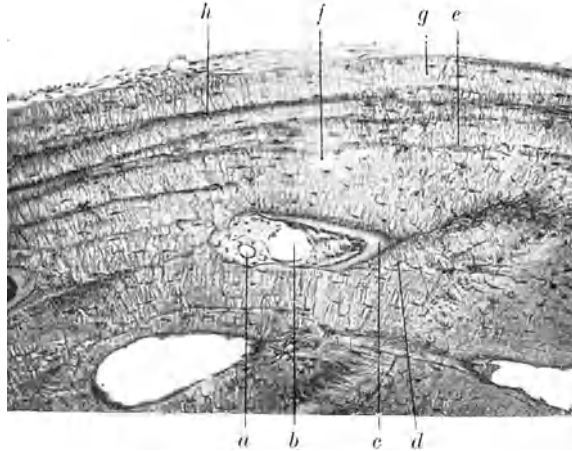


Abb. 285. Umbau des Knochens, Objekt, Färbung, Vergrößerung wie bei Abb. 284. Haversscher Raum mit weit fortgeschrittener exzentrischer Ausfüllung durch Lamellen. *a* Arterie, *b* Vene, *c* Osteoid, *d* älterer Knochen desselben Systems, unmittelbar unter diesem Hinweisungsstrich die das System begrenzende Kittlinie, *e* dieselbe Kittlinie auf der anderen Seite des Systems, *f* durch Wölbung des Schnittes unscharf auf die Platte gekommene Stelle des Schnittes, *g* Generallamellen, *h* Kittlinie zwischen den Generallamellen.



Abb. 286. Umbau des Knochens, dasselbe Objekt und dieselbe Färbung wie Abb. 284 u. 285. Phot. 280 mal. Haversscher Raum mit mäßig fortgeschrittener exzentrischer Ausfüllung. *a* Osteoblasten, *b* Osteoid, *c* Knochenzelle mit umgebogenen Kanälchen (vgl. Text und Abb. 289), *d* Kittlinie, die den neugebildeten Knochen abgrenzt, der rechts davon gelegene Knochen ist durch Niederschläge dunkel gefärbt, *e* älterer Haversscher Raum, Knochenbildung abgeschlossen, *f* Knochenzellen des zerstörten Systems.

Die Zerstörung, die dem Wiederaufbau neuer Knochensubstanz in allen Fällen voranging, ist an einem Knochenschliff oder Schnitt aus vielen Einzelheiten abzulesen, auf die zuerst V. v. Ebner aufmerksam gemacht hat. Die Abtragungsf lächen verlaufen in Bögen und man erkennt deutlich, wie sie in bereits stehende Lamellensysteme hineingefressen wurden, die Lamellen setzen sich diesseits und jenseits der Bucht in derselben Art fort (Abb. 260). Die Ausläufer der Knochenhöhlen sind glatt abgeschnitten und durch die Kittflächen zugemauert. Die Zellen der neuen Schicht erreichen zunächst die Kittflächen nicht, sondern biegen hakenförmig um (Abb. 286 und 289). Erst später bohren sich die Zellen Kanäle von einem Lamellensystem zum anderen durch die Kittflächen hindurch.

So kommt der Bruchstückbau des Knochens zustande (Breccienbau<sup>1)</sup>, v. Ebner), der am schönsten unter dem Polarisationsmikroskop hervortritt (Abb. 290). Die vollständigen Röhren sind durch Bruchstücke (Interstitiallamellen) getrennt. Eine Kittlinie grenzt immer das Alte vom Neuen ab oder zeigt doch wenigstens eine Pause in der Ausfüllung eines Hohlraumes durch neue Lamellen an. So kommen dann Schachtelsysteme zustande (Abb. 253).

**131. Bau der knöchernen Skelettstücke.** Die Einteilung der Knochen nach ihrer Form in lange, kurze und platte Knochen, trifft zugleich Unterschiede im feineren Bau. Allen gemeinsam ist, daß das Skelettstück nur zum Teil von dem harten Knochengewebe gebildet wird und daß Hohlräume, die Markräume, zu denen auch die Haversschen Kanäle gehören, einen beträchtlichen Anteil seines Raumgehaltes ausmachen. Der Schaft des langen Knochens besteht aus dichtem Knochengewebe, der Substantia compacta, die einen großen Hohlraum, die Markhöhle umschließt (Röhrenknochen). Die Epiphyse ist im Inneren erfüllt von feinen Knochenteilchen, die ein untereinander zusammenhängendes Gerüstwerk bilden, Substantia spongiosa (Abb. 291).

Nur bei den großen Röhrenknochen ist ein von Knochenteilchen wirklich freier Raum vorhanden, in den nur von der Wand her Knochenbälkchen hineinragen. Bei dünneren Knochen, Radius, Ulna, Fibula, ist der zentrale Markraum von Spongiosateilchen durchsetzt.

<sup>1)</sup> Breccien heißen in der Geologie Gesteine, die aus großen Trümmern anderer durch ein kalkiges oder toniges Bindemittel entstehen.

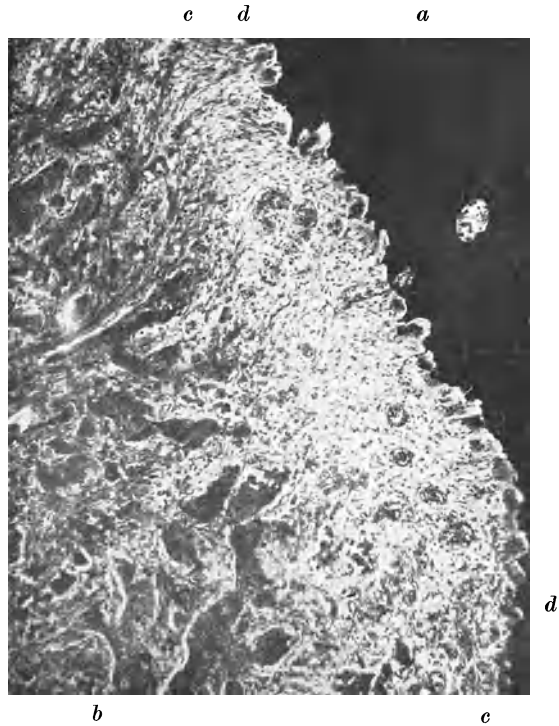


Abb. 287. Knochenzerstörung im großen. Aus einer Krebsmetastase in einer Rippe, Hämatoxylin, van Gieson. Phot. 72 mal. *a* Knochen (schwarz), *b* Krebsgewebe, *c* gegen den Knochen vorwachsendes Granulationsgewebe, *d* Zerstörungslinie, Nischen mit Osteoklasten, den grauen Körperchen, besetzt.



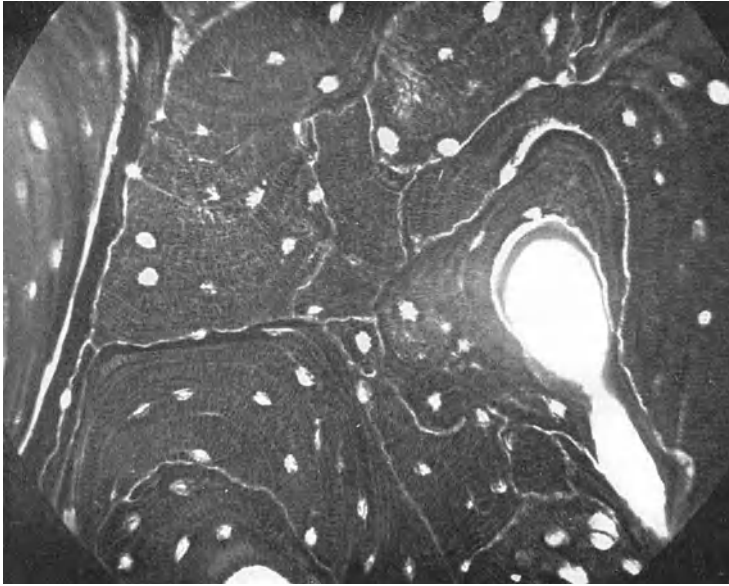


Abb. 288. Knochenbreccie, Silberfärbung der Fibrillen, die Kittlinien treten hell hervor. Präparat von O. Schultze, Nr. 4388 der Würzburger Sammlung. Phot. 230 mal. Die innere Schicht der Haversschen Kanäle zeigt keine durch Silber geschwärzte Fibrillen. Diese sind aber durch die Doppelbrechung der betreffenden Schichten nachzuweisen, es handelt sich wahrscheinlich um Osteoid, das sich mit vielen Methoden anders färbt als der fertige Knochen.

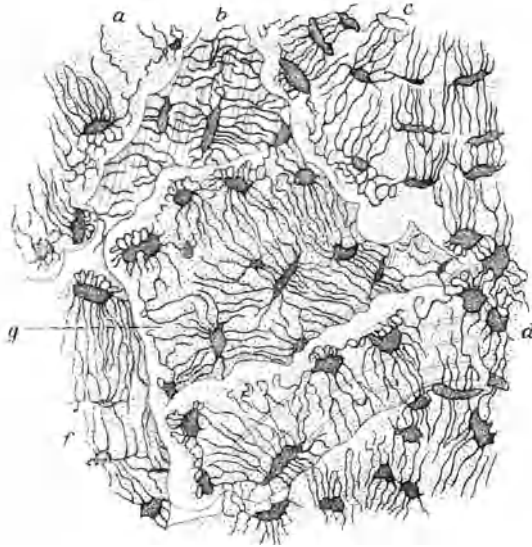


Abb. 289. Aus einem Querschliffe der Tibia, der, mit Erhaltung der Luft in den Knochenkörperchen und ihren Ausläufern, in Kanadabalsam eingeschlossen wurde. *a-f* durch Kittlinien abgegrenzte Felder von Knochensubstanz. Man sieht die Knochenkörperchen an den Anlagerungsflächen mit rücklaufenden, schlingenförmigen Kanälchen versehen, während an den Resorptionsflächen die Knochenkörperchen und ihre Ausläufer scharf abgeschnitten erscheinen. Nach v. Ebner, 1875.

Wie in der Entwicklung, so gleicht die Epiphyse auch im Bau den kurzen Knochen. Wo wir im Innern eine dichte Spongiosa finden, ist der Kompaktamantel dünn. An vielen kurzen Knochen, z. B. am Wirbelkörper, fehlt er ganz und das dicke Periost sitzt einer dünnen vielfach durchbrochenen Knochenschale auf, die sich von den das Innere erfüllenden Bälkchen nicht wesentlich unterscheidet (Abb. 292 u. 293). Das Periost vervollständigt hier den Aufbau des Wirbels in mechanischer Hinsicht; sein Stratum fibrosum besteht aus drei aufeinander senkrechten Lagen, die mittlere verläuft ringförmig, die äußere hängt vorn und hinten mit den Längsbändern der Wirbelsäule zusammen. So wird das Fachwerk aus Spongiosabalken durch eine feste Faserhülle zusammengehalten und versteift (vgl. auch den Bau knorpeliger Skelettstücke S. 196).

Die platten Skelettstücke, zu denen auch ihrem Bau nach die Rippen gehören, zeigen einen Kompaktamantel, also zwei Platten, zwischen denen verhältnismäßig derbe Spongiosabalken stehen. Dies ist am schönsten am Schädeldach zu sehen (Lamina externa, Lamina interna oder Tabula vitrea, zwischen beiden die Diploe). Im ganzen kommt so eine Platte zustande, die aus zwei durch Fachwerk verbundenen Platten besteht, einem bei mäßigem Materialaufwand außerordentlich widerstandsfähigem Gebilde (Gebhart 1911). Die beiden Platten bestehen beim Schädel z.T. aus Generallamellen (Abb. 252).

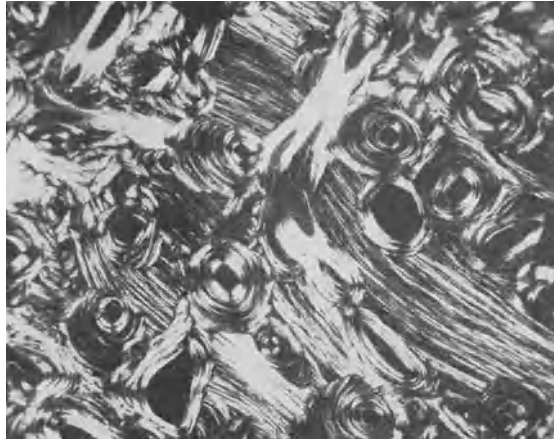


Abb. 290. Breccienbau des Knochens. Querschnitt des Oberschenkels eines Erwachsenen, im polarisierten Licht, Nicol Ebenen entsprechen den Seiten der Abbildung. Phot. 45 mal. Man sieht Osteone, eingebettet in verschieden orientierte Bruchstücke von Lamellensystemen.

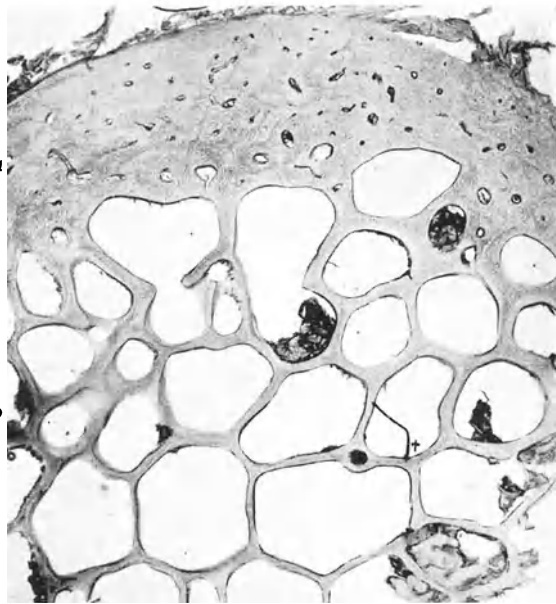


Abb. 291. Substantia compacta und spongiosa. Querschnitt der Extremitas sternalis claviculae, etwa 4 cm vom Gelenk, ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung, starke Ablendung. Phot. 11 mal. Das in den Spongiosaräumen befindliche rote Mark ist ausgepinselt, kleine Reste sind hängen geblieben, bei + eine Verunreinigung.  
a Compacta, b Spongiosa.

Die Hohlräume im Knochen sind vom Knochenmark erfüllt, das aus dem primären Mark hervorgeht. In den Haversschen Kanälen der kompakten

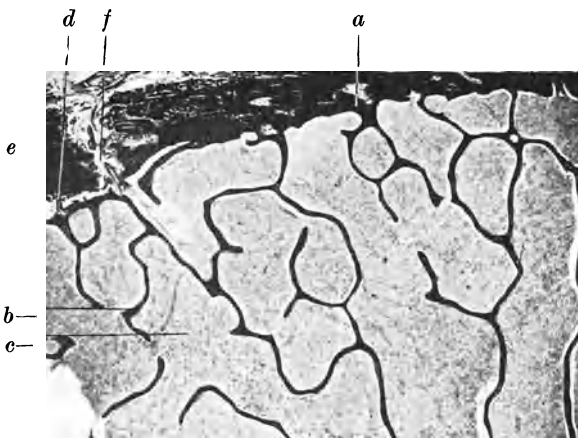


Abb. 292. Querschnitt durch den Lendenwirbel eines Erwachsenen. Färbung nach van Gieson. Phot. 8 mal. *a* äußere Knochenhülle, *b* innere Spongiosabälkchen, *c* rotes Mark, *d* Stelle, an der sich beim Schneiden das Periost vom Knochen abgehoben hat, *f* Foramen nutritium.

Substanz bleibt, um die Gefäße herum, ein dem primären ähnliches, aber etwas faserreicheres Markgewebe erhalten. In den weiten Räumen der Röhrenknochen entwickelt sich das Fettmark. Es ist dies ein Fettgewebe mit wenigen eingestreuten Bindegewebsfasern. Das rote Knochenmark gehört zum hämopoetischen System und wird bei diesem besprochen werden. Es ist das Organ, das die roten Blutkörperchen und einen Teil der weißen liefert. Es findet sich in allen kurzen Knochen, z. B. in den Wirbelkörpern (Abb. 292) und in den Epiphysen vieler langer

Knochen. Die Metakarpn und Phalangen enthalten nur Fettmark.

Ein besonderes Innenhäutchen (Endost) zu unterscheiden ist vom histologischen Gesichtspunkt aus nicht gerechtfertigt. Beim Entfernen des Inhaltes aus der Markhöhle großer Knochen bleibt eine dünne Schicht an der Wand hängen.

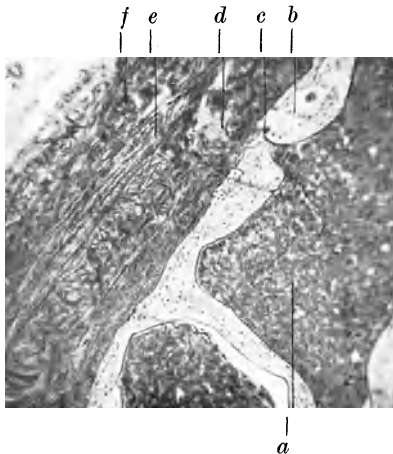


Abb. 293. Dasselbe Objekt wie 292, Schnitt ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung, starke Abblendung. Phot. 35 mal. *a* Mark, *b* Knochen, an der bezeichneten Stelle ist ein kleines Osteon sichtbar, *c* Gefäßkanal, *d* innere longitudinale, *e* mittlere zirkuläre, *f* äußere longitudinale Schicht des Periosts.

Dies sind die den Knochen berührenden Teile des Markes, die innig mit ihm verbunden sind, schon allein, weil die Gefäße des Markes sich mit denen der Haversschen Kanäle verbinden. Eine besondere Haut, mit besonderer Anordnung dichter Bindegewebsfasern läßt sich nicht nachweisen.

Die Substantia compacta der Röhrenknochen zeichnet sich beim Menschen durch einen außerordentlich unregelmäßigen Bau aus. Nach Gebhardt kann man bei den Säugetieren im Bau der Röhrenknochen zwei Typen unterscheiden. Die erste Gruppe umfaßt Knochen mit einem verhältnismäßig regelmäßigen Aufbau aus regelmäßigen annähernd gleichartigen Osteonen, zwischen denen wenige interstitielle Bruchstücke eingeschaltet sind. In diesen Knochen herrscht eine gewisse Ruhe, ein gleichmäßiger Aufbau und geringer Umbau. Die Knochen der Huftiere gehören dazu. Die andere Gruppe zeigt die typische

Breccie, Bruchstücke von Lamellensystemen, unvollständige und Schachtelsysteme bilden einen beträchtlichen Teil des Knochens (Abb. 290).

Der Aufbau der Osteone aus Lamellen mit Fibrillen verschiedener Steigung ist sehr wechselnd, doch kann man eine Reihe von Typen unterscheiden. Es

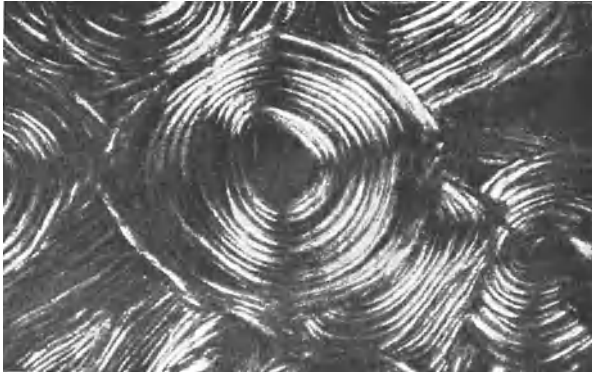


Abb. 294.



Abb. 295.

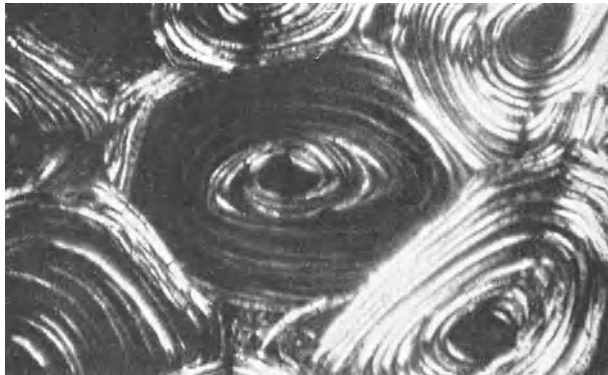


Abb. 296.

Abb. 294—296. Querschnitte verschieden gebauter Osteone im polarisierten Licht, Nicol-ebenen entsprechend den Seiten der Abbildung. Phot. 150mal. Vom Oberschenkelquerschnitt eines Erwachsenen, alle Osteone aus demselben Schnitt.

ist wahrscheinlich, daß das Vorkommen dieser Typen an bestimmten Stellen einer verschiedenen typischen Beanspruchung dieser Stellen entspricht. Jedoch ist es außerordentlich schwer, dies im einzelnen nachzuweisen. Zumal beim Menschen, dessen Knochen ganz überwiegend dem sehr unregelmäßigen Breccientypus angehören, haben wir in die mechanischen Bedingungen des Baues seiner Knochensubstanz keinen Einblick.

Über das Wesentliche der Konstruktionsprinzipien einzelner Osteone sind wir durch Gebhardt unterrichtet worden. Die Röhren bestehen aus Lamellen, die in der Regel abwechselnd rechts und links herum gewickelt sind, und überdies verschiedene Steigung der Fibrillenschrauben aufweisen. Greift nun irgend eine Belastung an, und sucht das Röhren zu deformieren, so werden die einzelnen Lamellen in sehr verschiedener Weise und oft entgegengesetzt deformiert. So entstehen Flächenpressungen der Lamellen aufeinander, die die angreifenden Kräfte in auf die Lamellenflächen wirkende Kräfte umsetzen. Dadurch kommt eine erhebliche Festigkeit gegenüber mannigfachen Belastungen zustande. Diese Festigkeit ist bei verschiedenen gebauten Systemen gegenüber den verschiedenen Beanspruchungen ungleich.

Die Abb. 258 und 294—296 zeigen verschiedene Typen. Das aus Lamellen mit abwechselnd steil und flach verlaufenden Fibrillen regelmäßig aufgebaute System (Abb. 294) zeichnet sich nach Gebhardt durch erhebliche Steifigkeit gegen Längenänderungen aus. Das gleiche gilt für das System (Abb. 295), in dem eine mittlere Zone aus steil gewickelten Lamellen innen und außen von Zonen umgeben ist, in denen auch flach gewickelte Lamellen vorkommen. Ein System, das vorwiegend aus steil verlaufenden Fibrillen aufgebaut ist, zeigt die Abb. 296; unter den innersten Lamellen befinden sich auch einige flach gewickelte und auch in dem äußeren dunklen Teil der Abb. 296 sind hellere Streifen zu erkennen, ein Zeichen dafür, daß auch hier sehr steil gewickelte Lamellen mit etwas weniger steil gewickelten abwechseln. Das System der Abb. 258 endlich ist so beschaffen, daß steil und flach gewickelte Lamellen miteinander abwechseln, die flach gewickelten nach außen aber immer steiler werden, was man daran erkennt, daß die hellen Stellen einen immer kleineren Teil des Quadranten einnehmen.

Systeme nach Art des an dritter Stelle genannten (Abb. 296) weisen eine besondere Biegefestigkeit auf. Die Phalangen der Fledermäuse und die langen Knochen im Hinterbein des Frosches sind im ganzen so gebaut. Diese Knochen werden fast rein auf Biegung beansprucht. Im Knochen des Menschen kommt jedoch eine Biegebeanspruchung einzelner Röhren nicht vor. Wird der Knochen im ganzen im Sinne einer Biegung belastet, so teilt er sich im ganzen in eine Zug- und Druckseite (vgl. Abb. 213). Nur die Röhren der neutralen Zone erleiden eine sehr geringe Biegebeanspruchung.

Durchmustern wir die einzelnen langen Knochen des Menschen, so fallen Femur und Humerus durch ihren sehr unregelmäßigen Breccienbau auf. Regelmäßige Osteone bilden den geringeren Anteil des Knochens. Regelmäßige Anordnung gleichartiger Osteone ist überhaupt nicht anzutreffen. Die Abb. 294—296 stammen aus demselben Schnitt und dicht beieinander stehenden Röhren. Es steht in den genannten Knochen also nicht Osteon neben Osteon, sondern ein Haufen von Bruchstücken ist in ziemlich unregelmäßigen Abständen von Röhren durchzogen. Dabei erscheinen auf Querschnitten auch zahlreiche Flachschnitte von Lamellensystemen (Abb. 290). Dies sind Verzweigungen von Osteonen, die in der Schnittebene verlaufen oder Bruchstücke solcher. Durchmustert man eine größere Anzahl von Tangential- und Radialschnitten, z. B. des Femurs, so fällt die erhebliche Anzahl annähernd rechtwinklig abgehender Äste der Haversschen Kanäle auf. Allerdings sind diese Stücke kurz und münden alsbald in längsverlaufende Kanäle ein oder biegen in diese Verlaufsrichtung um.

Regelmäßiger gebaut ist die Kompakta der kleineren Röhrenknochen, der Ulna, des Radius, der Fibula. Auch die der Masse nach den größeren Knochen sich anschließende Tibia gehört hierher. Vor allem ist zu beobachten, daß Osteone desselben Typus — meist des der Abb. 296 mit Übergängen zu dem der Abb. 295 — überwiegen. In der Tibia ist die Menge der interstitiellen Systeme, also der Bruchstücke größer als in drei anderen <sup>1)</sup>.

Einen Bau, der den von Gebhardt beschriebenen und abgebildeten regelmäßigen Knochen der Huftiere ähnelt, hat der Axillarrand der Skapula, der in seinem Bau völlig einem Röhrenknochen gleicht (Abb. 297).

Unter den verschiedenen Formen der Spongiosa hat W. Roux eine Reihe von Typen unterschieden, deren hauptsächlichste sind: Spongiosa tubulosa completa, Spongiosa lamellosa und Spongiosa trabeculosa.

Die Spongiosa tubulosa completa besteht aus weiten Osteonen. Die inneren Schichten der Kompakta pflegen allmählich in solche überzugehen. Typische Röhrenspongiosa findet sich beim Menschen im Femurkopf dicht unter dem Knorpel, in der Extremitas sternalis der Klavikula (Abb. 291 u. 298) in der Diploe der Schädelknochen. Die letztere zeigt auf Schnittbildern unregelmäßige Bilder der Lamellensysteme, da die Röhren zahlreiche unter annähernd

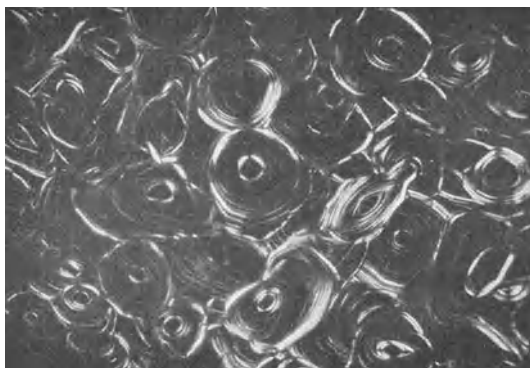


Abb. 297. Querschnitt des Margo axillaris scapulae, vom Erwachsenen, im polarisierten Licht, Nicol ebene entsprechend den Seiten der Abbildung. Phot. 43 mal. Zusammensetzung des Knochens aus dichtstehenden Osteonen von regel- und gleichmäßigem Bau, wenige Interstitiallamellen.

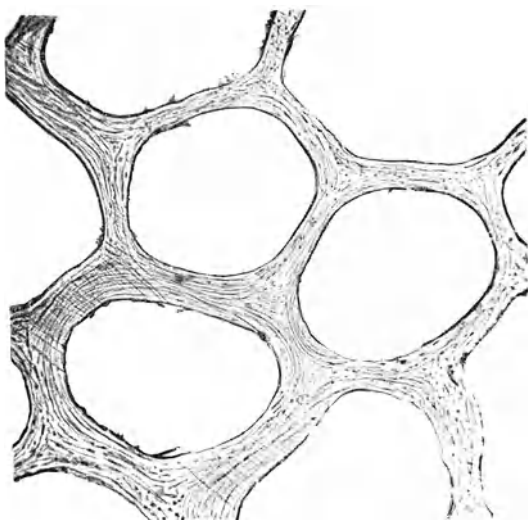


Abb. 298. Spongiosa tubulosa completa, dasselbe Objekt wie Abb. 291, ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung, starke Abblendung. Phot. 32 mal.

<sup>1)</sup> Dies alles kann nur mit einer gewissen Vorsicht hingestellt werden, denn es ist einstweilen unbekannt, wie weit einmal ein Unterschied im Bau an verschiedenen Stellen des Umfangs und der Länge desselben Knochens regelmäßig vorhanden ist, vor allem aber auch, wie weit individuelle Unterschiede und solche durch Alter, Geschlecht, Beruf usw. reichen. Wir wissen nur, daß der Knochen ein außerordentlich reaktionsfähiges Gewebe ist. Diese auch in den feineren Bau der Osteone und sonstigen Systeme hineinzuverfolgen, ist eine Aufgabe der Zukunft. Vielleicht hängt unsere geringe Kenntnis vom Bau der verschiedenen Knochen zusammen mit der geringen Verwendung des Polarisationsmikroskops in der derzeitigen mikroskopischen Forschung.

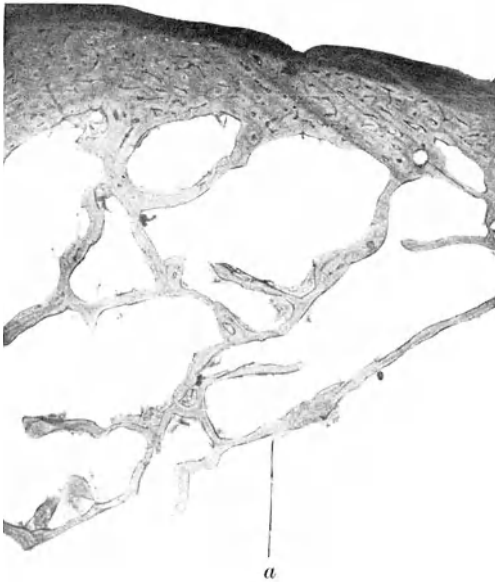


Abb. 299. Spongiosa lamellosa. Oberschenkelhals vom Erwachsenen, Querschnitt senkrecht zum Halse, ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung, starke Ablendung. Phot. 23 mal. *a* s. nächste Abbildung.

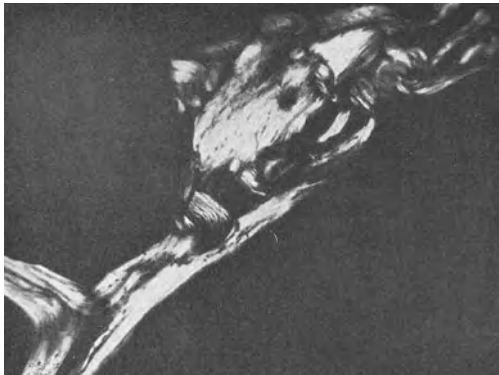


Abb. 300. Die auf Abb. 299 mit *a* bezeichnete Stelle im polarisierten Licht, Nicolebenen entsprechend den Seiten der Abbildung. Phot. 44 mal. Breccienbau der Lamelle.

rechten Winkeln voneinander abgehende Verzweigungen bilden und überdies in ihrer Weite stark wechseln. Alle Hohlräume in der Diploe sind von geschlossenen Lamellensystemen umgeben.

Ein Beispiel für eine Spongiosa lamellosa bietet der Femurhals. Die Lamellae staticae<sup>1)</sup>, die ihn in der viel behandelten trajektorialen Anordnung<sup>2)</sup> erfüllen, sind dünne, durch viele quergestellte Plättchen und Bälkchen verbundene Gebilde. Man studiert sie am besten auf Durchschnitten mit der Lupe oder dem binokularen Mikroskop. Dünnschnitte und Schriffe sind nur für das Studium der einzelnen Blättchen geeignet (Abb. 299). Der Breccienbau des Menschenknochens zeigt sich auch hier. Man kann vielleicht eine Grundlage aus zerschnittenen Osteonen<sup>3)</sup> annehmen. Aber an den, von diesen übrig gebliebenen Stückchen ist so viel umgebaut worden, daß man wenig mehr von ihnen erkennen kann. Kleine Osteone, Bruchstücke verschiedener orientierter Lamellensysteme, Ausfüllungen flacher Nischen durch allmählich nach deren Rändern hin auskeilende Lamellensysteme (Knochenschalen), werden besonders wieder im polarisierten Licht zwischen gekreuzten Nicols deutlich (Abb. 300)<sup>4)</sup>.

Die Richtung der allgemeinen Anordnung der Lamellensysteme in der Spongiosa des Femurhalses stimmt mit der Richtung der Lamellae staticae nicht überein. Diese verlaufen an der Ventralseite schief zur Achse des Halses

<sup>1)</sup> Lamella statica im Unterschied zur Lamelle, dem Element des Lamellenknochens.

<sup>2)</sup> Siehe S. 107 und die Lehrbücher der Anatomie.

<sup>3)</sup> Der von der Kompakta umschlossene Raum entsteht durch Resorption (S. 212). Dabei wird der Aufbau der Kompakta durch das Zusammenspiel von Resorption und Aufbau so gehalten, daß außen enge, innen weite Osteone sich befinden. An der Innenfläche geht die Kompakta also in eine Spongiosa tubulosa über. Diese wird zu Lamellen und Balken zerschnitten. Ob die in den Lamellen befindlichen kleinen Osteone Reste der früher an dieser Stelle stehenden Kompakta oder Neubildungen in der Spongiosa sind, ist nicht zu entscheiden.

<sup>4)</sup> Auf einem Photogramm ist dieser Bau aus dem Grunde nicht so deutlich, weil man bei der direkten Beobachtung drehen, und so alle Bruchstücke nacheinander deutlich hervortreten und gegeneinander abgrenzen kann, die verschiedene Anordnung der Lamellensysteme sind jedoch auf der Abb. 300 zu erkennen.

(vgl. Abb. 102). Sowohl die Osteone der Halskompakta wie auch das, was von solchen Osteonen in der Spongiosa sichtbar ist, folgen der Richtung der Halsachse. Schnitte senkrecht zu den Lamellen zeigen sehr viel mehr schief durchschnittenen Lamellensysteme, als solche, die senkrecht zur Achse des Halses geführt sind.

Zwischen Lamellen und Trabekeln läßt sich ein grundsätzlicher Unterschied nicht machen. Ein breites Trabekulum ist eine Lamelle. Typische Spongiosa trabeculosa findet sich in den Wirbelkörpern. Das ganze Innere des Wirbels ist von einem feinen Gerüstwerk erfüllt (Abb. 292), das außen an eine dünne Wand grenzt, die hin und wieder durch kleine Osteome verstärkt ist und der das dicke Periost aufliegt (Abb. 293). Viele Gefäßlöcher durchsetzen diese Wand.

**132. Verbindungen der Knochen, Synarthrosen.** Durch Bänder, Knorpelfugen, Gelenke und Muskeln werden die Knochen zu einem beweglichen Apparat vereinigt.

Die Vermittlung dieser Verbindungen übernimmt zunächst das Periost. Wir haben am fötalen und jugendlichen Periost eine fibröse Schicht und eine weiche Kambiumschicht unterschieden (S. 231). Diese Gliederung bleibt auch im weiteren Leben erhalten. Die innere Schicht wird faserreicher und die Osteoblasten verschwinden. Der Zellreichtum der inneren Schicht bleibt erhalten. Das Periost enthält Blutgefäße, die sich in die Haversschen Kanäle fortsetzen. Sie benutzen zum Übertritt vielfach Kanäle, die ohne eigene Lamellensysteme den Knochen durchsetzen (Volkmanische durchbohrende Kanäle). Das Mark erhält größere Gefäße durch die Foramina nutritia, die also Ernährungslöcher nicht so sehr für den Knochen, wie für das in dessen Hohlräumen untergebrachte Mark bilden. Beide Systeme, Periost und Markgefäße haben an der Innenwand der Kompakta vielfache Verbindungen. Sensible Nerven und deren Endigungen kommen im Periost reichlich vor (Näheres siehe unter Nervensystem).

Das Stratum fibrosum ist mehr oder minder reichlich durch Fasern mit dem Knochen verbunden, die die obersten Schichten des Knochens durchsetzen (Sharpeysche durchbohrende Fasern, Abb. 251). Alle Verbindungen durch fibröse Organe, wie Bänder und Sehnenansätze, befestigen sich zunächst am Periost. Manche Muskeln verbinden sich nur mit diesem (Periostansätze von Muskeln). Andere Muskeln und ebenso die Skelettbänder gehen bis zum Knochen durch, und als Sharpeysche Fasern in diesen hinein (Knochenansätze von Muskeln). In solchen Fällen ist die Oberfläche des Knochens vielfach besonders ausgestaltet (Tuberositäten). Die von außen kommenden Fasern gehen durch das Periost hindurch und dicke Bündel Sharpeyscher Fasern durchsetzen die obersten Lamellensysteme (Abb. 301). Zuweilen besteht der Bandansatz aus

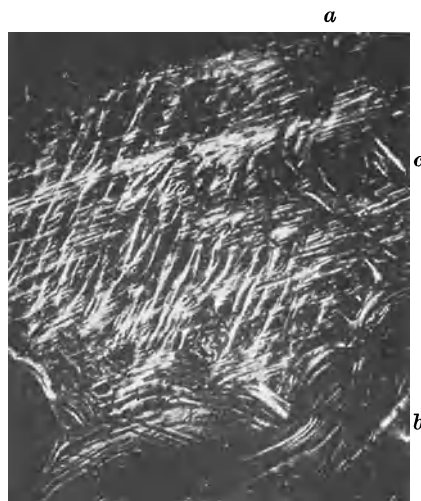


Abb. 301. Ansatz der Fibrae annulares am Rande der Phalanx vom 6jährigen Kinde, im polarisierten Licht, Nicol-ebenen entsprechen den Seiten der Abbildung. Phot. 70 mal. Der Schnitt ist so gedreht, daß sowohl die Sharpeyschen Fasern wie die Lamellen, die von ihnen durchsetzt werden, helle hervortreten. *a* der Außenrand des Knochens, *b* das Innere des Knochens, aus Osteonen bestehend, *c* Generallamellen, von Sharpeyschen Fasern durchsetzt.



grobgeflechtigem Knochen. Das Periost enthält in seiner fibrösen Schicht reichlich elastische Fasern und auch in die Bänder sind solche eingefügt. Diese hören beim Eintritt in die Kambiumschicht wie abgeschnitten auf, nur die kollagenen Bündel laufen bis zum Knochen und in diesen hinein. An mit Elastikafärbungen gefärbten Präparaten erscheint dann an der Grenze der beiden Periostschichten eine scharfe, das Band durchsetzende Linie.

Auch in den Schädelnähten verlaufen kollagene Bündel besonders an der Außenfläche von Knochen zu Knochen und treten als Sharpeysche Fasern in diesen ein (Abb. 302).

Knorpelverbindungen von Knochen (Synchondrosen) unterscheiden sich nicht von den gleich zu schildernden Knorpelkuppen der Gelenkenden. Sie werden nicht auf Zug beansprucht und durchlaufende Fasern, von Knorpel zum

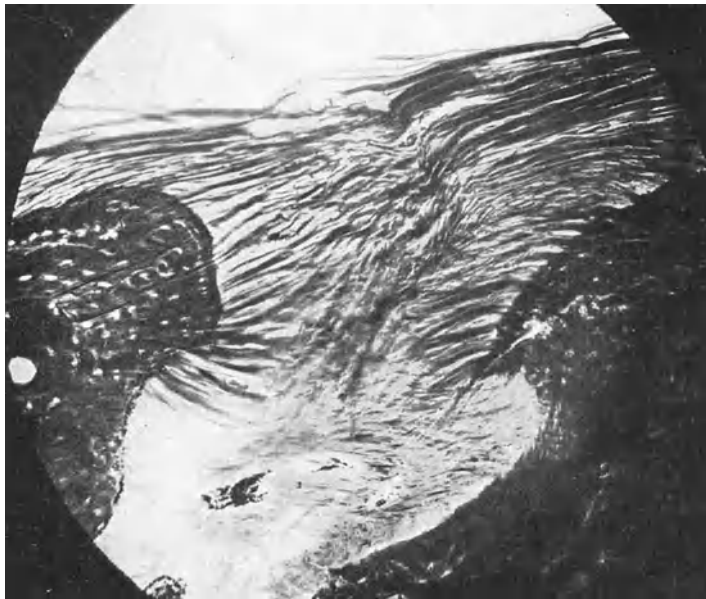


Abb. 302. Schädelnaht vom Menschen, Silberfärbung der Fibrillen, Präparat von O. Schultze, Nr. 4314 der Würzburger Sammlung, von O. Schultze in Schultze-Stöhr abgebildet. Phot. nach dem Präparat 120 mal.

Knochen, fehlen. Die Symphyse haben wir geschildert (S. 209), ebenso die Zwischenwirbelscheibe. Beide Faserknorpel setzen sich durch Vermittelung von Hyalinknorpel am Knochen an. Dieser Hyalinknorpel ist ein Rest des Primordialskeletts. In der Symphyse findet sich manchmal ein Spalt, eine Erweichungshöhle (S. 203) im Faserknorpel. Das Innere der Zwischenwirbelscheibe wird vom Nucleus pulposus gebildet.

Der Nucleus pulposus geht nicht aus dem epithelialen Chordarest hervor, der sich in der Scheibe findet (Abb. 277). Er ist der innerste wäßrigste Teil des Faserknorpels, innerhalb dessen sich zeitweilig die Reste der Chorda als unregelmäßige Haufen degenerierter Zellen auffinden lassen. Für die Mechanik der Scheibe (Wasserkissen) sind diese Reste bedeutungslos.

**133. Gelenke, Diarthrosen.** Das Kennzeichen des Gelenks ist der Gelenkspalt. Dieser entsteht in dem Blastem, das die Gelenkenden des primordialen Skelettstückes anfangs vereinigt. Das Blastem verschwindet, indem es voll-

ständig in Knorpel übergeführt wird. Der nackte Gelenkknorpel begrenzt dann den Gelenkspalt. Der seitliche Abschluß des Gelenkes erfolgt durch die Gelenkkapsel.

Der Knorpelüberzug der Gelenkenden ist ein Rest des alten Primordialknorpels, aus dem das Skelettstück zunächst bestand. Die Knochenknorpelgrenze ist also eine ehemalige Abbaufäche (S. 241). Sie unterscheidet sich von der gleichen Stelle an der noch wachsenden Epiphyse nur durch die knöcherne Ausfüllung fast aller jener Nischen und Löcher, an denen die Resorption des Knorpels noch weiter ging, und in denen, solange dies geschah, Riesenzellen zu finden waren. Auch die Verkalkungszone des Knorpels ist in der stillstehenden Knorpelknochengrenze des Erwachsenen noch erhalten (Abb. 303). Die knöchernen Lamellen füllen also die Nischen des Knorpels aus in Form

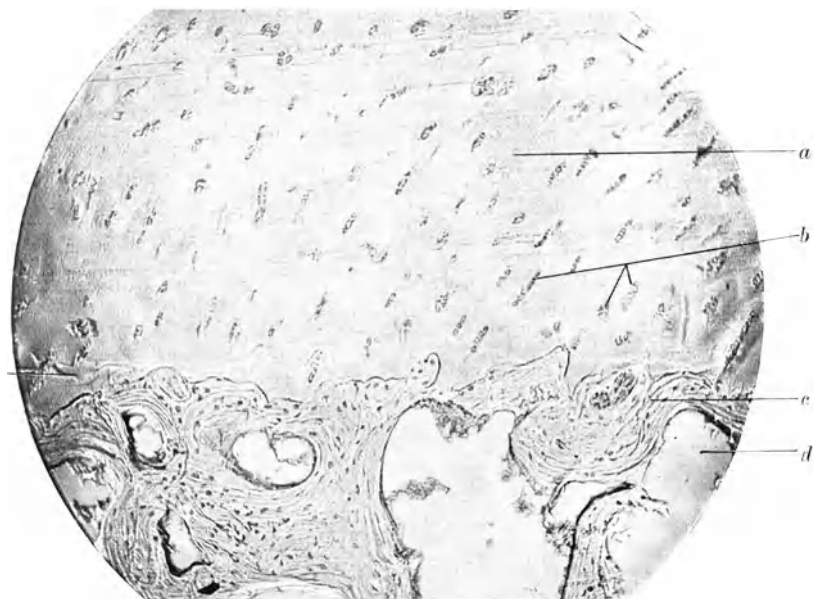


Abb. 303. Knorpelknochengrenze vom Oberschenkelkopf des Erwachsenen, ungefärbt in 10%iger NaCl-Lösung, starke Ablendung. Phot. 50 mal. *a* Knorpel, *b* Knorpelzellgruppen, *c* Knochen, *d* Spongiosaräume des Oberschenkelkopfes (die quer über das Präparat hinziehenden Linien sind Messerspuren).

kleiner Bögen, auf deren Enden die Spongiosapfeiler stehen. Handelt es sich um die geschlossenen Röhren einer Spongiosa tubulosa, so bilden die Knochenausfüllungen der Knorpelnischen entweder die Wandungen parallel zur Knochenknorpelgrenze liegender Röhren oder kuppelartige Abschlüsse solcher Röhren.

Bei einigen Knochen findet sich an dieser Stelle die Spongiosa pilosa. Es handelt sich dabei nicht um wirkliche Pilae, Kügelchen, sondern um perschnurartige Formen der starkverzweigten und gewundenen Röhren. Dann liegt unter dem Knorpel eine „Druckaufnahme fläche“ (Gebhardt). Auch dort, wo eine weitmaschige Spongiosa unter dem Knorpel liegt, sind die Ansätze der Spongiosabälkchen oft durch enge Röhren an diesen Stellen verstärkt (Abb. 304).

Der Knorpel lagert im allgemeinen diskordant<sup>1)</sup> auf dem Knochen und keinerlei Fasern gehen von der einen Grundsubstanz in die andere hinein. Dies

<sup>1)</sup> Ausdruck der Geologie für Schichten, die sich unter Winkeln überlagern, kennzeichnend für Abtragungsf lächen.

Verhalten erklärt sich aus der Natur der Grenze als einer Abtragungslinie. Die Fibrillierung des Gelenkknorpels läuft an der Gelenkfläche dieser parallel. Hier haben die Zellen keine Kugeln, die Schicht gleicht, auch in der Färbbarkeit durch saure Farbstoffe, der subperichondralen Schicht (S. 192). Die Fibrillierung biegt nach der Tiefe des Knorpels zu um, ohne allerdings in vielen Fällen einen zur Oberfläche senkrechten Verlauf zu erreichen. In dieser Zone finden sich richtige Knorpelkugeln, die von eigenen Fibrillenwicklungen umgeben sind. Bei jungen Individuen sind sie einzellig, bei älteren, deren Wachstum stillsteht, mehrzellig und bilden langgestreckte Gruppen von 2–4 Zellen in einer Reihe, parallel der Fibrillierung.

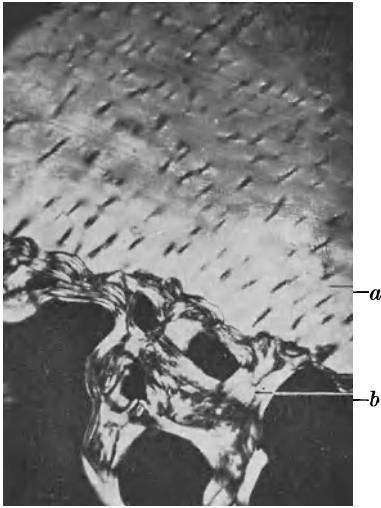


Abb. 304. Dasselbe Objekt wie 303 im polarisierten Licht, Nicolebenen entsprechend den Seiten der Abbildung. Phot. 33 mal. *a* Knorpel, *b* Knochen, beachte die dunkle Kittlinie zwischen beiden und die Osteone im Knochen, neben dem Hinweisungsstrich.

lagerungen von Sehnenfasern (S. 183), die in die Knochen hineinziehen (z. B. Ansatz

An den in den Photogrammen der Abb. 303 u. 304 wiedergegebenen Präparaten vom ausgewachsenen Femurkopf ist die Abtragung des Gelenkknorpels bis in die schief zur Gelenkfläche laufende Fibrillenlage gelangt. Unter dem Polarisationsmikroskop mit dem Gipsplättchen Rot II erscheint dann der Knorpel in der entgegengesetzten Farbe wie die Hauptmenge des Knochens.

Die Gelenkkapsel besteht aus zwei Schichten, dem Stratum fibrosum und dem Stratum synoviale (Abb. 305). Erstere ist ein typisches Kapselgewebe mit sich kreuzenden Lagen kollagener Bündel, die von dünnen elastischen Netzen durch-

setzt werden. Die Gelenkbänder sind teils von Periost zu Periost, teils des Lig. ileofemorale an der Linea intertrochanterica). Abb. 306 zeigt die Verhältnisse des Kapselansatzes.

Die fibröse Schicht des Periosts setzt sich am Knorpel an, die Kambiumschicht ist deutlich darunter zu erkennen. Die Kapsel verbindet sich in ihrem fibrösen Teil mit der gleichnamigen Schicht des Periosts (auf der Abb. 306 fehlt das Stratum fibrosum der Kapsel). Das Stratum synoviale biegt von der Kapsel kommend auf den Knochen um (s. Abbildung) und liegt hier also auf dessen Stratum fibrosum, während die Kambiumschicht des Periosts unter diesem liegt. Die Innenschicht der Kapsel erstreckt sich zuweilen noch etwas auf den Knorpel hinauf.

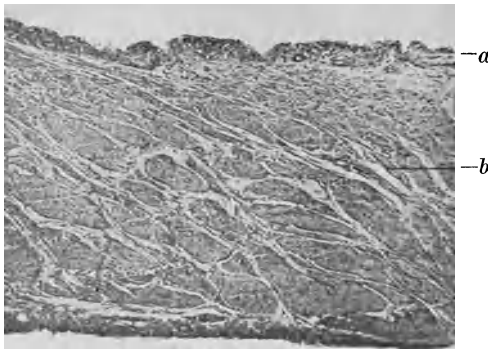


Abb. 305. Übersicht über die Gelenkkapsel. Fingergrundgelenk vom 6jährigen Kinde. Hämatoxylin. 50. *a* Stratum synoviale, *b* Stratum fibrosum.

Das Stratum synoviale, Synovialmembran, zuweilen auch Gelenkschleimhaut genannt, besteht aus einem an Blutgefäßen und Zellen reichen

Bindegewebe (Abb. 307), das auch mehr oder minder reichlich Fettzellen führt. Die Zellen sind gegen die Oberfläche zu am reichlichsten und vereinigen sich dort oft zu endothelartigen Belägen (Abb. 308). Welchen Zellen des un-  
geformten Bindegewebes diese Zellen entsprechen, ist zweifelhaft. Sie gleichen

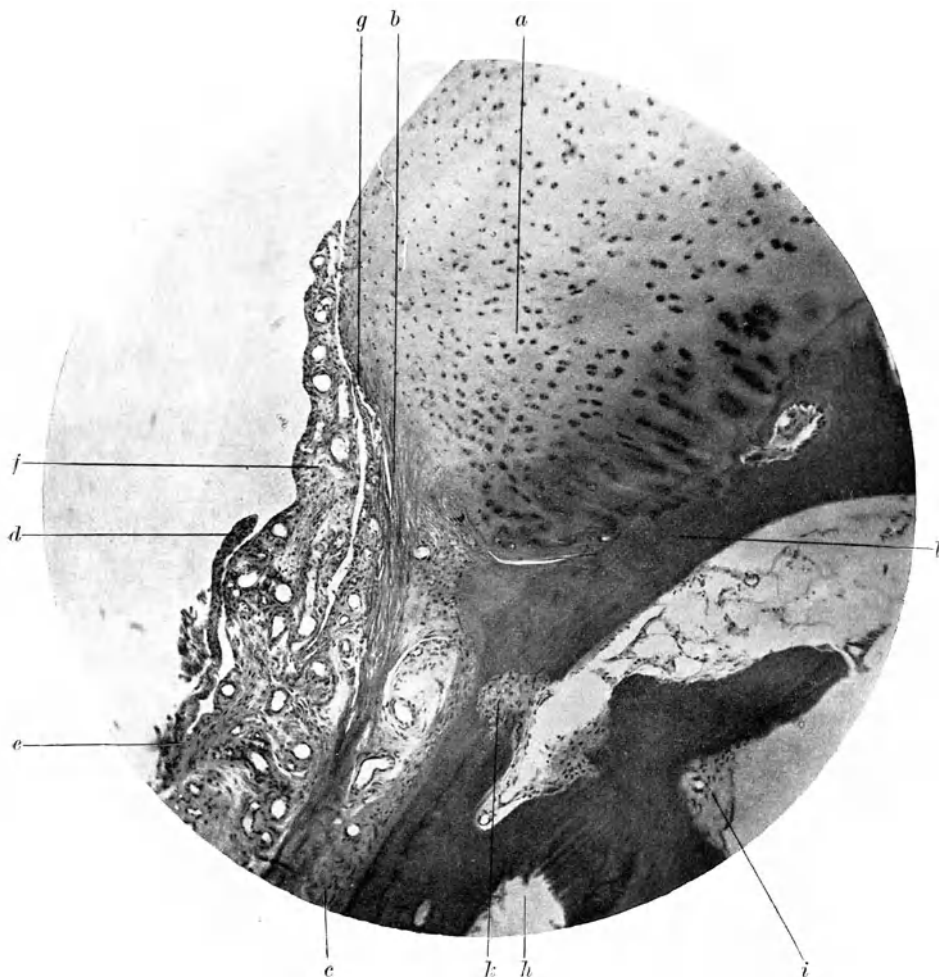


Abb. 306. Kapselansatz vom Fingergelenk (Mittelgelenk des V. Fingers) vom 6jährigen Kinde. Hämatoxylin Eosin. Phot. 61 mal. *a* Gelenkknorpel, *b* Ansatz des Stratum fibrosum des Periosts, *c* Kambiumschicht des Periosts, *d* Gelenkkapsel, nur ein kurzes Stück, ohne Stratum fibrosum, *e* Umschlagstelle der Kapsel, *f* große Falte (breite Zotte) der Synovialmembran, *g* Ansatz der Synovialmembran am Gelenkknorpel (die Spalten an dieser Stelle, sowie die im Knorpel sind durch das Schneiden entstanden), *h* Spongiosaräume im Phalanxköpfchen, *i* Markgefäß, *k* Foramen nutritium für das Köpfchen, *l* Knochen. Das Objekt ist durch Injektion fixiert, die Gefäße daher weit offen.

in vielem den Klasmatozyten (Form, Körnung). Mastzellen sind in der Synovialmembran reichlich vorhanden.

Eine dickere Synovialmembran kommt nur dort vor, wo keine Druckbelastung der Gelenkteile vorhanden ist. An solchen Stellen, die am frischen Gelenk als glatte harte Flächen erkennbar sind, ist die Synovialmembran entweder sehr dünn und zellarm oder das derbe fibröse Gewebe grenzt unmittelbar an die Gelenkhöhle (Labra glenoidalia, manche

Bänder, Zwischenscheiben). An allen „geschützten“ Stellen findet sich die dicke zellreiche Membran.

Der Gelenkknorpel geht am Rande und auf seiner Oberfläche in ein lockeres Bindegewebe mit zahlreichen Zellen über, das sehr bald völlig die Beschaffenheit der Synovialmembran annimmt, indem ein dichtes Blutgefäßnetz darin auftritt.

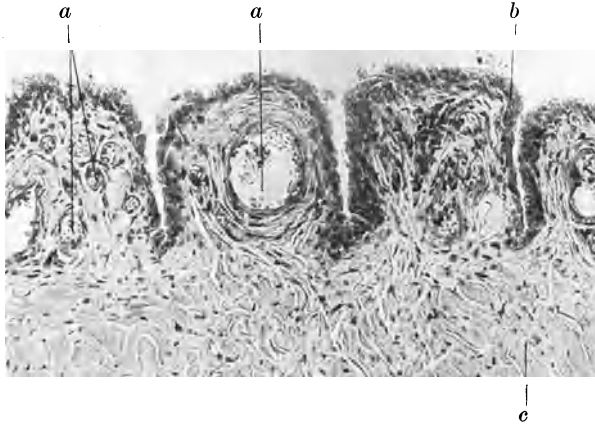


Abb. 307. Stratum synoviale der Gelenkkapsel. Aus einem Längsschnitt durch das Ligamentum teres femoris vom Erwachsenen, Färbung mit Toluidinblau. Phot. 25 mal.  
*a* Gefäße (teilweise mit Blut gefüllt), *b* endothelähnlicher Belag.

Das von der Synovialmembran ausgekleidete Gelenk ist der gegen Infektionen mit Krankheitserregern, insbesondere denen der Wundinfektionen empfindlichste Teil des Körpers.

Die Synovialmembran liefert die Synovia, eine fadenziehende, Schleim (Mukoid) enthaltende Masse, die das reibungslose Gleiten des Gelenks vermittelt.

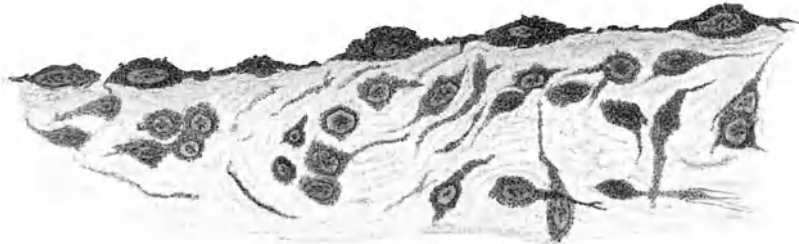


Abb. 308. Stratum synoviale vom Hüftgelenk des Menschen, endothelähnlicher Zellbelag.  
 Nach Hammar, 1894. Taf. XVI, 5.

Die Falten und Zotten der Gelenkkapsel bestehen aus Fortsätzen der Synovialmembran (Abb. 306). Zellen vom Typus der chordoiden Kapselzellen kommen an manchen Stellen vor, so am Ansatz der Zwischenscheiben.

Die Gelenke der nicht knorpelig präformierten Knochen, des Schlüsselbeins und des Unterkiefers zeichnen sich durch eine Knorpelkappe aus Faserknorpel aus (Abb. 309). Jedoch bestehen jedesmal beide Gelenkflächen aus Faserknorpel, also am Sternoklavikulargelenk auch die Gelenkfläche des hyalinnorpelig vorgebildeten Brustbeins. Es handelt sich dabei um einen echten Faserknorpel von derselben Art, wie wir ihn S. 210 von der Schambeinfuge beschrieben haben. Die Knochenknorpelgrenze besitzt denselben Bau wie

bei den Gelenken mit einer Gelenkfläche aus Hyalinknorpel. Das Polarisationsmikroskop zeigt den Unterschied der Knorpelarten am besten (vgl. Abb. 310 und 304, dazu Abb. 235 und 236).

Die Sehnenscheiden haben einen ähnlichen Bau wie die Gelenke, auch hier kommt an den „geschützten“ Stellen eine dünne Synovialmembran vor. (Vgl. auch Abb. 188.)

**134. Das Problem der Umwandlung der verschiedenen Arten der Stützsubstanzen ineinander.** Wir hatten wiederholt das ungeformte Bindegewebe bezeichnet als ein System, aus dem bei Gelegenheit die Neubildung der verschiedenartigen Gewebe der Stützsubstanzgruppe vor sich geht. Gewöhnlich geht die Bildung eines zellreichen Gewebes, eines Blastems, dem Neubildungsvorgang voraus. Es ist jedoch immer wieder behauptet worden, daß auch fertige Gewebe der Gruppe der geformten Stützsubstanzen sich ineinander „umwandeln“ können. Von der Knochenbildung auf knorpeliger Grundlage hat man lange angenommen, daß hierbei unmittelbar der Knorpel in Knochen übergeführt würde. Wie dieser Vorgang eigentlich abliefe, wurde allerdings nicht gezeigt<sup>1)</sup>.

Wir wissen jetzt, daß das ein Irrtum war, und daß auch die Stellen, von denen diese Behauptung sich am längsten erhalten hat, Stellen des sich entwickelnden Unter- und Oberkiefers, auf andere Weise zu erklären sind.

Es ist sicher, daß die skelettbildenden Blasteme in bezug auf die verschiedenen Gewebearten „totipotent“ sind, d. h. daß alle Gewebearten bilden können, Knochen, Knorpel, in allen seinen verschiedenen Arten, fibröse Gewebe der verschiedensten Ausbildung. Das zeigt sich z. B. bei pathologischen Ereignissen. Bei einem Knochenbruch werden die Bruchenden durch neugebildetes Gewebe, den „Kallus“, zusammengeleimt. Das Periost, auch das Markgewebe, tritt in Tätigkeit und bildet eine Gewebemasse, in der nicht nur Knochen, sondern oft auch Knorpel vorkommt, auch an Knochen, die nicht knorpelig vorgebildet waren, wie die Knochen des Schädeldaches. In ähnlicher Weise liefert das Periost bei der ersten Bildung von Ober- und Unterkiefer häufig Knorpel, der dann inselförmig am oder im Knochen erscheint. Dabei sind dann zuweilen im Schnitt räumliche Übergänge des einen Gewebes in das andere zu sehen. Schaffer vor allem hat gezeigt, daß es sich dabei um Überlagerungen im Schnitt handelt, und daß eine genaue

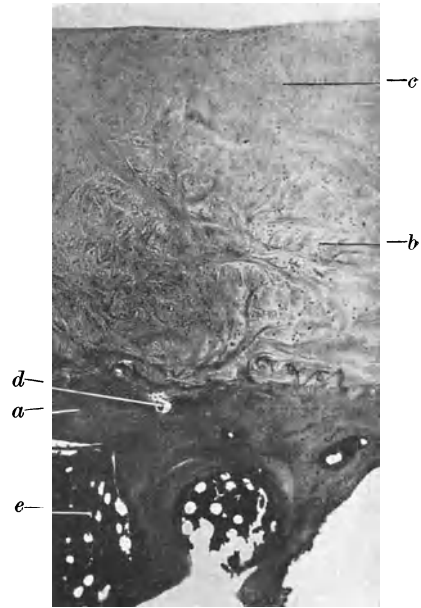


Abb. 309. Gelenkknorpel der Extremitas sternalis clavicularae, Faserknorpel. Hämatoxylin Eosin. Phot. 33 mal. *a* Knochen, *b* derbere, *c* zartere Schicht des Faserknorpels, *d* Kanal im Knochen, *e* rotes Knochenmark mit Fettzellen.

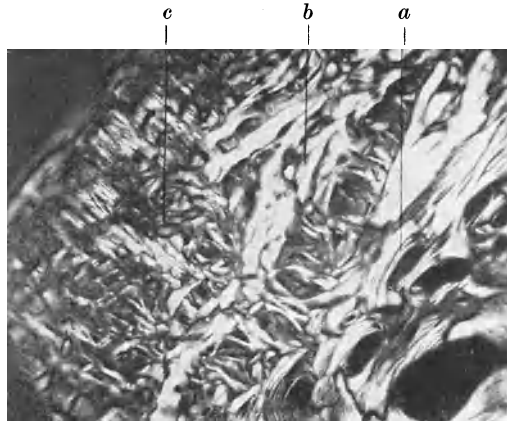


Abb. 310. Dasselbe Objekt wie 309, polarisiertem Licht, Nicolebenen entsprechend den Seiten der Abbildung. Phot. 33 mal. *a* Knochen, *b* derbere, *c* zartere Schicht des Faserknorpels.

<sup>1)</sup> Ausdrücke, wie verknöchern, verknorpeln sind noch keine Beschreibungen histogenetischer Vorgänge. Es muß vielmehr gezeigt werden, in welcher Weise dabei die Zellen und die Bestandteile der Grundsubstanz des neuen Gewebes in ihrer charakteristischen Anordnung zustande kommen.

Analyse durch verschiedene Methoden immer eine gute Grenze beider Gewebearten erkennen läßt.

Es gibt jedoch Fälle einer noch innigeren Vereinigung. Die Abb. 287 zeigt eine Knochenresorption größten Stieles von einer Krebsmetastase in einer Rippe. Hier hat sich folgendes ereignet: In das Knochenmark der Rippe sind durch den Blut- oder Lymphstrom Krebszellen<sup>1)</sup> eingeschwemmt worden, die sich entwickelt und eine „Metastase“ gebildet haben. Dabei wird nun der Knochen zerstört, nicht unmittelbar vom Krebsgewebe, sondern sonderbarerweise durch dieselben Mittel, deren sich der Körper auch sonst zur Zerstörung des Knochens bedient, eines lockeren Bindegewebes (Granulationsgewebe) mit Riesenzellen, Osteoklasten. Hinter diesem Walle erst folgt der Krebs. Um das Ganze herum aber gerät die Kambiumschicht des Periosts in lebhaftere Tätigkeit und liefert ein inniges Durcheinander von Knochen, Hyalin- und Faserknorpel und faserigen Geweben. Dabei sind Grenzen der einzelnen Gewebearten gegeneinander in Schnitten, die mit den üblichen Methoden (Hämatoxylin-Eosin, Hämatoxylin van Gieson) gefärbt sind, in keiner Weise festzustellen, vor allem der Faserknorpel scheint in alles „überzugehen“.

Bedeutet diese räumlichen Übergänge nun auch Übergänge in histogenetischem Sinne? Diese Frage ist mit der äußersten Vorsicht zu behandeln.

Räumliche Übergänge der verschiedenen Knorpelarten ineinander und in faserige Bindedsubstanzen sind regelmäßige Vorkommnisse der aus diesen Geweben bestehenden Skelettstücke. Wenn man sich aber auch nur die Verwandlung eines Faserknorpels in einen Hyalinknorpel und umgekehrt als einen histogenetischen Vorgang vorstellen will, so kommt man zu der Annahme, daß sich tatsächlich jeder Kubikmillimeter des Gewebes in grundlegender Weise umbauen und umordnen muß, denn man muß sich gegenwärtig halten, daß die kollagene Fibrille und die Grundsubstanz des Knorpels im ganzen feste Körper sind (beliebige Umordnungen der Teile sind nur in wahren Flüssigkeiten möglich).

In dem geschilderten Falle stammt das ganze Gemisch mit allen seinen Zwischenstufen aus dem Blastem des Periosts. Ob in dem vom Blastem produzierten Gewebe noch weitere Umbildungen ablaufen, wissen wir nicht, nach der Analogie von Vorgängen, die wir besser kennen, Verknocherung, darf es bezweifelt werden.

Es muß hinzugefügt werden, daß auch die räumlichen „Übergänge“ genauer Erforschung bedürfen. Wo wir Gewebeverbindungen mit allen Hilfsmitteln genau analysieren, zeigt sich, daß es sich um eine kunstvolle Ineinanderfürgung der Elemente nach mechanischen Gesichtspunkten handelt, die keineswegs ohne weiteres als Stufe eines histogenetischen Umwandlungsvorganges gedeutet werden kann, sondern als Produkt einer Formbildung, die eigens auf den Aufbau dieser mechanisch wichtigen Stelle gerichtet war, wie es z. B. die Einfügung des Stratum fibrosum des Periostes in den Gelenknorpel darstellt, bei der wir einen Zusammenhang der faserigen Elemente und eine gradweise Abstufung gewisser anderer Bestandteile der Grundsubstanz (Chondromukoid) sehen.

Es muß unbedingt verlangt werden, daß, bevor an das Problem der genetischen Verknüpfung der Gewebe an solchen Stellen herangegangen wird, zunächst das Problem des räumlichen Zusammenhanges vollständig klargelegt werde. Zu diesem Zwecke ist in der Stützsubstanzgruppe das übliche Hämatoxylin-Eosinpräparat durchaus nicht ausreichend. Vielleicht ist es doch wichtig, auch an dieser Stelle erneut darauf hinzuweisen, daß das, was wir unter dem Mikroskop sehen, zunächst ein rein optisches Phänomen ist, hervorgerufen durch ein Gebilde, das, wenn fixiert, im Vergleich zum lebenden Zustand in weitem Maße in seinem physikalisch-chemischen Aufbau zerstört, zum mindesten verändert ist. Dieses optische Phänomen ist nun nach allen Richtungen zu variieren. Der ungefärbte, in Wasser oder 10%iger Kochsalzlösung befindliche Schnitt ist z. B. der Ausgangspunkt, durch Färbungen mit reinen Farben in wechselnder Intensität, wird versucht, neue optische Unterschiede hervorzurufen<sup>2)</sup>. Die Bedingungen der Abbildung in Hell- und Dunkelfeldern verschiedener Art sind genau in Betracht zu ziehen. Vor allem muß betont werden, daß ein Studium irgendwelcher Verhältnisse der Stützsubstanzen ohne Heranziehung des Polarisationsmikroskopes unvollständig ist. Es ist in den vorhergehenden Kapiteln der Versuch gemacht worden, alle diese Mittel für die Analyse auch wirklich heranzuziehen und vorzuführen. Auch die Verwendung der Photographie gehört dazu. Das mikroskopische Bild zeigt keine „Objekte“, sondern Brechungs-, Zerstreuungs-, Beugungs- und Absorptionsphänomene, die sich zu einem „mikroskopischen Bild“ vereinigen. Diese Phänomene gibt das Photogramm, zwar auf seine Art, aber objektiv wieder.

<sup>1)</sup> Krebse sind Geschwülste aus Epithelgewebe. Durch Aussaat von Krebszellen im Körper entstehen sekundäre Herde, Metastasen, die dasselbe zerstörende Wachstum entfalten wie der Primärherd.

<sup>2)</sup> Doppelfärbungen sind bei schwierigen Objekten nur eindeutig, wenn das mit reinen Farben gefärbte Präparat zur Kontrolle zur Hand ist. Die sogenannten spezifischen Färbungen sind außerordentlich wertvoll, aber allein ebenfalls nicht maßgebend.

Aus der Summe der durch das Präparat hervorgerufenen Phänomene bauen wir dann eine Vorstellung von der physikalischen, physikalisch-chemischen und chemischen Beschaffenheit des Objektes und seiner Teile auf. Von da bis zur Ausdeutung dieser Beschaffenheit als Stufe eines biologischen Vorganges ist abermals ein weiter Weg. Es ist sicher, daß dieser Weg in vielen Fällen ohne das Experiment<sup>1)</sup> unbetretbar ist. Vom optischen Phänomen bis zum biologischen Geschehen ist also ein sehr viel weiterer Weg als vielfach angenommen wird.

Was wir von Umwandlungen ausgebildeter Gewebe ineinander einigermaßen kennen, bezieht sich vor allem auf die Umwandlung faserigen, geformten oder ungeformten Bindegewebes in Knochen. Es ist das eine Bindegewebsverknöcherung von der S. 232 beschriebenen Art. Wie weit sie nur von Fibroblasten, ohne Auftreten besonderer typischer Osteoblasten besorgt werden kann, ist noch dunkel. Die kausalen Beziehungen bei den Bildungsvorgängen der Stützsubstanzgruppe sind uns noch keineswegs auch nur in ihren Grundzügen klar. Die mechanische Anforderung an die Konstruktion ist jedenfalls maßgebend. Auf welchem Wege sie erfüllt wird, wissen wir nicht, einiges der betreffenden Probleme wurde früher (S. 106 f.) erörtert.

Literatur über Stützsubstanzen. Die Literatur über Stützsubstanzen ist außerordentlich umfangreich. Hier kann nur versucht werden, eine Einführung zu geben. Es sollen dabei Schriften angeführt werden, die erstens noch heute grundlegend sind, zweitens solche, die besonders geeignete Literaturzusammenstellungen gewähren und drittens neuere Schriften, die die Erörterung der Probleme bis zur Gegenwart fortführen. Vollständigkeit ist in keiner Hinsicht angestrebt. Man wird unter den angeführten Schriften und von ihnen ausgehend, auch solche finden, deren Anschauungen und Folgerungen in diesem Buche nicht geteilt oder bekämpft werden.

Zur Orientierung nehme man neben den S. 150 angeführten Hand- und Lehrbüchern (für Literatur besonders Nr. 4 ausgiebig) stets zuerst zur Hand: I. Biedermann: Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen in Winterstein: Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 4, I. Jena 1914 (L!).

I. Allgemeines, Entwicklung, embryonale Gewebe. 2. Schaffer, J.: Grundsubstanz, Interzellulärsubstanz, Kittsubstanz. Anat. Anz. Bd. 19. 1901 (L.). — 3. Mall, F. P.: On the development of the connective tissues from the connective tissue syncytium. Americ. Journ. of anat. Vol. 1. 1902. — 4. v. Ebner, V.: Gewebeentwicklung und Phylogenie. Verhandl. d. anat. Ges. 25. Vers. 1911 (Anat. Anz. Bd. 29. 1911). — 5. Ranke: Zur Theorie mesenchymaler Differenzierungs- und Imprägnationsvorgänge. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wissensch., mathemat.-naturwiss. Klasse, Abt. B. 1914. — 6. Hueck: Über das Mesenchym. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 66. 1920 (L.). — 7. Held: Über die Entwicklung des Achsenskeletts der Wirbeltiere. Abhandl. d. mathem.-physik. Kl. d. sächs. Akad. d. Wissensch. Bd. 38, Nr. 5. Leipzig 1921 (L.). — 8. Lewis, W. H.: Is mesenchyme a syncytium? Anat. record Vol. 23. 1922. — 9. Petersen, H.: Skelettprobleme. Die Naturwissenschaften. Bd. 10. 1922. — 10. Weidenreich, Fr.: Die Verwendung von organisiertem „Totem“ im Aufbau des lebendigen Organismus usw. Die Naturwissenschaften. Bd. 11. 1923 (L.).

II. Explantation: 11. Erdmann, Rh.: Einige grundlegende Ergebnisse der Gewebezüchtung usw. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 23. 1921 (L!). — 12. Dieselbe: Das Verhalten der Herzklappen der Reptilien und Mammalien in der Gewebekultur. Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organismen. Bd. 48. 1921 (L.). Von hier aus ist die Literatur über Grawitz' Lehre von den Schlummerzellen, Umwandlung von Bindegewebszellen zu Fasern und umgekehrt zu erreichen. — 13. Dieselbe: Praktikum der Gewebepflege. Berlin: Julius Springer 1922 (L.). — 14. Dieselbe: Züchtung reinliniger Zellrasen. Klin. Wochenschrift. Bd. 2, Nr. 8. 1923 (L!). Von diesen Schriften aus ist die Literatur über Explantation, die zum großen Teil Bindegewebe betrifft, zu erreichen. Außerdem durchsuche man die Berichte über die gesamte Physiologie, in denen im Abschnitt: Allgemeine Biologie usw. die (meistens ausländische) Literatur über Explantation regelmäßig mitgeteilt wird.

III. Faserarten des Bindegewebes (vgl. auch I.), mechanische Eigenschaften usw.: 15. Meves, Fr.: Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes, sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 75. 1910 (L!). — 16. Lewis, M. R.: Development of connective tissue fibers in tissue cultures of chick embryos. Contributions to Embryology, published by the Carnegie Institution of Washington. Vol. 6, No. 17. 1917 (L.). — 17. Schiefferdecker: Elastisches Gewebe. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 95. 1921 (L.). — 18. Triepel, H.: Einführung in die physikal. Anatomie. Wiesbaden Bd. 1 u. 2. 1902 und Bd. 3. 1908. — 19. Petersen, H.: Studien zur vergleichenden und allgemeinen Mechanik des Tierkörpers. Arch. f. Entwicklungs-

<sup>1)</sup> Hier kommt zunächst das „formalanalytische Experiment“ im Sinne W. Roux' in Betracht.



mechanismen d. Organism. Bd. 39. 1914. — 19. Herzog, R. O.: Einige Arbeiten aus dem Institut für Faserstoffchemie. Naturwissenschaften Bd. 11, H. 10. 1923. — 20. Derselbe: Über Kristallstruktur usw. Ebenda H. 15, S. 277 u. H. 39, S. 806. — Zur Einführung in die Mechanik: 21. Föppl, A.: Vorlesungen über technische Mechanik. Bd. 1, Abschnitt: Elastizität und Festigkeit. S. 291, Bd. 3. Festigkeitslehre. Leipzig: Teubner., versch. Aufl.

IV. Ungeformte Binde-substanzen: 22. Hammar, A.: Zur Kenntnis des Fettgewebes. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 45. 1895 (L.). — 23. Hoehl: Zur Histologie des adenoiden Gewebes. Arch. f. mikroskop. Anat. 1897 (L.). — 24. Thomé: Beiträge zur Anatomie der Lymphknoten (Retikulum). Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 1902. — 25. Maximow, A.: Die Zellformen des lockeren faserigen Bindegewebes. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 67. 1906 (L!). — 26. Schaffer, J.: Die Plasmazellen. Samml. anat. u. physiol. Vorträge u. Aufsätze. Herausgeg. v. Gaupp u. Nagel. H. 8. 1910 (L!). — 27. Tschaschin, S.: Über die „ruhenden Wanderzellen“ und ihre Beziehungen zu den anderen Zellformen des Bindegewebes und zu den Lymphocyten. Folia haematologica. Bd. 17. 1914 (L!). — 28. Marchand, F.: Über die Veränderungen des Fettgewebes nach Transplantation in einen Gehirndefekt usw. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 66. 1919 (L.). — 29. Evans, H. M. and Scott, K.: On the differential reaction to vital dyes, exhibited by the two great groups of connective tissue cells, contributions to Embryology. No. 47. Publication of the Carnegie Inst. of Washington 1921 (L.). — 30. Beck, C. S.: The relative distribution of clasmatocytes in the various organs of the seven day chick embryo. Anatoical Record Vol. 24. 1922 (L.). — 31. Nageotte: La structure du tissue conjonctive. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Tome 87. 1922 (L.). — 32. Heringa: Untersuchungen über den Bau usw. des Bindegewebes; 2. Zusammenhang der Binde-gewebzellen (holländisch). Nederlandsch tijdschr. v. Geneesk. Vol. 66. 1922 (siehe auch Ber. über d. ges. Physiol. Bd. 17, S. 444. 1923. — 33. Herzog: Über die Bedeutung der Gefäßwandzellen in der Pathologie. Klin. Wochenschr. Bd. 2, H. 15. u. 16. 1923 (L.). — Nachtrag, Benninghoff: Bindegewebzellen, Arch. mikroskop. Anat. 99. 1923.

V. Geformte Binde-substanzen. 34. Faldino, Giulio: Contributo allo studio dello sviluppo dei tendini. Chirurg. d. orig. di movim. Vol. 5. 1921. (siehe auch Ber. über die ges. Physiol. Bd. 8, S. 230. 1921.

VI. Knorpel: 35. Apolant: Über Faserknorpel. Inaug.-Diss. Berlin 1890. — 36. Hammar, A.: Über den feineren Bau der Gelenke. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 43. 1894. — 37. Hansen: Untersuchungen über die Gruppe der Binde-substanzen, 1. Der Hyalinknorpel. Anat. Hefte Bd. 27, H. 83. 1905 (L!). — 38. Schaffer, J.: Histologie und Histogenese der Epiglottis. Anat. Hefte Bd. 33, H. 101. 1907. — 39. Glaeser: Über die Herkunft des Knorpels der regenerierenden Amphibienextremität. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 75. 1910 (L.). — 40. Ruppricht: Über Fibrillen und Kittsubstanz des Hyalinknorpels. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 75. 1910. — 41. Romeis, B.: Über die Architektur des Knorpels vor der Osteogenese und in den ersten Zeiten derselben. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organism. Bd. 31. 1911. (L.). — Schaffer, J.: Über den feineren Bau des Knorpelgewebes. 4. Teil; Das chondroide blasige Stützgewebe usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 105. 1913 (L.). Hier findet man die Arbeiten desselben Autors über den Knorpel, das blasige Stützgewebe, chondroides und chordoides Gewebe usw. angegeben; siehe auch das Lehrbuch der Histologie desselben Autors. — 43. v. Korff: Über die Histogenese und Struktur der Knorpelgrundsubstanz. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 84. 1914 (L.). — 44. Ewald: Über pigmenthaltige Knorpelzellen. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss. mathem.-naturw. Kl. 1919. 17. Abhandl. — 45. Kajava: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Gelenknorpels. Acta societ. scientiar. fennic. Tom. 48. Helsingfors 1919 (L.). — 46. Benninghoff: Über den funktionellen Bau des Knorpels. Verhandl. d. anat. Ges. 1922 (Anat. Anz. Bd. 35. 1922). — 47. Fischer, A.: A pure strain of cartilage cells in vitro. Journ. of exp. med. Vol. 34, p. 34. 1922, siehe auch bei Nr. 14.

VII. Knochen: 48. v. Ebner, V.: Über den feineren Bau der Knochengrundsubstanz. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien 3. Abt. 1875; abgedruckt zum 70. Geburtstag des Verfassers 1912 bei W. Engelmann. Leipzig. — 49. Derselbe: Untersuchungen über das Verhalten des Knochengewebes im polarisierten Lichte. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, 3. Abt. 1875. — 50. Koelliker: Über den feineren Bau des Knochengewebes. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 44. 1886; siehe auch das Handbuch desselben Verf. Bd. 1, S. 269. 1889. — 51. Gebhardt: Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der größeren und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens. Arch. f. Entwicklungsmechanism. d. Organismen. Bd. 11. 1901, Bd. 12. 1901, Bd. 20. 1905 (L.). — 52. Derselbe: Über quantitative und qualitative Verschiedenheiten in der Reaktion des Knochengewebes auf mechanische Einwirkungen. Verhandl. d. Anat. Ges. 16. Vers. 1902 (Anat. Anz. Bd. 21. 1902). — 53. Derselbe: Über den Skelettbau mit dünnen Platten. Verhandl. d. anat. Ges. 25. Vers. 1911 (Anat. Anz. Bd. 29. 1911). — 54. Schaffer, J.: Methodik der histologischen Untersuchung des Knochengewebes. Zeitschr. f. wiss. Mikroskop. Bd. 10. 1893 (L.). — 55. Derselbe:

Bemerkungen zur Histologie des Knochengewebes. Anat. Anz. Bd. 14. 1898. — 56. Derselbe: Über neuere Untersuchungsmethoden des Knochen- und Zahngewebes und Ergebnisse derselben. Zentralbl. f. Physiol. 1902 (L.). — 57. Derselbe: Ossifikationsfragen. Wien. klin. Wochenschr. 1916. Nr. 22. — Entwicklung des Knochens: 58. Schaffer, J.: Die Entwicklung des Unterkiefers und die Metaplasiefrage. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 32. 1888 (L.). — 59. Meyburg: Über primäre in toto konzentrische Knochenbildung. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 64. 1904. — 60. v. Korff: Zur Histologie und Histogenese der Binde-substanzen besonders der Knochen- und Dentingrundsubstanz. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 17. 1907 (L.). — Weitere (neuere) Arbeiten: 61. Schuscik: Verknöcherung der menschlichen Phalangen unter besonderer Berücksichtigung der Endphalanx. Anat. Anz. Bd. 51. 1918. — 62. Dieselbe: Über die Methoden zum mikroskop. Nachweis von Kalk im ossifizierenden Skelett. Zeitschr. f. wiss. Mikroskop. Bd. 37. 1920 (L.). — 63. Petersen, H.: Studien über Stützsubstanzen; 1. Über die Herkunft der Knochenfibrillen. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl. 1919, 11. Abh. (Festschr. f. Fürbringer). — 64. Jordan, H. E.: Further evidence, concerning the function of osteoclasts. Anatom. Record Bd. 20. 1921.

VIII. Gelenke: 65. Fick, R.: Handbuch der Gelenke, 1. Teil. Jena 1904; in Bardelebens Handb. d. Anat. d. Menschen; siehe auch Nr. 36 u. 45. — 66. Tammissalo, E.: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Kiefergelenks beim Menschen. Acta soc. med. fennic., „Duodecim“ Vol. 1. 1920.

## Die Muskulatur.

**135. Arten und Vorkommen des Muskelgewebes.** Wir hatten früher (S. 66) drei Arten des Muskelgewebes unterschieden, die quergestreiften Muskel-fasern, die ebenfalls quergestreifte Herzmuskulatur und die glatten Muskelzellen. Diese letztere heißt glatt im Gegensatz zum quergestreiften Aussehen jener zuerst genannten. Die drei Arten sind beim Menschen in folgender Weise verteilt: Quergestreifte Fasern setzen die gesamte, willkürlich bewegliche Skelettmuskulatur zusammen, die Hautmuskulatur des Gesichts, die äußeren Augenmuskeln, die beiden inneren Ohrmuskeln, Stapedius und Tensor tympani, die Muskulatur des Vorderdarmes bis zur Mitte der Speiseröhre, die des Kehlkopfes, den Sphincter ani externus, die Muskeln des Beckenbodens und die des Begattungsapparates, den Kremaster und einen Teil der Muskulatur des runden Mutterbandes. Das Herzmuskelgewebe ist auf das Herz beschränkt, die glatte Muskulatur bildet den Motor aller anderen beweglichen Teile des Körpers<sup>1)</sup>. Es werden also alle Eingeweide durch glatte Muskelzellen bewegt, der ganze Darmkanal von der Speiseröhre abwärts bis zum Sphincter ani externus, die Harnwege, die Ausführungsgänge der Drüsen. Die Geschlechtswege, die Gefäßwände bestehen zum guten Teil aus ihr, sie kommen vor in den Atemwegen abwärts vom Kehlkopf, in der Haut (Tunica dartos des Skrotums, Warzenhof, Erectores pilorum, Schweißdrüsen, Ohrschmalzdrüsen) Glatt sind die inneren Augenmuskeln. Auch die Korbzellen der Speicheldrüsen (Abb. 154) und die Rougetschen Zellen der Kapillaren (s. dort) gehören wohl hierher. Diese Verteilung gilt nur für den Menschen und die Säugetiere, bei anderen Wirbeltieren kommen mannigfache Abänderungen vor, der Grundplan, Skelettmuskeln quergestreift, Eingeweidemuskeln glatt, Herzmuskel, wird allerdings überall eingehalten.

**136. Die glatte Muskulatur, Bau ihrer Elemente.** Die Elemente der glatten Muskulatur sind spindelförmige Zellen, mit einem oft langgestreckten Kern in der Mitte der Spindel (Abb. 60). Neben diesem ist ein Diplosom gefunden worden. Ihre Größe schwankt in ziemlich beträchtlichen Grenzen, erreicht jedoch nie die Ausdehnung auch nur der kleineren quergestreiften

<sup>1)</sup> Die Flimmerbewegung wirkt nur auf den Inhalt einiger Hohlorgane, die amöboide Bewegung betrifft nur einzelne Zellen.

Fasern. Die kürzesten sind aus der Wand der Aorta beschrieben ( $22 - 45 \mu \times 9 - 13 \mu$ ), die längsten aus dem schwangeren Uterus ( $500 - 560 \mu \times 22 \mu$ ) (nach Kölliker 1889).

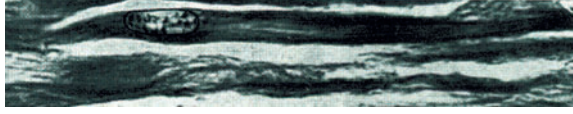


Abb. 311. Aus einem Längsschnitt des Sphincter pylori vom Erwachsenen, Azocarmin-Mallory. Phot. 1020 mal. Kern überzeichnet. Man sieht die Längsstreifung des Zelleibes.

Für die Funktion dieser Gebilde ist der Aufbau des Zelleibes maßgebend. Die Spindel ist erfüllt von Myofibrillen, die sie der Länge nach durchziehen. Wir werden das Problem der Fibrillierung bei der quergestreiften Muskulatur

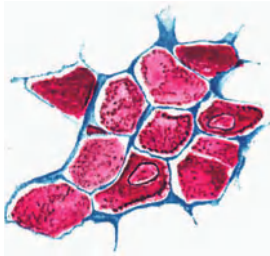


Abb. 312. Dasselbe Objekt und Färbung wie 311, Querschnitt, gezeichnet sind einige Zellen in der — blau gefärbten — Hülle aus kollagenen Fibrillen. Man sieht hellere und dunklere Felder, aber auch teilweise helle und dunkle. Bei einigen Querschnitten von Zellen sind an der Außenkante derbete Pünktchen, sog. Randfibrillen, erkennbar.  
P. 1100 mal.

besprechen, es gilt gerade so für die glatte Zelle. Auf dem Querschnitt erkennt man eine Punktierung, auf dem Längsschnitt eine Streifung (Abb. 311 und 312). Eine besondere Hülle der Zelle, dem Sarkolemma der Fasern entsprechend, ist nicht nachweisbar, die darstellbaren Hüllen gehören zum Zwischengewebe (vgl. auch quergestreifte Muskulatur). Vielleicht kann man nur eine Krusta, ein dichteres Exoplasma annehmen, in dem auch die dicken Randfibrillen (Abb. 312) liegen. Auch ein zwischen den Fibrillen liegendes Sarkoplasma ist als gesonderte Masse nicht zu erkennen, man nimmt jedoch an, daß ein solches Grundplasma vorhanden sei. Das Fixationsfärbungsbild zeigt nur einen der Länge nach zerklüfteten Zelleib. Die Zellen sind positiv einachsig doppelbrechend, die optische Achse entspricht der Längsachse der Zelle, man schreibt dieses Verhalten den Fibrillen zu.

Auf dem Querschnitt durch Bündel glatter Muskelzellen erkennt man regelmäßig dichte, eng punktierte, sich stark färbende Querschnittsfelderchen und lockere, weit punktierte, schwächer gefärbte (Henneberg). Diese Erscheinung wird Funktionszuständen der Zellen zugeschrieben. Die dunklen Felder sind eckig, die hellen mehr abgerundet, was darauf zurückgeführt wird, daß die einen — kontrahierten — die anderen — schlaffen — zusammendrücken. Vielfach ist jedoch zu bemerken, daß einmal die Beschaffenheit der Felder in sich schwankt, so, daß ihr einer Teil dicht, ihr anderer hell punktiert ist (Abb. 312). Das würde dadurch zu erklären sein, daß der zugrunde liegende Unterschied sich nur auf einen Teil einer Spindel erstreckt und der Schnitt, der beide Arten in einem Felde zeigt, schief durch die Grenze hindurchgeht. Es würde sich also in manchen Fällen

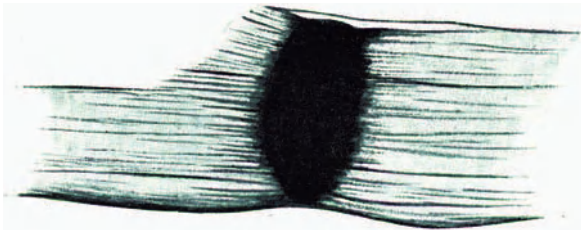


Abb. 313. Kontraktionsknochen in einer glatten Muskelzelle, nach Heidenhain. 1450 mal.

um die sogenannten Kontraktionsknoten handeln (Abb. 313), die Verdichtung würde also einer Kontraktion entsprechen.

Die kontrahierte Zelle ist kurz und dick, die erschlaffte lang und dünn. Die Abb. 311 und 312 sind nach Präparaten eines lebenswarm fixierten Sphincter pylori hergestellt. Bei der Fixation kontrahieren sich die Zellen energisch. Die auf der Abb. 315 dargestellte Muskulatur ist erschlafft und stark gedehnt, die Zellen und mit ihnen die Kerne erscheinen also lang und dünn.

Die Kontraktion der glatten Muskulatur unterscheidet sich sehr wesentlich von der der quergestreiften<sup>1)</sup>. Sie ist langsam und träge, ihr typisches Bild ist die Peristaltik des Darmes mit seiner langsamen Formänderung. Der glatte Muskel kann in jedem Verkürzungszustand in Ruhe übergehen, also, ohne sich im Erregungszustand zu befinden, auf jeder Länge innerhalb seines Ausdehnungsbereiches verharren. Mit diesen normalen Kontraktionserscheinungen haben die Kontraktionsknoten (Abb. 313) wohl nichts zu tun, die, oft einer hinter dem anderen liegend, der Zelle eine Art von Bänderung verleihen. Sie sind wahrscheinlich atypische teilweise Kontraktionen beim Absterben der Zelle.

**137. Zusammenhang der glatten Muskelzellen im Gewebe.** Die spindelförmigen Zellen sind meist in Bündeln angeordnet. Solche Bündel sind dann wieder zu größeren Bündeln vereinigt. So kommen dicke Muskelmassen zustande, wie z. B. im Sphincter pylori des Menschen (Abb. 314). Auch die muskulösen Wandungen der Hohlorgane (Darm, Blase) zeigen die Muskelzellen meist zu Bündeln vereinigt. In den bindegewebigen Septen zwischen den Bündeln verlaufen Nerven und Blutgefäße, die von hier aus mit feinen Ästen in die Bündel eindringen.

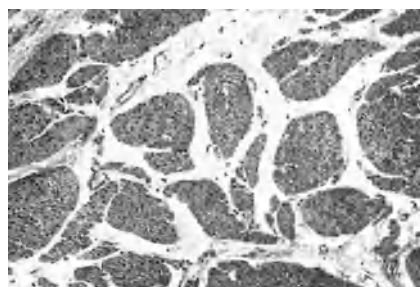


Abb. 314. Querschnitt des Sphincter pylori vom Erwachsenen. Übersicht. Hämatoxylin-Eosin. Phot. 70 mal. Man sieht große und kleine Gruppen von Muskelzellen mit Bindegewebe dazwischen, in diesem Gefäße.

In den Wandungen der Hohlorgane kleiner Tiere kommen auch einzelne Zellen und dünne Bündelchen vor (Abb. 315). An den mit *a* bezeichneten Bündeln zeigen die Kerne, wie die Zellen in den Bündeln zusammenliegen, nämlich so, daß die dicken und dünnen Teile der Spindeln ineinanderpassen und die Enden zwischen den anderen Zellen auskeilen. So kommt ein überall gleichdickes Band von beliebiger Länge zustande. Im Querschnitt eines solchen dünneren oder dickeren Bündels ergibt sich ein für die glatte Muskulatur kennzeichnendes Bild, große, kleine, kernhaltige und kernlose Felderchen liegen in buntem Durcheinander zusammen (Abb. 312). In der Abb. 315 (Blase vom Feuersalamander) bilden die Bündelchen zusammen mit einzelnen, auch verzweigten Zellen (*b*) ein Geflecht.

Die Muskulatur kann nur durch ihre feste Verbindung mit dem Bindegewebe wirken. Wenn die Elemente im Bindegewebe sich bei der Kontraktion beliebig verschieben können, so ist diese erfolglos. Das Bindegewebe muß also mitgenommen werden. Wie dieser physiologisch bedeutsame Zusammenhang aber hergestellt ist, ist eine strittige und noch nicht ganz gelöste Frage. Wenn man Längsschnitte der Muskulatur mit Bindegewebsfärbungen färbt, so sieht man, wie jede Zelle von Bindegewebsfibrillen umsponnen wird (Abb. 316). Querschnitte zeigen jedes Feld von einer bindegewebigen Hülle umgeben (Abb. 312).

<sup>1)</sup> Für die Einzelheiten vgl. man die Hand- und Lehrbücher der Physiologie und Grützner: Ergebnisse d. Physiol. 1904.

Man hat besonders die durch Verdauung der Schnitte (vgl. S. 160) gewonnenen Präparate so gedeutet, daß die Spindeln in Röhren liegen, die durch Quermembranen verbunden sind. Jedoch zeigen solche Präparate, wenn man sie mit gut auflösenden Systemen betrachtet,

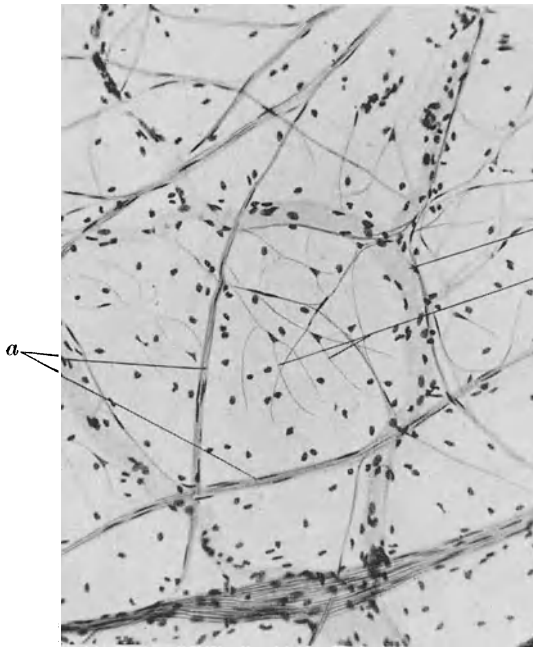


Abb. 315. Wand der Harnblase vom Feuersalamander. Aufgespritzt mit  $\frac{1}{3}$  Alkohol und Epithel entfernt, Hämatoxylin Eosin. Phot. etwa 40 mal. *a* Bündel von Muskelzellen, *b* verzweigte Muskelzellen, *c* Gefäß.

bindegewebige System übertragen wird, in das die Muskelemente eingefügt sind.

Ein Geflecht mit vorwiegend schief zur Längsachse der Muskelzellen ver-

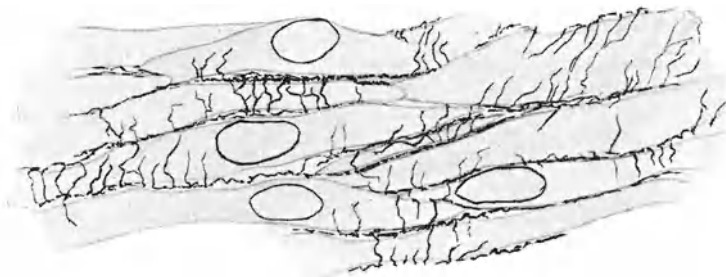


Abb. 316. Aus einem Längsschnitt des Sphincter pylori vom Erwachsenen. Azokarmin-Mallory. Umspinnende kollagene Fäserchen. P. 1160 mal.

laufenden Fibrillen würde den Kontraktionserfolg erklären<sup>1)</sup> und wir werden beim quergestreiften Muskel sehen, daß dort die Annahme einer solchen An-

<sup>1)</sup> Vgl. S. 277.

eine Netzstruktur der anscheinenden Membranen. Auch ist das Vorkommen von Kollagenmembranen an und für sich zweifelhaft (vgl. S. 147). Das elastische Verhalten wirklicher Röhren aus Kollagen müßte von dem der Fibrillen völlig abweichen. Die kollagene Fibrille ist praktisch undehnbar, darauf beruht ihre Verwendung in der mechanischen Konstruktion (S. 163). Die Annahme eines dichten Netzwerkes aus Fibrillen erklärt die Verhältnisse in jeder Richtung. Auch zeigt das Polarisationsmikroskop auf einem Querschnitt jedes Querschnittsfeldchen der Zellen umgeben von einem doppeltbrechenden Ring mit einem negativen Kreuz. Es handelt sich also bei einem solchen Präparat, das lebensfrisch fixiert, einer kontrahierten Muskulatur entstammt, um annähernd zirkulär verlaufende Fibrillen.

Welche feinere Anordnung muß nun ein solches Geflecht besitzen? Die kontraktiven Zellen sind darin so eingefügt, daß ihre Kontraktion nicht gehindert und gleichzeitig deren mechanische Wirkung auf das

ordnung vieles, wenn nicht alles verständlich macht. Beim glatten Muskel wird die Frage jedoch durch eine Besonderheit dieses Gewebes verwickelter. Wenn man ein Hohlorgan, z. B. den Magen eines Frosches in gedehntem und kontrahiertem Zustande untersucht, so erweist sich die Zahl der die Muskelschicht zusammensetzenden Schichten verschieden, so, daß mehr Schichten in der zusammengezogenen, weniger in der ausgedehnten Wand angetroffen werden (Grützner). Die Muskelschichten gleiten also bei der Dehnung aneinander vorbei und schieben sich bei der Kontraktion wieder zusammen<sup>1)</sup>. Das ist nur bei der Einlagerung der Zellen in ein besonders gestaltetes Maschensystem möglich. Man kann sich das Prinzip dieser Verhältnisse an einem grobmaschigen Gazestück klar machen (Abb. 317). Zieht man an einem solchen Stück in der Richtung der Diagonale der Maschen, so verlängert es sich, die Maschen werden dünn und lang, ihre relative Lage zueinander aber bleibt erhalten (Abb. 317a). Die Kontraktion eines von dem Stück um-

hüllten Muskels würde sie wieder kurz und breit machen und an dem Ende des Systems einen Zug ausüben. Stellt man nun aber das Gazestück so, daß die Fäden parallel und senkrecht zu der Zugrichtung eines angenommenen Muskels verlaufen, so kann man, wenn man den einen Finger auf die eine, linke, Seite legt und den anderen Finger auf die rechte Seite, die Maschen in der Längsrichtung entsprechend den eingezeichneten Pfeilen aneinander vorbeischieben (Abb. 317b). Sie werden dabei ebenfalls lang und dünn und ihre Form wird rhombisch; beim Zurückführen in die Ausgangsstellung werden sie wieder kurz und breit und ihre Form wieder quadratisch. Nimmt man nun ein entsprechend angeordnetes dreidimensionales System an, mit in den Maschen steckenden Muskelzellen, so werden diese bei einer entsprechenden Längsverschiebung aneinander vorbeigleiten. Bei der Kontraktion gleiten sie dann in entgegengesetzter in die Ausgangslage zurück. Das System zieht sich aus und zusammen unter Verschiebung der eingeflochtenen Muskelzellen aneinander, was eben die Grütznersche Beobachtung verlangt. Es ist jedoch noch eine Annahme nötig, der die Befunde an den Präparaten in keiner Weise entgegenstehen. Die den Muskelzellen parallelen Fibrillen müssen spärlich sein und in der Längsrichtung durchlaufende Züge müssen ganz fehlen. Insbesondere wäre bei einem Ringsystem sonst eine Erweiterung des ganzen Ringes, die wir doch tatsächlich beobachten, nicht möglich. Wir kommen also zu der Vorstellung, daß die Muskulatur der Darmwand in einem Bindegewebe steckt, daß nur oder doch vorwiegend aus, bei kontrahierter Muskulatur, querverlaufenden Fibrillen besteht.

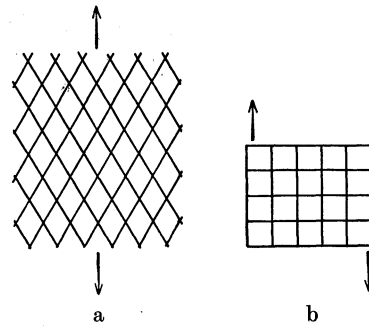


Abb. 317. Schemata zur Theorie der bindegewebigen Maschen, in die die Muskulatur eingelagert ist; näheres s. Text. Man schneide sich aus lockerer Gaze entsprechende Stückchen und stelle die Verschiebbarkeit der Maschen fest.

Die Dehnung der Muskeln ist immer passiv, indem eine Zugbelastung an dem System angreift und die inneren (elastischen s. S. 25) Kräfte des Systems überwindet. Bei der Kontraktion nehmen die dicker und fester werdenden Muskelzellen die Maschen mit. Die Spaltbarkeit parallelfaseriger Schichten aus glatter Muskulatur entspricht der Anordnung der Elemente in ihnen. Es ist leicht, sie parallel der Faserrichtung in feine Bündel zu zerreißen, während eine quere Zerreißen erheblichem Widerstand begegnet.

Die Dehnung der Muskeln ist immer passiv, indem eine Zugbelastung an dem System angreift und die inneren (elastischen s. S. 25) Kräfte des Systems überwindet. Bei der Kontraktion nehmen die dicker und fester werdenden Muskelzellen die Maschen mit.

Die Spaltbarkeit parallelfaseriger Schichten aus glatter Muskulatur entspricht der Anordnung der Elemente in ihnen. Es ist leicht, sie parallel der Faserrichtung in feine Bündel zu zerreißen, während eine quere Zerreißen erheblichem Widerstand begegnet.

<sup>1)</sup> Dies kann man auch an der Wand von Arterien sehen, die man durch Aufspritzen unter Druck fixiert hat. Die Muskelhaut (Tunica media) solcher Gefäße ist schichtenärmer als die entsprechender nicht injizierter.

Man hat daraus eine besondere Festigkeit der Verbindung der Muskelfasern in der Längsrichtung entnehmen wollen, entgegen einer schwächeren der Quere nach. Das ist ein Trugschluß. Die Spindeln liegen überall mit ihren Längsseiten aneinander und keilen ganz spitz im Bündel aus. Von einer Befestigung der Muskelzellenden mit ihren Enden aneinander kann schon aus diesem Grunde überhaupt keine Rede sein. Fängt man an, der Länge nach zu zerzupfen, so reißt man die Maschen des Bindegewebes durch, was, da man immer nur sehr wenige Fasern belastet, leicht gelingt. Will man der Quere nach zertrennen, so trifft man auf keine, der Quere nach verlaufenden Spalten, sondern auf die Muskelzellen, deren sehr viel dickere und deshalb festere Bündel man der Quere nach zerreißen muß.

Elastische Fasern spielen in der glatten Muskulatur eine sehr geringe Rolle. Man findet sie in den Septen zwischen den gröberen Bündeln in spärlicher Anzahl. Von verschiedenen Organen wird eine verschiedene Menge angegeben.

**138. Die quergestreifte Faser.** Das Element der Skelettmuskulatur, die quergestreifte Muskelfaser ist im Vergleich zu den glatten Muskelzellen

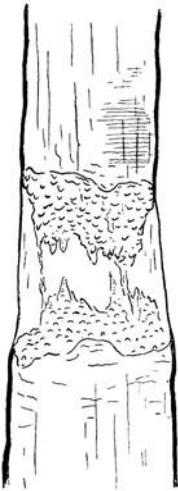


Abb. 318. Aus einem Zupfpräparat des *Musc. sartorius* vom Frosch, in Ringerlösung. Zerreißung der Faser innerhalb des Sarkolemmis. P. 120 mal.

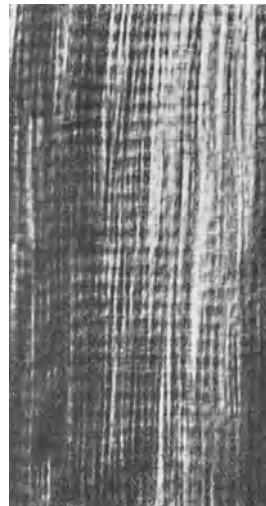


Abb. 319. Aus einem Längsschnitt der Zwischenrippenmuskeln der Ratte. Myofibrillen mit Querstreifung. Färbung: Eisenhämatoxylin (Heidenhain). Phot. 800 mal. Man sieht Fibrillen, diese abwechselnd hell und dunkel gebändert, quer über die hellen Abschnitte einen dunklen Strich laufend, den z-Streifen.

und auch zu den übrigen Bestandteilen des Körpers sehr groß. Es sind beim Menschen Fasern von 12 cm Länge nachgewiesen worden, ihre Dicke geht bis zu  $60 \mu$ , bleibt aber meistens erheblich darunter. Dünne sind bis zu  $9 \mu$  abwärts gemessen worden. Eine solche Faser enthält zahlreiche Kerne und wir hatten sie früher als Beispiel für ein Synzytium genannt (Abb. 61).

Wir unterscheiden an der Muskelfaser folgende Bestandteile: Das Sarkoplasma, die Myofibrillen, die Kerne und das Sarkolemma. Diese setzen nach der herrschenden Ansicht die Faser so zusammen, daß die Fibrillen einzeln, vom Grundplasma, hier Sarkoplasma genannt, umgeben sind. Sie ordnen sich zu Bündeln zusammen, den Muskelsäulchen, die durch breitere Sarkoplasamassen voneinander getrennt werden und alle zusammen sind ringsherum ebenfalls von Sarkoplasma umgeben. Die Kerne liegen in größeren Sarkoplasamengen, die oft durch ihren Reichtum an Körnchen auffallen. Das ganze Gebilde ist vom Sarkolemma umhüllt.

Das Sarkolemma ist am besten an frischen Präparaten sichtbar, wenn durch die Einwirkung der zerpupfenden Nadel der Inhalt einer Faser zertrümmert ist, sich eine Strecke weit von der zertrümmerten Stelle zurückgezogen hat und nun der leere Sarkolemm-schlauch sichtbar geworden ist (Abb. 318).

Die Querstreifung ist an die Fibrillen gebunden. Allerdings füllen an der lebenden Faser des erwachsenen Wirbeltieres diesen Sarkolemm-schlauch so dicht an, daß man die ganze Faser einheitlich quergestreift sieht und nur gefärbte Schnittpräparate die einzelnen Fibrillen quergebändert zeigen (Abb. 319). Die Schwanzmuskeln der Froschlarven entsprechen auch im lebenden Zustande den Verhältnissen, wie sie die Abb. 320 zeigt. In der Mitte der Sarkoplasmamasse befindet sich ein Zylinder aus quergestreiften Fibrillen. (Auf dem Photogramm der Abb. 321 ist dies nicht deutlich zu erkennen, die Abbildung soll vielmehr dazu dienen, das Querstreifungsphänomen überhaupt am lebenden Objekt zu zeigen.)

Die Querstreifung besteht darin, daß helle und dunkle Bänder regelmäßig miteinander abwechseln (Abb. 320 u. 321). Von den beiden Schichten

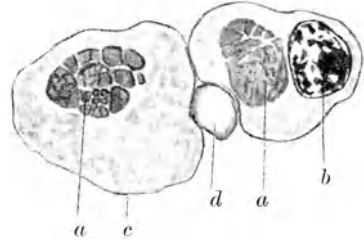


Abb. 320. Aus einem Querschnitt des Musculus interhyoideus einer Froschlarve. Hämatoxylin, Toluidinblau, van Gieson. P. 1200 mal. *a* Fibrillenbündel in der Mitte der Fasern, in Felder zerklüftet (Schneiden, vgl. S. 271), *b* Kern, *c* Sarkolemma, *d* Kapillare zwischen den Fasern.

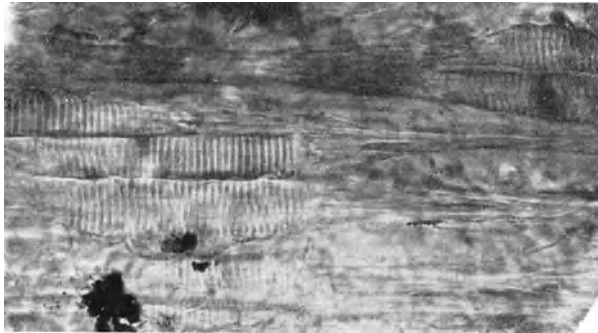


Abb. 321.

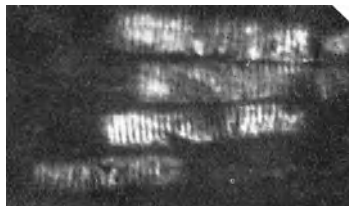


Abb. 322.

Abb. 321 und 322. Lebende Muskelfasern aus dem Schwanz einer Froschlarve. Blutkreislauf erhalten. Phot. 420 mal. Abb. 321 im gewöhnlichen Licht, starke Abblendung. Man sieht nur *Q* und *S*. Bei *a* eine Chromatophore (vgl. Abb. 45). Abb. 322 im polarisierten Licht, Nicoliebenen diagonal zur Abbildung. Die Schatten rühren von dem strömenden Blut in den die Fasern überbrückenden Kapillaren her.



bricht die eine, *Q*, das Licht stärker, sie ist bei der Einstellung des Mikroskops auf die Mitte der Faser (Normaleinstellung) dunkler als die andere, *I*, und

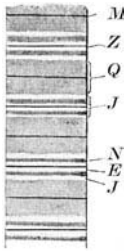


Abb. 323. Komplizierte Querstreifung einer Muskelfaser des Schwimmkäfers (*Dytiscus*), Fixation in Alkohol. Nach Schieferdecker, 1891. Periode *ZENJQM QJNE*.

Auch von einem durch die Mitte der Schicht *Q* verlaufenden Streifen *M*, der Mittelmembran, wird ein gleiches Verhalten beschrieben. Das Querstreifungsbild der fixierten und gefärbten Faser wird

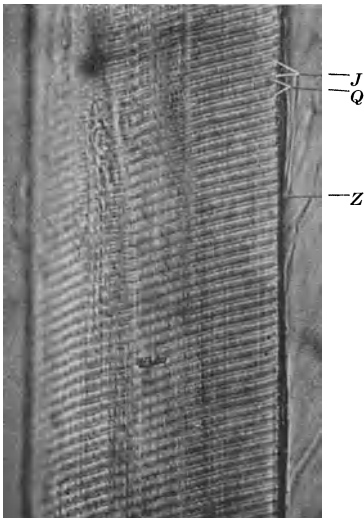


Abb. 324. Zupfpräparat vom *Musc. tibialis anterior* des Erwachsenen, fixiert mit Zenkerscher Flüssigkeit, 18 Jahre in Alkohol aufgehoben, ungefärbt in verdünntem Glycerin. Phot. 590 mal. Periode *ZJQJ*.

Riß oder ein Querschnitt gewährt, ergeben keine eindeutigen Befunde (Hürthle).

Auf den Querschnitten fixierter Muskelfasern ist eine Felderung sichtbar (Cohnheimsche Felderung). Bei sarkoplasmareichen Muskeln, z. B.

gleichzeitig doppelbrechend. Diese Anisotropie ist positiv einachsig, die Achse entspricht der Längsachse der Faser, sie verhält sich also ganz so, wie die Fibrille der glatten Zelle im ganzen. Die isotrope Schicht, *I*, erscheint bei der Normaleinstellung als die hellere. Dies ist die überall vorhandene Grunderscheinung. Dazu kommen nun weitere Einzelheiten des Querstreifungsbildes, die aber in keiner Hinsicht als völlig geklärt gelten können. Die Abb. 323 zeigt einen Teil der beschriebenen Streifen und gibt gleichzeitig die dafür übliche Buchstabenbezeichnung wieder. Man zählt die „Periode“ vom Streifen *Z* an, die Abbildung zeigt die „Periode“ *ZENJQM QJNE*.

Der Streifen *Z*, der am fixierten Objekt stets, am lebenden nicht immer aufzufinden ist, ist anscheinend von besonderer Bedeutung (Abb. 324). Er heißt auch Grundmembran und ist als eine die Fibrillen überbrückende Linie darstellbar (Abb. 319).

Wir müssen uns daran erinnern, daß es sich zunächst nur um ein optisches Phänomen handelt, dessen Größenordnung an oder unterhalb der Grenze objekttreuer Abbildung liegt. Wie dieses Phänomen im einzelnen zustande kommt, ist ein offenes Problem und es liegt kein Grund vor, jeden Schatten als besondere Substanz oder Schicht anzusprechen.

Auch die Natur der Fibrillen selbst, so einfach der Aufbau der kontraktile Substanz des Muskels aus solchen auch erscheint, ist keineswegs in jeder Hinsicht geklärt. Auf der Längsansicht der lebenden Faser sind Längsstreifen häufig deutlich sichtbar (Hürthle: Wasserkäfer, Stübel: Frosch). Das Bild der lebenden Faser im polarisierten Licht zeigt (Hürthle), daß der Polarisationsseffekt an längsverlaufende Gebilde gebunden ist, die vollständig durch nicht doppelbrechende Schichten voneinander getrennt sind. Der optische Querschnitt des lebensfrischen Muskels an einer Biegung oder das Bild, das ein

dem Herzmuskel, den Muskeln verschiedener Insekten bildet diese Felderung konstante und für die Faser kennzeichnende Figuren. Zwischen den Feldern sind bei solchen Muskeln deutlich die Reste des durch die Fixierung zerstörten Sarkoplasmas in Form von Gerinnseln zu erkennen. Bei den Muskelfasern der Froschlarven ist ein einziges Feld vorhanden (Abb. 320), dem auf dem Längsschnitt und bei der Untersuchung lebender Fasern eine Säule quergestreifter Substanz in einem Sarkoplasmanmantel entspricht. In diesem Falle läßt sich das Bild des Aufrisses mit dem des Grundrisses unschwer in Einklang bringen.

Anders ist das bei den Muskelfasern der erwachsenen Wirbeltiere, die im lebenden Zustand völlig aus quergestreifter Substanz zu bestehen scheinen. Die am lebenden Objekt erkennbare Gliederung in Säulchen stimmt nicht mit der Felderung des Querschnittes (Abb. 331) überein. Diese Felder werden bald als Cohnheimsche Felder, bald als Fibrillen bezeichnet und eine Einigung über die Dicke der Fibrillen ist bisher nicht erzielt worden (vgl. Hürthle und Stübel).

Heidenhain hat gezeigt, daß sich die Struktur des Querschnittes bei der Anwendung immer stärkerer Vergrößerung in immer feinere Felderungen auflösen läßt, daß die scheinbare Größe des Elements der jeweiligen Gliederung sich gleich bleibt, also von dem Auflösungsvermögen des angewandten Objektivs abhängt. Heidenhain hat daraus auf eine ultramikroskopische Fibrillierung der kontraktiven Materie geschlossen. Dieser Schluß ist nicht in jeder Beziehung zwingend. Was man sieht, ist die Erscheinung unbegrenzter Spaltbarkeit und es ist richtig, daß diese eine bestimmte Anordnung der molekularen Bausteine, die man als Fibrillenstruktur bezeichnen kann, voraussetzt. Man denke an den Asbest, der aus leicht und in zwei Richtungen spaltbarem kristallisiertem Kalzium-Magnesium-Silikat besteht, oder an Gips und Glimmerkristalle mit ihrer Spaltbarkeit in beliebig dünne Lamellen. Diese Spaltbarkeit zwingt aber nicht zur Annahme getrennt vorgebildeter ultramikroskopischer Fibrillen. Zerschneidet man derartige Gebilde der Quere nach, so werden sie an der Schnittfläche in außerordentlich feine Bruchstücke gemäß der Spaltungsrichtung zerlegt und dasselbe muß beim Mikrotomieren des gehärteten Muskels eintreten, je feiner der Schnitt, desto feiner die Trümmer.

Wichtig für die Analyse des Querschnittes ist, ob man zwischen den Feldern wirkliche Reste des Sarkoplasmas nachweisen kann. Das ist bei den jetzt besprochenen Feldern nicht der Fall. Die Zwischenräume der Heidenhainschen immer kleineren Felder sind optisch leer. Es ist in keiner Weise zulässig, das optisch Leere einfach gleich dem Sarkoplasma zu setzen. Die ständig weiter zu treibende Auflösbarkeit in immer kleinere Elemente gilt überdies für den Längsschnitt nicht.

Wo sind nun die Fibrillen? Existieren sie vielleicht überhaupt nicht und ist das letzte morphologische Element der quergestreiften Substanz das Säulchen? Ist z. B. die Masse im Innern des Kaulquappenmuskels ein einheitlicher Zylinder, der nur beim Schneiden (beim Querschneiden stärker als beim Längsschneiden) oder beim Zerpupfen gemäß seiner Spaltbarkeit aufsplittet? Das ist wohl doch nicht der Fall. Die Theorie der Muskelkontraktion macht eine Fibrillenstruktur von geringer Größenordnung wahrscheinlich. Es ist anzunehmen, daß die Milchsäure, die bei der Erregung und beim Abklingen dieser im Muskel entsteht und verschwindet, die Kontraktion der quergestreiften Substanz hervorruft. Eine freie Zirkulation der Flüssigkeit, in der diese Milchsäure gelöst ist zwischen feinen Fibrillen, würde die außerordentliche Schnelligkeit dieser Vorgänge, indem sie Verzögerungen durch Diffusion usw. als sehr klein erscheinen läßt, gut erklärlich machen.

Bei den sarkoplasmareichen Fasern schließt das Sarkoplasma die einzelnen deutlich getrennten Säulchen ein und trennt sie voneinander. Es ist jedoch nicht nötig anzunehmen, daß das komplizierte dreiphasische kolloidale System, das wir das Grundplasma nennen, in die Säulchen selbst eindringt. Wenn wir vielmehr annehmen, daß sich zwischen den Fibrillen, die die Säulchen zusammensetzen, und über deren Dicke wir im übrigen irgendwelche Voraussetzungen nicht machen, sich lediglich ein ion- oder molekulardisperses Sol, also eine verdünnte wäßrige Lösung befindet, so wird das Verhalten des fixierten Präparates und sein Vergleich mit der Erscheinung der lebenden Faser vielleicht

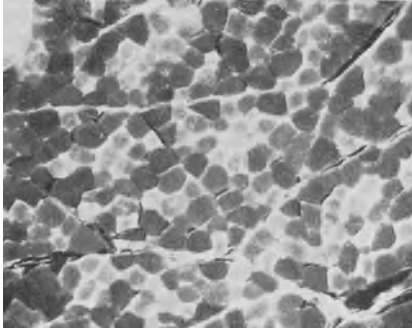


Abb. 325.

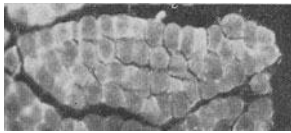


Abb. 326.

Abb. 325 u. 326. Trübe und klare Muskelfasern im Dunkelfeld. Die trüben Fasern sind hell, optisch ungleichmäßig gefüllt, die klaren dunkel, optisch leer. Gefrierschnitte von in 10<sup>0</sup>/<sub>0</sub> Formol fixierten Muskeln der Katze, in 5<sup>0</sup>/<sub>0</sub> Formol untersucht. Phot. 57 mal. Abb. 325. Einer der Adduktoren, weißer Muskel, zahlreiche klare Fasern (dunkle Felder); Abb. 326. Masseter, roter Muskel, trübe Fasern, gleichmäßig im Schnitt verkeilt.

Diese Schilderung gilt zunächst nur für den Bau sarkoplasmareicherer Fasern. Wie er sich bei den sarkoplasmaarmen gestaltet, bei denen man auf dem Querschnitt nichts sieht als ein Feld voll eckiger kleinerer Feldchen (Abb. 333), ist vorerst nicht zu sagen. Vielleicht bildet das Sarkoplasma nur eine dünne Hülle und Inseln, in denen die Kerne liegen<sup>1)</sup>, die durch dünne Brücken mehr oder weniger miteinander in Verbindung stehen.

In das Sarkoplasma sind mannigfache Körnchen eingelagert, die interstitiellen Körner. Sie bestehen aus Lipoiden (Noll). Diese Körner haben zum Teil eine den Querstreifen entsprechende Anordnung, so daß auch durch sie allein das Bild einer Querstreifung hervorgerufen werden kann. Das ist z. B. beim frischen Herzmuskel der Fall, der überhaupt ein besonders körnerreiches Sarkoplasma hat, das die Querstreifung der Fibrillen ganz verdecken oder undeutlich machen kann.

Die Kerne liegen bei den Säugetieren am Rande dicht unter dem Sarkolemma (Abb. 331). Sie sind von kleinen Anhäufungen meist körnerreichen Sarkoplasmas umgeben. Bei niederen Wirbeltieren liegen die Kerne auch im Innern (siehe auch bei den Muskelspindeln und unter Entwicklung).

<sup>1)</sup> Das würde etwa der alten Annahme von den „Muskelkörperchen“ entsprechen.

eher möglich. Diese Annahme erklärt, warum wir innerhalb der größeren Felder nichts mehr von Sarkoplasma-resten finden und weshalb diese Felder so schwer weiter zu analysieren sind. Der Abstand der Fibrillen voneinander ist bei dieser Annahme ein wechselnder. Es ist nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich, daß sie sich bei der Fixation eng zusammenlagern und miteinander verkleben, da sich nichts „Fixierbares“, d. h. nichts Gerinnbares zwischen ihnen befindet. Will man diese Art der Einlagerung in die Zelle mit einem der üblichen Ausdrücke der Zellmorphologie bezeichnen, so kann man sagen, die Fibrillen seien gruppenweise in Vakuolen eingeschlossen.

Diese Schilderung gilt zunächst nur für den Bau sarkoplasmareicherer Fasern. Wie er sich bei den sarkoplasmaarmen gestaltet, bei denen man auf dem Querschnitt nichts sieht als ein Feld voll eckiger kleinerer Feldchen (Abb. 333), ist vorerst nicht zu sagen. Vielleicht bildet das Sarkoplasma nur eine dünne Hülle und Inseln, in denen die Kerne liegen<sup>1)</sup>, die durch dünne Brücken mehr oder weniger miteinander in Verbindung stehen.

In das Sarkoplasma sind mannigfache Körnchen eingelagert, die inter-

**139. Rote und weiße, trübe und klare Muskelfasern.** Viele Tiere haben verschieden gefärbte Muskeln; die weißen und roten (gekocht oder gebraten, hellen und dunklen) Muskeln vom Huhn sind allbekannt. Auch bei Nagetieren, Raubtieren, beim Schwein ist dieser Unterschied vorhanden. Die verschiedene Färbung beruht auf dem Gehalt an Hämoglobin<sup>1)</sup>, das im Sarkoplasma gelöst ist. Beim Menschen ist die Muskulatur überall dunkelrot. Junge Individuen haben hellere, ältere dunklere Muskeln (Kalb- und Rindfleisch), auch beim Menschen ist das der Fall.

Wichtiger als der Hämoglobingehalt ist die Menge des in den Fasern enthaltenen Sarkoplasmas. Dieses ist meist trüb und so kann man trübe und helle, besser trübe und klare Muskelfasern unterscheiden. Auch beim Menschen ist dieser Unterschied vorhanden, die beiden Faserarten treten aber in den Muskeln gemischt auf. Die Abbildung 325 u. 326 zeigt beide Arten von der Katze im positiven Bild (Dunkelfeld). Der Unterschied, trüb und klar ist dabei vom Ernährungszustand abhängig. Hungernde oder stark arbeitende Tiere verbrauchen die Körnchen des Sarkoplasmas und dadurch können auch die trüben Fasern klar werden, stark gemästete zeigen auch Körnchen im Sarkoplasmaraum, die dann trüb aussehen.

Dem Aussehen der Fasern entspricht auch ein physiologischer Unterschied. Es ist wahrscheinlich, daß die trüben Fasern zu ausdauernder Leistung befähigt sind, die klaren dafür eine größere Kontraktionsgeschwindigkeit besitzen. Augenmuskeln, Kaumuskeln, Zwerchfell bestehen aus trüben Muskelfasern und auch die des Herzens sind von gleicher Beschaffenheit. Da die trüben Fasern immer die hämoglobinreicheren sind, so sind diese Muskeln bei allen Säugetieren rot.

**140. Das Problem der Kontraktion.** Noch nicht völlig geklärt ist die Beziehung zwischen Bau und Leistung der Muskelfaser. Nicht einmal in bezug auf die Veränderung der Querstreifung bei der Kontraktion hat befriedigende Übereinstimmung erzielt werden können. Meist wurden zu diesen Untersuchungen die quergestreiften Fasern der Insekten benutzt, die einmal unter sich, dann auch gegenüber denen der Wirbeltiere erhebliche Verschiedenheiten aufweisen. Es kommt hinzu, daß vielfach fixierte Muskeln untersucht wurden. Beobachtet wurden ferner nicht die auf einen Reiz durch den Nerven hin auftretenden Totalverkürzungen, sondern Kontraktionswellen, die bei isolierten Muskelfasern über diese hinlaufen. Studiert man fixierte Fasern, so hat man im Absterben erstarrte Wellen vor sich. Da an geschädigten Fasern sowohl die Querstreifung, wie auch die Kontraktion von Fall zu Fall wechselnde Bilder ergibt, so sind die Resultate an solchen nur mit großer Vorsicht zu verwerten. Eine neuere Untersuchung (Hürthle 1909), die das Problem unter Berücksichtigung aller Fehlerquellen am lebenden Insektenmuskel (Kolbenwasserkäfer) untersucht, kommt deshalb auch zu anderen Resultaten, als sie der vorwiegend auf den Untersuchungen Engelmanns beruhenden, in der Mehrzahl der Lehrbücher vertretenen Darstellung entspricht.

Das Hauptproblem ist, ob und wie sich die Anteile isotroper und anisotroper Substanz bei der Kontraktion gegeneinander verschieben und ob eine Volumänderung der Fibrillen oder Säulchen erfolgt. Das Ziel der Untersuchung ist, eine Theorie der Substanzverlagerung bei der Kontraktion abzuleiten oder eine solche anderweitig gewonnene doch zu beurteilen, zu stützen oder zu verwerfen. Eine solche Theorie würde das wichtigste Geheimnis des Muskels, nämlich wie er seine Leistung als Motor des Bewegungsapparates vollzieht, betreffen. Sicher ist schon lange nur eines, nämlich daß die Kontraktion ein

<sup>1)</sup> „Myohämatin“, dessen Identität mit dem Hämoglobin nicht sicher ist.

Vorgang ist, der sich ganz innerhalb der Muskelfaser selbst abspielt, da diese ihr Volumen dabei nicht ändert.

Die Resultate Hürthles besagen folgendes: Die anisotropen Fibrillenabschnitte<sup>1)</sup> verkürzen sich auf weniger als  $\frac{1}{2}$  ihrer Länge, die isotropen behalten ihre Länge während der Kontraktion bei. Das Volumen der anisotropen Fibrillenabschnitte bleibt konstant. Über das Volumen der isotropen Abschnitte läßt sich aus dem Grunde nichts aussagen, da sie sich im polarisierten Licht nicht, voneinander sondern lassen, die anisotrope Zone bildet eine dunkle Querbinde ohne Gliederung entsprechend der Fibrillierung. Im ganzen nimmt die dunkle Schicht zu, was aus einem Übertritt von nicht zu den Fibrillen gehöriger Masse aus der anisotropen in die isotrope Zone beruht (Abb. 327). Die Kontraktion beruht also nach Hürthle im wesentlichen auf einer Änderung in der anisotropen Substanz, indem in dieser, ohne Wasseraufnahme oder Abgabe, eine Umlagerung aus der Anordnung der Länge nach in eine solche der Quere nach erfolgt.

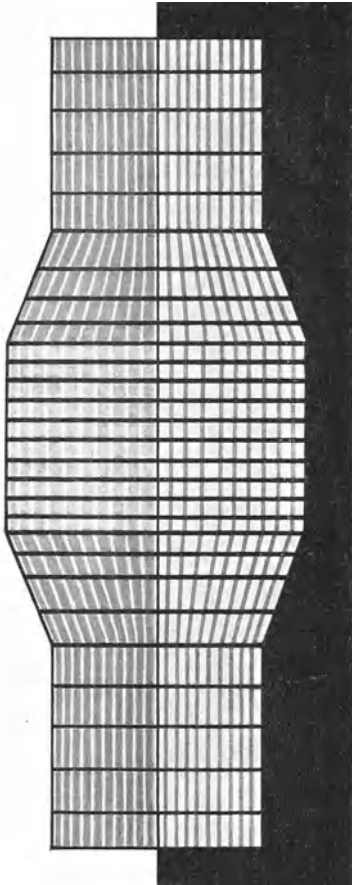


Abb. 327. Schema der Muskelkontraktion des Wasserkäfers, *Hydrophilus piceus*. Nach Hürthle, links im gewöhnlichen, rechts im polarisierten Licht. Die Verdickung ist eine Kontraktion. In dieser sind die anisotropen Säulchen- oder Fibrillenteile kürzer und dicker, die Länge der isotropen Schicht ist sich gleich geblieben.

Die im Mikroskop meist studierte wellenförmige Kontraktion der Muskelfaser kommt beim lebenden unversehrten Wirbeltierkörper nicht vor, nur bei der Entartungsreaktion des in seiner Nervenverbindung gestörten Muskels ist ähnliches als wurmförmige Zuckung bekannt. Auch die Zuckung, selbst die Kontraktion, ist nur ein Spezialfall seiner vom Nerven aus erregten Tätigkeit. Der normale Fall der Einordnung eines Skelettstückes in die Muskulatur ist der, daß dieses in Muskelschlingen eingespannt ist, wie ein Mast in die Haltetaue. Wir gehen davon aus, daß sich das betreffende Glied in Ruhe befindet, d. h. sich nicht bewegt. Dann besteht ein Gleichgewicht aller angreifenden Kräfte, von diesem Gleichgewichtszustand  $\sum R = 0$  hat die Analyse auszugehen<sup>2)</sup>.

Diese Kräfte sind: die Schwere der Teile des Systems selbst, die äußeren, körperfremden Kräfte und der Zug der angreifenden Muskeln. Eine Bewegung erfolgt nun so, daß dieses Gleichgewicht gestört wird und die willkürliche geordnete Bewegung besteht in der geordneten Verschiebung der Zustände in allen angreifenden Muskeln. Dabei kommt es ebenso häufig vor, daß in der sich verlängernden Muskelgruppe die größere

<sup>1)</sup> Im folgenden wird das Problem was Fibrille, was Säulchen ist, nicht weiter berührt, sondern von Fibrillen gesprochen, ohne Rücksicht darüber, um was es sich eigentlich handelt.

<sup>2)</sup> Vgl. auch v. Recklinghausen: Gliedmechanik. Berlin: Julius Springer 1920.

Spannung herrscht. Der einfachste derartige Fall ist das Bücken und das Kopfnicken. Die angespannten Muskeln sind beim Bücken die an der Dorsalseite verlaufenden Muskeln, vom Oberschenkel bis zum Kopf, die den durch die Schwere nach vorn gezogenen Oberkörper festhalten und langsam nach vorn gleiten lassen.

Wir wollen versuchen, eine Vorstellung davon zu gewinnen, was im Muskel bei einer solchen Bewegung vor sich geht. Im Falle des Gleichgewichtes der angreifenden Kräfte wird der innervierte Muskel nur durch in bezug auf ihn äußere Widerstände an einer Formänderung, Kontraktion, gehindert. Die im Muskel herrschende Zugspannung  $\sigma$ , ist also bedingt durch die Summe der die Formänderung im Sinne einer Kontraktion verhindernden Kräfte (Lasten, Schwere, Antagonisten), die sich durch die Last  $P$  ausdrücken lassen.

$\sigma = \frac{P}{Q}$ . Die Innervation  $I$ , d. h. ein vom Zentralnervensystem ausgehender Reiz (dessen Analyse im einzelnen hier gleichgültig ist), bestimmt nun, ob die inneren molekularen Kräfte in jedem Augenblick dieser Querschnittsbelastung die Wage halten, ob sie kleiner oder größer sind. Im ersteren Falle bleibt das System bewegungslos, im zweiten verlängert sich der Muskel, im dritten verkürzt er sich und leistet äußere Arbeit. Jede Behandlung des Muskels als eines mechanisch wirksamen Systems muß von dieser Tatsache ausgehen.

Man hat nun zweierlei zu unterscheiden, die inneren Kräfte, d. h. den elastischen Widerstand des Muskels,  $E$ , und die Länge,  $L$ , die er einnehmen würde, wenn man ihn im gegebenen Falle von seiner Last befreien würde und er, ohne daß sich sonst etwas ändert, diesen inneren Kräften folgen würde.

Histologisch und in bezug auf die Feinstruktur der Teile der Muskelfaser bedeuten diese beiden Größen nun folgendes: In irgend einem Gleichgewichtszustand haben die Teilchen der anisotropen Substanz eine bestimmte Anordnung. Diese Anordnung wird durch die inneren Kräfte aufrecht erhalten. Ist der Muskel innerviert und belastet, herrschen in ihm also Spannungen, so suchen diese Kräfte die bestehende Anordnung nicht nur zu erhalten, sondern zu verändern. Die Kräfte sind auf eine neue Anordnung der Teilchen gerichtet. Das ist aber prinzipiell dasselbe wie die elastischen Kräfte in einem gedehnten elastischen Körper, die dessen Teilchen in die ursprüngliche, dehnungslose Anordnung zurückzubringen streben. Die inneren Kräfte des Muskels können also als dessen momentanen Elastizitätsmodul bezeichnet werden. Ein Reiz oder eine Reizänderung löst nun Veränderungen aus, die das innere Kräftesystem verändern und zwar kann das in zweierlei Weise geschehen, erstens so, daß die Größe der Kräfte, also  $E$ , geändert wird und zweitens, daß die Lage, gegen die diese Kräfte gerichtet sind, eine andere wird. Diese Lage ist aber nichts anderes, als die Größe  $L$  der Elastizitätsformel<sup>1)</sup>. Den Sachverhalt kann man so ausdrücken, daß  $E = f(I)$  ist, das  $L = f(I)$  ist und daß gleichzeitig  $E = f(L)$  sein kann. Im einzelnen diese Probleme zu verfolgen, ist Aufgabe der speziellen Muskelphysiologie.

Welcher Art nun die Umlagerungen bzw. Umlagerungsbestrebungen innerhalb der Faser, also innerhalb der anisotropen Fibrillenstückchen sind, ist unbekannt. Durch die Innervation entsteht in der Faser Milchsäure aus Traubenzucker. Diese Milchsäure ist für die Umlagerung oder richtiger für die Entstehung der umlagernden Kräfte verantwortlich zu machen. Im einzelnen kann auf dieses Problem nicht eingegangen werden. Es soll nur hervorgehoben

<sup>1)</sup> Vgl. S. 163.

werden, daß es überall mit histologischen Vorstellungen über den mikroskopischen Bau der Faser verknüpft ist, daß z. B. die Anordnung der Fibrillen in Vakuolen, wie sie oben vermutungsweise angedeutet wurde, sofort zu mannigfachen weiteren Ausblicken und Problemen führt.

#### 141. Das Sarkolemma und die Verbindung der Muskelfaser mit der Sehne.

Wie wird nun die Änderung im Muskel dem zu bewegenden Skelettstück mitgeteilt? Das kann nur durch eine Vorrichtung geschehen, die weder eine Verzögerung der Übertragung, noch eine Änderung der Kräfte, noch eine Änderung des durch die Verkürzung des Muskels möglichen Ausschlages herbeiführt. Im Wirbeltierkörper kommt also nur die kollagene Faser als Übertragungsmittel in Betracht. Elastische Fasern finden deshalb bei dieser Übertragung

keine Verwendung. Sie finden sich zwar, zuweilen reichlich, in dem Bindegewebe, das den Muskel erfüllt (Perimysium internum), für die Mechanik der Muskelwirkung sind sie bedeutungslos.

Die Art des Zusammenhanges von Sehne und Muskel ist bis in die neueste Zeit umstritten worden. Die ältere Anschauung gründete sich auf Isolationspräparate, die durch Behandlung von Muskelstückchen mit starker Lauge gewonnen wurden und die die Muskelfaserenden als ziemlich unregelmäßige, zuweilen kegelförmige Stümpfe zeigen (Abb. 328). In Betreff der Verbindung von Muskel und Sehne nahm man an, die

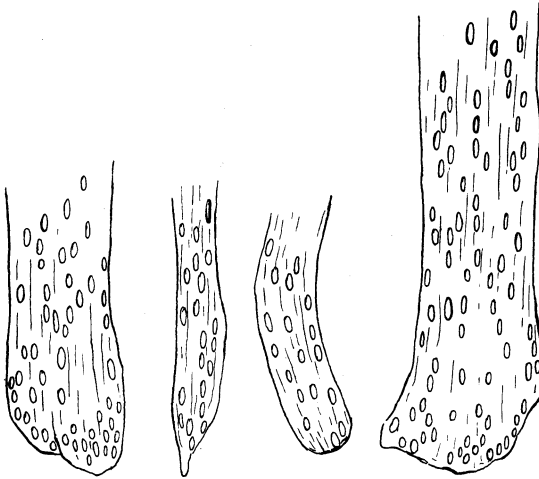


Abb. 328. Enden von Muskelfasern, aus dem *Musc. gastrocnemius* des Frosches durch Isolation in 35<sup>o</sup>/<sub>10</sub>iger Kalilauge dargestellt. P. 136 mal.

Sehnen seien an deren Ende angeklebt durch eine besondere Kittsubstanz. Insbesondere die Endigung der Fasern auf einer schräg zu diesen verlaufenden Sehne stellte man sich in dieser Weise vor<sup>1)</sup>. Dagegen wies O. Schultze auf Präparate hin, die eine unmittelbare Verbindung, einen Übergang von Muskelfibrillen in Sehnenfibrillen innerhalb des Sarkolemmis beweisen sollten. Gegen diese letztere Anschauung wurde mit Recht geltend gemacht (Péterfi, Häggquist u. a.), daß dieser Übergang, zum mindesten in vielen Fällen, eine Täuschung sei, indem an sehr dünnen Schnitten die auf dem Endkegel der Faser liegenden Sehnenfibrillen in das Faserende und in die unmittelbare Fortsetzung der Fibrillen sich dann hineinprojizieren, wenn man einmal durch die Fixierung das Sarkolemma an dieser Stelle unkenntlich macht<sup>2)</sup> und zweitens das Ende der Muskelfasern nicht vollständig ausfärbt.

Es läßt sich zeigen, daß das Sarkolemma die Endkegel der Fasern überall umgibt und bis zum äußersten Ende von Muskelsubstanz erfüllt ist, die an dieser Stelle eine weniger deutliche, aber immerhin erkennbare Querstreifung

<sup>1)</sup> Die Isolation sollte durch die Auflösung der Kittsubstanz erfolgen, in Wirklichkeit wird durch die starke Lauge das Kollagen zerstört.

<sup>2)</sup> Eine Zerstörung des Sarkolemmis erfolgt meines Erachtens nicht, sondern eine starke Schrumpfung.

aufweist. An dieser Stelle liegen auch zahlreiche Kerne (Zuwachsstellen der Faser, Heidenhain). Diese Endkegel stecken nun in Faserhohlkegeln (Abb. 329), die ihnen eng aufliegen und auch am lebenden Objekt zu sehen sind (Abb. 321). Häufig entstehen bei der Fixation der Faser im Ende des Sarkolemmas Falten, in denen die Fibrillen liegen. Das ist auf Querschnitten besonders deutlich. Daraus erklären sich ohne weiteres die festonartigen

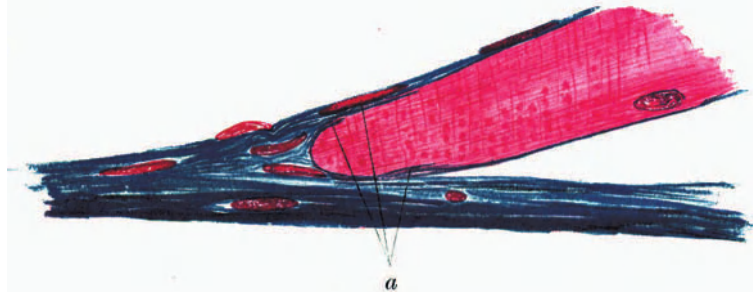


Abb. 329. Sehnenende der Muskelfaser, aus einem Längsschnitt des Musc. subscapularis vom Kaninchen. Azokarmin-Mallory. P. 610 mal. Man sieht das stumpf zulaufende Ende der Faser, das von Fibrillen umgriffen wird. Bei *a* eine feine Fibrillenbündel, die sich auf die Muskelsubstanz projizieren.

Enden der Fasern, aus deren Einkerbungen die kollagenen Fibrillen hervorkommen. Ob daneben innerhalb des den Endkegel einhüllenden Fasermantels noch durchbohrende Fasern vorkommen, mag dahingestellt bleiben.

Aus neueren Untersuchungen (Häggquist u. a.) geht hervor, daß die Zugübertragung von der Muskelfaser auf die Sehne gar nicht am Ende erfolgt, sondern auf dem ganzen Sarkolemm. Die Muskelfaser steckt ihrer ganzen Länge nach in einem Strumpf aus kollagenen Fibrillen, der am Ende in einen Kegel von Fibrillen ausläuft. Innerhalb dieser Fibrillen liegt dann das Ende der Faser, das also gar nicht mechanisch beansprucht ist, sondern wahrscheinlich ein Zuwachsende ist (s. o.). An dem Ende des Strumpfes greift die Last an und jede Änderung der Faser wirkt auf den Strumpf, und zwar erfolgt die Zugübertragung in jedem Muskelquerschnitt, so daß die Kontraktion, die an einer Stelle beginnt, sofort auf den Strumpf übertragen wird. Wenn wir uns den Strumpf aus rhombischen Maschen, nach Art der Abb. 330 bestehend vorstellen, so werden wir wohl das Richtige treffen.

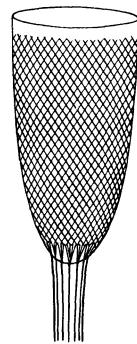


Abb. 330. Der „Fibrillenstumpf“ der Muskelfaser. Schema.

Es sei noch eine Bemerkung über die Wirkung der Formänderung der Muskelfaser gestreift. Man kann sagen, der Muskel wirke nicht durch Verkürzung, sondern durch Verdickung. Das ist in gewisser Weise richtig. Indessen kennen wir die primären intramolekularen oder intermizellaren Kräfte, die die Kontraktion hervorrufen, nicht. Nehmen wir z. B. nach einer Theorie an, es handle sich um Kräfte der Oberflächenspannung, die ellipsoidische Teilchen in kugelige überzuführen streben, so stehen die wirksamen, die Oberfläche verkleinernden Spannungen in der Oberfläche dieser Teilchen parallel der Längsachse der Faser. Für die Betrachtung im ganzen ist diese Frage weniger bedeutungsvoll, da in einem System, das durch elastische Kräfte ohne Volumänderung sich zu verkürzen strebt, ein System von aufeinander senkrechten Spannungen herrscht, Zugspannungen der Länge nach, Druckspannungen der Quere nach. Wenn die Faser sich verkürzt, so wird sie kürzer, dicker und härter. Der Strumpf macht diese Bewegung mit, seine Maschen werden breit und kurz. Um sich die Wirkung eines solchen Strumpfes



verständlich zu machen, denke man den Extensionsverband, den man bei Kindern so anlegt, daß man die gebrochene Extremität in eine Trikotschlauchbinde steckt, und an deren Ende ein Gewicht befestigt. Der Zug an den Maschen in der Längsrichtung bewirkt einen Druck der Quere nach, die den Schlauch am Abrutschen verhindert. Bei der Muskelfaser ist dieses Verhältnis insofern noch einfacher, als der Strumpf an beiden Enden befestigt ist.

Dieser Strumpf wird meistens so beschrieben, daß er mit dem Sarkolemma identisch ist. Unter ihm liegt das Sarkoplasma, das nach außen irgendwie abgegrenzt ist, z. B. durch ein festeres Exoplasma mit einem Oberflächenhäutchen. Das ist das Wahrscheinlichere, da von einer abermaligen besonderen Hülle, einer Membran zwischen dem Inhalt der Faser und dem durch Bindegewebsfärbungen hervorgehobenen Sarkolemma nichts zu sehen ist.

Mit dem Sarkolemma steht der Z-Streifen, die Grundmembran in Verbindung. Auf vielen Präparaten sieht man den Außenkontur der Faser girlandenförmig verlaufen, wobei die Einkerbungen immer dem Z-Streifen entsprechen. Von diesem Streifen wird angenommen (Hägqquist) er bestehe ebenfalls aus Kollagen, also wohl aus einer Art von Sieb aus durchflochtenen feinsten Fibrillen, durch dessen Löcher die Muskelfibrillen hindurchgesteckt sind. Da diese bei der Kontraktion das Sieb mitnehmen, so wird der Muskelzug durch die Grundmembran auf das Sarkolemma übertragen. Die Frage nach der Natur der Grundmembran mag hier unentschieden bleiben; zur Übertragung des Zuges von jeder Stelle des Querschnittes reicht der Strumpf, also das aus einem Geflecht feiner kollagener Fibrillen bestehende Sarkolemma, vollständig aus.

**142. Der Bau des Muskels.** Ein Muskel ist aus vielen Muskelfasern aufgebaut. Durch Bindegewebe wird der Zusammenschluß bewirkt. Wir hatten

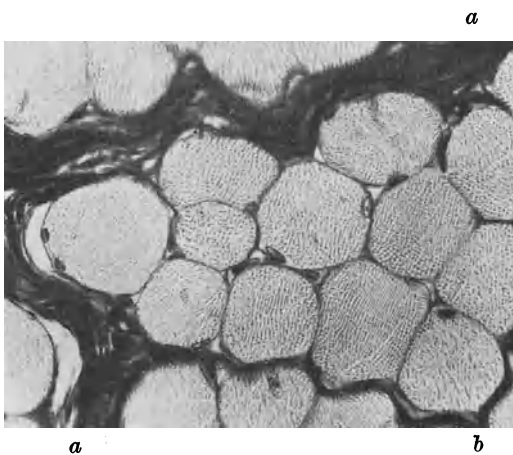


Abb. 331. Gruppe von Muskelfasern im Querschnitt. Aus einem Querschnitt eines *Musc. lumbricalis* vom 6jährigen Kind. Hämatoxylin, van Gieson. Phot. 350 mal. Man sieht zwei derbere (a) und ein feineres (b) Septum des Perimysium internum. Kerne und Sarkolemma der Muskelfasern stellenweise nachgezeichnet.

gesehen, daß die Faser in einem Strumpf aus feinsten kollagenen Fibrillen steckt, dem Sarkolemma. Damit wahrscheinlich in Verbindung steht das Perimysium der einzelnen Muskelfaser, das aus sehr viel größeren Fasern besteht, die besonders bei den Augenmuskeln besonders dick sind. In diesem Gewebe verlaufen die letzten Verzweigungen der Gefäße und Nerven. Gruppen von Fasern sind durch stärkere Lagen von Bindegewebe zusammengefaßt (Abb. 331). Man kann Bündel verschiedener Ordnung unterscheiden, indem die Zusammenfassung zu Gruppen weiter geht und immer größere Bündel entstehen (Abb. 332). Diese Bündelung ist mit bloßem Auge erkennbar, die Fleisch-

fasern sind solche Bündel. Die äußerste Schicht dieses einhüllenden Gewebes heißt das Perimysium externum, die in das Innere des Muskels eindringenden Septen, Perimysium internum. Die Nerven und Gefäße verzweigen sich darin, je nach der Stärke der Septen liegen größere oder kleinere Zweige in ihnen.

Alle diese Bindegewebsschichten gehen bei der Kontraktion des Muskels mit und verändern entsprechend ihre Form. Sie sind aus lockeren

Maschen aufgebaut und elastische Netze sind hineingeflochten. Deren Aufgabe ist vielleicht bei der Erschlaffung des Muskels die richtige Ordnung der Maschen herbeizuführen, wie in das Gewebe eingewebte Gummibänder; im Perimysium der einzelnen Faser sind sie selten.

Gruppenweise werden die Muskeln durch Faszien zusammengehalten (Muskellogen.) Diese machen die Bewegung des Muskels bei der Kontraktion nicht mit, sondern bleiben stehen, sie sind fast überall mit dem Skelett verbunden. Zwischen Faszien und Perimysium ist also eine Verschiebeschicht, eine Schicht ganz lockeren Gewebes angeordnet. Es ist wahrscheinlich, daß es aus verschiedenen Lagen aufgebaut ist, die von außen nach innen in immer stärkerem Maße die Bewegung des Muskels mitmachen, die allerinnersten hängen kontinuierlich mit dem Perimysium zusammen. Man sieht sie am besten an ganz lebensfrischen Gliedmaßen, wenn man aus deren Muskulatur ein Stück mit der Faszie herauschneidet. Verschiebt man nun auf dem Muskel das Fasziestück, so kommt an dessen Schnitt-rändern eine treppenstufenförmige Schichtung des Bindegewebes zum Vorschein. Beim Konservieren, noch mehr beim Einbetten und Schneiden gehen diese feinen Anordnungen verloren und es ist kaum möglich, an Querschnitten Faszie und Perimysium voneinander abzugrenzen (Abb. 332). Zwischen den Muskeln einer Loge liegen ähnliche lockere Verschiebeschichten.

Innerhalb des Muskels kommen besondere Sinnes-

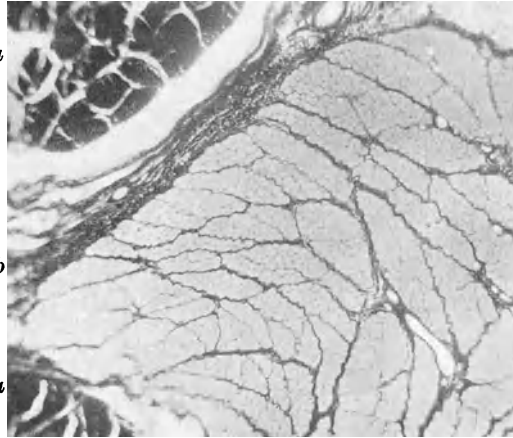


Abb. 332. Dasselbe Objekt und dieselbe Färbung wie Abb. 331. Bündelung der Muskelfasern. *a* Sehnen, *b* Perimysium externum.

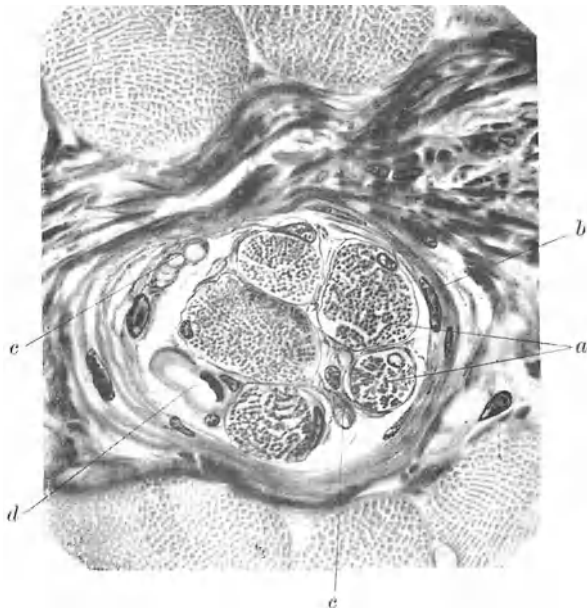


Abb. 333. Dasselbe Objekt wie Abb. 331 und 332. Färbung: Azokarmin-Mallory. Muskelspindel. Phot. 910 mal. *a* Fasern der Spindel, *b* Hülle der Spindel, *c* Schnitte durch in der Spindel verlaufende Nervenfasern, *d* Blutgefäß. Die Teile der Spindel sind überzeichnet, die Muskelfasern am Rande der Abbildung nicht.

organe vor, Gebilde, die wenigstens von der Mehrzahl der Untersucher als etwas Derartiges aufgefaßt werden. Es sind die Muskelspindeln (Abb. 333).

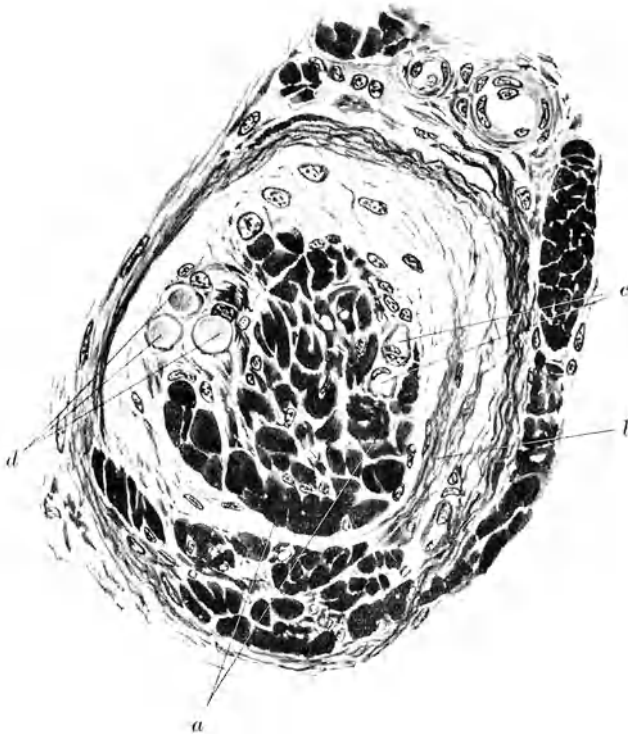


Abb. 334. Sehnenspindel, aus einem Querschnitt des Adductor pollicis vom 6jährigen Kinde. Azokarmin-Mallory. P. 660 mal. *a* Sehnenfasern der Spindel, *b* Hülle, *c* Gefäße, *d* Nervenfasern.

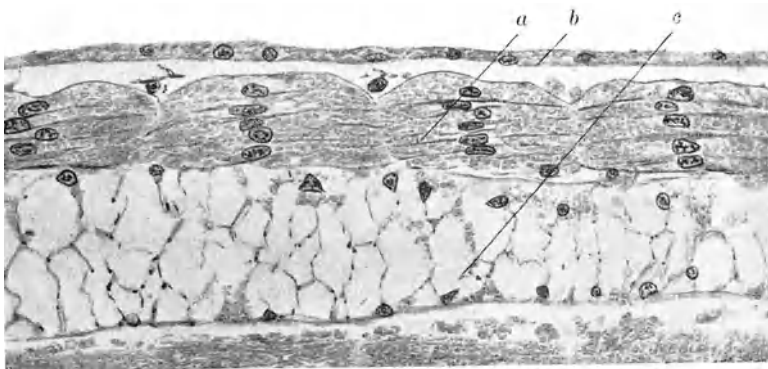


Abb. 335. Entwicklung der Rumpfmuskulatur, Frontalschnitt durch eine Larve von Bombyx mori von 4 mm Kopf-After-Länge. *a* Myotome, Myoblasten einkernig, *b* Ektoderm, *c* Chorda dorsalis. Phot. 140 mal, überzeichnet.

Sie sind dem Namen entsprechend geformte Gebilde, von einer derben Bindegewebshülle umschlossen. In dieser liegt eine Gruppe von Muskelfasern, dünner

und sarkoplasmareicher als die des Muskels selber. Die Kerne liegen bei ihnen häufig im Innern der Fasern. Blutgefäße sind im Innern der Spindel reichlich vorhanden. Eine besondere Anordnung zeigen die Nerven, weshalb man

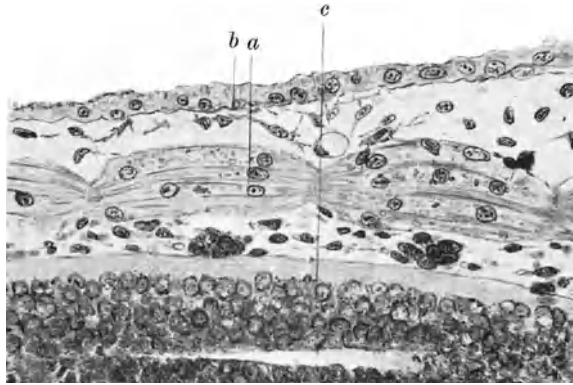


Abb. 336. Entwicklung der Rumpfmuskulatur, Frontalschnitt durch eine Larve von *Rana esculenta*, 6,6 mm Länge (total). *a* Myotome, Myoblasten mehrkernig und mit Myofibrillen, *b* Ektoderm, *c* Rückenmark (Phot. 150 mal überzeichnet).

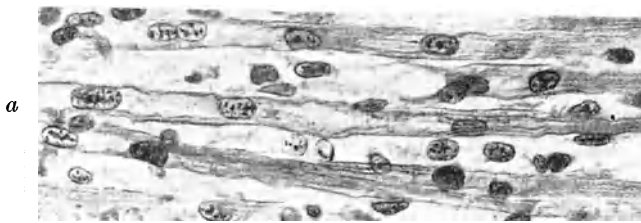


Abb. 337. Fasern des *Musc. transversus linguae* eines Katzenfötus von 6 cm Länge, Eisenhämatoxylin. Phot. 470 mal. Einzelne Kerne sind überzeichnet. Bei *a* Faser, an der das Sarkoplasma mit den Kernen, umgeben vom Myofibrillenmantel, erkennbar ist.

den Organen die Rolle als Sinnesorgane zuspricht (Näheres siehe beim Nervensystem).

Entsprechend gebaut sind die Sehnenspindeln (Abb. 334). Eine Gruppe von Sehnenfasern ist dicht am Muskelansatz von einer Hülle umschlossen. Nerven und Blutgefäße finden sich innerhalb der Hülle. Über die Endigungsweise der Nerven siehe ebenfalls beim Nervensystem.

**143. Entwicklung der Muskelfasern.** Die Quelle der quergestreiften Muskelfasern sind Myotom und Mesenchym. Die Zellen der Myotome, die Myoblasten, sind langgestreckte Gebilde. Jedes Myotom ist vom anderen durch das Myoseptum, eine Schicht embryonalen Bindegewebes getrennt (Abb. 335). In den Myoblasten teilen sich die Kerne, ohne daß sich Zellteilungen anschließen (Abb. 336). So wird der Myoblast vielkernig und immer länger. Er entwickelt Myofibrillen, die vielfach anfangs in der Peripherie

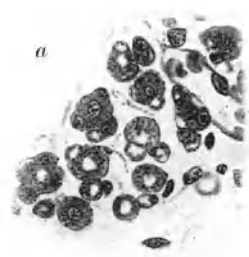


Abb. 338. Aus dem Querschnitt des *Musc. genioglossus* eines Katzenfötus von 6 cm Länge, Azokarmin-Mallory. Phot. 430 mal, überzeichnet. Bei *a* Querschnitt mit Seitensprossen, Längsspaltung einer Faser.

liegen, so daß ein Myofibrillenmantel entsteht (Abb. 337). Dabei sollen Plastosomen beteiligt sein. Die junge Faser soll anfangs eines Sarkolemmas entbehren, auch wenn bereits Bewegungen durch sie ausgeführt werden. Dies Verhalten spricht einmal für die Natur des Sarkolemmas als aus kollagenen Fibrillen bestehend, es wird auch als Beweis für eine unmittelbare Verbindung von Muskel- und Sehnenfibrillen angeführt. Indessen muß darauf hingewiesen werden, daß bei den geringen mechanischen Anforderungen, die diese Stadien stellen (geringe Querschnittsbelastungen), die einfachen protoplasmatischen Verklebungen, die den ganzen Embryonalkörper zusammenhalten, völlig genügen, um den mechanischen Effekt der Muskelkontraktion zu erklären. Die Vermehrung der Muskelfaser geschieht durch Längsspaltung (Abb. 338).



Abb. 339. Längsschnitt durch die Herzmuskulatur vom Erwachsenen. Hämatoxylin, Tiazinrot. Phot. 205 mal. *a* Kern, im fibrillenfreien Raum, *b* Querlinien, *c* Gewebe zwischen den Fasern mit Kapillaren.

Die Kerne liegen an der jungen Faser zunächst im Innern, innerhalb des Fibrillenmantels. Später wandern sie an die Peripherie und die Kerne im Innern verschwinden.

**144. Die Herzmuskulatur.** Auch die Herzmuskulatur ist quergestreift. Das Phänomen ist von derselben Art wie bei der Skelettmuskelfaser: Isotrope, anisotrope Schicht, Z- und M-Streifen, Anheftung des Z-Streifens an das Sarkolemm. Alle Probleme, die wir bei der Skelettmuskelfaser über die Querstreifung, über die Fibrillierung, die Kontraktion erörtert haben, gelten für die Herzmuskulatur in ganz derselben Weise.

Die Herzmuskulatur ist stets trüb, körnchenreich und bei allen Wirbeltieren rot gefärbt. Im Alter wird diese Farbe bräunlich, was von eingelagerten Körnchen herrührt.

Die Herzmuskulatur bildet eine kompakte zusammenhängende Masse. Wir hatten schon die Frage erörtert, ob sie als ein zusammenhängendes Synzytium oder als aus Einzelzellen zusammengesetzt aufzufassen sei (s. S. 66).

Legt man einen Schnitt durch die Herzwand, so erkennt man eine undeutliche grobe Faserung. Mit dem Mikroskop erweist sie sich zusammengesetzt aus

zahlreichen zylindrischen Gebilden, die sich verzweigen und miteinander in Verbindung treten, so daß ein Netz entsteht (Abb. 339). Dieses Netz hat an manchen Stellen weite, an anderen enge, innen langgestreckte Maschen, an der Innenfläche, unter dem Endokard verschwinden die Maschen und es finden sich Lamellen mit schmalen Schlitzten (Abb. 341). Die netzförmige Anordnung

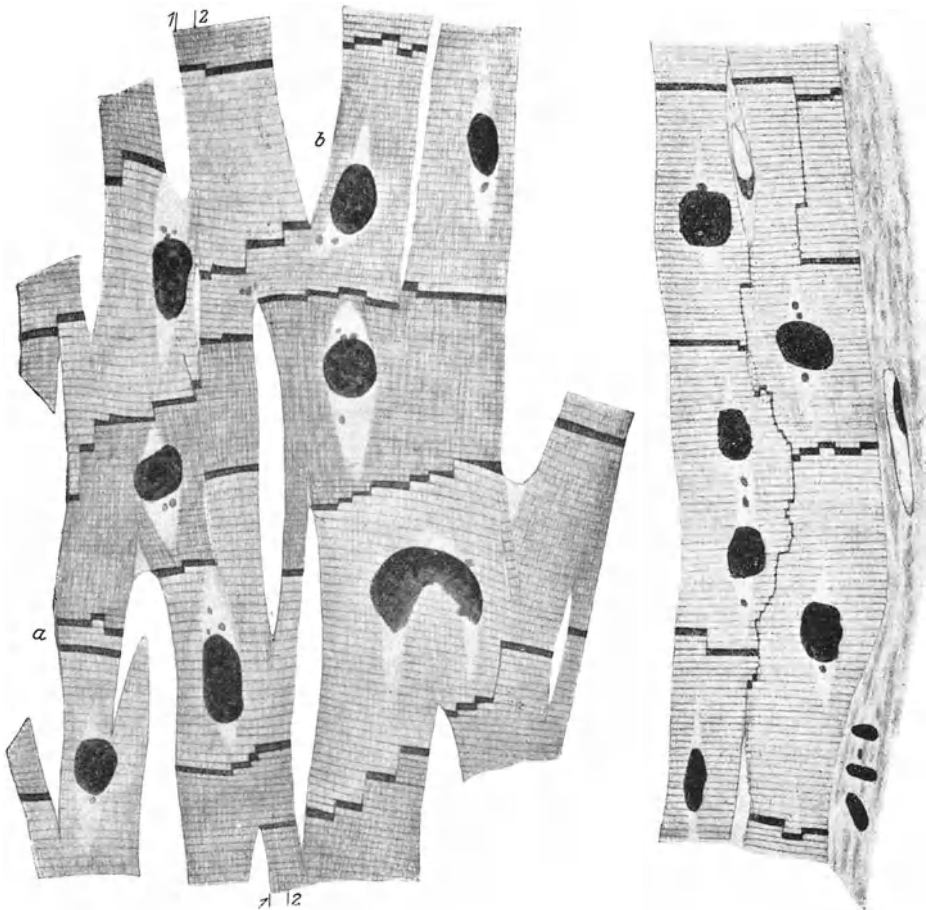


Abb. 340.

Abb. 341.

Abb. 340 und 341. Herzmuskel vom Menschen im Längsschnitt, nach Zimmermann-Palczewska 1910. Abb. 340. Aus der Ventrikelwand eines 27jährigen Mannes. Phot. 1500 mal. Segmente, die mit Zacken ineinandergreifen, *b* Segment mit großem Fortsatz zwischen anderen Segmenten. 1—2 und 2—2 bezeichnet einen Schnitt, der, senkrecht zur Zeichnung das Objekt ebenfalls der Länge nach trifft, dieser würde vom Segment *b* ein Stück nach Art der Stelle *a* zeigen. Abb. 340. Plattenartige Aneinanderfügung der Segmente.

ist besonders an frischen Doppelmesserschnitten gut zu sehen, wenn man diese durch leichten Druck auseinanderzerrt.

Die Myofibrillen laufen der Länge nach durch die Maschen, die Kerne liegen im Innern und sind von fibrillenfreiem Sarkoplasma umgeben. Hier liegen auch die oben erwähnten gelben Körnchen.

Die Maschen des Netzwerkes werden von einer Zeichnung durchsetzt. Quer zu ihnen, also parallel der Querstreifung, verlaufen Linien, Querlinien,

Kittlinien, Schaltstücke, Glanzstreifen genannt. Der letztere Name rührt von ihrem Aussehen am frischen Präparat her. Sie sind etwas dünner, als eine Periode der Querstreifung. Diese beginnt an ihnen, so daß die beiden Seiten des Streifens an Stelle eines Z-Streifens stehen. Am geschnittenen und gefärbten Präparat erkennt man oft eine treppenförmige Anordnung des Streifens. Die Streifen grenzen im Netz Segmente ab, die „Herzmuskelzellen“. Jedes Segment enthält einen, zwei oder mehr Kerne und greift mit Fortsätzen und Zacken in die Nachbarsegmente ein (Abb. 340). Bei der Behandlung mit starker (35%iger) Lauge zerfällt der Herzmuskel in die Segmente (Abb. 342). Es sind in den Präparaten jedoch auch kleinere und größere Bruchstücke zu beobachten, die Begrenzung der Bruchstücke durch Treppenlinien ist jedoch häufig.

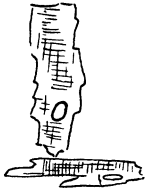


Abb. 342. Bruchstücke der Herzmuskulatur an der Herzkammer einer Maus; isoliert mit 35% Kalilauge. P. 200 mal.

Was die Querlinien sind, bleibt zweifelhaft. Manche (v. Ebner und Schüler) faßten sie als Kontraktionserscheinungen des absterbenden Muskels auf, andere als eine besondere Substanz, mittels derer die einzelnen Zellen zusammenhängen. Jedoch geht die Fibrillierung durch sie hindurch. Vielleicht handelt es sich um Zuwachsstellen (Heidenhain).

Auf dem Querschnitt der Netzfäden (Abb. 343) sieht man die Kerne in der Mitte, umgeben von den fibrillenfreien Räumen, oft diese, ohne daß der Kern getroffen ist. Die Felderung (Cohnheimsche Felderung) ist stets deutlich und bei verschiedenen Tieren in kennzeichnender Weise verschieden. Beim Menschen zeigt sie das abgebildete unregelmäßige Aussehen.

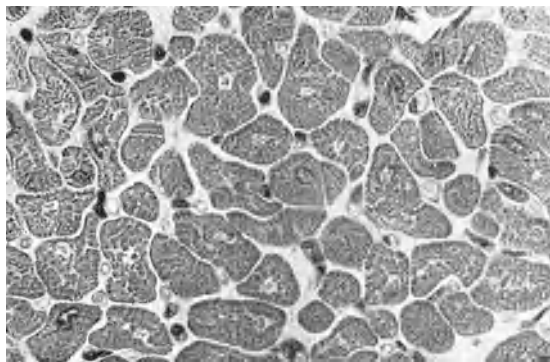


Abb. 343. Herzmuskel quer vom Erwachsenen. Hämatoxylin-Eosin. Phot. 430 mal.

Daß die Herzmuskulatur ein Sarkolemm besitzt, ist mehrfach bestritten worden. Es gelingt jedenfalls nicht, jenes für die Skelettmuskulatur charakteristische Bild zu erzeugen (Abb. 318). Durch geeignete Färbungen läßt sich aber eine Hülle nachweisen, die auch die Girlandenform und den Zusammenhang mit den Z-Streifen zeigt.

An den Gefäßostien, dem Annulus fibrosus und an den Chordae tendineae endet das Netz offen, sonst hängt es überall in sich zusammen. An den erwähnten Stellen findet man zugespitzte Enden, z. B. auch bei Laugenpräparaten der Papillarmuskeln. Über besondere Zusammenhänge mit dem Bindegewebe ist

nichts bekannt. Weitere organisatorische Einzelheiten und besondere Organe besprechen wir beim Gefäßsystem.

Der Herzmuskel entwickelt sich aus einem Netz von Zellen, die vom viszeralen Blatt des Mesoderms stammen, das dem zuerst allein vorhandenen Endothelschlauch anliegt (myoepikardialer Mantel). Dieses Netz wird als Synzytium beschrieben, indem Myofibrillen auftreten. Der Endothelschlauch hat bis dahin die Herztätigkeit allein geleistet, er ist kontraktile.

Literatur über die Muskulatur. Siehe die Hand- und Lehrbücher der Physiologie z. B. Nagel: Handb. d. Physiol. d. Menschen. Bd. 4. 1909 (L.); ferner 1. Heidenhain: Struktur der kontraktiven Materie. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 8. 1898; Bd. 10. 1900 (L!). — 2. Henneberg: Das Bindegewebe in der glatten Muskulatur usw. *Anat. Hefte* Bd. 44. 1900. — 3. Grützner: Die glatten Muskeln. Asher-Spiro: *Ergebn. d. Physiol.* Bd. 3, 2. Abt. 1904 (L!). — 4. Hürthle: Über die Struktur der quergestreiften Muskelfasern von *Hydrophilus piceus* in ruhendem und tätigem Zustand. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 126. 1909 (L.). — 5. Biedermann: Physiologie der irritablen Substanzen. Asher-Spiro: *Ergebn. d. Physiol.* Bd. 8. 1909 (L!). — 6. Zimmermann, Palczewska und Werner: Bau der Herzmuskulatur. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 75. 1910 (L.). — 7. Heidenhain: Plasma und Zelle. 2. Lief. Jena 1911 (L!). — 8. Grasmann: Über die fibrilläre Struktur des Sarkolemm. *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. 29. 1912. — 9. Schulze, O.: Über den direkten Zusammenhang von Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 79. 1912. — 10. Noll: Mikroskopischer Nachweis der Protoplasmalipide, insbesondere des Muskelgewebes. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1913 (L.). — 11. Péterfi: Untersuchungen über die Beziehungen der Myofibrillen zu den Sehnenfibrillen. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 83. 1913 (L.). — 12. Stübel: Mikroskop. wahrnehmbare Veränderungen des quergestreiften Muskels. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 180. 1920 (L.). — 13. Häggquist: Verschiedene Arbeiten über Sarkolemm und die Muskel-Sehnenverbindung. *Anat. Anz.* Bd. 52. 1920. S. 389, *Verhandl. d. anat. Ges.* 1920 ebenda, *Anat. Anz.* Bd. 53, S. 81 u. 273. 1920 (L.). — 14. Carey: Experimental transformation of smooth bladder muscle of the dog histologically, into crosstriated muscle. *Americ. Journ. of Physiol.* Vol. 58. p. 182. 1921. — 15. Hürthle und Wachholder: Struktur der Herzmuskelfasern. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 194. 1922 (L.). — 16. Stübel: Histophysiologie. *Jahresber. über d. ges. Physiol.* 1. 1920.



Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

## Vierter Abschnitt.

**Organe des Stoffverkehrs.****Das Gefäßsystem.**

**145. Rolle des Stoffverkehrs im Körper.** Wir hatten früher (S. 73) auseinandergesetzt, wie durch zwei Mittel die Teile des tierischen Körpers zu einem einheitlich funktionierenden Ganzen zusammengeschweißt werden. An das eine der beiden, das Nervensystem, ist nur ein Teil des Körpers angeschlossen. Vom Säftestrom wird jede Körperzelle erreicht. Einen wichtigen Teil dieses Systems strömender Flüssigkeiten hatten wir schon kennen gelernt, die Gewebsflüssigkeit, die einen wesentlichen Teil der Grundsubstanz des interstitiellen Gewebes bildet (S. 153) und mit der allein ein großer Teil der Zellen in unmittelbarem Stoffverkehr steht. Bei niedrig organisierten, dabei kleinen und durch Muskulatur im ganzen beweglichen Tieren, z. B. vielen Würmern, wird die Gewebsflüssigkeit durch die Bewegungen des Körpers in den Gewebelücken umhergetrieben. Bei anderen, z. B. Schnecken und Insekten, ist ein Bewegungsapparat, ein Herz vorhanden, mit Ventilen und einem Röhrensystem, das die Flüssigkeit in vollkommener Weise bewegt und den einzelnen Körperteilen zuführt, wo sie sich jedoch wieder aus den offen endigenden Röhren in die Lückensysteme des Gewebes ergießt.

Bei den Wirbeltieren ist ein geschlossenes Gefäßsystem vorhanden und die darin zirkulierende Flüssigkeit, das Blut, ergießt sich nirgends unmittelbar in die Lückensysteme des interstitiellen Gewebes <sup>1)</sup>. Die Wand eines bestimmten Teiles des Gefäßsystems wird so für den Stoffverkehr im Körper von besonderer Bedeutung, da alles, was vom Blute aus die Zellen erreichen soll, durch diese Wand hindurch treten muß.

Neben der Erhaltung des Stoffwechsels, der Versorgung des Gewebes mit Wasser, Ionen, Sauerstoff, Nahrungs- und sonstigen Stoffen und der Abfuhr der Stoffwechselendprodukte kommt dem Säftestrom im Körper noch eine weitere Aufgabe zu. Gewisse Stoffe, die im Blute zirkulieren und an die Zellen herangelangen, haben regulierende Wirkung, sie sind anregend, hemmend, auslösend, steuernd. Solche Stoffe sind vorzüglich die Hormone, an das Blut abgegebene Körper, die in zahlreichen Organen gebildet werden. Der Betrieb des Körpers wird durch sie reguliert, und der Stoffverkehr unterstützt so das Nervensystem; die Regulierung der Erhaltung und des Aufbaues des Körpergefüges fällt jedoch vorwiegend dem Stoffverkehr zu und vor allem das Wachstum der verschiedenen Körperteile wird durch Hormone geregelt.

**146. Entwicklung des Gefäßsystems.** Das Mittel des Stoffstromes im menschlichen Körper ist die geschlossene Blutbahn. Dem Blutgefäßsystem ist das Lymphgefäßsystem angeschlossen, das jedoch nur in einer Richtung, von den Organen fort, die in ihm enthaltene Flüssigkeit, die Lymphe, leitet und sie dem Blutkreislauf zuführt.

Bei allen Amnioten entstehen die ersten Gefäße außerhalb der Embryonalanlage auf dem Dottersack, im Mesoderm. Ihre Herkunft aus dem letzteren wird von den meisten Untersuchern angenommen. Es entstehen Zellhaufen und -Stränge, die bald ein Netzwerk bilden, der Angioblast. Schon sehr bald ist ein Zuwachs zu dieser Anlage aus dem Mesoderm abgeschlossen und die weitere Ausbreitung erfolgt nur durch Auswachsen dieser Anlage. Die

<sup>1)</sup> S. jedoch Milz.

neuentstandenen Gefäße wachsen in die Embryonalanlage ein. Es ist sehr wahrscheinlich, daß ihnen hier eine an Ort und Stelle entstandene Anlage entgegenkommt und sich mit ihnen verbindet. Hierzu gehört vor allem die Grundlage des Herzens, die aus einer Gruppe von Zellen zwischen Entoderm und Mesoderm im hinteren Kopfabschnitt entsteht, wo sie sich aus dem Verbands des Mesoderms gelöst haben. Aus dieser Herzanlage wachsen (wahrscheinlich) die Kopfgefäße aus, die sich in der Aorta descendens mit den Dottersackgefäßen verbinden. Der Treffpunkt der extra- und intraembryonalen Teile ist nur ungenau bekannt, es ist naheliegend, anzunehmen, daß hier die verschiedenen Ordnungen, Familien und Arten der Amnioten Unterschiede zeigen.

Noch mehr umstritten ist die Entstehung des Lymphgefäßsystems. Die Anschauung, daß es in allen seinen Teilen durch Auswachsen aus dem Venensystem entstehe (F. S. Sabin), hat nicht überall Anerkennung gefunden. (Näheres s. Lymphgefäße.) Es muß als Nebenapparat zum Blutgefäßsystem betrachtet werden.

Ein Endothelrohr bildet die erste Anlage und die bleibende Grundlage aller Gefäße. Es entsteht aus dem Angioblast. Es gibt im Körper keine Blut- oder Lymphgefäße ohne ein solches Endothel; der Begriff der offenen oder geschlossenen Gefäßbahn hängt am ununterbrochenen Zusammenhang des Endothelrohres. Bei der Entwicklung und Neubildung von Gefäßen geht das Endothel voran, und wo immer sich Blutgefäße finden, sind sie durch Auswachsen des vorhandenen Gefäßendothels entstanden. Das gilt für das ganze embryonale und postembryonale Leben, für Regeneration und Wundheilung.

Der Angioblast einschließlich der Anlage des Herzens und der Kopfarterien ist also ein Primitivorgan mit einer typischen Potenzfunktion, ganz ähnlich wie die Potenz, Nervengewebe zu bilden, auf die Zellen des Medullarrohres und dessen Abkömmlinge beschränkt ist.

Das Gefäßsystem gliedert sich in Herz, Arterien, Venen, Kapillaren. Nur bei den letzteren bleibt der anfänglich allen Gefäßen gleiche Bau eines einfachen Endothelrohres bestehen. Bei den übrigen Abschnitten treten neue Wandbestandteile hinzu, die an Masse das ursprünglich allein vorhandene Endothel bedeutend überwiegen. Sie entstammen dem umgebenden, an Ort und Stelle befindlichen Mesenchym. Hier liegt ein interessantes entwicklungsmechanisches Problem vor. Wenn auch durch die ererbte Entstehungsregel des Organismus Art und Ort des einzelnen Gefäßes vorgeschrieben ist, so besteht in den Einzelheiten der Lagerung und der Astfolge doch eine sehr große Variabilität. Das Mesenchym des Ortes, an dem sich ein Gefäß entwickelt, liefert, außer dem Endothel, sämtliche Teile seiner Wand, und es ist unmöglich der einzelne, örtlich und der Art des Gefäßes nach, bestimmte Fall in der ererbten Entstehungsregel vorgesehen. Das Endothel zwingt sozusagen das Mesenchym jedesmal ad hoc in seinen Dienst, und wir sind zu dieser Annahme um so mehr berechtigt, als bei Regenerationen und Neubildungen Gefäße neu entstehen. Dabei bilden sich sowohl Endothelschläuche völlig neu, wie sich auch kapillare Gefäßstrecken in Arterien und Venen umwandeln. Bei diesem Ausbau der Gefäßwand wirkt die Belastung durch das in ihnen strömende Blut entscheidend mit. Auch dabei kann die Belastung nur als Reiz wirken (s. S. 107), der an einem Gewebe angreift, das dieser Belastung widersteht, denn sonst würde bei der ersten vollen Belastung das ganze Gefüge alsbald zerstört. Belastung (z. B. durch den Blutdruck) und Ausbau der Wand müssen sich also gleichzeitig und gleichsinnig ändern. Das gilt zunächst für das passiv-mechanische Gewebe. Die Beteiligung der Muskulatur am Gefüge der Wand bleibt auf diese Weise überhaupt unerklärt. Wie wir noch genauer zu betrachten haben werden, greift sie variierend und regulierend in die hydrodynamischen Verhältnisse des Blutstromes ein. Sie kann also nicht durch mechanische Bedingungen bestimmt werden, die sie selbst ihrerseits in ihrer Besonderheit erst herbeiführt. Ebenso wenig sind Einrichtungen, wie die Klappen der Venen, aus der Mechanik der Gefäße erklärbar. Ganz allgemein gilt, daß als Ursache für das Gefüge des Organismus niemals das eingeführt werden kann, was erst vorhanden und möglich ist, wenn das Gefüge besteht. Daß ohne die Belastung durch das strömende Blut jedoch wiederum ein vollständiger Ausbau der Gefäßwand nicht zustande kommt, beweisen Experimente von J. Loeb, der Fischembryonen in KCN haltigem Wasser aufzog. Unter der Einwirkung dieses giftigen Körpers unterbleibt ein Kreislauf und die Gefäße der

betreffenden Tiere bleiben auf dem Stadium eines Endothelrohres stehen. Auch wird beobachtet, daß in Arterien transplantierte Stücke von Venen sich entsprechend umwandeln und in ihrem Bau sich dem der Arterie, in die sie versetzt wurden, angleichen.

**147. Die Kapillaren.** Die Kapillaren (Haargefäße) müssen als der wichtigste Teil des Gefäßsystems bezeichnet werden, denn in ihm vollzieht sich der Verkehr zwischen Blut und Geweben, dessentwillen die ganze Einrichtung des Blutkreislaufes überhaupt besteht. Alle übrigen Teile sind also Hilfseinrichtungen dieses Abschnittes und wir fassen sie als die zu- und ableitenden Gefäßstrecken zusammen. Der Bau der Kapillaren ist morphologisch einfach. Sie bestehen aus glashellen Schläuchen von Endothelzellen. Dünne Kapillaren zeigen die Kerne der Zellen abwechselnd stehend und dementsprechend ist auch die Anordnung der Zellen. Dabei begrenzen meist nur zwei Zellen einen Querschnitt. Dickere Kapillaren zeigen mehr Zellen im Querschnitt (Abb. 344 und 345).

Die Zellgrenzen der Kapillarendothelien sind weder im Leben noch an den mit den gewöhnlichen Fixations-Färbungsmitteln hergestellten Präparaten zu erkennen. Sie werden sichtbar, wenn Lösungen von  $\text{AgNO}_3$  in die Kapillare eingespritzt werden. Sie gleichen darin den Platteneithelien (Endothelien) der serösen Höhlen und denen der Lunge, deren Umgrenzung ebenfalls auf diese Weise sichtbar gemacht werden kann. In den Kapillaren der Leber und der Nierenglomeruli (nach v. Ebner und K. W. Zimmermann) gelingt es auch mit  $\text{AgNO}_3$  nicht, Zellgrenzen darzustellen.

Es ist nicht sicher, ob es Kapillaren gibt, bei denen größere Strecken des Rohres nur von einer Zelle umschlossen werden. Die erste Entstehung neuer Kapillarschlingen läßt diese Möglichkeit zu. Sie entstehen, indem ein zunächst solider Fortsatz einer das Kapillarlumen begrenzenden Zelle auswächst (Abb. 346). Wahrscheinlich durch mitotische Teilung aus dieser einen Zelle entsteht eine Zellreihe. Sie vereinigt sich mit einer gleichen Zellreihe, die ihr aus einem anderen Gefäß entgegenwächst. In der Kette entsteht dann ein Kanal, den ihre Glieder umschließen und begrenzen. Durch Hinzutreten von Teilen des umgebenden Wandgewebes, die Muskelzellen und andere Teile der Wand liefern (s. später), können sich Kapillaren zu Arterien und Venen umwandeln. Neubildung von Kapillaren und ganzen kleinen Gefäßbezirken findet im Körper bei allen Neu- und Umbildungsvorgängen statt, z. B. bei der Ablagerung umfangreicherer Fettmengen in den verschiedenen Organen (s. S. 181). Die Fettläppchen besitzen ein eigenes Kapillarnetz mit zu- und abführenden kleinen Arterien und Venen, die vor Ablagerung des Fettes nicht vorhanden waren (Abb. 182). Nach Verschwinden eines solchen Fettpolsters bildet sich das Gefäßnetz zurück. Die zu- und abnehmenden Fettmassen sind die augenfälligsten Bewegungen von Gewebsmassen im Körper. Bei den mannigfachen Regenerationen und Heilungen, die sich im Leben jedes Individuums ereignen, also zu den normalen Vorkommnissen des Lebensablaufes gerechnet werden müssen, sind Gefäßneu- und -Umbildungen immer beteiligt. Die Rückbildung von Kapillarnetzen zeigt eine Umwandlung in Netze von Zellen, die dann degenerieren, absterben und verschwinden.

Von manchen Autoren wird eine „strukturlose“, d. h. optisch homogene Grundmembran beschrieben, die die Endothelzellen außen umgeben soll. Wahrscheinlich handelt es sich in einigen Fällen um feine kollagene Fibrillen des umgebenden Gewebes, die den Endothelien außen anliegen. In anderen Fällen sind es wohl nur optische Erscheinungen an der Grenze verschieden brechender Substanzen, die eine solche Membran vortäuschen, oder gar Öffnungsbilder der Eintrittspupille des optischen Systems, die z. B. auch Fetttropfen und andere stark lichtbrechende Körperchen umrandet erscheinen lassen (s. S. 13). Eine geschlossene Haut von irgendwelcher mechanischen Funktion ist nicht wahrscheinlich, da jederzeit weiße Blutkörperchen zwischen den Endothelien

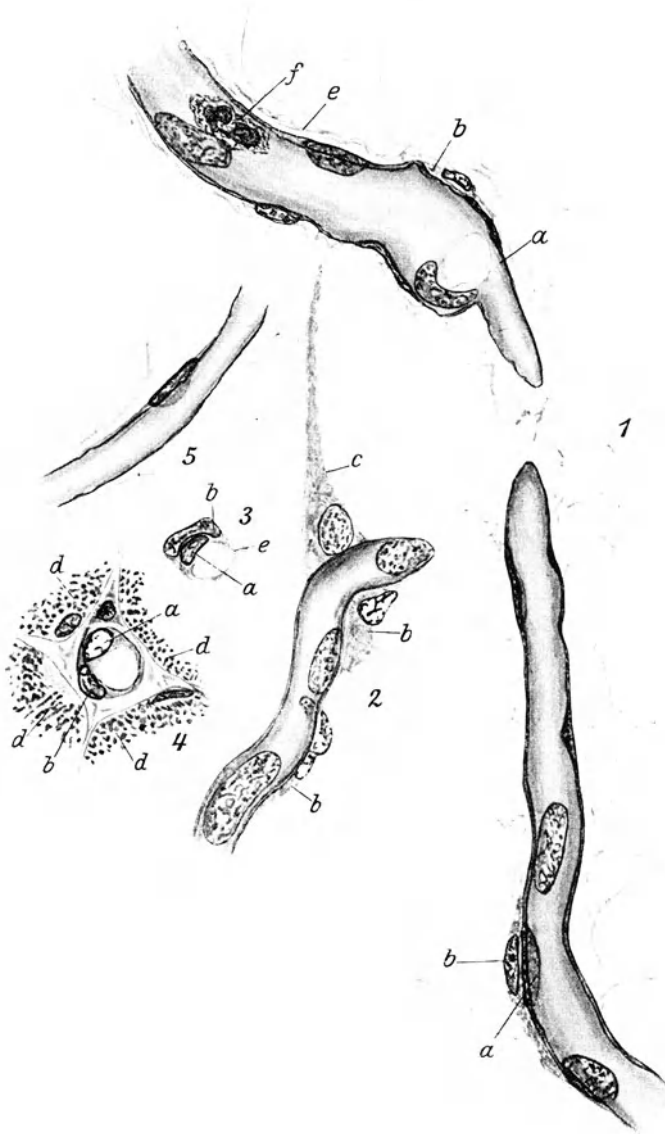


Abb. 344. Kapillaren aus der Hand eines 6jährigen Kindes<sup>1)</sup>. P. gez. 750  $\times$ . 1, 2, 5 Aus dem Fett des Unterhautbindegewebes der Hohlhand. Schnittpräparate, mit Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure gefärbt. 1. Kapillare (b) in kleinste Vene (a) einmündend. 2. Kapillare mit Sproß (?). 5. Kleine Kapillarstrecke in der Mitte halbiert, so daß man in das rinnenförmige Stück hineinsieht. 3, 4. Kapillarquerschnitte aus einem Muskelquerschnitt. Musculus lumbricalis. a Kapillarwand mit Kernen, b Perizyten oder Eberth-Rougettsche Zellen. c Kapillarsproß, d Muskelfasern, f Leukozyt im Innern des Gefäßes.

<sup>1)</sup> Das Objekt hat zu zahlreichen Präparaten für Abbildungen dieses Buches gedient. Es handelt sich um den von der Straßenbahn abgefahrenen Unterarm mit Hand eines 6jährigen Mädchens, der alsbald in die Heidelberger Anatomie eingeliefert wurde und von Prof. Elze mit 1 Teil Formol auf 9 Teile 96% Alkohol injiziert wurde. Der Erhaltungszustand ist von seltener Güte. Im folgenden wird dies Objekt nur unter „6jähriges Kind“ aufgeführt werden.

hindurch das Gefäß verlassen können. (Bei Entzündungen in reichlichem Maße.) Auch eine Rückwanderung ist möglich. Jedenfalls findet ein Verkehr von Wanderzellen zwischen Blut- und Bindegewebe statt. Bei stärkeren Schädigungen verlassen auch die nicht mit eigener Beweglichkeit begabten roten Blutkörperchen auf gleichem Wege die Blutbahn (Diapedese). Eine „Grundmembran“ würde das Verständnis dieser Vorgänge durchaus erschweren.

Den Kapillaren sitzen außen stets — allerdings in wechselnden Abständen — Zellen an. An verschiedenen Stellen sind die Kapillaren also verschieden dicht damit besetzt. Es sind die Eberth-Rougetschen Zellen oder Perizyten (K. W. Zimmermann). (Abb. 344, 347.) Der Leib dieser Zellen ist nur an günstigen Stellen, nämlich dort, wo er sich von dem umgebenden Bindegewebe deutlich abhebt, leicht zu beobachten. Sonst erkennt man nur die Kerne. Die Gestalt des Zellleibes ist sehr wechselnd. Er umgreift handartig die Kapillaren, kann sich aber auch teilweise von der Wand entfernen. Diese Zellen werden von vielen Beobachtern für die Kontraktionserscheinungen der Kapillaren verantwortlich gemacht. Von anderen (Marchand) werden sie für Bindegewebszellen gehalten, die den Kapillaren anliegen und als Phagozyten bei verschiedenen pathologischen Vorgängen eine Rolle spielen. Vielleicht haben beide Parteien recht, nämlich daß es entweder zwei verschiedene Zellarten gibt, verzweigte Muskelzellen und Phagozyten, die beide den Kapillaren in ähnlicher Weise anliegen, oder daß dieselbe Zellart vermöge amöboid beweglicher Fortsätze sowohl als Konstriktoren wirken als auch bei Bedarf als Phagozyten in Tätigkeit treten kann.

Es ist eine unbestrittene Tatsache, daß die Kapillaren selbständig kontraktile sind. Es gelingt sowohl beim Menschen als bei jeder anderen Art von Wirbeltieren den Kapillarkreislauf im Leben oder am überlebenden Organ zu beobachten (näheres Literatur). Dabei ist sicher beobachtet, daß sich das Kapillarnetz in durchaus wechselnder Weise am Kreislauf beteiligt, daß sich die einzelnen Schlingen in den Kreislauf ein- und ausschalten können. Das können auch die Kapillaren, die nur durch Gefäße

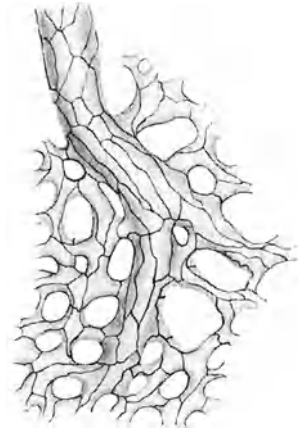


Abb. 345. Venenanfang der Froschlunge, Grenzen der Endothelien mit  $\text{AgNO}_3$  (Injektion vom Herzen aus) dargestellt.  
(Nach K. W. Zimmermann, 1923.)

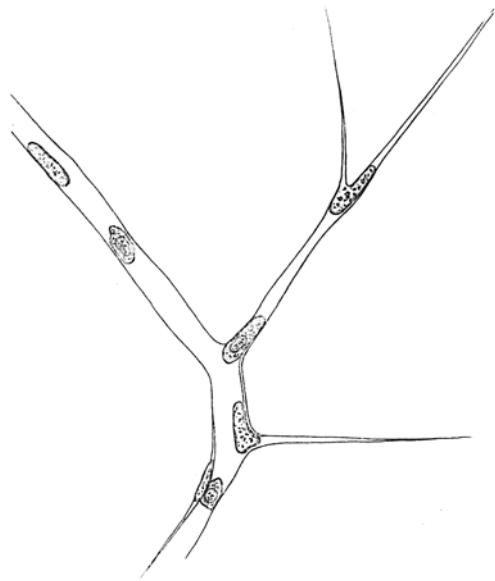


Abb. 346. Kapillarsprossen aus dem Schwanz einer kleinen Larve des Wasserfrosches, fixiertes Totalpräparat, ungefärbt in Glycerin. P. gez.  $300\times$ .

kapillaren Charakters mit solchen Gefäßen in Verbindung stehen, die sichere Muskelzellen führen. Das ist nur möglich, wenn die Kapillare selbst kontraktile ist. Der Mechanismus dieser Kontraktilität ist jedoch unerklärt. Wenn die Perizyten nicht daran beteiligt sind, so sind die Endothelien selbst kontraktile (vgl. S. 323). Für die Einzelheiten dieser Probleme muß auf die Literatur verwiesen werden.



Abb. 347. Perizyten, mit der Golgimethode (Chroms. Silber) geschwärzt. a aus dem Herzen eines 43jährigen Mannes, 580  $\times$ , b Fettgewebe der Zunge einer Katze, Postkapillare, 1200  $\times$ . (Nach K. W. Zimmermann, 1923.)

An Schnittpräparaten von Organen, die einer bereits mehrere Stunden alten Leiche entnommen wurden, sieht man von den Kapillaren so gut wie nichts, sondern nur Gefäße venösen und arteriellen Charakters. Das hängt damit zusammen, daß auch im aus dem Körper isolierten Organ das Arterien- und Kapillarsystem fast alles Blut in das Venensystem hinüberpreßt. Eine kollabierte oder kontrahierte blutleere Kapillare verschwindet aber vollständig im interstitiellen Gewebe. Nun zeigen vollständig gelungene Injektionspräparate (z. B. der Abb. 182), daß die Kapillarnetze außerordentlich dicht sind. Krogh

hat gezeigt, daß sie in vielen Organen dichter sind, als für gewöhnlich angenommen wird. Nur das in seiner Leistung stärksten belastete Organ öffnet alle seine Kapillaren, wie es z. B. der Muskel bei starker Reizung tut. Setzte der Forscher dem strömenden Blute des Versuchstieres chinesische Tusche zu, so wurde der gereizte Muskel völlig schwarz durch die Masse des nun in ihn eintretenden gefärbten Blutes. Das Kapillarnetz zeigt sich an solchen Muskeln außerordentlich viel dichter als an ungereizten.

Diese Versuche lehren also für die Histologie der Organe etwas sehr Wichtiges. Wenn man auch die Kapillaren für gewöhnlich nicht zu sehen bekommt, so sind sie doch vorhanden und ihre Endothelien besitzen Kerne. Diese Kerne ähneln den Kernen der Fibroblasten, wie sie S. 172 beschrieben wurden, außerordentlich. Sie sind abgeplattet, spindelförmig und besitzen einen fein verteilten chromatischen Apparat. Es ist also sicher, daß im gefärbten Schnittpräparat der größte Teil der im interstitiellen Gewebe, z. B. des Muskels, sichtbaren Kerne, nicht Kerne der Bindegewebszellen, sondern der Kapillaren sind und daß es voreilig ist, jeden Kern im Zwischengewebe ohne weiteres als Bindegewebskern zu bezeichnen. Ohne besondere Methode bekommt man in den Aufbau des interstitiellen Gewebes keinen Einblick. Gerade dieses wichtige Gewebe ist dadurch Gegenstand sehr verschiedener und immer wieder neuer Ansichten geworden.

Die Kapillaren besitzen Nerven, jedenfalls sind Nervengeflechte beschrieben, die ihnen anliegen und zu ihnen in Beziehung zu stehen scheinen (Abb. 356).

**148. Zu- und ableitende Gefäßstrecken.** Die Leistungen des Kapillarsystems sind wesentlich physikalisch-chemischer Art. Die Kapillaren regulieren den Durchtritt von Stoffen aus der Blutbahn in die Umgebung und umgekehrt. Diese Vorgänge entziehen sich größtenteils der unmittelbaren Beobachtung und auch die Mittel, mit denen die lebendige Kapillarwand in sie eingreift, sind an Strukturen geknüpft, die weit unterhalb der Größenordnung mikroskopischer Beobachtbarkeit liegen. So kommt es, daß wir im Bau der Kapillaren wenige Hinweise auf ihre besondere Leistung finden. Das gilt mehr oder weniger für alle Organe, deren Leistungen auf ähnlichem, chemischem oder chemisch-physikalischem Gebiete liegen.

Anders ist es mit mechanisch wirksamen Organen. Wir können die Voraussetzung machen, daß der sichtbare Aufbau aus Muskulatur und Geweben der Stützsubstanzgruppe eine eindeutige Beziehung zu den von diesen Organen vollzogenen mechanischen Leistungen besitzt. Die zu- und ableitenden Gefäße des Kapillarsystems haben nur mechanische, hämodynamische Aufgaben. Dies geht so weit, daß ihre Wand für die im Blut enthaltenen Körper so völlig undurchlässig ist, daß diese selbst eines Kapillarsystems bedarf, um sich daraus mit Sauerstoff usw. zu versorgen. Im einzelnen ist die hämodynamische Beanspruchung der verschiedenen Strecken des Arterien- und Venensystems sehr verwickelt und umgekehrt weist der Bau dieser verschiedenen Teile eine so große Mannigfaltigkeit auf, daß wir noch weit davon entfernt sind, alle Beziehungen zwischen Bau und Leistung der Gefäßwand zu übersehen.

**149. Überblick über die Mechanik des Blutstroms in den Arterien.** Um diese hämodynamischen Leistungen der Gefäßwand zu würdigen und zu ihrem Aufbau in Beziehung zu setzen, müssen wir das für diesen Gedankengang wichtigste aus der Mechanik des Blutkreislaufes hier hervorheben. Das Blut befindet sich im Gefäßsystem in ständiger Bewegung und diese Bewegung wird durch ein Druckgefälle aufrecht erhalten, dem das Blut folgt, indem es von den Orten höheren Druckes zu denen niederen Druckes hinströmt. Der Ursprung dieses Druckes liegt letzten Endes im Herzen, das das Blut in einer nach Frequenz, Schlagvolumen und Spannung des Herzmuskels wechselnden Tätigkeit in das Arteriensystem hineintreibt. Dieses leitet es den eigentlichen Stoffwechselorten, den Kapillarnetzen aller Organe, zu.

Die Hindernisse des Blutstromes sind die Reibungen der zähen Blutflüssigkeit sowohl in sich selbst, als an der Gefäßwand. Beides ist abhängig von der Weite des Gefäßes, und für die Strömung durch enge Röhren — Kapillaren der Physik, wozu bereits ein erheblicher Teil der arteriellen Bahn zu rechnen ist — gilt, daß der Widerstand ungefähr umgekehrt proportional mit der 4. Potenz des Radius dieser engen Röhren ansteigt. Er wird noch dadurch vermehrt, daß die Blutkörperchen, im besonderen die roten, beim Durchtritt durch die Kapillargefäße deformiert werden müssen. Es wird also beim Betrieb des Kreislaufes eine erhebliche Arbeit verbraucht und nach der Anschauung der klassischen Hämodynamik wird diese allein vom Herzmuskel geleistet. Die Herzarbeit wird also



verbraucht zur Überwindung der Strömungswiderstände, bestehend aus der Reibung des Blutes und der Formänderungsarbeit an den Blutkörperchen, denn wenn diese auch ihre Formen beim Austritt aus den Kapillaren in die Venen wieder gewinnen, so können diese Wiedergewinne an Arbeit doch nicht für den Kreislauf nutzbar gemacht werden. Beim Eintritt des Blutes in die kleinen Venen ist die Herzarbeit fast vollständig verbraucht und für die Fortbewegung des Blutes in dem darauffolgenden Abschnitt der Gefäßbahn treten andere Faktoren in Wirksamkeit, nämlich die Bewegung der umgebenden Muskulatur und der negative Druck im Brustkorb.

Für die eigentliche Hämodynamik, Fortbewegung des Blutes durch die Herzarbeit, kommt also zunächst im wesentlichen das Arteriensystem in Betracht. Wir beziehen unsere Erörterung also zunächst auf dieses und die für uns wichtige Tatsache dabei ist, daß dieses System aus sowohl aktiv wie passiv formändernden Röhren besteht. Der Kreislauf geht nicht in einem starren, sondern in einem elastischen Röhrensystem vor sich.

Die Tätigkeit des Herzens ist rhythmisch intermittierend. In der Systole wirft das Herz Blut in die Aorta, in der Diastole sind die Aortenklappen geschlossen, die Aorta ist dann also nur gegen die Peripherie geöffnet. Aus der Aorta strömt das Blut in kontinuierlichem Strom, wenn auch mit dem Puls schwankend, ab. Die Aorta verwandelt also den rhythmischen Zustrom in einen kontinuierlichen Abstrom. Eine solche Einrichtung ist ein Windkessel. Der Windkessel dient als Speicher, denn er muß den Abstrom in der Zeit des pausierenden Zustromes liefern; deren Zeiten verhalten sich wie 1 (Zustrom) zu 2 (Abstrom). Gespeichert wird Blutmenge und Herzarbeit, beides durch denselben physikalischen Vorgang, die Dehnung der Aortenwand. In der Diastole wird soviel der Dehnung wieder rückgängig, wie der abfließenden Blutmenge entspricht. Die Wand erschlafft dabei niemals ganz, sondern bleibt ständig in Spannung, so daß die Systole eine Dehnungs- und Spannungszunahme, die Diastole eine Dehnungs- und Spannungsabnahme bedeutet. In der gespannten Wand ist Formänderungsarbeit gespeichert, die also mit dem Wechsel der Spannung zu- und abnimmt. So wird die Herzarbeit während der Systole teilweise aufgenommen, um während der Diastole weitergegeben zu werden.

Das Blut fließt aus den Röhren ab, die es zu den Verbrauchsstätten hinführen. Wir nennen es das System der Verteilungsröhren. Die Grenze von Windkessel und Verteilern ist keine scharfe, von der Aorta ascendens nimmt die Leistung als Volumspeicher gegen die Peripherie sehr schnell ab, die Leistung als Energiespeicher ist auch im ganzen Verteilersystem bedeutungsvoll. An dieses System schließt sich die Strecke, die unmittelbar in die Kapillaren führt, die kleinsten und kleinsten Arterien (Arteriolen). Diese letzte Strecke regelt die Verteilung des Blutes im Körper, wir nennen diesen Teil des Arteriensystems das System der Stellröhren. Die Blutmenge, die der Körper benützt, ist sehr viel kleiner als der Inhalt der vollständig erweiterten Gefäßbahn. Da weiterhin die Anforderungen der Organe an die Durchströmung mit Blut ständig wechseln, so wird eine ständig wechselnde Verteilung nötig. Der Blutstrom verteilt sich im Gefäßnetz umgekehrt wie die Widerstände, analog dem elektrischen Strom im Leitungsnetz einer Stadt. Der Widerstand ist vom Querschnitt der durchströmten Strecke abhängig und aus der oben angegebenen Abhängigkeit folgt, daß eine wirksame Änderung der Widerstände nur durch die Querschnittsänderung der engen Röhren möglich ist. Überdies sind die mittleren Gefäße (z. B. die Radialis) immer noch Zuleiter zu so viel verschiedenen Verbrauchsstätten mit verschiedener Anforderung, daß hier eine Regelung der Verteilung noch nicht erfolgen kann. Diese ist Aufgabe der kleinen Arterien.

Die Regulation der Verteilung des Blutes gemäß den Anforderungen der Verbrauchsstätten ist ganz Aufgabe der Peripherie. Diese beteiligt sich jedoch auch maßgebend an der Regulation des Blutdruckes. Letzte Ursache für den Blutdruck ist der Druck, mit dem der Herzmuskel das Blut in die Aorta preßt. Damit dieser Druck sich nun nicht alsbald verliert, müssen wiederum die Weite der Gefäßbahn und die in ihr enthaltene Blutmenge in einem solchen Verhältnis stehen, daß die Arterien ständig prall gefüllt bleiben, ihre Wand elastisch gespannt wird. Der elastische Widerstand der Arterienwand, der dem herrschenden Blutdruck in einer Gefäßstrecke eine ganz bestimmte, nicht sehr große Dehnung dieser Wand zuordnet, ist also die Größe, die für die Erhaltung eines bestimmten Blutdruckes und durch ihre Veränderung der Anpassung an neue Druckverhältnisse dient. Ein Sinken des elastischen Widerstandes der Wand würde alsbald eine Erweiterung des Gefäßes und bei größerer Ausdehnung im System ein Abgleiten der verfügbaren Blutmenge in die sich dehrende Gefäßbahn zur Folge haben. Der Blutdruck würde sinken und das Druckgefälle den Kreislauf in Gang erhält, verlangsamt sich dieser und stockt schließlich ganz: Kreislaufschwäche durch sinkenden Gefäßtonus.

Einen weiteren Einblick erlaubt auch hier die energetische Betrachtung, denn da für die Energie (nicht für den Blutdruck) der Erhaltungssatz gilt, so läßt sich dafür eine Bilanz aufstellen. Betrachtet man irgendeinen peripheren Abschnitt des Kreislaufes, so wird in ihm eine beträchtliche Arbeit verbraucht. Diese Energie muß also vorhanden sein; der kleinere Teil steckt im bewegten Blut als kinetische Energie, der größere als potentielle

Formänderungsarbeit (Spannung  $\times$  Dehnung) in der gespannten und gedehnten Gefäßwand, und zwar muß die in einer kleinen Strecke verbrauchte Arbeit in der vorhergehenden vorhanden sein. Denkt man sich den Kreislauf entleert und nun unter Einpumpen von Blut in Gang gebracht, so muß zunächst die Bahn prall gefüllt und die Wand gespannt werden, ehe ein stationärer Zustand eintritt; dadurch wird das ganze elastisch gespannte Arterienrohr gleichsam mit Energie geladen. Diese Ladung wird dauernd abgegeben, aber bei jeder Pulselle durch einen Spannungs- und Dehnungszuwachs rechtzeitig wieder aufgefüllt. Es ist auch hier derselbe Gesichtspunkt wie bei der Aorta maßgebend, die Energieabgabe ist kontinuierlich, die Energiezufuhr rhythmisch, auf die ganze Zeit des stationären Zustandes bezogen, müssen beide gleich sein. Da jedoch keine überschießende Blutmenge in der peripheren Bahn während der Systole unterzubringen ist, so muß die Dehnung, die den einen Faktor der Formänderungsarbeit bildet, klein bleiben. Es kommt also auf eine sehr genaue Regulation des elastischen Widerstandes der Wand an.

Im allgemeinen kann man das Verhältnis zwischen Druck und Wandzustand so ausdrücken, daß, wenn die „Energieladung“ der elastisch gespannten Wand sich gleich bleiben soll, jede Zunahme des elastischen Widerstandes (Rigidität) mit einer Zunahme des Druckes einhergehen muß.

Ein kleiner Ausblick aufs Pathologische zeigt das Fruchtbare dieses Gesichtspunktes. Maßgebend für den Betrieb der peripheren Strecke ist der Gehalt der gespannten Wand an potentieller Energie. Um einen bestimmten, den Anforderungen der Organe angepaßten stationären Zustand zu erreichen, muß für jede Arterienstrecke diese potentielle Energie, bestehend aus Spannung  $\times$  Dehnung, konstant sein:  $\epsilon \cdot \sigma = \text{konstant}$ . Wird nun der elastische Widerstand unregulierbar und dabei hoch (Sklerose der Wand), so wird eine höhere Spannung die geringere Dehnung kompensieren müssen, wenn  $\epsilon \cdot \sigma = \text{konstant}$  bleiben soll. Aus diesem Grunde wird bei Sklerose peripherer Gefäßstrecken, z. B. der Verteiler, ein hoher Blutdruck vom Herzen hergestellt, an die sich dann die hier nicht näher zu erörternden Folgezustände für das Herz anschließen.

**150. Beanspruchung der Wand der Arterien.** Die Arterienwand wird also aus formänderungsfähigem Material aufgebaut, nämlich:

1. elastischem Gewebe,
2. glatter Muskulatur,
3. kollagenem Gewebe.

Die beiden ersteren Gewebe sind elastisch formbar und geben die elastische Konstruktion der Wand ab. Denken wir uns an einem aus elastischen Netzen und Platten aufgebauten Organ eine Dehnung vollzogen, so wird die zu dieser Dehnung benötigte Spannung und somit die Formänderungsarbeit (Formänderung  $\times$  Spannung) durch die Dehnungskurve der elastischen Substanz dargestellt (S. 163), die in erster Annäherung durch das Hookesche Gesetz ( $\epsilon = \frac{\sigma}{E}$ )<sup>1)</sup> gegeben ist. Derselben Dehnung ist also immer dieselbe Spannung zugeordnet. Das elastische Gewebe bildet für den Aufbau des Gefäßrohres die Grundkonstruktion. Hinzu kommt die Muskulatur, die keiner Arterie fehlt. Auch sie ist elastisch dehnbar, aber sie wird teils vom Nervensystem, teils von unmittelbaren Reizen verschiedener Art beherrscht und es ist eben die wesentliche Leistung der Muskulatur, daß sie den dehnenden Kräften einen veränderlichen Widerstand entgegensetzt (S. 275). Die Grundkonstruktion mit ihrem nicht variablen elastischen Verhalten wird also durch die in diesem Verhalten variable Muskulatur vervollständigt, so daß ein System entsteht, das dem Blutdruck einen sehr verschiedenen, von verschiedenen Faktoren beherrschten Widerstand entgegensetzen kann. Das Blut fließt also nicht nur in einem elastischen Röhrensystem, sondern in einem System von wechselndem elastischen Verhalten.

Die ständigen Begleiter von Muskulatur und elastischen Netzen sind kollagene Fasern. Auch sie fehlen der Gefäßwand nicht. Für die eigentliche Gefäßmechanik sind sie jedoch bedeutungslos, denn sie sind sehr wenig dehnbar

<sup>1)</sup>  $\epsilon = \frac{f(\sigma)}{f(E)}$ .

und zu Maschensystemen angeordnet, deren Formbarkeit erst weit jenseits der normalen Formänderungen erschöpft ist, die dann aber, — beim Versuch — weiteren Formänderungen großen Widerstand entgegenzusetzen.

Wir haben die Aufgabe der Muskulatur zunächst als die eines elastischen Apparates von variierbarem Verhalten geschildert. Dies trifft für alle großen Gefäße, sicher wohl auch noch für die Radialis und ähnliche Stämme zu. Die kleinen und kleinsten Arterien haben wir als die Regulatoren der Blutverteilung gekennzeichnet. Sie verengern und erweitern ihren Durchmesser in beträchtlichem Ausmaß und verändern so die Strömungswiderstände. Hier ist die Muskulatur also nicht nur oder überwiegend Spannungsmuskulatur, sondern Bewegungsmuskulatur.

Auch bei den Skelettmuskeln gibt es Gruppen, die kaum als Bewegungsmuskeln (Motoren) gebraucht werden. Dazu gehören die Muskeln der Fußsohle, vor allem des Großzeh- und Kleinzehballens, die als verstellbare elastische Bänder des Fußgewölbes wirksam sind.

Der Bau der Arterienwand ist vom Durchmesser (Kaliber) bestimmt. Mit dem Kleinerwerden des Durchmessers sinkt der Blutdruck um ein wenig und dieser ist es, der die Wand mechanisch beansprucht. Der Durchmesser hat jedoch noch eine andere Bedeutung für den Bau der Wand, nämlich in seinem Verhältnis zur Wanddicke.

Die Arterie ist ein Hohlkörper mit Binnendruck, der in der Wand Formänderungen, Dehnungen und zugehörige Spannungen entstehen läßt. In dünnwandigen Gefäßen, d. h. solchen, bei denen die Dicke der Wand klein ist im Verhältnis zu dem Krümmungsradius der Fläche, können die Spannungen als gleichmäßig über die Dicke der Wand verteilt, eine Verschiedenheit der Spannungsbelastungen der einzelnen Wandschichten, also als gering angenommen werden<sup>1)</sup>. Ein solches Verhältnis besteht bei der Aorta und ihren größeren Ästen. Eine Schichtung der Wand im Sinne besonderer Verteilung des Materials in Richtung des Radius fehlt hier. Anders verhalten sich die Wandungen bei dickwandigen Gefäßen, bei denen die Wanddicke groß ist im Verhältnis zum Krümmungsradius (z. B.  $\frac{1}{3}$  des Radius). Hier wird der Spannungsabfall in den von innen nach außen aufeinander folgenden Schichten sehr merklich und das Material der inneren Wände ist bedeutend stärker angestrengt als das der äußeren<sup>2)</sup>. Man darf an den kleinen Gefäßen also eine ausgesprochene Schichtung der Wand erwarten, was in der Tat der Fall ist.

Eine weitere Betrachtung hat der Größe der Spannungen in den verschiedenen Richtungen zu gelten. Eine genauere Analyse hat dabei die Form der einzelnen Gefäßstrecken zu berücksichtigen, die in großer Annäherung stets als Teile von Umdrehungskörpern aufgefaßt werden können. Dabei unterscheidet man die Spannungen in Richtung der Tangente der Umdrehungskreise, Ringspannungen, und solche im Sinne der Tangente an die erzeugende Kurve, Meridianspannungen. Bei dickwandigen Gefäßen sind die einzelnen Schichten der ganzen Wand einer dünnwandigen gleichzusetzen, so daß beide Fälle gemeinsam behandelt werden können. Wir beschränken uns auf den einfachsten Fall, auf die gerade Gefäßstrecke (Zylinder). Hier sind die Ringspannungen doppelt so groß wie die Spannungen in Richtung der Achse (Meridian- oder Achsenspannungen). Wir werden diese Überlegungen alsbald für das Verständnis des Baues der Arterienwand nutzbar machen können.

Vorher muß jedoch noch ein anderes Problem gestreift werden, aus dessen Betrachtung sich einige für das Verständnis der histologischen Präparate wichtige Tatsachen ergeben werden.

Es ist ein umstrittenes Problem, ob die Energie, die die Strömungswiderstände im Kreislauf überwindet, allein aus dem Herzen stammt, oder ob Zusatzarbeiten von der Arterienwand geliefert werden. Die Frage ist ein rein physiologisches Problem, denn die anatomische Vorbedingung, Muskulatur, ist in der Arterienwand in reichlichem Maße vorhanden. Wir hatten diese Muskulatur als Spannungs- oder Stellmuskulatur aufgefaßt, es ist aber die Frage, ob sie noch ein weiteres, nämlich äußere mechanische Arbeit leistet.

Für den Nachweis eines „peripheren Herzens“ ist zunächst einmal grundlegend, ob es mechanisch möglich ist, aus einem Kontraktionsrhythmus der Gefäßwand, der nicht mit der Pulselle synchron verläuft, eine Beschleunigung für den Blutstrom zu gewinnen. Das ist nicht ohne weiteres zu übersehen. Ein synchroner Rhythmus hat sich auf keine Weise nachweisen lassen. Es ist auch sehr unwahrscheinlich, daß ein glatter Muskel zu

<sup>1)</sup> Föppl: Drang und Zwang. Bd. 2. S. 3. 1920.

<sup>2)</sup> Föppl: Mechanik. Bd. 3. S. 289ff., 303. 1914.

einem so schnellen Kontraktionsrhythmus fähig ist. Bisher wird als wesentlicher physiologischer Unterschied bei der Muskulatur eben die Geschwindigkeit des Kontraktionsvorganges angenommen.

Wenn bei einem stationären Kreislauf die Arterienmuskulatur einer Strecke sich kontrahiert, so daß der Blutdruck überwunden und der Querschnitt verkleinert wird, so wird allerdings äußere Arbeit geleistet und das Blut mit vermehrter Gewalt in die Peripherie getrieben. Dieser Vorgang ist bei Kreislaufumstellungen im Leben wohl immer zu vernachlässigen, zumal die größeren und mittleren Arterien keine erheblichen Kaliberänderungen eingehen. Er wird aber von Bedeutung für die letzten Veränderungen im Kreislauf nach dem Tode.

Durch Beobachtung des Blutstromes in den Kapillaren amputierter Gliedmaßen hat Magnus nachgewiesen, daß die Arterienkontraktionen den Blutstrom in der äußeren Peripherie noch einige Zeit nach der Abtrennung vom Herzen in Gang halten, solange, bis alles Blut aus den Arterien durch die Kapillaren in die Venen getrieben ist. Das Kontraktionsphänomen geht bis zu den Kapillaren, so daß diese aufwärts von den Venen befindliche Gefäßstrecke an amputierten Gliedmaßen leer wird.

Dasselbe geschieht beim Tode, wenn das Herz aufhört zu schlagen. Aus diesem Grunde findet man in den histologischen Präparaten Arterien stets kontrahiert. Ebenso sind die Kapillaren leer und zusammengefallen und so bekommt man, falls man nicht durch die Injektion, z. B. der Fixierungsflüssigkeit, von den Arterien aus für eine Erweiterung wenigstens eines Teiles der Kapillaren gesorgt hat, in gewöhnlichen histologischen Präparaten überhaupt nichts von ihnen zu Gesicht, denn die Kapillarkerne verschwinden unter denen des Bindegewebes (S. 293). Auch aus dieser Betrachtung geht abermals hervor, daß ohne eine genaue Analyse der Bedingungen, unter denen ein Präparat zustande kommt, und der Lebensvorgänge, die sich vor und beim Abtöten des Gewebes abspielen, das Präparat in sehr wesentlichen Zügen unverständlich bleibt.

**151. Allgemeiner Aufbau der Arterienwand.** Der Bau der Blutgefäße ähnelt in mancher Hinsicht dem anderer Hohlorgane, z. B. dem des Darmes. Wie bei diesem auch entwicklungsmechanisch das Epithel die Formbildung führt, so gibt auch beim Gefäß ein besonderes Primitivorgan, das Endothel, die Grundlage ab, der sich Bestandteile der Umgebung — mesenchymatischer Herkunft — angliedern. Man hat deshalb bei den Gefäßen eine Einteilung der Wand in das Endothel und die perithelale Wand vorgeschlagen (Bonnet), aber ebenso wenig wie man beim Darm das Epithel einem Komplex periepithelialer Schichten gegenüberstellt, ergibt eine solche Einteilung bei den Gefäßen eine biologische Gliederung.

Man zieht vielmehr eine dem Endothel benachbarte Schicht vom Bindegewebe zu dem Endothel hinzu und nennt diese Kombination die Tunica intima. Die Tunica media liegt dann nach außen von dieser, sie ist die Hauptmuskelschicht der Wand und beide bilden das eigentliche Gefäßrohr, das dann noch durch einen besonderen Mantel, die Tunica adventitia in die Umgebung eingefügt wird (Abb. 348, 349, 350).

In manchen Beziehungen gleicht diese Gliederung der Wand der des Darmrohres in Schleimhaut und Muskularis. Erkrankungen der Gefäße pflegen sich an diese Gliederung zu halten; so gibt es typische infektiöse Veränderungen der Intima, z. B. bei Syphilis und Fleckfieber, während die mechanische Destruktion der Wand zuerst die Media betrifft. Die übliche Einteilung der Gefäßwand erfaßt also auch charakteristische biologische Unterschiede.

**152. Die Membranae elasticae und die Media.** Die formändernden Gewebe, elastische Netze und Platten, Muskulatur und feine kollagene Maschensysteme nehmen am Aufbau aller drei Schichten teil, die wir in üblicher Weise abgekürzt: Intima, Media, Adventitia, nennen.

Über die Anordnung der elastischen Substanz erhält man durch das Studium von Schnitten allein nur sehr unvollkommene Vorstellungen. Wenn man Stückchen einer Arterie fixiert (mit Alkohol oder Formol), dann in 5<sup>0</sup>/<sub>10</sub> Kali- oder Natronlauge kocht und das elastische Material durch Schütteln und Auswaschen gut von allen Resten der Muskulatur und des kollagenen Gewebes befreit, so erhält man bei der Betrachtung unter dem binokularen

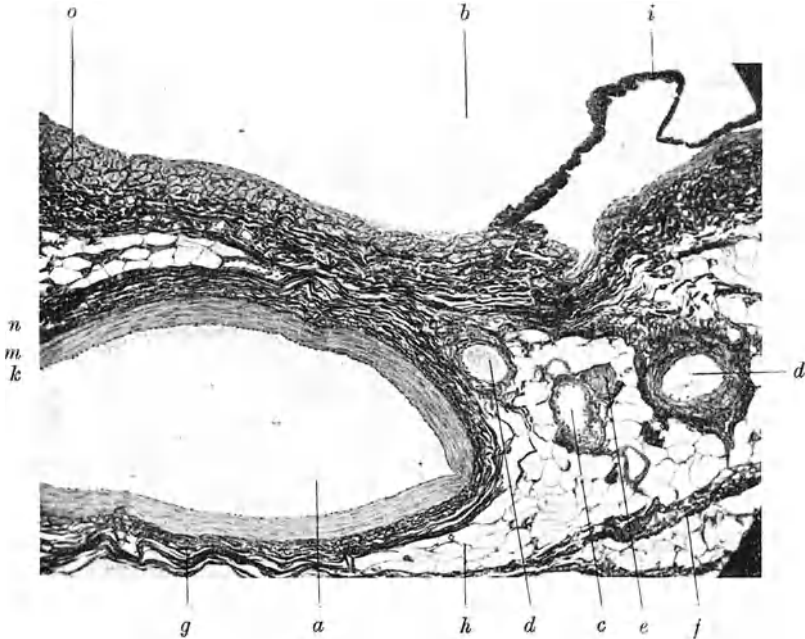


Abb. 348. Übersicht über die Gefäßwand und Einfügung der Blutgefäße in die Umgebung. Arteria dorsalis pedis vom Menschen. Häm. v. Gieson. Phot. 65  $\times$ . *a* Arterie, *b* Vene. *c* kleine Arterie, *d* kleine Venen, *e* Nerv, *f* derbe Bindegewebsstränge der Gefäß-Nervenscheide, *g* Zusammenhang dieser mit der Arterienadventitia, *h* Fett, *i* Venenklappe, *k* Intima (Punktreihe = Intimakerne), *m* Media, *n* Adventitia der Arterie, *o* Media der Vene.

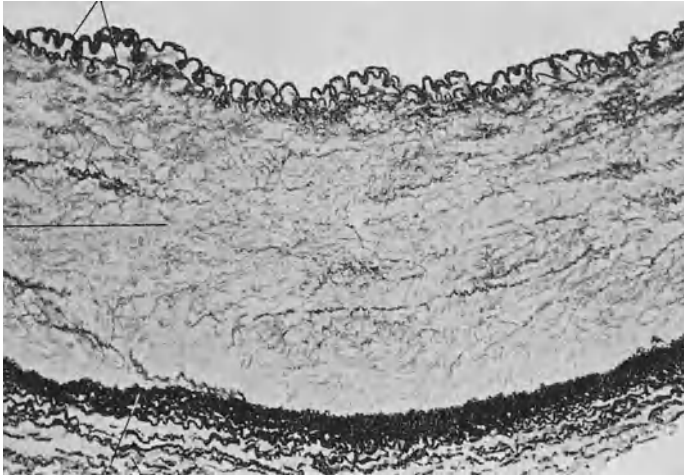


Abb. 349. Querschnitt durch die Wand der Iliaca externa des Erwachsenen, Orcein, Phot. 60  $\times$ . Sichtbar ist die elastische Substanz der Wand, *a* Elastica interna und elastische Netze der Intima, *b* Media mit feinen elastischen Netzen, *c* Elastica externa, *d* elastische Netze der Adventitia.

Mikroskop bei guter Beleuchtung einen vollständigen Einblick in die Anordnung der Netze, den man durch Präparation noch vertiefen kann. Wie nirgends im Körper, so gibt es auch hier keine isolierten Fasern, sondern Netze, die mit denen der Umgebung in Verbindung stehen. Man vergleicht das Gewebe am besten mit einem Luffaschwamm<sup>1)</sup>, in dem auch nirgends Enden der Gefäßbündel vorhanden sind. Dieses Raumbgitter von elastischen Fasern weist Verdichtungen und Auflockerungen auf. Zwei Verdichtungen sind an den meisten Arterien zu beobachten, die die Hauptmuskelschicht außen und

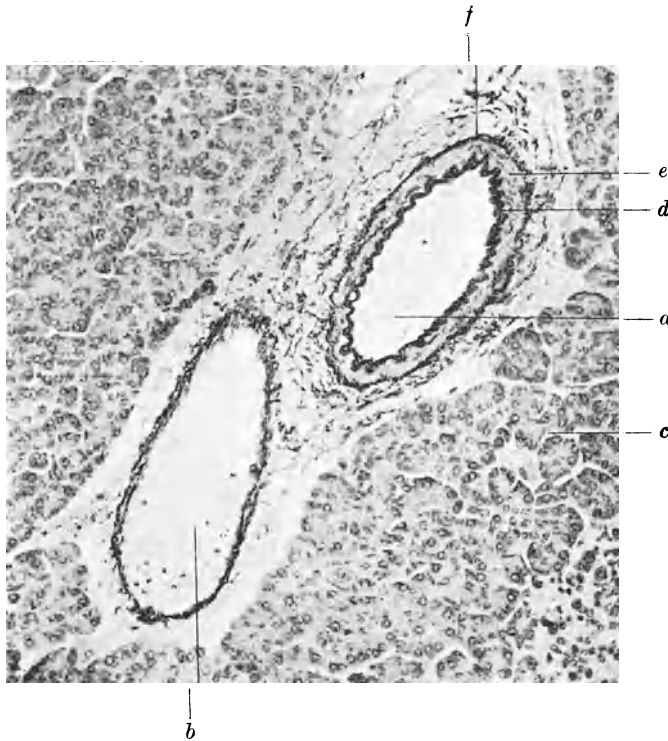


Abb. 350. Kleine Arterie und Vene der Bauchspeicheldrüse vom Menschen. Orcein Häm. Phot. 180  $\times$ . Vergleich beider Gefäßarten. *a* Arterie, *b* Vene, *c* Drüsengewebe, *d* *Elastica interna*, *e* *Media*, *f* *Elastica externa*.

innen begrenzen. Sie heißen *Membrana elastica interna* und *externa* (Abb. 349 u. 350).

Die *Elastica interna* bezeichnet die Grenze der *Intima* gegen die *Media*. Man kann sie der einen wie der anderen zurechnen. Sie besteht aus einem engen Netze dicker Fasern mit längsgestellten spitzen Netzmaschen, die so eng werden können, daß das Netz in eine mit Längsschlitz versehenen Platte übergeht (Abb. 351). Auf dem Querschnitt rufen dichtere Netze den Eindruck einer Membran hervor, auch wenn es sich um ein richtiges Netzwerk handelt. Dies gilt für alle derben elastischen Netze (vgl. Abb. 348—350). Eine schräg vom Schnitt getroffene Stelle klärt hier sofort über die wahre Gestalt der Bildung auf. Bei kleinen Arterien, besonders wenn sie durch Fixation mittels Gefäßinjektion gedehnt sind, zeigt der Querschnitt die *Elastica interna* als Pünktchen-

<sup>1)</sup> Gefäßbündelgerüst einer besonderen Gurkenart, bekanntes Reinigungsmittel.

reihe (Abb. 352 u. 353). Die *Elastica interna* steht mit den elastischen Netzen der *Media* und der *Intima* in Zusammenhang.

Die *Elastica externa* läßt stets ihre Natur als Netzwerk längs verlaufender Fasern erkennen. Man sieht auch auf Querschnitten die polygonalen unregel-

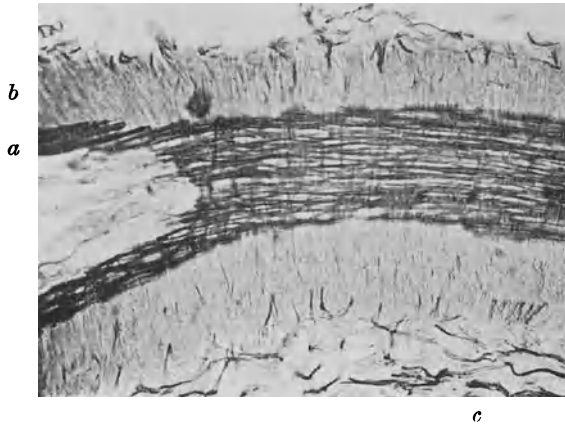


Abb. 351. Ast einer *Art. digit. comm.* des 6jährigen Kindes (s. Anm. S. 290). Flachschnitt, der die *Elastica interna* zeigt. Orcein. *a* *Elastica interna*, *b* Mediamuskulatur, *c* elastische Netze der Umgebung mit denen der *Media* in Zusammenhang. Phot. 360  $\times$ .

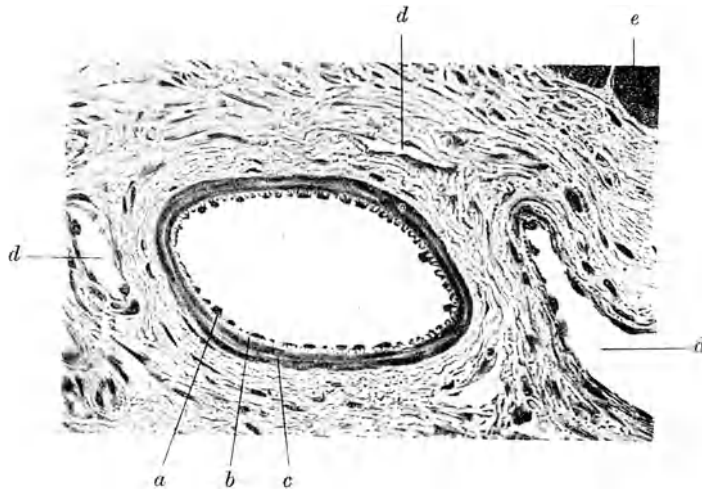


Abb. 352. Kleine Arterie aus dem *Perimysium externum* eines *Lumbricalis* des 6jährigen Kindes. Muskelfärbung mit Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure, Bindegewebe durch starke Lichtbrechung deutlich. *a* Kerne des Endothels, *b* *Elastica interna*, ungefärbt, aber erkennbar, *c* Muskeln der *Media*, *d* Venen, *e* Muskelfasern des *Lumbricalis*. Eine *Adventitia* fehlt, das Gefäß steckt unmittelbar im Bindegewebe des *Perimysiums*. Phot. 325  $\times$ .

mäßigen Felder der elastischen Fasern, die über einen größeren Radius verstreut sind. Die *Elastica externa* wird zur *Adventitia* gerechnet (s. auch S. 302 u. 305). Die zwischen diesen beiden Membranen liegende *Media* führt ebenfalls ein elastisches Netz, das die beiden elastischen Membranen miteinander verbindet. Besonders verlaufende Teile in dem Netz sind als Bogenfasern und Gabelfasern

bezeichnet worden. Eine genauere Analyse gerade dieser Schicht ist nur aus dem mazerierten Totalpräparat möglich, das das typische Raumnetz ohne Ende zeigt.

Die Muskulatur der Arterienwand besteht aus glatten Muskelzellen. Die Hauptmasse bildet die dichte Ringmuskulatur in der Media (Abb. 354). Längs verlaufende Muskelzellen finden sich in der Intima und zuweilen in der Adventitia.

**153. Die Intima.** Die Media mit den beiden elastischen Grenzmembranen und ihrem Aufbau aus Muskulatur und elastischen Netzen bildet das mechanische Hauptstück der Arterienwand. Die nach innen von ihr liegende Schicht, die Intima, im Innern des Rohres befindlich, bewirkt die vollständige Abdichtung der Arterien gegen das in ihrem Innern strömende Blut. Der wichtigste Teil ist das mehrfach erwähnte Endothel. Es besteht bei der Aorta aus mehr oder minder langen, meist annähernd rhombischen Platten, deren Längsachse der Gefäßachse entspricht. Die Kerne haben entsprechende Formen. Zentrosome liegen zuweilen in Ausbuchtungen der Kerne (Abb. 371). Bei kleinen Gefäßen (Abb. 352, 354, 359) besteht die Intima allein aus den Endothelien, die der *Elastica interna* unmittelbar aufliegen. Bei geeigneten Fixierungs- und Färbungsmethoden erscheinen die Abdrücke dieses Netzwerkes auf der Außenseite der Zellen als Leisten und Vertiefungen.

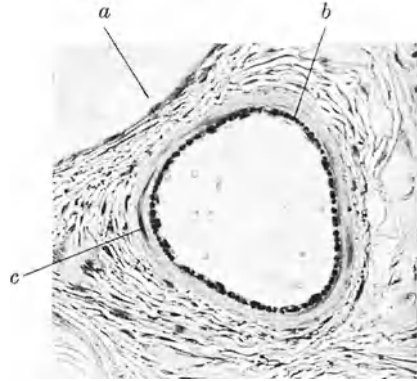


Abb. 353. Dasselbe wie 351. Orcein, Hämatoxylin. Elastikafärbung, Schnitt- richtung wie bei 351. Phot. 825  $\times$ . Hinweisungen wie 354.

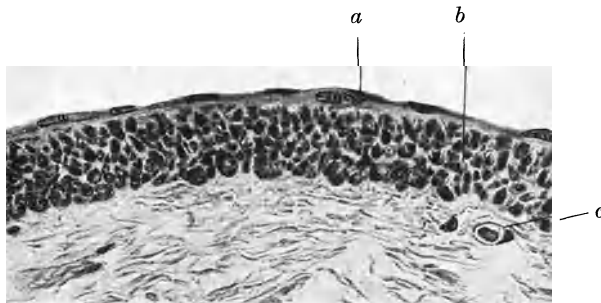


Abb. 354. Derselbe Ast wie Abb. 351. Genauer Längsschnitt, Säurealizarinblau-Phosphor- molybdänsäure. *a* Endothel, zwei Kerne des Stratum proprium der Intima noch sichtbar, *b* Mediamuskulatur, *c* kleines Gefäß für die Muskelschicht, Phot. 400  $\times$ , Kerne der Intima und des Bindegewebes überzeichnet, Muskulatur ohne Retuschen.

Bei großen und mittleren Arterien schiebt sich zwischen *Elastica interna* und Endothel noch eine Schicht, die wir als das Stratum proprium der Intima bezeichnen können. Ein Beispiel mag ihren feineren Bau genauer erläutern (Abb. 355). Die *Elastica interna* der abgebildeten Arteria digitalis communis bildet ein grobes Netzwerk, dessen einzelne Äste sich auf dem Querschnitt so übereinander projizieren, daß der Eindruck einer durchbrochenen Platte hervorgerufen wird; Schrägschnitte zeigen den wahren Sachverhalt. Gegen das Endothel zu schließt sich ein feinmaschiges Netz an dieses grobe



Netz an, so daß eine Reihe von zusammenhängenden Netzplatten entsteht. Diese feinen Netze bilden die elastische Grundlage des Stratum proprium der Intima, deren innerstes Netz unmittelbar unter dem Endothel liegt. Sie sind eingebettet in kollagene Fasern. Zahlreiche Bindegewebszellen liegen dazwischen. Diese sind wahrscheinlich alle Fibroblasten. Wieweit Klasmatozyten und Wanderzellen vorhanden sind, ist unsicher. Fettzellen sind am normalen Gefäßrohr niemals vorhanden. Außer bei der Aorta (s. dort) habe ich Mastzellen nirgends in der Intima finden können.

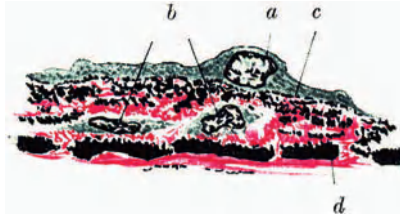


Abb. 355. Intima einer Arteria digitalis communis des 6jährigen Kindes, Eisenhäm. v. Gieson, Elastika schwarz (auch im Präparat), kollagene Fasern rot, Zellen grau. *a* Endothelzelle mit Kern, *b* Bindegewebszellen des Stratum proprium, *c* feines elastisches Netz unmittelbar unter dem Endothel, *d* *Elastica interna* (Netz, wie schräggetroffene Stellen zeigen, im reinen Querschnitt zur Platte optisch zusammengeschoben). P. gez. 1600  $\times$ .

**154. Gefäßscheide und Adventitia.** Die Gefäße folgen im Körper dem interstitiellen Gewebe. Die großen und mittleren liegen mit den Nerven in den zwickelartigen Bindegewebsmassen zwischen den Organen, z. B. am Hals und den Extremitäten. Für die kleinen Gefäße, die sich in die Organe selbst hineinbegeben, gilt dasselbe, sie folgen den Bindegewebssepten und diese Anordnung wiederholt sich bis zu mikroskopischen Dimensionen, erst die präkapillaren Äste treten in das Parenchym ein, z. B. bei Muskeln und Drüsen. Das die Gefäße umgebende Bindegewebe nennen wir die Gefäßscheide (Abb. 348). Sie besteht aus derben kollagenen Fasern, die dem Verlauf der Nerven und Gefäße entsprechende Stränge und Platten bilden. Diese Verhältnisse überblickt man am besten bei der Präparation. Bei Individuen in gutem Ernährungszustande schieben sich beträchtliche Fettmassen in die Scheiden hinein, so daß man auf einem Querschnitt mehr Fett als Bindegewebe zu sehen bekommt. Bei den großen Gefäßen, z. B. Carotis interna, externa, Femoralis, ist eine regelrechte fettfreie Verdichtung dieser Scheide um die Mediawand herum nur unbedeutend. Eine *Elastica externa* und ziemlich lockere längsgestellte Bindegewebsfasern bilden hier die „Adventitia“, die also keine starke Ausbildung erlangt. Bei mittleren Gefäßen, z. B. Radialis, Dorsalis pedis, ist die Adventitia verhältnismäßig dicker, bei kleinen Gefäßen ist eine besondere Adventitia ebenfalls nicht zu unterscheiden. Niemals ist eine scharfe Grenze gegen die weitere Scheide vorhanden, die Adventitia ist eben der innere Teil der Gefäßscheide. In der Gefäßscheide sind reichlich längsgestellte elastische Netze vorhanden. Die *Elastica externa* ist deren innere Verdichtung. Mastzellen und Klasmatozyten finden sich in dem lockeren Teile der Scheide reichlich.

**155. Gefäße und Nerven der Arterienwand.** Da das Endothelrohr der Arterien einen sehr dichten Abschluß des Blutes gegen die Gefäßwand bildet, so wird bei allen dickeren Gefäßen ein ernährendes Kapillarnetz, insbesondere für die Muskulatur, nötig. In der Gefäßscheide finden sich stets zahlreiche kleine Gefäße, die teils das Bindegewebe selbst, vor allem aber die Fettmassen versorgen, die in diese eingelagert sind. Aus diesen Gefäßen führen Äste in die eigentliche Gefäßwand hinein und heraus (*Vasa vasorum*) und speisen das

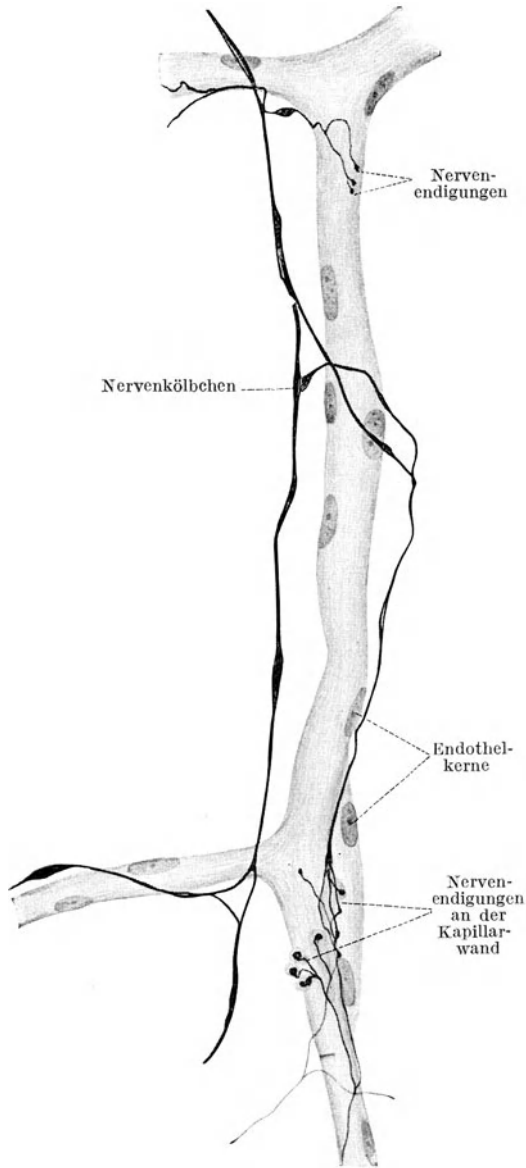


Abb. 356. Blutkapillare mit Nervenendigungen. Aus der Tela chorioidea des menschlichen Gehirns. Versilberung.  
(Nach Stöhr, aus Braus: Anatomie Bd. 2.)



Abb. 357. Sensible Nervenendigung an der Wand einer Arteriole. Versilberung 340 $\times$ . Pia mater des Menschen. (Nach Stöhr: Zeitschr. f. ges. Anat. I. 63. 1922.)

Kapillarnetz der Media, das sich jedoch nicht bis in die Intima fortsetzt. Diese enthält also keine Gefäße. Um alle großen und mittleren Gefäße des Kopfes und der Eingeweide herum sind Geflechte markloser Nerven leicht zu erkennen. Auch Ganglienzellen kommen an den großen Gefäßen des Stammes und Kopfes vor. Es ist jedoch nicht statthaft, diese Nerven ohne weiteres als „Gefäßnerven“ anzusprechen. Es sind vielmehr Teile des autonomen Nervensystems, die die Gefäßscheide als Bahn zu den Eingeweiden benutzen; so setzt sich der Halssympathikus als Plexus der Carotis interna in die Schädelhöhle fort.

Aus diesen Plexus werden allerdings auch Gefäße innerviert, so daß es teilweise außerordentlich schwierig wird, Gefäßinnervation und Organinnervation (z. B. bei der Niere) voneinander auch physiologisch zu trennen. Die Gefäße der Extremitäten erhalten ihre Nerven durch die Spinalnerven und in deren

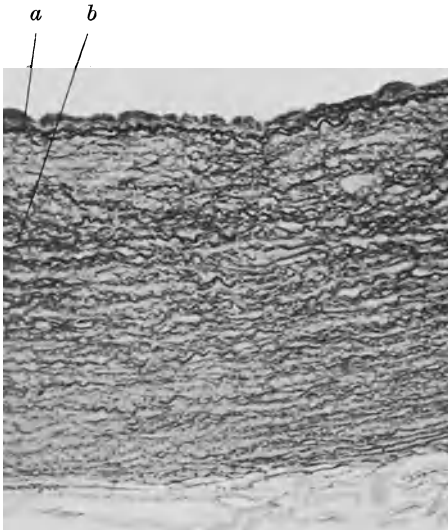


Abb. 358. Ungeschichtete, elastische oder gelbe Arterie. Art. carotis communis, Orcein. Phot. 80  $\times$ . Erste Andeutung einer Elastica interna (a), b elastische Platten der Media.

Scheide finden sich niemals Ganglienzellen, was darauf hinweist, daß diese Zellen in den Rumpfgefäßplexus nicht zur Gefäßinnervation gehören. Ebenso benutzen die sympathischen Nerven der Haut (Schweißdrüsen, Haarmuskeln) nicht die Gefäßscheide, sondern die sensible Nervenbahn. Endigungen von Nerven in der Gefäßwand sind bekannt und zwar sowohl motorische auf (in?) der Media, wie auch sensible Endgeflechte. Auch die Kapillaren besitzen Nervenendigungen, und dasselbe gilt für die Venen. Abb. 356 und 357 zeigen eine Reihe solcher Bilder, die durch Silbermethoden herstellbar sind. Im ganzen bedarf die Gefäßinnervation, was ihre histologische Seite anbetrifft, noch sehr der weiteren Aufklärung.

#### 156. Feinere Beziehung des Baues der Wand zur Beanspruchung.

Es ist noch nötig, den Versuch zu machen, die Anordnung der Teile in Beziehung zu setzen zu den Beanspruchungen im einzelnen. An einer geraden Strecke ist die durch den Druck von innen bewirkte Ringspannung doppelt so groß wie die Längsspannung (S. 296). Auch fallen beide von innen nach außen in der Wand stark ab. Die Anordnung des Materials weist darauf hin, daß diese Spannungen von verschiedenen Teilen aufgenommen werden. Daß die starke Ringmuskulatur zur Aufnahme der Ringspannungen dient, ist zweifellos, und auch wo sie Stellung hat, muß sie doch dem Blutdruck entgegenwirken, um die Lichtung konstant zu erhalten. Man geht nicht fehl, wenn man die Längsspannung von der Elastica interna mit ihren längsgestellten derben Fasermaschen aufgenommen denkt, dort wo sie am größten ist, denn die Media entbehrt der Längsversteifungen. Diese Leistung wird durch die in der Intima verstreuten Längsmuskeln verstärkt. In den äußeren Schichten der Wand sind die durch den Blutdruck hervorgerufenen Spannungen nur mehr gering. Die in kennzeichnender Weise bei verschiedenen Gefäßen wechselnden Anordnungen der mechanischen Elemente in den Außenschichten wird man also mit den von außen

angreifenden Kräften in Zusammenhang bringen müssen. Diese Kräfte sind Dehnungen der Gefäße in der Längsrichtung und es ist bekannt, daß sich sämtliche Arterien, auch im toten Körper, in Längsspannung befinden, denn das herausgeschnittene Stück ist kürzer als die Strecke, die es im Körper

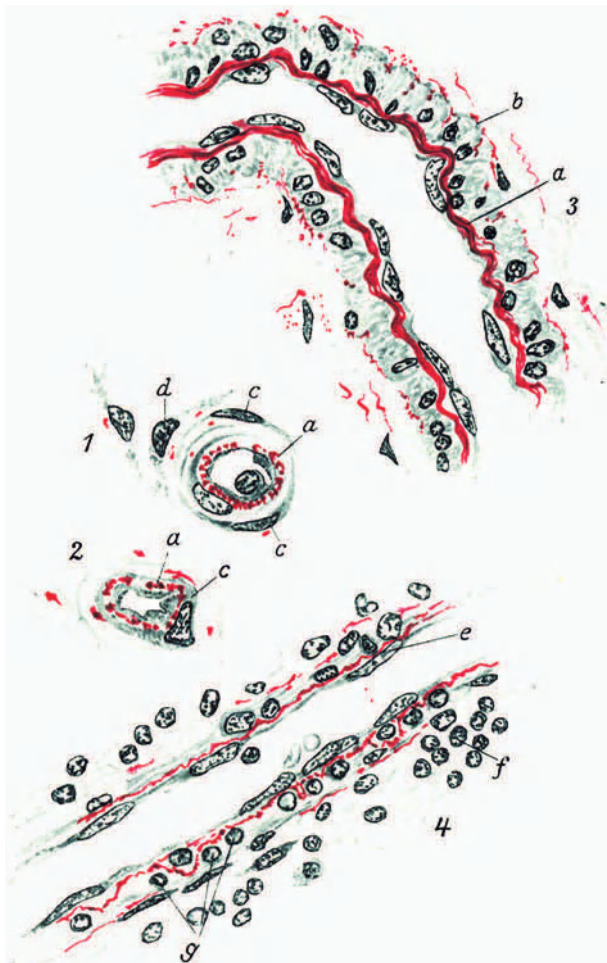


Abb. 359. Kleine Arterien aus der Zunge des Erwachsenen, Balgdrüsenteil. Orcein, Hämatoxylin. P. gez. 1 u. 2 = 1520  $\times$ , 3 u. 4 = 640  $\times$ . 1 u. 2 Querschnitte präkapillarer stark kontrahierter Arterien, 3 etwas größerer Ast mit noch geschlossener Muskellage, 4 weit offener Ast mit nur noch vereinzelt Muskelzellen im lymphatischen Gewebe. *a* *Elastica interna*, *b* *Elastica externa*, *c* Muskelzellen, *d* Bindegewebszellen der Umgebung, *e* Endothel, *f* Lymphozyten, *g* quergetroffene Kerne von Muskelzellen.

einnahm. Weiterhin finden bei den Bewegungen der Glieder ständig Belastungen der Gefäße in der Längsrichtung statt. Diesen mechanischen Anforderungen wird die Adventitia gerecht mit den derben längsgestellten elastischen Netzen und den in gleicher Richtung eingebauten Muskelzügen.

157. **Bau der verschiedenen Arterien des menschlichen Körpers.** Man pflegt zwei Hauptarten der Arterien zu unterscheiden: elastische und muskulöse.

Diese Unterscheidung ist nicht ganz richtig, denn weder entbehren die „elastischen“ der Muskulatur, noch die „muskulösen“ des elastischen Materials. Besser ist es, die Arterien einfach nach der Größe zu klassifizieren, denn der Bau der Wand steht durch mehrfache Beziehungen in Abhängigkeit vom Durchmesser.

Die großen Arterien, Aorta, Anonyma, Carotis communis, Subclavia, Iliaca communis, zeigen auf dem frischen Schnitt ein gelbes, die kleinen ein rötliches Aussehen. Dies rührt davon her, daß bei den ersteren in der Wand sehr reichlich elastisches Material in derben Platten und Membranen vorhanden ist, zwischen denen die immerhin reichliche Muskulatur unsichtbar bleibt. Bei

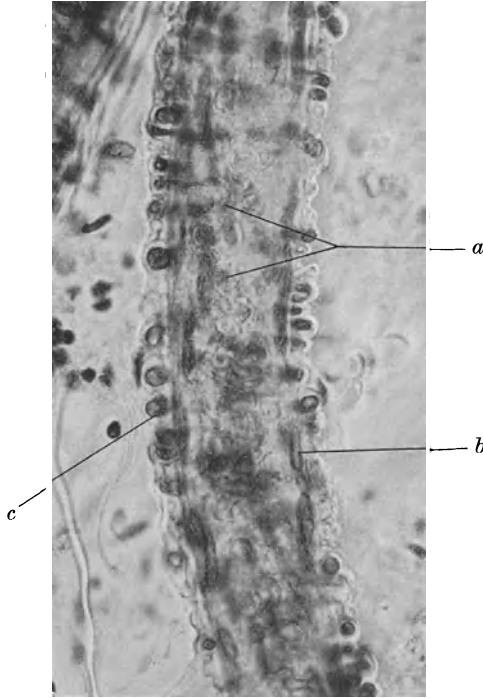


Abb. 360. Optischer Längsschnitt durch eine Arteriole der Pia mater des Menschen, Totalpräparat, Hämatoxylin. Phot. 600×. *a* Inhalt des Gefäßes, Erythrozyten, *b* Endothelkerne, Längsansicht, *c* Muskelkerne im opt. Querschnitt.

den Arterien mit rötlichem Wandquerschnitt ist eine kompakte Lage von Muskulatur entwickelt, die eben jenes Aussehen bietet. Wir werden die Namen beibehalten mit dem Vorbehalt, daß man die „elastischen“ auch ungeschichtete (Abb. 358), die „muskulösen“ auch geschichtete Arterien (Abb. 349) nennen kann.

Der Übergang vom einen zum anderen Typus erfolgt sehr schnell, so daß man z. B. von der Carotis externa in der Nähe der Teilungsstelle Querschnitte erhält, die an einer Seite noch den elastisch-ungeschichteten, auf der anderen Seite den geschichteten Bau zeigen.

Eine besondere Besprechung erfordern die kleinsten oder präkapillaren Arterien, d. h. die, aus denen die Kapillaren entspringen (Abb. 359 u. 360). Je kleiner die Arterien werden, desto geringer wird die Anzahl der Lagen glatter Muskulatur. Jedoch gilt hier dasselbe, was Grützner zuerst am Magen des Frosches feststellte (S. 267). Bei der Kontraktion, bzw. Dehnung, verschiebt sich das die glatten Muskelzellen enthaltende Gewebe so, daß diese aneinander vorbeigleiten. Eine

durch Injektion unter Druck fixierte Arterie zeigt deshalb weniger Schichten von Muskelzellen als eine in kontrahiertem Zustand untersuchte. Man vergleiche jedoch die Abbildungen 352 und 354, die beide stark gedehnte Gefäße wiedergeben: Die kleine Muskelarterie zeigt nur wenige Lagen, der Ast der Arteria digital. comm. noch viele. Abb. 359, 3 zeigt eine (kontrahierte) Zungenarterie vom Erwachsenen mit einer Schicht Muskelzellen und den letzten Spuren einer *Elastica externa*, einem dünnen Netz elastischer Fasern zwischen Muskelzellen und dem umgebenden Bindegewebe. Eine eigentliche *Adventitia* ist weder hier noch auf den Abb. 352 und 360 zu erkennen (vgl. S. 302). Weiter stromabwärts von derartig gebauten Strecken werden die Muskelzellen immer spärlicher und hören auf, eine geschlossene Lage zu bilden. Zwischen

diesen letzten Muskelzellen und den Rougetschen Zellen der Kapillaren können alle Übergänge festgestellt werden.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten der *Elastica interna*. Diese Schicht ist an kleinen Arterien von derselben Beschaffenheit wie an den mittleren, sie besteht aus elastischen Netzen, die mit abnehmendem Durchmesser immer zarter werden. Während z. B. an der *Arteria digitalis communis* noch eine große Reihe von Schichten zwischen Muskularis und Endothel vorhanden sind, zeigt ein Ast von ihr (Abb. 351 u. 354) nur mehr eine Schicht und das Endothel liegt diesem Netz unmittelbar auf. Das *Stratum proprium* der Intima verschwindet also. Je weiter wir gegen die Kapillaren zu vordringen, desto zarter wird das Netz, so daß bei kleinsten Arterien (Arteriolen) auch auf dem kontrahierten Gefäß die einzelnen Netzfasern als Pünktchen auf dem Querschnitt zu unterscheiden sind (Abb. 359, 1 u. 2). Dieses Netz steht mit dem des umgebenden Gewebes nach wie vor in Verbindung und es endet schließlich so, daß es immer weitmaschiger wird und die letzten Netze in der Umgebung auslaufen. An

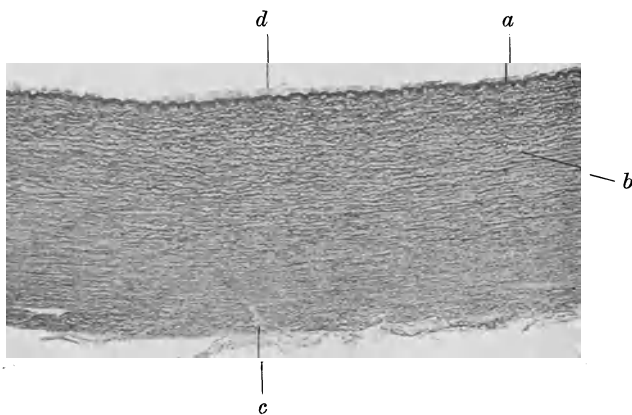


Abb. 361. Aortenbogen, Querschnitt, Orcein, Übersicht der ganzen Wand. Phot. 23  $\times$ .  
a Intima, b Media, c Vas vasis, d Blut an der Innenseite haftend.

den Muskelarterien der Hand des sechsjährigen Kindes finden sich teilweise schon dort keine Netze unter dem Endothel mehr, wo noch Muskelzellen vorhanden sind. Es folgen dann noch Strecken mit vereinzelt Muskelzellen, deren Unterscheidung gegen die Perizyten jedoch nicht mehr sicher ist. Auch fehlt bei diesem Objekt an allen innerhalb der kleinsten Muskelbündel verlaufenden Gefäßen stets jede Andeutung einer *Elastica interna*. An der Zunge eines Erwachsenen ist, solange noch eine Gefäßmuskulatur zu erkennen ist, auch noch eine deutliche *Elastica interna* vorhanden.

**158. Arterien von besonderem Bau.** Die Wand der Aorta ist durch die ganze Dicke hindurch gleich gebaut, eine Adventitia kann nur sehr willkürlich hinzugechnet werden, denn das große Gefäß liegt unmittelbar in ein verhältnismäßig lockeres Gewebe eingebettet (Abb. 361).

Der am meisten in die Augen fallende Bestandteil der Wand sind konzentrische Lagen von elastischem Material. Es handelt sich um derbe Platten mit großen runden Löchern, die jedoch nirgends um die ganze Wand herumreichen, sondern sich teilen und in derbe Netze auflösen, sich wieder vereinigen und durch zahlreiche aus ihrer Fläche sich entwickelnde runde Fasern mit den außen- und innenliegenden Nachbarplatten verbunden sind. Auch hier gibt der Querschnitt (Abb. 362) nur ein unvollkommenes Bild, besseren Einblick

gewähren zerschabte, dicke Flachschnitte, die in Kalilauge gekocht und so von den anhängenden, nicht elastischen Bestandteilen befreit sind.

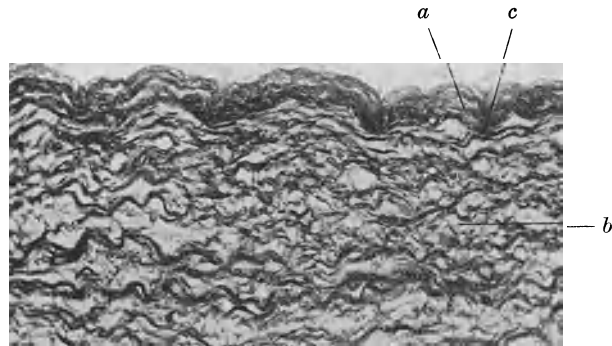


Abb. 362. Dasselbe wie 361. Innenseite, Phot. 170  $\times$ . *a* Intima, *b* derbe elastische Platten der Media mit feineren Netzen dazwischen, *c* Grenze beider Schichten.



Abb. 363. Aorta ascendens (Hinger. anderes Individuum wie die übrigen Abbildungen der Aorta). Säurealizarinblau-Phosphorwolframsäure, Innenseite, Phot. 230  $\times$ . *a* Endothel, *b* Muskellage längs getroffen, *c* dasselbe quer getroffen, *d* dasselbe schief getroffen.  
(Aus Roux: Arch. f. Entwicklungsmechanik. Erinnerungsband f. Braus, 1925.)

In dieses Fachwerk aus Platten und runden Stäben sind außerordentlich zahlreiche Lagen von glatten Muskelzellen eingeordnet, jedoch so, daß nirgends eine zusammenhängende Lage entsteht (Abb. 363). Die Lücken zwischen den Platten beherbergen diese Muskulatur, die also selbst von den Verbindungsnetzen der Platten durchsetzt wird. Die Muskelzellen sind kurz, breit

und abgeplattet. Benachbarte Lagen haben verschiedenen Verlauf, so daß auf Flachschnitten eine Menge sich kreuzender, wenig ausgedehnter Muskellagen zu Gesicht kommen. Auf senkrechten Durchschnitten durch die Wand wechseln quer-, längs- und schiefgetroffene Lagen miteinander ab. Das ganze System

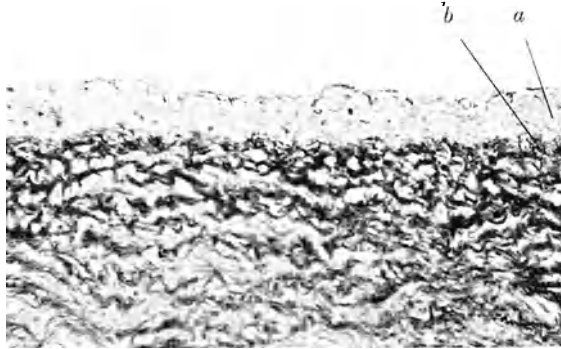


Abb. 364. Aortenbogen, Innenseite, Häm. v. Gieson. Phot. 170  $\times$ . In der Media zahlreiche kollagene Fasern, in der Intima fehlen sie. *a* Intima, *b* Innenfläche der Media.

von Muskulatur und elastischen Gebilden ist in zarte Maschen kollagenen Gewebes eingebettet.

Besonders eigenartig ist die innere Schicht gebaut, die Intima, die mit der gleichnamigen Schicht anderer Arterien sehr wenig Ähnlichkeit besitzt. Auch sie besteht aus elastischen Netzen und Platten, die sogar besonders dicht liegen (Abb. 361 u. 362). Mit keiner Methode gelingt es jedoch, kollagene Fasern nachzuweisen (Abb. 364). Auch mit dem Polarisationsmikroskop ist weder an Flach- noch an Querschnitten, noch an von der Innenseite abgezogenen Häutchen, eine Doppelbrechung nachzuweisen. Da auch glatte Muskelzellen fehlen, so haben wir den im Körper einzigartigen Fall eines nur aus Zellen und elastischen Netzplatten bestehenden Gewebes. Zellen sind nämlich zahlreich vorhanden und auch Mastzellen befinden sich darunter (Abb. 365).

Das Endothel liegt der inneren Lage dieser elastischen Gebilde unmittelbar auf. Gegen die — Media genannte — Muskulatur und kollagene Fasern enthaltende Schicht ist die Intima durch besondere dicke, elastische Platten, *Elastica interna*, abgegrenzt.

Einen besonderen Bau zeigen auch die Arterien des Gehirnes. Im Vergleich mit anderen, z. B. Extremitätenarterien, ist die Muskulatur dünn. Um so dicker ist die *Elastica interna* (Abb. 366). An den größeren Arterien besteht diese aus mehreren Lagen, die untereinander zusammenhängen und durch dünnere Netze, die in der Muskulatur liegen, mit der *Elastica externa* verbunden sind. Diese *Elastica interna* besteht aus richtigen Platten mit Löchern, wie sie sonst nur in der Aorta und den übrigen großen Arterien des elastischen Typus vorkommen (Abb. 367). Die Löcher sind bei den größeren Hirnarterien sehr eng, bei den kleineren weiter. Dies gilt auch für sehr kleine Äste, so daß man an Totalpräparaten der Pia stets nur Arterien mit geschlossener Häutchen-

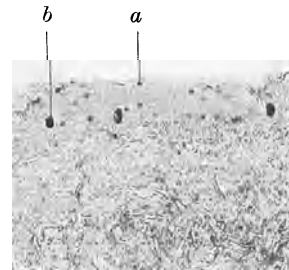


Abb. 365. Aortenbogen. Intima. Saures Toluidinblau, Mastzellen. *a* Endothel, *b* Mastzellen. Phot. 150  $\times$ .



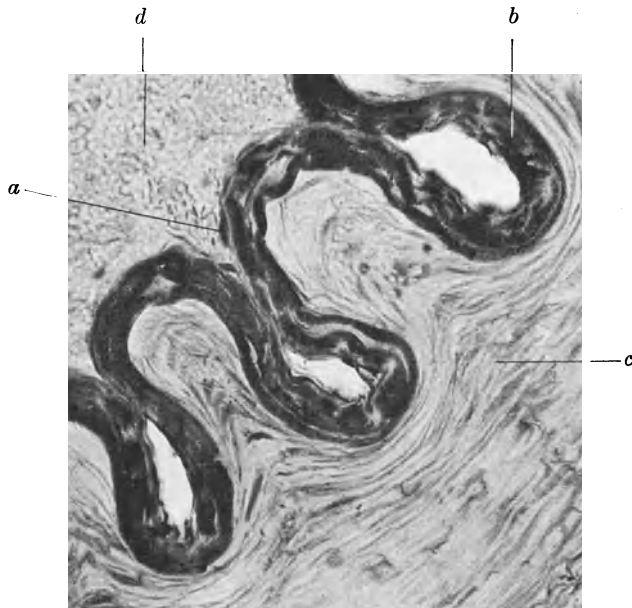


Abb. 366. Querschnitt der Arteria cerebri anterior. Häm. Orcein. Phot. 380  $\times$ . *a* Intima, *b* Elastika, *c* Muskulatur, die durch den Druck der äußeren Lagen in die Falten der Elastika eingepreßt ist, *d* Blut im Innern.

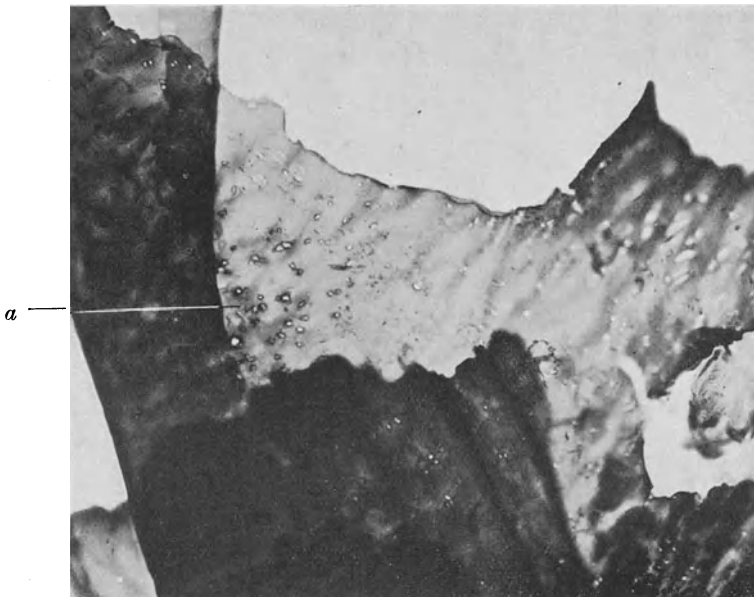


Abb. 367. Elastica interna der Arteria cerebri posterior. Isoliert durch Kochen des Gefäßes in 5% KOH, Präparation. Färbung mit Orcein, Einschluß in Balsam. Phot. 170  $\times$ . *a* Löcher in der Platte.

elastika zu sehen bekommt. Nach Triepel finden sich erst bei den kleinsten, schon innerhalb des Gehirns verlaufenden Zweigen, Netze, und diese enden in

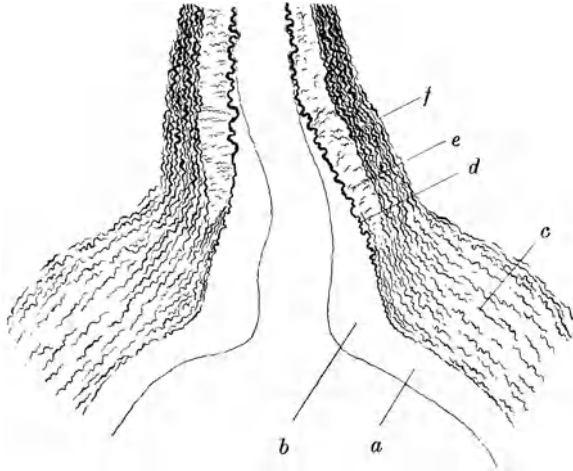


Abb. 368. Ursprung einer Arteria lumbalis aus der Aorta. Schema. *a* Intima der Aorta, *b* Intimapolster am Abgang des Astes, *c* Aortenwand (Media), *d* Elastica interna, *e* Muskularis (Media), *f* Adventitia, Elastica externa oder elastische Wurzelscheide des abgehenden Astes.

der früher geschilderten Weise. Eine Adventitia kommt meist nicht zur Ausbildung.

Diese besonderen Verhältnisse stehen in Beziehung zu den besonderen Bedingungen des Kreislaufes der Schädelhöhle. Der Hauptzufluß erfolgt durch die beiden inneren Karotiden. Diese führen, ohne Knickung, in gerader Linie von der Aorta zum Felsenbein. Es herrschen in diesen Gefäßen also annähernd dieselben Verhältnisse wie in der Aorta (elastischer und muskulo-elastischer Typ). Auf die Arterien des Gehirnes wirken äußere Kräfte nicht ein, daher fehlt eine derbere Adventitia und mit ihr die Elastica externa. Ein Verständnis der Besonderheit der Gehirnarterien ist nicht so leicht zu gewinnen. Jedoch ist eines zu beachten: Von allen Organen des Körpers ist das Gehirn dasjenige, das die geringsten physiologischen Schwankungen der Blutversorgung aufweist. In der Aorta und damit in dem Hauptzuleitungsrohr der Carotis interna wechseln mit der verschiedenen Beanspruchung der Körperteile die Druckverhältnisse nicht unbeträchtlich. Vielleicht kann man den besonderen Bau der Hirngefäße dahin deuten, daß ihnen die Aufgabe zufällt, trotz wechselnder Tätigkeit des nahen Herzens und der des Aortenwindkessels dem Gehirn stets dieselbe Blutmenge zuzuführen, also gleichmäßigen Kreislauf im Gehirn zu erzwingen. Das ist eine Aufgabe, die der der übrigen Gefäßgebiete gerade entgegengesetzt ist. Diesem liegt es ob, die verschiedenen Organe mit außerordentlich wechselnden Blutmengen zu versorgen, wobei sich der zentrale Apparat, Herz und Aorta, naturgemäß bei den

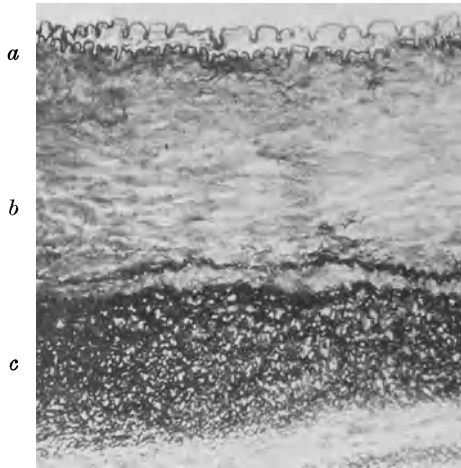


Abb. 369. Querschnitt durch die Art. mesenterica superior nahe am Ursprung. Phot. 80  $\times$ . *a* Intima und Elastica interna, *b* Media, *c* starke elastische Wurzelscheide (Elastica externa).

wechselnden Anforderungen der Peripherie stets nur auf die Bedürfnisse des Gesamtkreislaufes, nicht der einzelnen Organe, einstellen kann. Ohne Zweifel weist der Bau der Elastika der Intima der Gehirngefäße darauf hin, daß von ihr sowohl Ring- wie Axialspannungen aufzunehmen sind, da sie die übliche Anordnung der elastischen Einzelteile, längsgestellte Netze, vermissen läßt und statt dessen eine nach beiden Richtungen gleichgebaute Platte vorhanden ist.

**159. Verzweigungen und Astabgabe.** Von Verzweigung einer Arterie sprechen wir, wenn sich das Gefäßrohr in zwei annähernd gleiche Äste teilt, wobei jeder Ast mit der früheren Verlaufsrichtung einen Winkel bildet. Tritt hingegen eine sehr viel kleinere Arterie aus einem Stamme aus, ohne daß diese in Weite

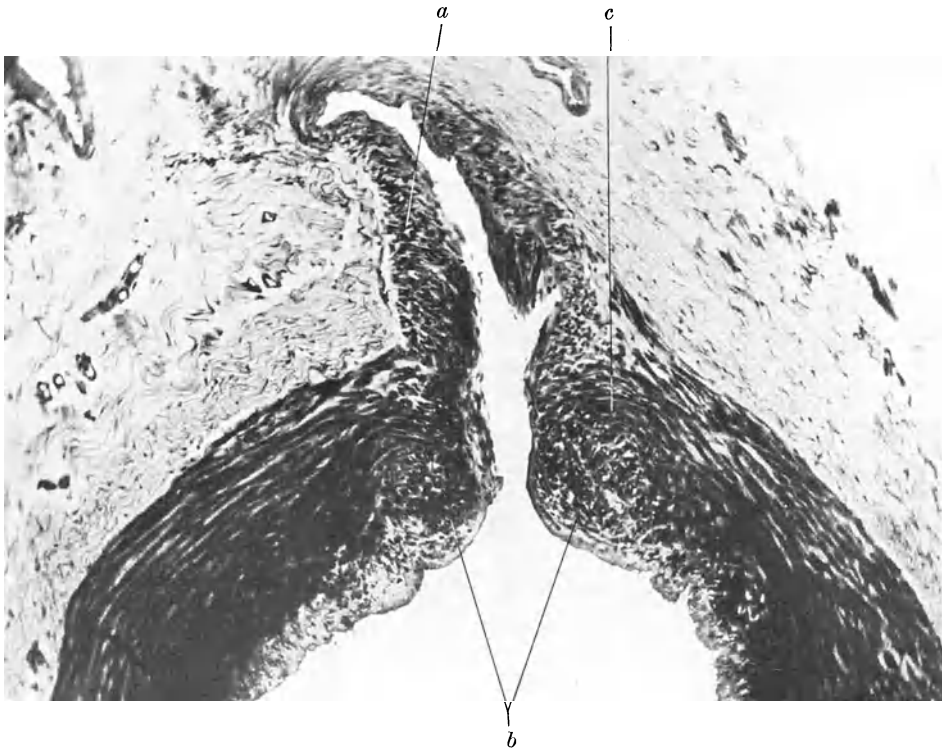


Abb. 370. Arteria lingualis mit abgehendem Ast. Säurealizarinblau, Phosphormolybdänsäure. Phot. 90 ×. *a* Ringmuskeln des abgehenden Astes, *b* Sphinkter = verdickter Ursprung dieser Muskeln im Inneren des Stammes, *c* Ringmuskulatur des Stammes.

und Verlauf wesentliche Veränderungen aufweist, so sagen wir, die Arterie gibt einen Ast ab<sup>1)</sup>. Wir behandeln hier lediglich den feineren Aufbau der Wand an den Verzweigungsstellen. Bei der Abgabe von Ästen wurzelt das abgehende kleinere Gefäß stets in der inneren Schicht des Hauptstammes. Von den großen elastischen Gefäßen gibt allein die Aorta kleinere Muskelgefäße ab. Dabei sondert sich gleichsam die Wandschicht der kleinen Gefäße aus dem Material der Aortenwand heraus. Dicht unter der Intima verschiebt sich das Verhältnis von elastischem Gewebe und Muskulatur zugunsten der letzteren und es erscheint eine reine Muskelwand, die aus der inneren Schicht herauswächst. Im äußeren Teil der Aortenwand ist es umgekehrt, hier bleibt

<sup>1)</sup> In betreff der allgemeinen Verhältnisse der Verzweigung des Arteriensystems vgl. Roux und Oppel.

allein das elastische Material erhalten und setzt sich als *Elastica externa* auf den abgehenden Ast fort (Abb. 368). Untersucht man Querschnitte solcher Äste, so zeigt sich eine sehr starke *Elastica externa*, die nichts anderes als die Fortsetzung der äußeren Teile der Aortenwand auf das abgehende Gefäß ist. Dies zeigt am besten, daß die Aorta keine eigentliche, einen mechanisch bedeutsamen Teil der Wand ausmachende, *Adventitia* besitzt, denn mit dem zarten die Aorta umgebenden Gewebe hat diese elastische Gefäßwurzelscheide keinen Zusammenhang.

Es ist wahrscheinlich, daß wir hier eine Beziehung zur mechanischen Beanspruchung des abgehenden Gefäßes haben. Diese Gefäßwurzelscheide ist ein Schutz gegen das Ausreißen des Gefäßes aus der Aorta. Bei einer Beanspruchung des abgehenden Gefäßes kann die nach allen Seiten durch abgehende Gefäße verankerte Aorta diesem Zuge nicht folgen. So sehen wir, daß die abgehenden Äste, die kleinen sowohl wie die großen, z. B. die *Mes. sup.* (Abb. 369), mit einem starken Federapparat (vgl. S. 165, dynamische Beanspruchung) in der Aortenwand verankert sind.

Auch die kleinen Äste der Muskelarterien entspringen aus der inneren Schicht des Hauptastes. In vielen Fällen — es ist noch nicht ganz zu übersehen, in welchen — ist dabei ein Sphinkter ausgebildet, d. h. das neue Gefäß beginnt unter der *Elastica interna* des Hauptastes mit einem starken Ringmuskel, der sich dann verdünnt in die *Mediamuskulatur* des abgehenden Astes fortsetzt (Abb. 370). Die Ringmuskeln des Stammes gehen außen um den Sphinkter herum. Immer ist dabei die *Elastica interna* aufgespalten, und ein Teil

geht durch den Sphinkter hindurch. Auch an der Gegenseite ist die *Elastica* vielfach gespalten und es finden sich dort zahlreiche Längsmuskeln in der Intima. In anderen Fällen, z. B. dem der abgebildeten *Arteria digitalis communis* (Abb. 351), setzt sich die *Elastica interna* des einen Gefäßes in die des anderen nur unter Veränderung der Schichten fort (vgl. S. 307). Jedoch reicht auch hier die Ringmuskulatur des abgehenden Astes unter die des Stammes.

Roux hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß die Querkontraktion eines unter Druck aus einer Öffnung ausströmenden Flüssigkeitsstrahles auch an der Form der abgehenden Gefäße zu erkennen sei. Abb. 371 zeigt diese Verhältnisse sehr deutlich. Nicht nur ist das Gefäß unmittelbar nach dem Abgang dünner, sondern auch die Wand ist schwächer (auch bei Abb. 370 zu sehen), da im Gebiete der Querkontraktion ein starker Druckabfall in der

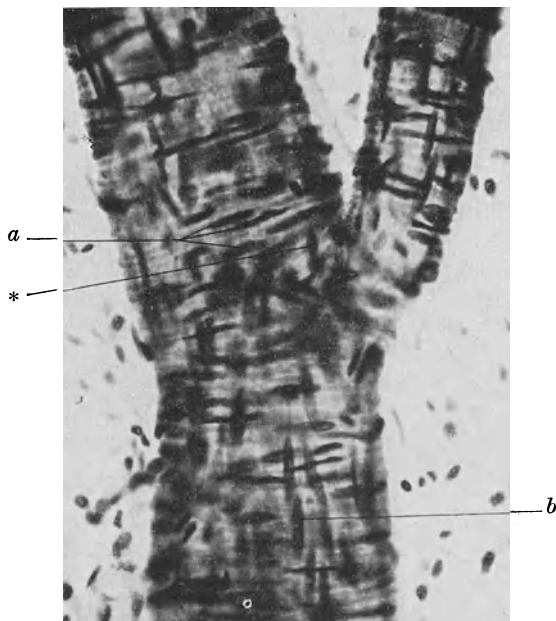


Abb. 371. Arterienverzweigung aus der Pia mater. Totalpräparat, Eisenhämatoxylin (Weigert), Drei-Stufenphotogramm. Bei \* überzeichneter Kern, *a* Muskelkerne, *b* Intimakerne, man beachte die Einbuchtung an der linken Seite, die das Zentrosom enthält.

Flüssigkeit vorhanden ist. Den Verlauf der Muskulatur des Hauptastes an der Stelle des abgehenden Gefäßes macht man sich am besten klar, wenn man zwischen die gekrümmten Finger der Hand von dorsal her einen nicht zu dünnen Federhalter oder dergleichen schiebt.

Naturgemäß sind zwischen einer typischen Astabgabe und einer typischen Verzweigung alle Übergänge vorhanden (z. B. Abb. 371 Ablenkung des Hauptastes). Die Wandverhältnisse an den Verzweigungsstellen sind ziemlich verwickelt. Schon weit unterhalb der eigentlichen Verzweigung macht sich diese durch zwei gegenüberliegende Längswülste im Innern des ovalen Gefäßlumens geltend. Diese Wülste bestehen aus längs verlaufenden Muskelzellen mit Aufsplitterungen der *Elastica interna*. Diese Wülste vereinigen sich an der Teilungsstelle zu dem die beiden Gefäßlichtungen trennenden Sporne. Die Verhältnisse vor allem auch der Muskulatur an der Teilungsstelle wechseln anscheinend bedeutend.

**160. Die Venen, allgemeine Verhältnisse des Venensystems.** Ist es verhältnismäßig leicht, einen allgemeinen Überblick über die mechanischen Bedingungen zu gewinnen, denen die Wand der Arterien ausgesetzt ist, so ist das bei den Venen außerordentlich erschwert, und ein Verständnis des sowohl von Vene zu Vene, wie von Mensch zu Mensch stark wechselnden Baues ist nicht leicht zu gewinnen.

Nach dem Durchstrom des Blutes durch die Kapillaren ist die Herzarbeit größtenteils verbraucht und der Blutdruck auf geringe Beträge gegenüber dem äußeren Luftdruck gesunken. Die treibende Kraft des Kreislaufes ist jedoch das in der Strombahn herrschende Druckgefälle und dieses ist auf der Strecke von den postkapillaren Venen bis zur Einmündung in die großen Stämme — *Venae cavae*, jugulares usw. — gering. In diesen letzten großen Sammelkanälen wird durch den negativen Druck des Thoraxraumes wiederum ein Gefälle hergestellt. Da aber die Venen schlaffe und dünnwandige Rohre sind und nur an wenigen Stellen durch die Umgebung klaffend gehalten werden (Leber), so wird die ansaugende Wirkung des Thorax nur wenig nach rückwärts bis zu den kleineren Bahnen fortgeleitet. (Vergleiche die Wasserstrahlaugpumpe und den dazu gehörigen Schlauch, der besonders dickwandig sein muß, um trotz des Unterdrucks nicht zusammenzuklappen.)

Für die Fortbewegung des Blutes in den kleinen Venen treten andere Kräfte hinzu, die Bewegungen der umgebenden Muskulatur, die Bewegungen der Körperteile und Glieder im ganzen. Dabei ist wichtig, daß das Venensystem durch seine zahlreichen Anastomosen und Plexusbildungen dem Hohlraumsystem eines Schwammes gleicht, der durch die Körperbewegungen gleichsam durchgeknetet wird. Die Venenklappen sorgen dafür, daß durch diese Einwirkungen das Blut nicht nach der falschen Richtung fortbewegt wird, sondern immer nur nach einer Seite ausweichen kann.

Daß die Venen durch eigene peristaltische Bewegungen das Blut fortbewegen helfen, wird meist nicht angenommen. Da auch in der Venenwand reichlich Muskulatur vorhanden ist, so wäre allerdings die anatomische Vorbedingung einer solchen Leistung vorhanden. Bekannt ist ein solches „Venenherz“ nur von den Venen der Flughäute der Fledermäuse, die selbsttätig pulsieren, sich jedoch, soweit bekannt, in ihrem Bau nicht wesentlich von anderen Venen unterscheiden.

Jedenfalls hat die Muskulatur der Venen ihre Bedeutung in der Regulierung des Rauminhaltes sowohl des Gesamtvenensystems, als auch der einzelnen Abschnitte. Wie jede Präparation irgendeines Körperabschnittes zeigt, besteht das Venensystem aus einem zum Teil sehr engmaschigen Netz anastomosierender Röhren, deren jedes mindestens ebenso weit ist, wie die zugehörige in der Einzahl vorhandene Arterie. Untersucht man z. B. die Begleitvene einer mittleren Extremitätenarterie, so erkennt man, wie zahlreich die Verbindungen sind, die die Arterie kreuzend die der Arterie parallelen Venen in Verbindung setzen (Strickleitervenen). Der Rauminhalt des Venensystems ist also außerordentlich groß, und nach dem Tode hat mit Bequemlichkeit das gesamte Blut des Körpers

darin Platz. Die Muskulatur dient vermutlich dazu, dieses Volumen regulierend einzuschränken und so ein, wenn auch geringes, Druckgefälle innerhalb der Venenbahn aufrecht zu erhalten.

Diese allgemeinen Betrachtungen geben nur sehr wenig Handhabe, den Bau der einzelnen Venen dem Verständnis näher zu bringen. Das wird noch dadurch erschwert, daß anscheinend die Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen bei den Venen sehr viel bedeutender sind als bei den Arterien. Wohl gibt es Individuen mit verhältnismäßig schwachen und solche mit starken Arterien, aber die Unterschiede sind bei genauerer mikroskopischer Analyse nur gering, während die der Venenwände sehr groß sein können.

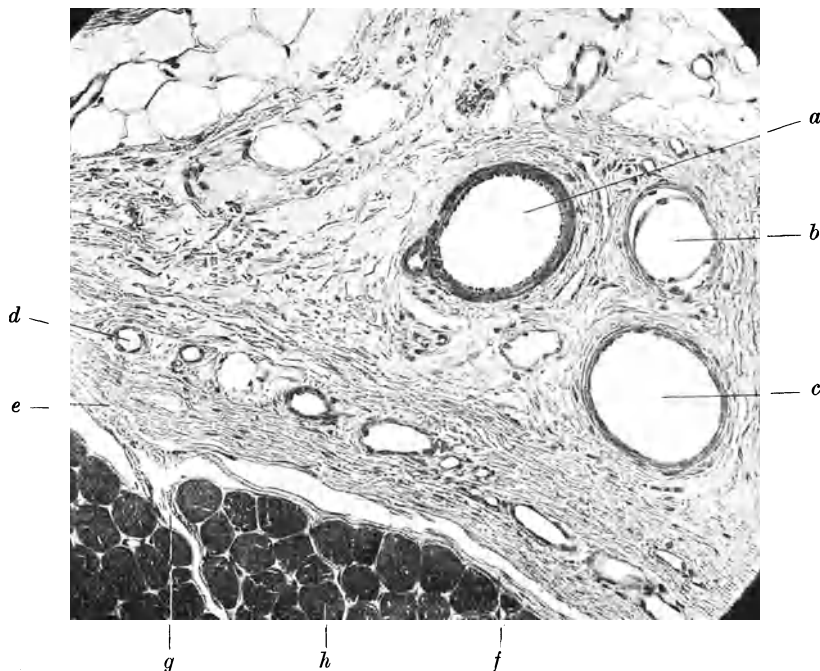


Abb. 372. Kleine Venen und Arterien im Querschnitt, Musculus lumbricalis des 6jährigen Kindes. Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure. Phot. 150  $\times$ . *a* Arterie mit kleinem Seitenast, *b* Vene mit zwei Klappen, *c* Vene, *d* postkapillare Vene, daneben Reihe post- und präkapillarer Gefäße, *e* Bindegewebe (Faszie, die die Beugung des Muskels nicht mitmacht, *f*, *g* äußeres und inneres Bindegewebe, das die Beugung des Muskels mitmacht (Perimysium), *h* Muskelfasern. Die Abbildung zeigt zugleich die Einordnung der kleinen Gefäße in das Gewebe.

**161. Bau der Venenwand.** Zwischen den verschiedenen Abschnitten des Venensystems bestehen kennzeichnende Unterschiede, die im allgemeinen mit der lichten Weite der Gefäße einhergehen, so daß man kleine, mittlere und große Venen, auch dem Bau der Wand nach, zu unterscheiden pflegt. (Abb. 350, 372—376.)

Intima, Media, Adventitia werden auch in der Venenwand unterschieden. Die Trennung der beiden letzteren Schichten kann oft nur sehr willkürlich erfolgen. Zwar pflegt man alles, was Ringmuskeln enthält, als Media, was Längsmuskeln enthält als Adventitia zu bezeichnen, denn die letzteren liegen stets außen, die ersteren innen. Dieser Gesichtspunkt trifft aber sonst keinen Unterschied im Wandbau und überdies ist der Verlauf der Muskulatur wechselnd,

so daß man, würde man an der Grenze der betreffenden Schichten die Längsmuskulatur verfolgen, eine dem Endothel keineswegs parallel laufende Fläche

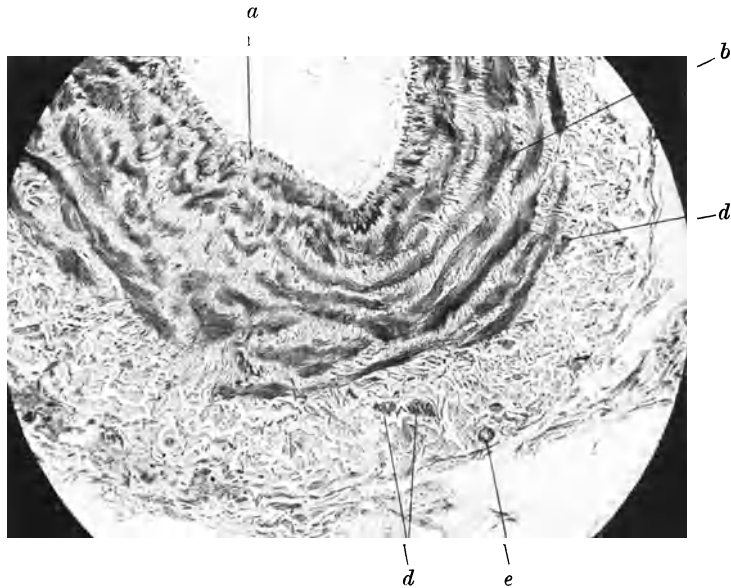


Abb. 373.

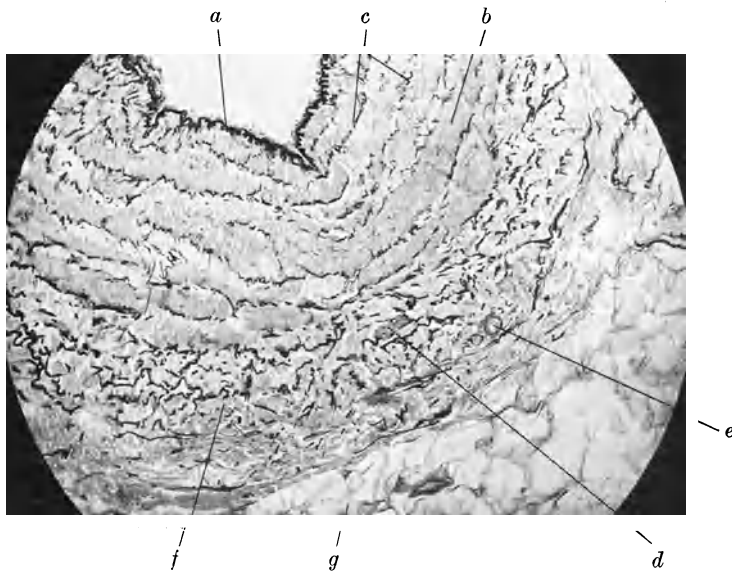


Abb. 374.

Abb. 373 u. 374. Vena radialis, Querschnitt. Abb. 373. Muskelfärbung (Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure), Abb. 374. Elastikafärbung (Orcein). Phot. 135  $\times$ . *a* Intima, *b* Ringmuskeln (Media), *c* elastische Fasern der Media, *d* Längsmuskeln der Adventitia, *e* Vas vasis, *f* Adventitia mit längsgestellten elastischen Netzen, *g* Fett der Umgebung.

erhalten würde. Die Muskulatur verläuft zum großen Teil in Spiralen und das hängt damit zusammen, daß wir nicht eigentliche verzweigte Röhre,

sondern Plexus, Netze und Strickleitern vor uns haben. Auch bei der Arterie pflegt in der Nähe der Verzweigung der Wandbau gestört oder abgeändert zu sein, bei der Vene löst eine solche „Störung“ die andere ab, und es kommt überhaupt sehr selten zu einer auch nur kurzen, geraden Strecke.

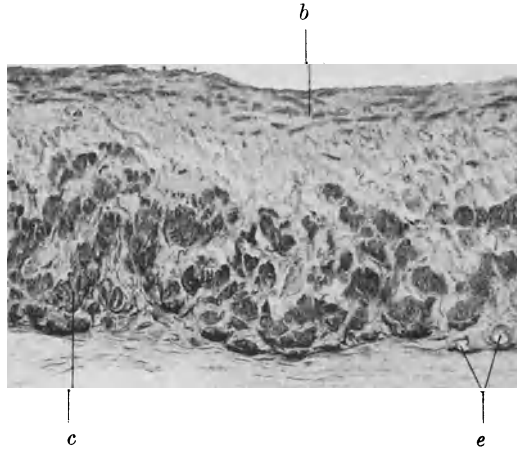


Abb. 375.

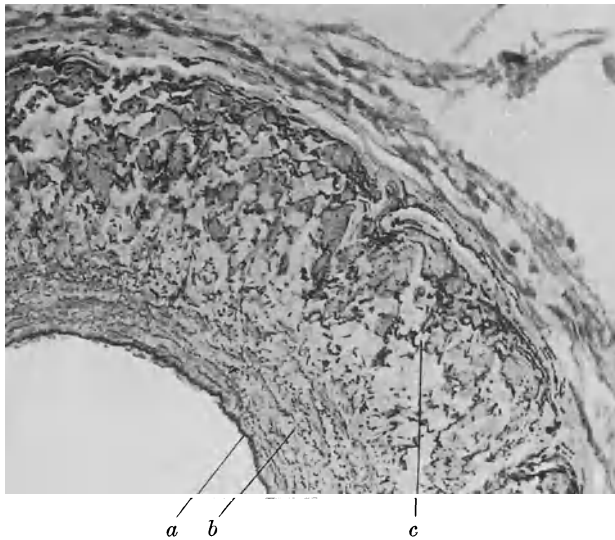


Abb. 376.

Abb. 375 u. 376. Vena iliaca externa, Querschnitt, Phot. 69  $\times$ . Abb. 375. Muskelfärbung (Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure), Abb. 376. Elastikafärbung (Orcein). *a* Intima, *b* Ringmuskeln (Media), *c* Längsmuskeln (Adventitia), *e* Vas vasis.

Es kommt noch eines hinzu. Die Arterienwand leistet einem annähernd konstanten inneren Drucke Widerstand, die Venenwand sehr wechselnd den äußeren und inneren Kräften. Der Grund für die Gliederung der Wand in die, die inneren Kräfte aufnehmende Media und die, die äußeren Kräfte aufnehmende Adventitia fehlt also.



In der Wand der Venen treten die kollagenen Fasern im Vergleich zu den beiden anderen Geweben der Muskulatur und den elastischen Netzen sehr viel stärker hervor als bei den Arterien. Die Muskeln sind zu Bündeln angeordnet, die durch derbere Bindegewebsmassen getrennt sind, so daß der Schnitt eine eigenartige Forderung aufweist, die bei Arterien niemals vorkommt (Abb. 373 und 377).

Im Vergleich zur benachbarten Arterie ist die Wand dünn und muskelschwach, es ist aber wichtig, nur die begleitende, nicht andere Arterien, dabei zu vergleichen.

Die Intima der Venen ist dünn. Ist, wie dies bei den mittleren Venen stets der Fall ist, eine deutliche *Elastica interna* entwickelt, so liegt auf dieser nur ein Endothel. Ein *Stratum proprium* der Intima, wie bei Arterien von einer gewissen Größe an aufwärts, ist nicht entwickelt. Alle Venen verhalten sich also wie die kleinen Arterien (etwa die der Abb. 352). Das Endothel besteht

aus meist etwas kürzeren, als bei den Arterien angegebenen, rhombischen Platten.

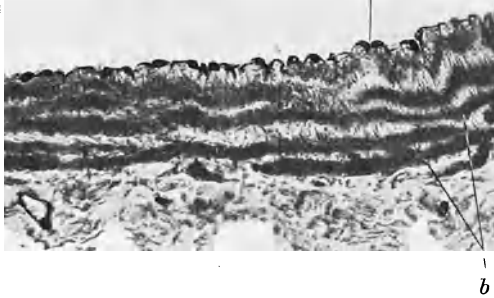


Abb. 377. Größere Vene aus dem Mesenterium, ohne Längsmuskeln mit starker Ringmuskelschicht. Säurealizarinblau - Phosphormolybdän-säure. Phot. 335  $\times$ . *a* Endothelkerne (überzeichnet), *b* Ringmuskeln.

Die Venenklappen rechnet man zur Intima, Fasern nehmen auch da an ihrem Aufbau teil, wo eine *Substantia propria* der Intima fehlt. Die allgemeinen Formen zeigen die Abb. 348, 372. Die Klappen sind taschenförmig, stehen zuweilen einzeln, oft auch einander paarweise gegenüber. Zwischen den beiden Endothelblättern findet sich eine Lage Bindegewebsfasern, die vorwiegend der Länge des Gefäßes entsprechend verlaufen. Bei großen Klappen finden sich an der der Wand abgekehrten Seite der

Klappe feine, elastische Netze. An der Anheftungsstelle ist die Klappe verdickt, derbere elastische Netze und manchmal auch Muskelzellen finden sich dort.

Die Ringmuskeln sind die Kennzeichen der *Media*. Wie bei den Arterien bilden die elastischen Netze eine innen dickere Lamelle, die *Elastica interna*. Sie ist stets dünner als bei den entsprechenden Arterien, auch kommt es höchstens zur Ausbildung enggeschlitzter Platten, nicht von solchen mit kleinen runden Löchern, wie bei einzelnen Arterien. Die dünnen elastischen Netze der *Media* halten sich an die derben Bindegewebsbündel, die die Muskulatur aufteilen, sie liegen an deren Innenseite und sind nur spärlich untereinander verbunden. Ihre Maschen sind in der Längsrichtung gestreckt, in der gleichen Richtung verlaufen die Fasern des kollagenen Gewebes.

Über die Muskulatur ist oben schon das wichtigste angedeutet, die Anordnung zu Bündeln, der spirale Verlauf besonders in der Nähe der zahlreichen Äste und Verzweigungen. Es ist wahrscheinlich, daß man die Ringmuskulatur als flache, die Längsmuskulatur als steile Spiralen anzunehmen hat.

Die innere Lage der Muskulatur wird als *Media* bezeichnet. Diese Schicht ist bei kleineren Venen in derselben Weise in die Gefäßscheide eingefügt wie bei den Arterien, eine derbe, bindegewebige Hülle mit einzelnen Muskellängsbündeln gliedert sich von der Scheide her an und bildet eine der Arterie vergleichbare *Adventitia* (Abb. 373 u. 374). Bei anderen Venen, solchen mit besonders

kräftiger Ringmuskulatur, fehlt eine derartige Hülle (Abb. 377). Wird das Gefäß größer, so wird die Lage der Ringmuskelschicht dünner und durch eine Längsmuskelschicht ersetzt, die meist auch als Adventitia bezeichnet wird, aber mit der Media eine durchaus einheitliche Wandschicht bildet.

Es empfiehlt sich, das Problem des Aufbaues der Venenwand nicht durch Namendefinitionen philologisch entarten zu lassen, und lieber unmittelbar auszudrücken, worum es sich handelt.

Es gibt auch Venen ohne Ringmuskelschicht; bei den großen Venen ist diese zum mindesten sehr dünn. Während eine *Elastica interna* vorhanden ist, fehlt eine *Externa*, auch in den Fällen, in denen eine der Arterienwand unmittelbar vergleichbare Gliederung vorhanden ist.

Für die Gefäße und Nerven der Venenwand gilt dasselbe wie bei den Arterien, jedoch erstreckt sich das Kapillarnetz bis zur Intima. Dies hängt wohl mit der Sauerstoffarmut des Venenblutes zusammen.

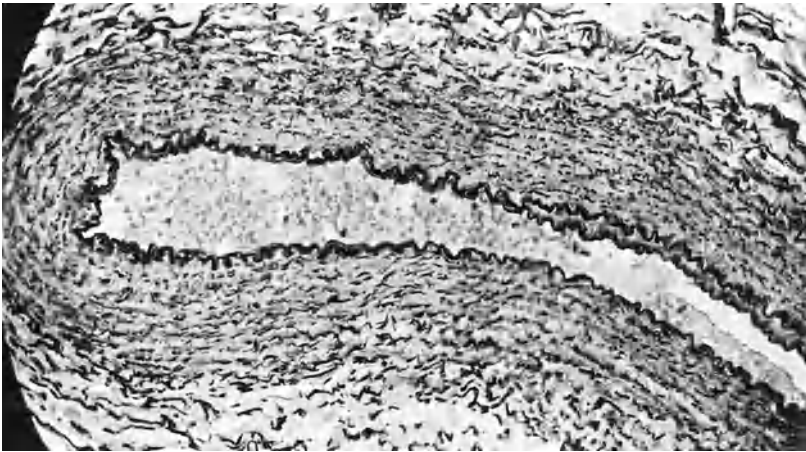


Abb. 378. Vena azygos, Querschnitt. Orcein. Phot. 170  $\times$ .

**162. Die verschiedenen Arten der Venen.** Die Kapillaren sammeln sich zu kleinen Stämmen, die die Wurzeln des Venensystems bilden und sich sehr wenig von den Kapillaren unterscheiden. Diese postkapillaren Venen sind weiter als die Kapillaren, besitzen zahlreiche Perizyten und man kann ein feines Bindegewebshäutchen unterscheiden, das sie umgibt (Abb. 344, 1). Dieses ist der Beginn der perithelen Wand (S. 297). Je größer die Venen werden, desto derber wird diese Wand, jedoch bestehen hier zwischen den einzelnen Körperteilen große Unterschiede und fast jedes Organ hat seine Besonderheiten. So sammeln sich an der Zunge die Venen in großen Räumen, die wie von Endothel ausgekleidete Bindegewebsspalten erscheinen und deren feine elastische Netze führende Wand ohne scharfe Grenze in das Bindegewebe der Umgebung übergeht. Ähnlich sind die Sinus der Dura mater gebaut.

In der Regel gesellen sich mit der Zunahme des Durchmessers Muskelzellen und elastische Netze hinzu, die bei manchen Venen einen bedeutenden Teil der Wand bilden (Abb. 378). Sie werden nach und nach reichlicher und bringen den oben geschilderten Bau der Media zustande. In dieser Weise sind die mittleren Venen gebaut, also die, die die mittleren Arterien

begleiten, wie z. B. die Arteria radialis, dorsalis pedis, Verzweigungen der Brachialis, aber auch noch die Vena femoralis, brachialis, lienalis, jugularis interna, Venae mesentericae. Die großen Venen — hierzu gehören Venae iliacae, Pfortader, Venae cavae, Venae renales — besitzen nur eine sehr geringe Ringmuskulatur (Abb. 375). Individuelle Besonderheiten sind, scheint es, gerade in diesen Abschnitten bedeutend.

Wie die Arterien, haben auch die Venen der Schädelhöhle ihre Besonderheiten. Sie sind bis auf die größeren ohne Muskulatur.

Im allgemeinen haben die Venen der unteren Körperhälfte stärkere und muskelreichere Wandungen. Dies gilt vor allem auch für die großen Stämme; die Vena cava inferior hat eine stärkere Wand als die Vena cava superior desselben Individuums und deren nächste Zuflüsse.

### Das Lymphgefäßsystem.

**163. Allgemeiner Aufbau des Systems.** Die Lymphgefäße treten auf, nachdem das Blutgefäßsystem in seinen wesentlichsten Teilen angelegt ist. Ihr Ursprung



Abb. 379. Subendotheliales Lymphkapillarnetz von der Unterseite des Centrum tendineum des Meerschweinchens, dargestellt mit  $H_2O_2$ . Phot.  $33 \times$ .  
(Nach Magnus: Arch. f. klin. Chirurg. Bd. 175. 1922.)

ist bisher nicht vollständig geklärt. Die Anschauung, daß sie von bestimmten Stellen des Venensystems aus (den späteren Mündungsstellen der Hauptlymphstämme) in Gestalt blinder Schläuche auswachsen und sich peripherewärts im Körper ausbreiten (Sabin), wird von vielen Forschern als irrtümlich bezeichnet und nur für das Ende der Hauptstämme angenommen. Die Lymphkanäle entstehen danach aus örtlichen Zellen (wahrscheinlich des Mesenchyms),

die sich zu Säcken und Schläuchen zusammenlegen und nach und nach zusammenschließen.

So kommt ein Kanalsystem zustande, das mit feinen Röhren, Lymphkapillaren, in der Peripherie entspringt, sich zu größeren Stämmen sammelt, die nach Durchtritt durch einen oder mehrere Lymphknoten sich zum Endstamm, Ductus thoracicus usw., vereinigen und in das Gebiet der oberen Hohlvene münden.

Um dem Begriff des Lymphgefäßsystems und der Lymphräume überhaupt einen eindeutigen Sinn zu geben, muß daran festgehalten werden, daß nur mit Endothel ausgekleidete Hohlräume als Lymphräume zu bezeichnen sind, und nicht jede Spalte im Bindegewebe, jeder nicht mit Flüssigkeit gefüllte Hohlraum als Lymphraum bezeichnet werden darf. So sind im Gehirn die feinen Gefäße und Kapillaren von Spalten umgeben, deren Benennung als Lymphscheiden oder Lymphspalten eine völlige Verwirrung in der Bezeichnung der feineren Bauteile des Körpers nach sich zieht, da dann der Begriff des lockeren Binde-

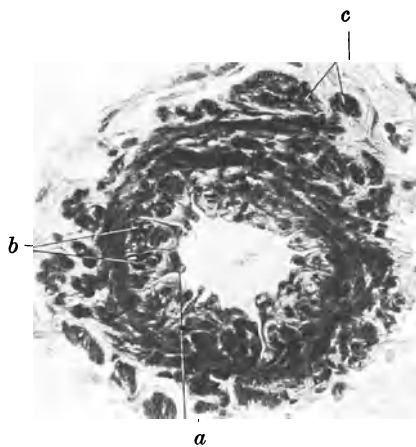


Abb. 380. Muskelstarkes Lymphgefäß aus dem Mesenterium des Menschen. Muskelfärbung. Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure. Phot. 175  $\times$ . *a* Endothel, *b* innere, *c* äußere Längsmuskeln, dazwischen Ringmuskeln<sup>1)</sup>.

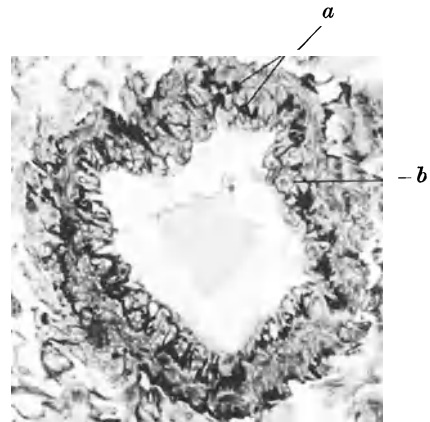


Abb. 381. Dasselbe wie 380. Elastikafärbung durch Orcein, Hämatoxylin-Nachfärbung. Phot. 175  $\times$ . *a* elastische Fasern, *b* Muskelzelle wie 380 *b*.

gewebes, eines der wichtigsten Organe, ebenfalls durchaus unklar würde. Die „Saftspalten“ gehören zum Bindegewebe, das Verhältnis der Lymphkapillaren zu diesen ist also dasselbe, wie das der Blutkapillaren und das Problem einer offenen Verbindung der ersteren mit der Grundsubstanz des Bindegewebes ein ähnliches, wie es für die Sinus der Milz besteht (s. dort). Wir stellen also, wie für das ganze Bindegewebssystem oder interstitielle Gewebe die Anschauung Ranviers wieder her.

Bei niederen Wirbeltieren kommen Lymphsäcke und dichte Plexus um die Gefäße und andere Organe vor. Diese Tiere haben auch Lymphherzen, mit quergestreifter Muskulatur versehene Aussackungen der Lymphbahn. Wahrscheinlich ist bei allen Wirbeltieren, wie beim Blutgefäßsystem, so auch beim Lymphgefäßsystem, die erste Anlage dieselbe, wobei wir es dahingestellt sein lassen, ob allein der Angioblast oder noch andere Gewebesysteme sich dabei beteiligen. In allen anderen Dingen, vor allem der dauernden

<sup>1)</sup> Vgl. Abb. 417, durch Nachweis der Einmündung dieser Gefäße in Lymphknoten sind sie als Lymphgefäße sichergestellt. Eben solche Gefäße findet man in den Scheiden der Gefäße und Nerven der Extremitäten, die Lymphstämme laufen mit diesen zum Stamme. Besonders reichlich sind sie nahe der Fossa ovalis des Oberschenkels, entsprechend den dort zusammenlaufenden durch Injektion nachweisbaren Lymphstämmen. Das S. 656, Abb. 1290 in Kölliker-v. Ebners Handbuch, Bd. 3, abgebildete als Vene bezeichnete Gefäß ist ein solcher Lymphstamm.

Organisation, ist eine Übertragung des Befundes nur mit großer Vorsicht zu handhaben (vgl. das bei der Milz Gesagte).

Der Beginn des Lymphkapillarsystems ist unklar. Im Darm beginnt es mit blinden Aussackungen in den Zotten. Ob es anderwärts mit blinden Enden oder mit einem Netz ohne Ende anfängt, ob Öffnungen der Wand, ob offene Mündungstrichter vorkommen, ist ungeklärt. Vielleicht sind die Vorkommnisse in verschiedenen Organen sehr verschieden. Jedenfalls gelingt es durch Einstich von Hohnadeln in das Bindegewebe, die Lymphgefäße zu füllen. Dies ist sogar die einzige Methode dazu, da eine Füllung der Lymphgefäße vom Hauptstamm aus wegen der vielen Klappen unmöglich ist. Bei den Blutgefäßen ist eine solche Füllung durch Einstich ins Gewebe nicht möglich, es sei denn, es würde zufällig ein Gefäß unmittelbar angestochen.

An den Leibeshöhlenwänden sind Öffnungen der Lymphgefäße bekannt. Unter dem Endothel liegt ein Netz ohne Ende mit Öffnungen, die zwischen den Zölon-Endothelien ausmünden (Abb. 379). Wie sich dies bei anderen Hohlräumen, Gelenken, Schleimbeuteln verhält, ist unbekannt.

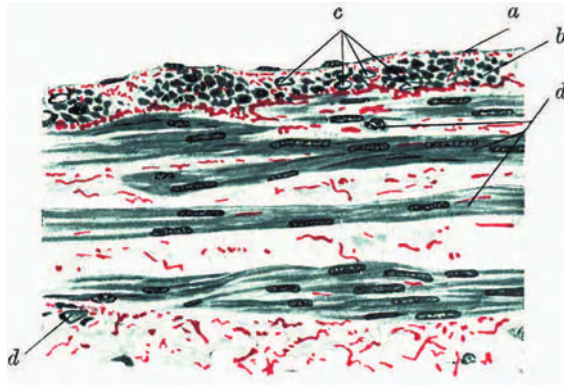


Abb. 382. Querschnitt des Ductus thoracicus vom Menschen. Zeichnung nach zwei verschieden gefärbten Schnitten desselben Stückes. (Muskelfärbung und Elastikafärbung wie 380 und 381.) 280  $\times$ . P. gez.

*a* Intima, *b* Längsmuskeln, *d* Ringmuskeln, *c* Kapillaren der Wand.

Für das Verständnis der Stofftransporte und des Wasserhaushaltes im Körper sind diese Verhältnisse nicht ohne Interesse; wenn nämlich die Grundsubstanz des Bindegewebes ein Sol ist, so kann sie durch offene Lymphgefäßanfänge ohne weiteres in die Blutbahn abfließen; schiebt sich eine Zellage dazwischen, so haben wir auch hier, wie bei den Blutkapillaren, eine den Stofftransport kontrollierende protoplasmatische Grenzschicht.

**164. Bau der Lymphgefäße.** Die kleinen Lymphröhren bestehen nur aus einem Endothel; weiter zentralwärts kommen einige Bindegewebsfasern dazu, weiterhin Muskelzellen. Viele Lymphgefäße sind muskelstark, so im Mesenterium (Abb. 380 u. 381). Ähnlich gebaute kommen auch in der Gegend der Fossa ovalis vor. Es ist hier wohl an aktive Fortbewegung des Inhaltes zu denken, denn die Funktion der Venenwand, Volumenregulierung, fällt hier fort, da es sich nicht um ein geschlossenes Röhrensystem mit konstantem Volumen des Inhaltes handelt. Die Muskulatur hört unmittelbar vor der Mündung des Lymphgefäßes in den Lymphknoten auf. (S. dort.)

Die größeren Lymphstämme (Ductus thoracicus) sind ähnlich gebaut wie die Venen (Abb. 382). Die zahlreichen Klappen gleichen denen der letztgenannten Organe.

## Das Herz.

**165. Gliederung der Wand.** Anfang und Ende der Gefäßbahn ist das Herz, aus dem die beiden großen Schlagadern das Blut hinweg-, in das Hohl-, Lungen- und Herzvenen das Blut zurückführen. Die Gliederung des Hohlraumsystems, den Klappenapparat, setzen wir als bekannt, oder in den Lehrbüchern der Anatomie erreichbar, voraus und beschränken uns auf den Aufbau dieser Teile aus den mikroskopischen Bestandteilen.

Die entwicklungsgeschichtliche Grundlage, zeitlich und ursächlich, ist auch beim Herzen der Endothelschlauch. Er bildet anfangs allein das Herz, ist kontraktile und besorgt dadurch den Kreislauf. Alle übrigen Teile

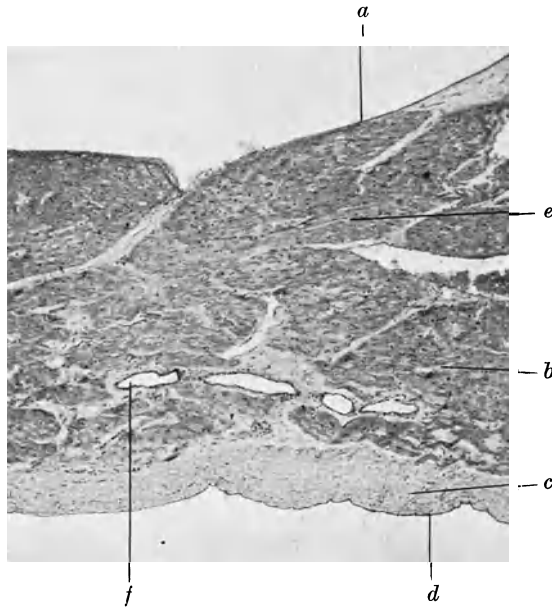


Abb. 383. Übersicht über die Herzwand, rechter Vorhof eines erwachsenen Mannes. Hinger. Injektion. Von demselben Objekt die Abb. 384—387, 393, 396, 397. Phot.  $42\times$ . *a* Endokard, rechts vom Hinweisungsstrich dick, *b* Myokard, *c* Epikard, *d* Endothel des Epikards, *e* Ursprung eines Muskelbalkens (Musc. pectinat.), *f* Gefäße des Herzmuskels, durch die Injektion erweitert.

entstehen aus einem Teil der viszeralen Leibeshöhlenwand, dem myoepikardialen Mantel. Man kann so das Endothel der perithelen Wand auch hier gegenüberstellen (s. S. 297). Der an Masse und Leistung wichtigste Teil ist die Muskulatur (Myokard). Ihr liegt, wie bei den großen Arterien, das Endothel nicht unmittelbar auf, sondern es schiebt sich noch eine Gewebslage (Tunica propria) ein, die mit dem Endothel zusammen eine biologische Einheit, das Endokard, bildet. Für diese gilt dasselbe wie bei den Gefäßen (S. 297). Das Endokard kann man also, was die Leistung betrifft, der Intima, das Myokard der Media vergleichen. An den Einmündungs- und Ursprungsstellen der großen Gefäße verhält es sich, was den Zusammenhang der Teile betrifft, jedoch anders, denn das Gefäß entwickelt sich gleichsam aus dem Endokard heraus und die Herzmuskulatur liegt dann außen noch eine Strecke auf der schon vollständigen Gefäßwand auf (besonders an den Venenmündungen).



Die äußere Schicht des Herzens kommt durch die Einlagerung in einen Teil der Leibeshöhle zustande und ist deren viszerale Auskleidung (Abb. 383).

**166. Endokard.** Die Dicke des Endokards ist sehr wechselnd; dies wird schon bei der Betrachtung der Innenseite des frischen Herzens deutlich. Die dicken Stellen sehen weißlich aus, durch die dünnen schimmert der rotbraune Herzmuskel durch. Das Endokard der Vorhöfe ist im ganzen viel dicker als das der Kammern, jedoch fehlen auch ganz dünne Teile nicht (Abb. 383).

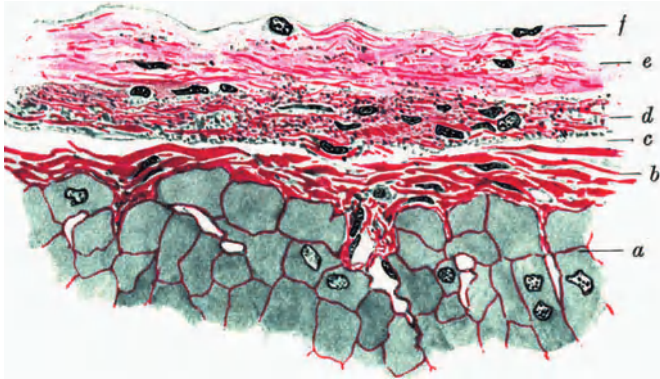


Abb. 384. Endokard des rechten Vorhofes, nach einem E. Häm. v. Gieson, Präp. P. gez. 480  $\times$ . *a* Myokard mit Perimysium internum, *b* Perimysium externum, *c* künstlicher Spalt zwischen den Schichten *b* und *d*, *d* Stratum subendocardiale, *e* Stratum proprium, *f* Endothel, *e* u. *f* das Endokard s. str.; elastische Fasern grau gezeichnet.

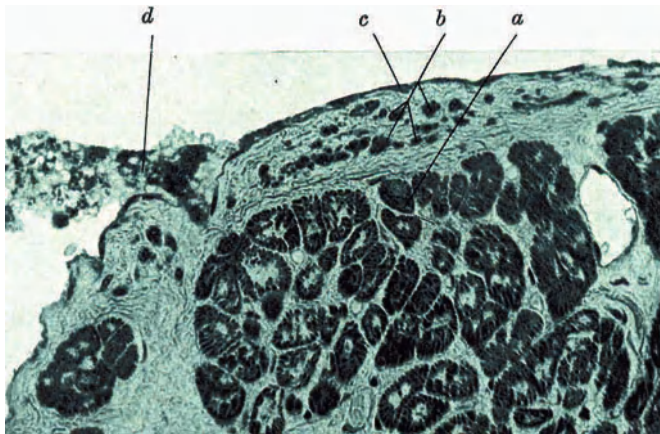


Abb. 385. Glatte Muskelzellen im Endokard des Vorhofes, Särealizarinblau - Phosphorwolframsäure. Phot. 330  $\times$ . *a* Herzmuskelfasern (quer getroffen), *b* glatte Muskelzellen (quer getroffen), *c* Endothel, *d* Blut.

Am besten kann man sich durch folgende Gliederung eine Übersicht über den Schichtenbau der inneren Teile der Herzwand machen (Abb. 384): Zwischen den Muskeln befindet sich deren Perimysium internum, das in der Vorhofsmuskulatur derb und reichlich, in der der Kammern zart und spärlich ist. An der Innenseite umkleidet dieses Bindegewebe als Perimysium externum die Muskulatur in mehr oder weniger dicker Schicht. Die Bindegewebsbündel auch dieses Gewebes sind dick und die darin enthaltenen elastischen Netze

weitmaschig, aber aus dicken Fasern bestehend. Auf diesem Gewebe liegt dann die Herzinnenhaut und besteht dort, wo sie dick ist, aus zwei Schichten. Die innere Schicht, aus dem Endothel und dem darunter liegenden Stratum proprium bestehend, ist das Endokard im engeren Sinne. Seine kollagenen Fasern sind sehr fein und ebenso die elastischen Netze, von denen ein dichtes Netz an den meisten Stellen unmittelbar unter dem Endothel liegt. Zwischen diesem eigentlichen Endokard und dem Perimysium externum liegt das als subendokardiale Schicht bezeichnete Gewebe, aus derben Bindegewebs-

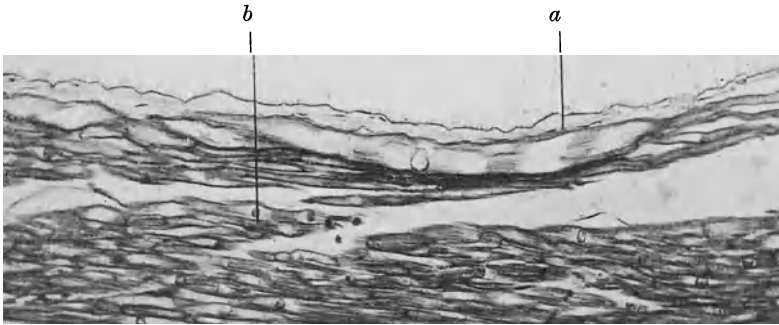


Abb. 386. Purkinjesche Fasern, rechte Kammer.  
Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure. Phot. 160  $\times$ . Längsschnitt.  
*a* Purkinjesche Faser, *b* motorische Faser.

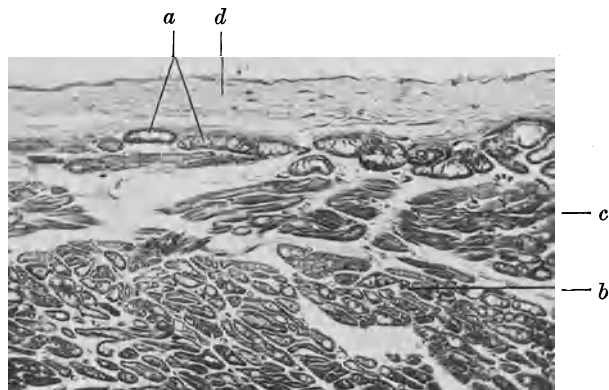


Abb. 387. Dasselbe wie 386, Querschnitt, gleiche Vergrößerung. *a* Purkinjesche Fasern,  
*b* motorische Fasern, *c* wie *b* schiefgetroffen, *d* Endokard.

bündeln und einem dichten, derben elastischen Netz bestehend. Von den Vorhöfen sind auch durchlochte Platten beschrieben, die wahrscheinlich dieser Schicht angehören. Ebenfalls in dieser Schicht sind in den Vorhöfen glatte Muskelzellen, vorzüglich in der Nähe der Venenmündungen, aber auch in verstreuten Gruppen überall zu finden, selbst in den Buchten zwischen den Kämmen der Musculi pectinati (Abb. 385). Im Endokard der Kammern kommen glatte Muskelzellen nicht vor. Verdünnt sich nun die der Muskulatur aufliegende Gewebsmasse, so geschieht dies auf Kosten der subendokardialen Schicht. In den Kammern ist das Endokard nur an wenigen Stellen in Schichten gegliedert und im ganzen überhaupt sehr dünn. Ein unter dem



Endothel liegendes Stratum proprium läßt sich aber auch hier meistens von dem spärlichen Perimysium externum der Muskulatur abgrenzen.

Eine bestimmte Regel für das Vorkommen dicker oder dünner Endokardstellen habe ich an dem von mir vorzugsweise verarbeiteten Herzen eines 30jährigen Hingerichteten nicht finden können; auf und zwischen den Muskelbalken und in der Tiefe der Nischen habe ich dicke und dünne Stellen gesehen.

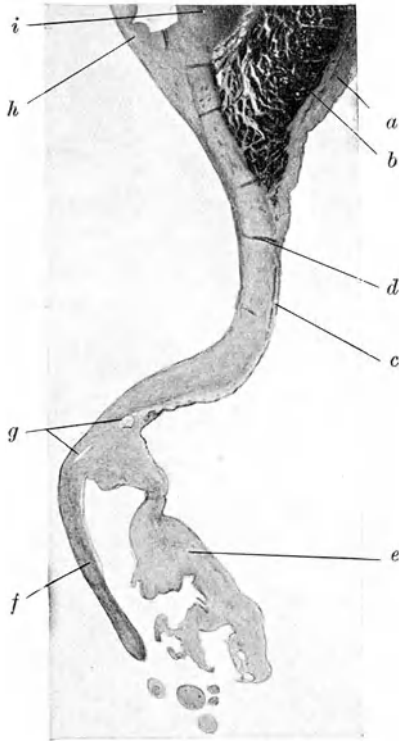


Abb. 388. Großes inneres Mitralsegel, 1jähr. Kind. Häm. Eosin. Phot.  $4\frac{1}{2}\times$ . Rechts, Vorhofseite; links, Kammerseite (Conus arteriosus). *a* Vorhofsendokard mit glatten Muskelzellen, *b* Vorhofsmuskulatur, *c* Endokard auf der Klappe, *d* Klappenplatte, im knorpel-sehnigen Teil Falten, die durch das Schneiden und Strecken entstehen (typisch für Gewebe von „Knorpelkonsistenz“), die umgebenden Gewebe zeigen solche Falten nicht, *e* Klappen-segel, *f* Chorda tendinea (zweiter Ordnung), *g* Gefäße in der Klappe, *h* Taschenklappe, *i* Auskleidung des Sinus Valsalvae.

**167. Myokard.** Das Myokard besteht aus der S. 282 beschriebenen Herzmuskulatur, deren Verlauf und Anordnung in den Lehrbüchern der Anatomie nachgesehen werden muß. Sie bildet in den Wänden der Kammern und Vorkammern ein geschlossenes, in sich selbst zurücklaufendes Netzwerk ohne Ende. Enden der als Muskelfasern zu bezeichnenden Netzmaschen kommen nur an wenigen Stellen vor; so in den Papillarmuskeln am Ansatz der Chordae tendineae, an den arteriellen Ostien, an den Klappenansätzen. Faserenden finden sich, jedoch nicht allgemein, an den Grenzen von Kammer- und Vorhofsmuskulatur, da es sich hier meist um dieser Grenze parallele Züge handelt. An einem Aortenostium habe ich auch einen Muskelansatz an einer Arteria coronaria sinistra beobachtet. Darüber, wie an diesen Enden die Verbindung von Muskulatur und kollagenem Gewebe gebaut ist, ist Genaueres nicht bekannt. Wahrscheinlich ist sie ähnlich wie beim Skelettmuskel (S. 276). Die Muskelfasern der Vorhöfe sind dünner als die der Kammern, das Perimysium internum ist dort derb, reichlich und enthält zahlreiche elastische Fasern; in der Kammermuskulatur fehlen die letzteren ganz und das ganze Zwischengewebe ist zart und spärlich.

**168. Reizleitungsfasern.** Am Reizleitungssystem sind die Knoten und Bündel histologisch von den Endausbreitungen verschieden. Die Fasern der ersteren gleichen denen des Bewegungsmuskels, nur sind sie dünner, noch dünner als die des Vorhofmuskels. Sie bilden nicht so spitzwinkelige Maschen

wie jener, weshalb man an senkrechten Bündelgewebsschnitten nur wenige senkrecht getroffene Faserquerschnitte sieht. In den Schenkeln der Bündel sind Nerven und Ganglienzellen vorhanden. Ferner kommt reichlich Bindegewebe in den Bündeln vor und das Ganze ist von einer bindegewebigen Hülle umgeben. Als Endausbreitungen des Reizleitungssystems werden die Purkinje-schen Fasern betrachtet. Sie wurden zuerst bei Wiederkäuern (Schaf) entdeckt und sind hier graue Fäden, die unmittelbar unter dem Endokard

der Kammern liegen. Sie gleichen embryonalen Herzmuskelfasern und führen nur in den äußeren Teilen Myofibrillen. So zeigen sie im Präparat das Bild hohler Schläuche. Sie stehen nicht durchaus mit dem eigentlichen Reizleitungssystem in Verbindung; mit diesem teilen sie den großen Glykogengehalt. Beim Menschen unterscheiden sie sich von den eigentlichen Myokardfasern weniger; vor allem durch ihre Dicke (Abb. 386 u. 387). Zwischenstufen zu den gewöhnlichen Fasern sind nicht selten.

Sie liegen auch beim Menschen stets unmittelbar unter dem Endokard, und zwar findet man sie nur an solchen Flächen, die den freien Binnenraum der Kammer begrenzen, nicht

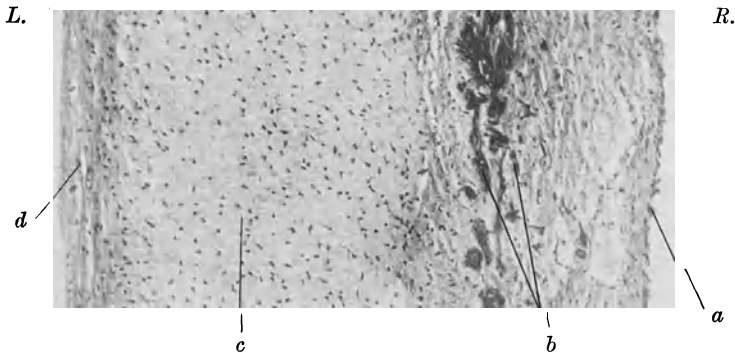


Abb. 389. Dasselbe Objekt wie 388. Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure. Phot. 80  $\times$ . Orientierung wie Abb. 388. *a* Endothel *b* glatte Muskelzellen des Endokards der Vorhofseite, *c* Klappenplatte, *d* Endokard der Kammerseite.

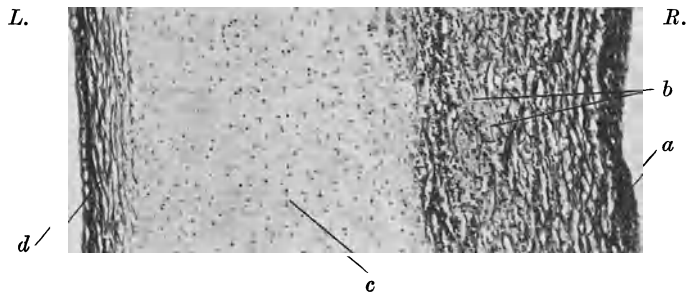


Abb. 390. Dasselbe wie 389. Orcein, Hämatoxylin, Phot. 80  $\times$ , Beschriftung wie 389. Man beachte das dicke an elastischen Fasern reiche Vorhofsendokard und das sehr viel dünnere Ventrikelseitenendokard, die knorpelähnliche Platte, der die elastischen Fasern fehlen.

an den von Endothel ausgekleideten Buchten der Trabeculae carneae. Dies entspricht durchaus ihrer Herkunft aus den Fasern, die zuerst den jungen endothelialen Herzschlauch mit einem Muskelfasermantel umkleiden (Konturfasern, Benninghoff).

**169. Klappen.** Die die Vorhöfe und Kammern trennenden Zipfelklappen beginnen in der Herzwand mit Bildungen, die als Faserringe bezeichnet werden (Annuli fibrosi). Schnitte durch die Klappenansätze lassen von einem von diesen verschiedenen faserigen Skelettgebilde nichts erkennen, es handelt sich vielmehr um einen Teil der Klappen selbst, um ihr Wurzelstück in der Herzwand.

Wir besprechen zunächst den feineren Bau der Klappe, dann ihren Ansatz an der Wand (Abb. 388—390). Die Grundlage bildet eine derbe Platte aus

kollagenen Fasern (Lamina fibrosa, Mittelschicht). Sie enthält verhältnismäßig reichlich Zellen und gibt eine schwache metachromatische Färbung mit Schleimfarben (Toluidinblau) in undeutlichen, verwaschenen Höfen um die Zellen herum. Kapseln um diese Zellen sind nicht vorhanden. Es handelt sich also um ein Gewebe, das eine gewisse Ähnlichkeit mit dem als „Knorpelsehne“ (S. 209) bezeichneten Gewebe der Pfannenlippen und Zwischenscheiden der Gelenke hat. Auch die Konsistenz ist eine ähnliche. Gegen den Zipfel zu geht

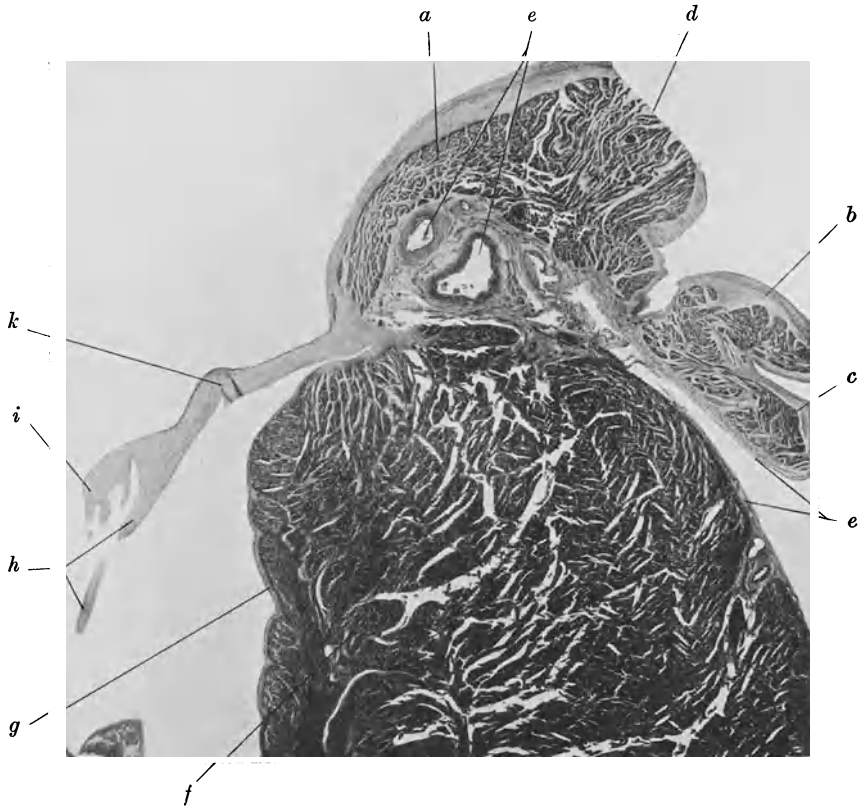


Abb. 391. Klappenansatz des kleinen äußeren Mitralsegels, 1jähr. Kind. Häm.-Eosin Phot.  $4\frac{1}{2} \times$ . Die Vorhofswand ist nach außen (rechts) zurückgeschlagen (*c*), es fehlt ein Stück (bei *d*). *a* Vorhofsmuskulatur, *b* Vorhofsendokard, *e* Kranzgefäße, *f* Kammermuskulatur, *g* Kammerendokard, *h* Chorda tendinea (II. Ordnung), *i* Klappensegel, *k* Klappenplatte (mit einigen beim Aufkleben des Schnittes entstandenen Falten). Unter dem unteren, größeren Koronargefäß ein an der Klappe ansetzendes Muskelbündel.

es in ein sehr viel lockereres Gewebe über, hier ist die Klappe auch ausgezackt und weich. Die Grenze ist der Ansatz der Chordae tendineae II. Ordnung.

An der Grenze zwischen Klappensegel und Klappenplatten legen sich die Klappen bei der Systole zusammen, so daß nur die Platten vom systolischen Blutdruck von der Klappenfurche aus belastet werden. Die Platte ist an der Vorhofseite von einem dicken Vorhofendokard, an der Ventrikelseite von einem dünnen Kammerendokard überzogen, die beide reich an elastischen Fasern sind (Abb. 390). Am Segel ist ein besonderes Endokard nicht mehr zu unterscheiden; das Endothel sitzt dem lockeren Segelgewebe unmittelbar auf, ohne daß man besondere Schichten unterscheiden kann.

Am Klappenansatz (Abb. 391—393) schlagen sich die beiden zuletzt genannten Schichten in die betreffenden Endokardien um, während die Mittelschicht zwischen die Muskulatur hineinragt. Der Faserverlauf dieser Mittelschicht erscheint auf einem Schnitt vorwiegend quer zur Klappe<sup>1)</sup>, wahrscheinlich von einer Chorda zur anderen bogenförmig verlaufend. Dazu gesellen sich an der Kammerseite Längsfasern, die sich ebenfalls in Chordae tendineae verfolgen lassen. An diesen Fasern setzen Muskelbündel der



Abb. 392. Klappenansatz des äußeren vorderen Tricuspidalsegels. 1jähr. Kind. Häm.-Eosin. Phot.  $4\frac{1}{2}\times$ . *a* Vorhofsmuskeln, *b* Kranzarterie, *c* Kammermuskeln mit Trabeculae carneaе, *d* Papillarmuskeln mit Chorda tendinea (II. Ordnung), *e* Papillarmuskel I. Ordnung, *f* Klappenansatz (Annulus fibrosus).

Kammerwand an, die in vielen Fällen weit in die Klappe hineinreichen (Abb. 393), in anderen in der Wand zurückbleiben (Abb. 391), wobei sich dann zwischen sie und die Kammerhöhle ringförmig um das Ostium verlaufende Muskelzüge einschieben. Immer jedoch scheint die Klappe durch Muskelzüge in der Kammerwand befestigt zu werden, ganz so, wie es der systolische, von der Klappenfurche aus gegen den Kammervorhofsverschluß wirkende Blutdruck verlangt. Quer oder ringförmig verlaufende Züge setzen sich mehr oder weniger weit in die Wand hinein fort. Gegen sie läuft die Vorhofs-

<sup>1)</sup> Längs = distal-proximale Richtung.

muskulatur in immer kleiner werdenden Ringbündeln aus. Längszüge liegen dann zuweilen noch dicht unter dem Vorhofsendokard (Abb. 393).

Besondere Verhältnisse herrschen an der inneren großen Mitralklappe. Da sie den Conus arteriosus der Aorta gegen die Kammer abgrenzt, so hat sie nur an ihren seitlichen Ansatzteilen Verbindung zur Kammermuskulatur, während ihr Mittelteil mit dem Ansatz der Taschenklappe an der Aortenwand in Verbindung steht. Die Vorhofsmuskulatur hat keine besondere Beziehung zu dieser Klappe (Abb. 389).

Die Bauverhältnisse der Klappenansätze wechseln von einem Menschen zum anderen anscheinend nicht unbeträchtlich; eine, den überall wiederkehrenden Beanspruchungen entsprechende Grundlage ist jedoch wohl stets auffindbar.

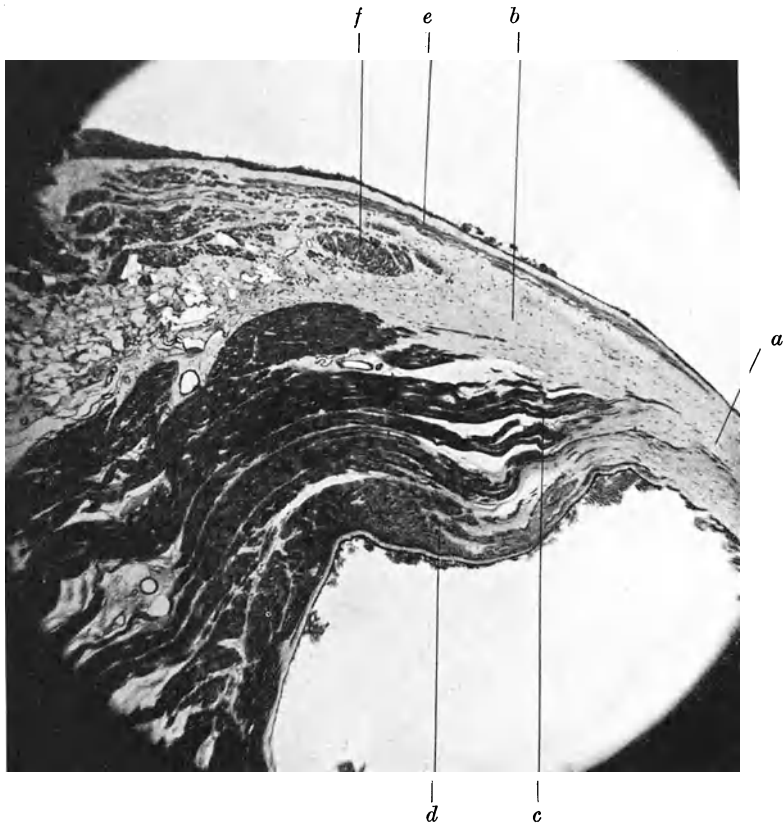


Abb. 393. Äußere Tricuspidalklappe eines Erwachsenen. *a, b* Klappenplatte, *c* daran ansetzende Kammermuskeln, *d* nach innen von diesen Fasern liegend, Ringmuskeln, *e* längsgetroffene, *f* quergetroffene Vorhofsmuskeln. Säurealizarinblau - Phosphorwolframsäure. Phot. 38 ×.

Die Klappen der Arterienursprünge (Abb. 394 u. 395) gehören ihrem Bau nach zur Kammerwand. Der Wandbau der Aorta und der ihr gleichenden Pulmonalis beginnt erst stromabwärts von den Klappen. Auch deren Grundlage bildet ein System kollagener Fasern, die quer durch die Klappe ziehen, so daß ein Schnitt, der der Stromrichtung des Blutes entsprechend hindurchgeht, vorwiegend quer getroffene Bündel zeigt (Abb. 394). Flächenpräparate zeigen auch spitzwinkelig sich kreuzende Fasern. Eine metachromatische Färbung dieser Faserschicht mit den bekannten Schleimfarben tritt nicht ein. Die Klappe trägt an der Kammerseite ein dickes Endokard, an der Gefäß-

seite eine dünne Intima, mit reichlichen Netzen elastischer Fasern und einem Endothel auf der freien Oberfläche.

Die Befestigung dieser Klappen an der Herzwand verbindet sich mit dem Ursprung der großen Gefäße aus dem Herzen. Die tiefe Schicht des Endokards verdickt sich stark und bildet einen Ring (Abb. 396) aus vorwiegend

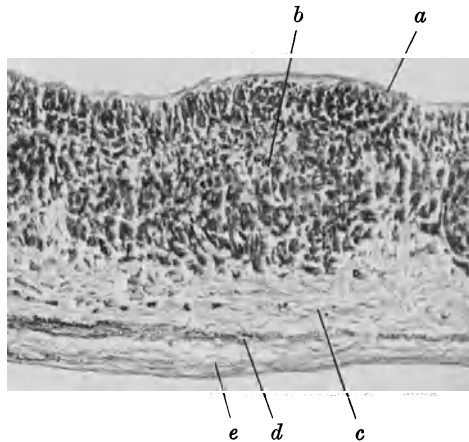


Abb. 394. Aortenklappe eines 1jähr. Kindes, v. Gieson, Färbung der kollagenen Fasern. Phot. 80  $\times$ . *a* Aortenseite, Endokard, *b* Hauptfaserschicht, an der Kammerseite zeigt das Endokard drei Lagen, *c*–*e* Endokard der Kammerseite, die mittlere Schicht, *d* ist eine derbe Kollagenfaserschicht.

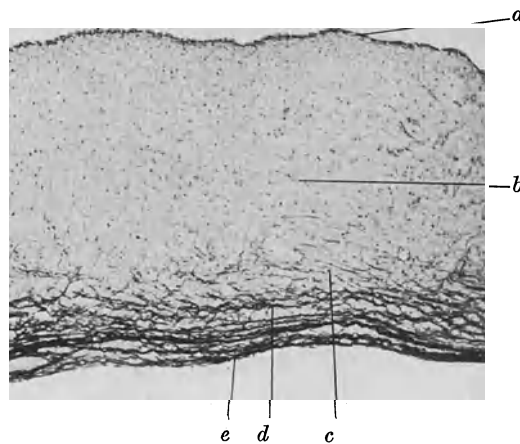


Abb. 395. Dasselbe wie 394. Orcein, Hämatoxylin, Färbung der elastischen Fasern, umgekehrte Farbenverteilung wie bei 394. Beschriftung wie dort. Der Strich *d* zeigt etwas zu hoch, gemeint ist die helle Lücke zwischen den beiden elastischen Lagen, die der Schicht *d* auf Abb. 394 entspricht.

ringförmig verlaufenden Fasern (Annuli fibrosi der arteriellen Ostien). Dieser ist die Fortsetzung der Hauptschicht der Klappe in die Herzwand hinein. Aus ihm wächst in einer ganz kurzen Übergangszone die Aortenwand keilförmig heraus. Die elastischen Netze des Endokards schwellen gewaltig an und glatte Muskelzellen finden sich zwischen diesen elastischen Platten zahlreich ein. Je dicker die Aortenwand wird, um so dünner wird die kollagene Ringfaser-

schicht. Eine kurze Strecke des Ursprunges ist noch mit ringförmigen Herzmuskelbündeln bekleidet. Die Aorta steckt also wie mit einem Trichter in der Muskulatur des Conus arteriosus und dasselbe gilt für die Pulmonalis.



Abb. 396. Ansatz der Aortenklappe und Ursprung der Aorta aus der linken Kammer. Nach Präparaten eines erwachsenen Mannes, gezeichnet von A. Vierling. Schwarz, elastisches Gewebe; rot, kollagenes Gewebe; gelb, Muskulatur; hellgelb, längsgetroffene Fasern; dunkelgelb, quergetroffene Fasern. In der Aorta glatte Muskulatur zwischen den elastischen Netzen und Platten. *a* Aorta, *b* auskeilende Schicht derber ringförmig verlaufender kollagener Fasern, *c* Ringmuskelbündel, *d* Kammerendokard, 16 ×.

An den Venenmündungen geht die Venenwand ganz allmählich in das Endokard über. Unter starker Verdünnung der ganzen Schicht werden Muskel-

zellen und elastische Netze spärlicher. Die Herzmuskulatur erstreckt sich weit auf die Vene hinauf, mindestens soweit, wie der epikardiale Überzug geht (mehrere Zentimeter). Diese Bündel verlaufen ringförmig und liegen der Venenwand außen an, von lockerem Bindegewebe und Fett umgeben.

**170. Gefäße und Nerven.** Die von den Kranzarterien gespeisten Kapillarnetze finden sich in allen Teilen der Herzwand, mit Ausnahme des Stratum proprium des Endokards. Die Zipfelklappen enthalten Gefäße, soweit die Muskulatur in sie hineinreicht, die Taschenklappen sind stets frei davon. Unter den Nerven des Herzens unterscheidet man den mit bloßem Auge sichtbaren Plexus cardiacus, der von Vagus- und Sympathicusästen gespeist wird (Näheres über Lage und Verbindungen s. Lehrbücher der Anatomie). Die feinere Verteilung der Nerven in der Wand erfolgt in Geflechtern unter dem Epikard, das gröbere Bündel und verstreute Ganglienzellen enthält, in den sehr zahlreichen Nerven des Myokards (einzelne marklose Fasern) und im Plexus subendocardialis,

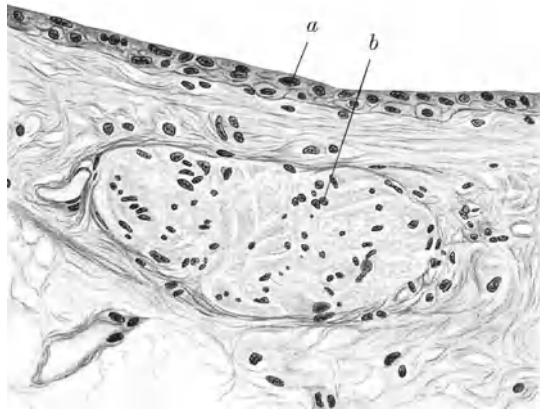


Abb. 397. Epikard vom rechten Vorhof eines erwachsenen Mannes. *a* Endothel, zweireihig, kubisch, *b* Nerv. Klauer, gez. 150  $\times$ .

unter dem Stratum proprium des Endokards. Endigungen und Verbindungen dieses Nervensystems bedürfen noch vielfacher Aufklärung.

**171. Epikard.** Das Epikard überzieht das Myokard in einer verhältnismäßig dicken Schicht. Es besteht aus einem lockeren, aber dickbündeligen Bindegewebe mit spärlichen elastischen Fasern, das außen von einem derben, festen Netz elastischer Fasern begrenzt ist. Diesem Netz liegt das Endothel nicht unmittelbar auf, sondern es ist durch eine zarte feinfaserige Schicht davon getrennt. Dieses Endothel oder Epithel soll in seiner Gestalt von dem Kontraktionszustand des Herzens abhängen. An einem von der Carotis aus injizierten und stark ausgedehnten Herzen eines Hingerichteten war es an allen untersuchten Stellen fast kubisch, stellenweise zweireihig (Abb. 397).

Am Perikard unterscheidet man eine Lamina fibrosa aus derbem Bindegewebe, das mit der Umgebung im Zusammenhang steht, und eine Lamina serosa aus zartem Bindegewebe und einem flachen Endothel.

## Blut und blutbildende Organe.

**172. Bestandteile von Blut und Lymphe.** Im Leben sind die Blutgefäße vollständig mit dem Blute gefüllt, die Lymphgefäße mit der Lymphe. Dies sind



wässrige Flüssigkeiten, die, physikalisch, disperse Systeme darstellen (S. 37), in denen jeder Dispersitätsgrad, von groben Teilchen bis zum Ion, vorhanden ist. Soweit diese dispergierten Teile mit optischen Mitteln erkennbar sind, sind sie Gegenstand der Histologie. Die geformten Blutbestandteile sind die Blutkörperchen im weitesten Sinne, die im Blutplasma aufgeschwemmt sind. Dieses Plasma <sup>1)</sup> ist auch nach Abzug der Körperchen immer noch ein außerordentlich mannigfaltiges System, dessen nähere Erörterung hier nicht weiter erfolgen kann (siehe Hand- u. Lehrb. d. Physiol.).

Unter den geformten Blutbestandteilen sind die Blutzellen die größten, von der nächstkleineren Gruppe, den Blutplättchen ist es zweifelhaft, ob sie Zellen oder Bruchstücke von solchen sind, die kleinsten sichtbaren Teile, die Blutstäubchen, sind diejenige disperse Phase des ganzen Systems, die an der oberen Grenze der kolloidalen Größenordnung stehen und in ihrem Lichtbrechungsvermögen von der dispergierten Phase merklich verschieden sind. Es handelt sich im wesentlichen, wenn nicht ausschließlich, um feinste Fetttropfen, die als Nahrungsbestandteile in das Blut gelangen. Sie sind wohl in ihrer Größenordnung von den dispergierten, mit Wasserhüllen umgebenen Eiweißteilen (spezifische Eiweißkörper, Albumine und Globuline des Blutes) nicht so sehr verschieden, die sich jedoch wegen ihrer Wasseranlagerung der optischen Wahrnehmung auch im stark erleuchteten und vergrößerten Dunkelfeld entziehen.

Unter den Blutzellen sind die roten Blutzellen, Erythrozyten, von den weißen Blutzellen, Leukozyten, zu unterscheiden. Die Zahl dieser Zellen in der Volumeinheit des Blutes (Kubikmillimeter) gehört zu den wichtigsten Zahlen der Physiologie und Klinik:

Erythrozyten: 5 Millionen im Kubikmillimeter beim erwachsenen Mann, 4,5 Millionen bei der erwachsenen Frau.

Leukozyten: 5000—10000 im Kubikmillimeter, ihre Zahl schwankt also in weiten Grenzen, vor allem steigt sie während der Verdauung an. Vermehrung der Leukozyten wird als Leukozytose, Verminderung als Leukopenie bezeichnet. Es gibt also physiologische Leukozytosen (z. B. Verdauungsleukozytose). Eine Vermehrung über 10000 im cmm wird als Zeichen eines krankhaften Vorganges angesehen.

**173. Die Erythrozyten.** Die Erythrozyten sind kernlose bikonkave Scheiben von etwa  $7,5 \mu$  Durchmesser und einer Dicke von  $2 \mu$ . Diese Werte schwanken auch beim gesunden Menschen nicht unerheblich, jedoch ist der Mittelwert durchaus konstant (Bürker). Die Farbe ist im Hellfeld gelblich bis grünlich-gelb, im Dunkelfeld deutlich rotgelb (Abb. 398 u. 399).

Die Gestalt der Erythrozyten ist umstritten, von einigen Autoren wird angegeben, eine Napf- oder Glockenform (Abb. 399) sei die Normalform. Man sieht Glocken und Scheiben im Naturpräparat ineinander übergehen [bikonkave Scheiben, flache Teller, tiefe Teller, Näpfe (Abb. 399)]. An in den Gefäßen fixiertem Blut, sowie an Blut, das man in Fixierungsflüssigkeiten hat hineinfallen lassen, sind vielfach Glocken zu bemerken.

Die Frage ist an sich ziemlich belanglos, das Körperchen ist außerordentlich formbar, dabei elastisch, indem es seine Form schnell wiederherstellt. Abb. 398 zeigt, wie der Druck des Pseudopodiums eines Leukozyten genügt, um eine Formänderung des Erythrozyten herbeizuführen. Diese Formbarkeit ist außerordentlich bedeutsam. Die lichte Weite der Kapillaren ist kaum jemals größer, gewöhnlich kleiner als  $7,5 \mu$ . Beim Durchtreten durch die Kapillare wird der Erythrozyt elastisch deformiert, beim Eintreten in die Vene nimmt er seine frühere Gestalt wieder an. Bei einem erheblichen elastischen Widerstand der Erythrozyten würde die dabei zu leistende Formänderungsarbeit außerordentlich groß sein. Der

<sup>1)</sup> Serum ist die nach dem Gerinnen des Plasmas und Ausscheiden des Fibrins übrigbleibende Flüssigkeit.

Mensch besitzt annähernd 25 Billionen ( $25 \cdot 10^{12}$ ) Erythrozyten. Diese werden in je 22,5 Sekunden (Kreislaufzeit) einmal durch das Kapillarsystem gepreßt. Die dabei zur



Abb. 398. Menschliches Blut, „Nativpräparat“, d. h. frisch, ohne Zusatz von Flüssigkeit untersucht. Farben des natürlichen Objekts, die grüne Farbe der Körnchen ist eine Lichtbrechungserscheinung, aber für kleine ungefärbte, starklichtbrechende Teilchen kennzeichnend.  $1080 \times$ , P. n. d. Leben gez. — Rote Blutkörperchen, zwei weiße, ein Häufchen zerfallener Blutplättchen mit Fibrinnadeln.

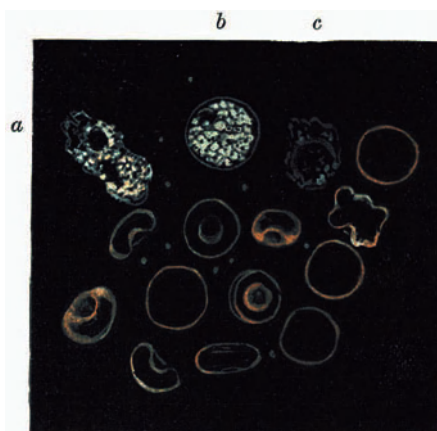


Abb. 399. Menschliches Blut im Dunkelfeld, Erythrozyten in verschiedenen Formen: Scheiben, Teller, Glocken; bei einem, rechts, beginnende Schrumpfung. *a* neutrophiler Granulozyt, kriechend, *b* eosinophiler, *c* Lymphozyt, kriechend. Zwischen den Zellen Blutstäubchen, Hämatokorien. Frisches Blut, mit Ringerlösung verdünnt, P. n. d. Leben gez.  $1180 \times$ .

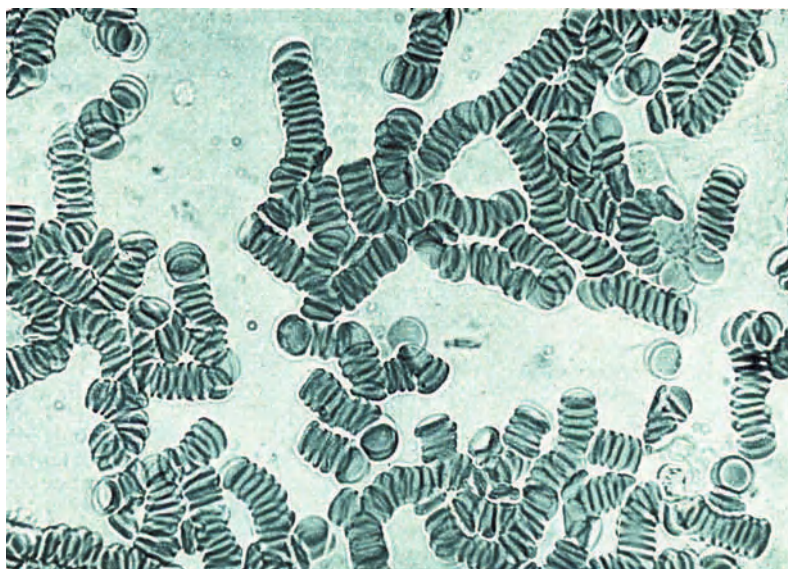


Abb. 400. Menschliches Blut, „Nativpräparat“ (s. Abb. 398, Erklärung), „Geldrollenanordnung“ der Erythrozyten. Phot.  $600 \times$ . 2 Einstellungen.

Formänderung der Erythrozyten verbrauchte Formänderungsarbeit wird nicht wiedergewonnen.

Die Struktur der Erythrozyten ist umstritten. Sie sind im stark erleuchteten Dunkelfeld optisch leer. Man nimmt im allgemeinen an, daß sie ein feines Oberhäutchen von molekularen Dimensionen haben und im Innern ein Gerüst feinerer Teile (Stroma), zwischen denen sich ein Sol befindet, in dem das Hämoglobin gelöst ist. Das Stroma ist zwar mit keinen Mitteln als wirklich im Leben bestehend nachzuweisen, ergibt sich aber aus der Form, die eine durch den inneren Bau bedingte Zwangsform ist, da ohne Stroma die Erythrozyten Kugelform annehmen müßten und weder Scheiben noch Glocken bestehen könnten. Jedenfalls sind Stroma und Oberflächenhäutchen außerordentlich zart. Dies beweisen Anstichversuche (P éterfi), die mit einer besonderen Vorrichtung ausgeführt werden. Nach dem Anstechen fließt der Inhalt fast momentan aus, eine zarte Haut bleibt an der Nadelspitze hängen (Oberflächenhäutchen und Stroma), aber auch dieses löst sich sehr bald auf.

Im frischen Blutpräparat legen sich die Erythrozyten zu sog. „Geldrollen“ zusammen (Abb. 400). Dies wird auch im strömenden Blut beobachtet. Die frei in der Flüssigkeit schwimmenden zeigen einen geringeren Durchmesser, als die dem Glas anliegenden (Ausbreitung an einer Oberfläche). In hypertotonischen Lösungen (Eintrocknung des Aufschwemmungsmittels) schrumpfen sie und bekommen Höcker und Fortsätze (Stechapfelformen). In hypotonischen Lösungen (z. B. Wasser, Harn) nehmen sie Kugelform an und verlieren den roten Farbstoff, bleiben aber als geformte Gebilde erhalten (Blutkörperchenschatten).

Die Erythrozyten der Säugetiere sind kernlose runde Scheiben (Kamelerythrozyten sind oval), die aller anderen Wirbeltiere enthalten einen Kern und sind meist oval. Alle enthalten Hämoglobin (*ἑναιµα*, Tiere mit rotem Blut, Aristoteles).

**174. Die Leukozyten.** Die Leukozyten des Blutes lassen verschiedene Arten unterscheiden. Über die Zahl, Unterscheidung, die Schicksale, Herkunft und Bedeutung dieser Arten besteht eine außerordentlich umfangreiche Literatur, ihr Studium bildet einen sehr erheblichen Teil der Wissenschaft vom Blut (Hämatologie). In gewissen Hauptpunkten ist jedoch eine wenn auch nicht völlige Einigung, so doch eine Klärung erzielt. Wir halten uns hauptsächlich an die von Naegeli vertretenen Anschauungen, die sich vor allem auf die Erfahrung am Krankenbett stützen und sich dort bewährt haben, eingedenk unseres Standpunktes, daß die Histologie nur als Teil einer Wissenschaft, die den lebenden Menschen nach jeder Richtung hin studiert, ihrerseits lebendig bleiben kann. Man unterscheidet im menschlichen Blut jetzt mit Sicherheit 5 Arten weißer Blutkörperchen; von zwei weiteren Arten ist es fraglich, ob sie sich jederzeit dort beim Gesunden auffinden lassen.

Die Leukozytenarten werden in erster Linie nach dem Bilde unterschieden, das sie im gefärbten Ausstrichpräparat bieten. Unter den mannigfachen Färbungen wird die „Panchrom“-Färbung nach Pappenheim<sup>1)</sup> als die wichtigste bezeichnet, da sie die kennzeichnendsten Bilder ergibt. Die Abb. 401 zeigt diese und andere Färbungen. Die Untersuchung des Ausstrichpräparates hat den Vorteil, daß die an sich kugelförmigen Leukozyten zu flachen Scheiben von erheblich größerem Durchmesser ausgebreitet sind. So kann die Färbung der einzelnen Teile, besonders der Protoplasmaeinschlüsse bequem untersucht werden, ja manchmal sind Zellen, die völlig zerflossen sind (Abb. 402, 4 u. 19), hierzu am geeignetsten. Der eigentliche räumliche Aufbau der Zelle ist jedoch stark gestört, kann man doch wegen des Auseinanderfließens in die Breite das Präparat kaum als eine Flächenproportion der Zelle bezeichnen. Dies gilt für den Kern in besonderem Maße. Von einer eigentlichen Kernstruktur kann am Ausstrichpräparat überhaupt nicht geredet werden, denn diese ist die räumliche Anordnung des chromatischen Apparates und der Nukleolen in der Kern-

<sup>1)</sup> S. Anhang: Darstellung der Präparate, Färbung, Untersuchung des frischen Blutes, Phagozyten, Vitalfärbung, Oxydasereaktion.

vakuole (vgl. auch S. 23). Diese Anordnung ist dem Farbbilde der auf dem Glase festgetrockneten Zelle nicht mehr zu entnehmen. Hier muß das Aufschwemmungs- oder das Schnittpräparat ergänzend eingreifen. Man kann so dem Ausstrichpräparat der Zelle ein Formpräparat gegenüberstellen. Es würde sich also empfehlen, vor dem Ausstrichpräparat des Blutes oder der hämopoetischen Organe nur vom Farbbild der Zelle zu sprechen und nicht unmittelbar von Zellbau und Zellstrukturen. Diese Farbenbilder sind jedoch außerordentlich kennzeichnend und wegen der Einfachheit der Methode von großer praktischer Bedeutung.

Die Untersuchung der lebenden Leukozyten ist natürlich besonders wichtig. Es gelingt dabei, die im Präparat unterschiedenen Arten im Hellfeld und Dunkelfeld wieder zu erkennen. Physiologische Versuche, wie die Aufnahme geformter und kolloidaler, durch ihre Farbe sichtbarer Teile (Vitalfärbungen), lassen die Arten auch in ihrem biologischen Verhalten erkennbar werden. Wichtig ist ferner der Nachweis oxydierender Fermente in der Zelle (z. B. die Indophenolblausynthese [Abb. 401, a u. b]). Die Zahl der verschiedenen Arten im Blute ist sehr verschieden, man gibt sie in Prozenten der Leukozytenzahl an. Durch Auszählen von Ausstrichpräparaten kann man ihr prozentuales Verhältnis feststellen. Dies ist mit der absoluten im Blutkörperchenzählapparat gewonnenen Leukozytenzahl zu kombinieren, und man erhält dann die Zahl der einzelnen

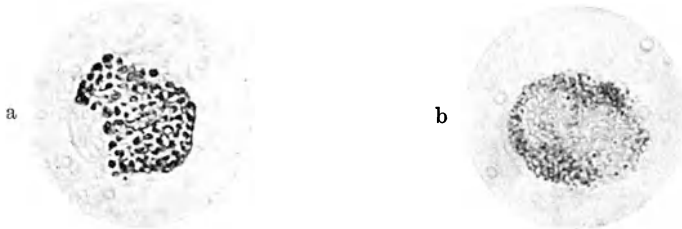


Abb. 401. Menschliches Blut, Trockenpräparat, Oxydasereaktion, Indophenolblausynthese nach Winkler. a eosinophiler, b neutrophiler Granulozyt. Phot. 1200  $\times$  in 2 Einstellungen.

Arten im Kubikmillimeter. Die Prozentzahl an sich sagt über die Verminderung und Vermehrung der einzelnen Arten im Blut noch nichts aus.

Wir gliedern die Arten nach der Herkunft in drei Gruppen: Die erste Gruppe, die lymphatischen Blutzellen (Herkunft Lymphknötchen), umfaßt nur zwei Arten, die Lymphozyten und die Plasmazellen, von denen die letzteren jedoch vielleicht keine regelmäßig im Blut vorhandenen Blutkörperchen sind. Die zweite Gruppe umfaßt die myeloischen Blutzellen (Herkunft Knochenmark) mit vier Arten, die mit Sicherheit ständige Blutbewohner sind. Wir teilen sie wieder in zwei Untergruppen ein. Die erste Untergruppe führt deutliche Körnchen im Zelleib: Granulozyten (Leukozyten im engeren Sinne), und zwar Neutrophile, Eosinophile, Basophile oder Mastgranulozyten. Die zweite Untergruppe mit einer Art sind die großen mononukleären Leukozyten, kurz Monozyten genannt. Ihre Abkunft aus dem Knochenmark ist sehr unsicher. Wahrscheinlich gehören sie zur folgenden Gruppe. Die dritte Gruppe bilden die histiozytären Blutzellen mit zunächst nur einer Art, den Histiozyten (Herkunft aus dem Gewebe). Alle Leukozyten haben im strömenden Blute Kugelform, ebenso wenn sie nach der Blutentnahme im Präparat frei in der Flüssigkeit schwimmen. Sie kleben aber alsbald am Glase fest und strecken bei genügender Erwärmung Pseudopodien aus. Hierzu genügt schon das Licht einer Mikroskopierlampe (auch mit Wasserfilter), vor allem im Dunkelfeld (Abb. 399). Die Leukozyten des Kaltblüters bewegen sich schon bei bedeutend niedrigeren Temperaturen [Zimmertemperatur (Abb. 77)]. Die Größenangaben beziehen sich auf die kugelförmigen lebenden Leukozyten

und werden am besten durch Vergleich mit dem Erythrozytendurchmesser angegeben <sup>1)</sup>).

**175. Lymphatische Gruppe.** Die Lymphozyten sind die kleinste Art, etwa von der Größe der Erythrozyten. Der Kern ist kugelig, oft an einer Seite eingeschnitten (im Ausstrich). Der Protoplasmaleib ist sehr schmal und erst im Ausstrich leicht zu sehen, jedoch auch an guten Schnitt- und Aufschwemmungspräparaten erkennbar. Die sog. anscheinend nackten „Rundkerne“ sieht man nur an mangelhaft fixierten Präparaten, vorausgesetzt, daß überhaupt eine deutliche Färbung des Zelleibes eingetreten ist, oder das Einschlußmedium kein allzu hohes Lichtbrechungsvermögen hat. Die Beweglichkeit der Lymphozyten ist geringer als die der Granulozyten, jedoch besonders im Dunkelfeld deutlich. Die Pseudopodien sind spitz. Man kann die Lymphozyten also im Vergleich mit der bei den rhizopoden Infusorien üblichen Benennung als filipod bezeichnen, wenn auch wirklich lange Fäden nicht vorkommen. Im lebenden Zustand treten die Lymphozyten wenig hervor, da der Zelleib keine stark lichtbrechenden Körnchen enthält und da der im Verhältnis zur ganzen Zelle große Kern, wie fast überall, optisch leer und schwach lichtbrechend erscheint. Bei der Vitalfärbung erscheinen wenige Körnchen (Segregationsapparat, Evans).

Im gefärbten Präparat ist der Kern außerordentlich reich an Chromatin. Ein oder zwei Nukleolen sind häufig auch im Ausstrichpräparat erkennbar, im geeignet gefärbten Formpräparat meist gut sichtbar. Der Zelleib ist deutlich basophil, im May-Grünwald-Präparat leuchtend blau mit einem hellen Hof um den Kern. Bei der Giemsa-Färbung erscheinen meist wenige leuchtend rot gefärbte Körner (Azurgranulation). Die Lymphozyten geben keine Oxydasreaktion.

Unter den Lymphozyten sind größere und kleinere zu unterscheiden. Die ersteren sind normalerweise in der Minderzahl, sie haben einen größeren und lockerer gebauten Kern als die kleinen, auf die die oben gegebene Beschreibung zutrifft. Die größeren sind die jüngeren, die frisch aus den Bildungsstätten kommen. Ausgeprägt jugendliche Formen werden Lymphoblasten genannt (S. 356). Der Prozentsatz der Lymphozyten ist 20–25% der weißen Zellen, bei Kindern ist er merklich höher.

Die Plasmazellen <sup>2)</sup> sind verhältnismäßig große Zellen (etwa von der Größe der Granulozyten) mit lebhaft basophilem (nach Giemsa-Färbung kräftig blauem) Zelleib und einem Kern, der derbe Chromatinbröckel zeigt (Radspeichenstruktur). Es ist fraglich, ob sie regelmäßige Bewohner des Blutes sind. Wir hatten schon einer Plasmazellart bei den Bindegewebszellen gedacht (siehe S. 175 u. S. 382).

**176. Myeloische Gruppe.** Die Zellen, die aus dem Knochenmark stammen, werden den Lymphozyten auch als Leukozyten im engeren Sinne gegenübergestellt. Indessen ist dieser Name nur für die drei Arten gebräuchlich, die durch Körnchen und Granula im Zelleib ausgezeichnet sind. Wir benutzen deshalb den allerdings bisher fast nur in der anatomischen Literatur gebräuchlichen Namen Granulozyten. Für die Granula gerade dieser Zellen wurde die Theorie der azidophilen und basophilen Farbstoffe ausgearbeitet (Ehrlich, siehe S. 54). Alle diese Zellen zeichnen sich durch einen „polymorphen“ Kern aus. Er ist nicht rund, sondern wurstförmig und besitzt so starke Einschnürungen, daß die einzelnen Teile (Segmente) nur durch schmale Brücken verbunden sind (Abb. 402, 13, 14). (Daher der frühere Name polynukleäre Leukozyten.) Die Lage dieser einzelnen Kernteile wird bei der Bewegung ständig

<sup>1)</sup> Die folgenden Beschreibungen der Blutzellen vergleiche man mit den Abb. 402, 1–36.

<sup>2)</sup> Die Plasmazellen des Blutes sind lymphatischen Ursprungs. Jedoch sollen bei bestimmten Erkrankungen auch ähnliche Zellen myeloischen Ursprungs vorkommen. (Näheres über diese und andere Fragen bei Nägeli und der hämatol. Lit., vor allem auch Maximow, loc. cit. S. 579, 4). Wahrscheinlich kommen die Plasmazellen in einzelnen Exemplaren regelmäßig im Blute vor.

geändert und ist daher im Präparat sehr wechselnd und ohne Bedeutung. Die Granulozyten sind amöboid stark beweglich, die Pseudopodien mehr lappenförmig (den lobopoden Wurzelfüßern vergleichbar) und beim ersten Vorstrecken immer körnchenfrei. Alle Granulozyten geben eine sehr deutliche Oxydase-reaktion (Abb. 401).

Die erste Art der Granulozyten sind die „neutrophilen polymorphkernigen Granulozyten“. Sie sind größer als die Erythrozyten. Auf sie paßt die obige Kennzeichnung des Kernes. Im Zelleib finden sich feine Körnchen, die sowohl die basischen als die sauren Farbbestandteile aus Gemischen aufnehmen, daher bei den üblichen Färbungen violett erscheinen. Die Menge der Körnchen wechselt sehr. Sie sind eingebettet in ein leicht basophiles Grundplasma. Der Kern der reifen Zellen enthält keine Nukleolen. Sie sind die zahlreichsten weißen Blutzellen, etwa 70% der Leukozyten sind Neutrophile.

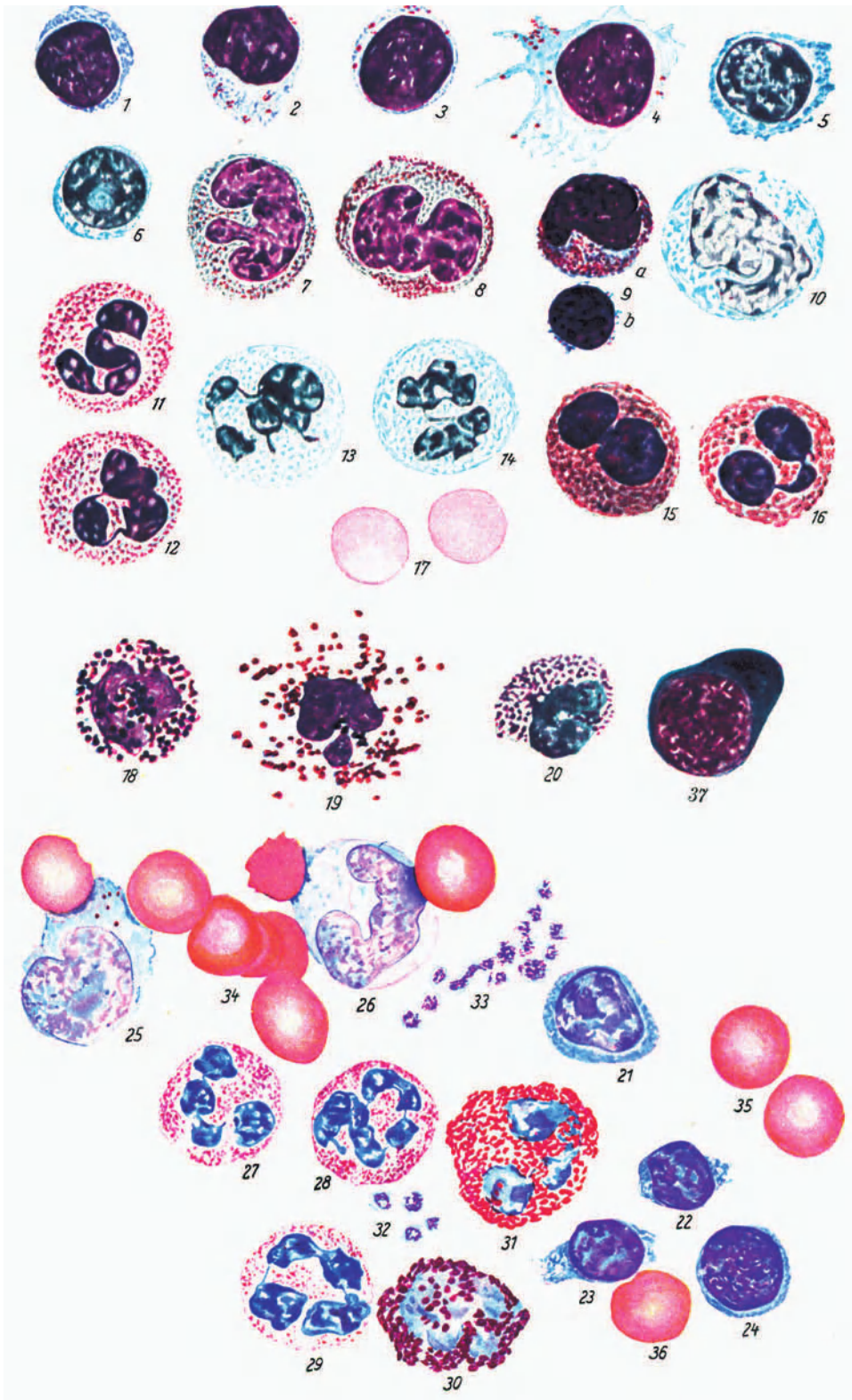
Die azidophilen oder eosinophilen Granulozyten sind noch etwas größer als die neutrophilen. Der Kern weist meist nur zwei Segmente auf (Hantelform). Ihr Zelleib ist vollgestopft mit großen, lebensfrisch stark lichtbrechenden Körnchen, die sich lebhaft mit sauren Farben, vor allem Eosin, färben (Name). Die Körnchen enthalten reichlich Eisen (beim Pferd untersucht) und geben lebhaft Oxydase-reaktion (Abb. 401a). Die Eosinophilen sind zu 2–4% im Blut vorhanden. Bei Vergiftungen durch tierische Eiweißkörper (z. B. Würmer), oder wenn solche Stoffe mit Umgehung des Verdauungskanalns in die Körpersäfte gelangen, treten sie stark vermehrt im Blute auf.

Die basophilen oder Mast-Granulozyten sind nur zu 0,5% im Blute vorhanden. Sie sind kleiner als die Neutrophilen, nur wenig größer als die Erythrozyten. Der Kern ist meist nur undeutlich segmentiert (Vergleich mit einem Kolon oder einer Leberwurst). Die Körnchen finden sich in verschiedener Zahl und Größe, sie färben sich metachromatisch mit basischen Farbstoffen (Abb. 402, 30). (Beziehungen zu den Gewebsmastzellen siehe S. 382.)

Die fünfte und größte Art der für gewöhnlich im Blut vorhandenen Zellen ist lange Zeit umstritten gewesen. Es handelt sich um Zellen von bedeutender Größe ohne deutliche Granula im Zelleib. Sie wurden lange Zeit mit den Lymphozyten, insbesondere deren größten Exemplaren, zusammengeworfen, und der Name „Übergangszellen“ (Ehrlich) deutet auf die nun vollständig verlassene Anschauung hin, daß es sich um Umbildungsformen von Lymphozyten zu polymorphkernigen Granulozyten handle. Auch der Name Monozyten (aus „mononukleäre Leukozyten“ zusammengezogen) ist nicht bezeichnend, da es überhaupt nur mononukleäre Zellen im Blut gibt und die scheinbar polynukleären in Wirklichkeit polymorphkernige sind <sup>1)</sup>. Die jetzt Monozyten genannten Zellen lassen sich vielfach schon im Leben, immer am geeignet gefärbten Ausstrichpräparat, von allen anderen Arten unterscheiden. Kennzeichnend sind die Größe, der meist wurst- oder nierenförmige chromatinarme Kern, der blasse, leicht basophile Zelleib (bei Giemsa-Färbung graublau). Im Zelleib ist bei langdauernder Giemsa-Färbung eine sehr feine rote Granulation erkennbar. Sie geben positive Oxydase-reaktion und sind lebhaft amöboid beweglich. Während die neutrophilen Granulozyten nur sehr kleine Teilchen, Bakterien, phagozytieren

<sup>1)</sup> Die Namen für die Arten der Tiere und Pflanzen und ihre Teile sind Taufnamen, die ihnen von Autoren, die diese Arten als etwas Besonderes von anderen unterschieden, beigelegt wurden. Der erste Name gilt daher (Nomenklaturregel der Biologie.) Alle „Verbesserungen“ solcher Taufnamen haben nur Verwirrung zur Folge. Etwas anderes ist es, wenn eine früher einheitliche Gruppe (z. B. Leukozyten) in mehrere (z. B. Lymphozyten, Granulozyten, Monozyten) aufgespalten wird, wobei der alte Name als Oberbegriff erhalten bleibt. Einfache Umbenennungen sind jedoch so gut wie zwecklos, da der alte Name fast nie wieder verschwindet. Die sog. „alte“ Nomenklatur der Anatomie lebt zum größten Teil in der Klinik lustig weiter. (Geschr. 1924.)





Abbildungs-Erklärung gegenüberstehend.

(„Mikrophagen“), nehmen die Monozyten auch verhältnismäßig grobe Teile, Erythrozyten, Lymphozyten, selbst polymorphkernige Granulozyten (wohl meist abgestorbene) auf, sie sind „Makrophagen“. Wichtig ist das Verhalten bei der sog. „Vitalfärbung“, d. h. der Reaktion der lebenden Zelle mit kolloidal gelösten Stoffen (nur gefärbte kann man verfolgen). Die Zellen konzentrieren diese Stoffe in besonderen Vakuolen (vgl. S. 48). Während man bei den Granulozyten so gut wie gar keine Farbstoffaufnahme erzielt, ist diese bei den Monozyten reichlich. Der Segregationsapparat besteht aus zahlreichen kleinen Vakuolen, bei den Lymphozyten besteht er aus wenigen größeren Vakuolen.

**177. Histozytengruppe.** Als dritte Gruppe der Blutzellen hatten wir die Histozyten genannt. Wenn wir von den oben bei der myeloischen Gruppe behandelten Monozyten absehen, so ist es fraglich, ob Zellen dieser Art für gewöhnlich im Kreislauf zirkulieren. Es ist bis jetzt nicht möglich, in Blutpräparaten Zellen aufzufinden, die sich nicht unter die bisher bereits besprochenen 6 Zellarten einreihen ließen. Kommen Histozyten wirklich im Blute vor, so müssen sie sich unter den Monozyten verbergen, diese Gruppe wäre dann nicht einheitlich. Bisher boten sich keine Anhaltspunkte dafür. Wir besprechen die Histozyten beim retikulo-endothelialen Apparat.

**178. Die Blutplättchen.** Die Blutplättchen (Thrombozyten) sind sehr viel kleiner als die Erythrozyten. Im lebenden Zustand und wahrscheinlich im strömenden Blut bilden sie spindelförmige Körperchen<sup>1)</sup>. Diese Form verlieren sie jedoch unter den meisten Bedingungen sehr bald. Spindeln kommen in Präparaten, bei denen das Blut mit dem Glas in Berührung kommt, nur in vereinzelten Exemplaren vor. Sie haben dann meist rundliche Formen und liegen der Glasoberfläche an, platten sich ab, und es erscheinen Fortsätze, die ausgestreckt und wieder eingezogen werden. Eine Ortsveränderung, ein amöboides Kriechen, findet nicht statt und es wird von einigen Autoren als zweifelhaft hingestellt, ob die geschilderte Bewegung eine wirkliche aktive amöboide Bewegung sei<sup>2)</sup>.

Im Hell- und Dunkelfeld sind lebensfrische Blutplättchen optisch leer (nach Stübel). Läßt man sie jedoch in besonders zusammengesetzten Salzlösungen<sup>3)</sup> am Deckglase sich sternförmig ausbreiten, so ist ein Binnenkörper erkennbar,

<sup>1)</sup> Methode von Aynaud und Stübel: Blutentnahme mit paraffinierter Kanüle, Untersuchung im hängenden Tropfen an einem mit feiner Vaseline überzogenen Deckglas im Wärmeschrank.

<sup>2)</sup> Es ist meines Erachtens nicht ausgeschlossen, daß es sich dabei um durch Oberflächen- spannungsphänomene von außen ausgelöste Bewegungen handelt, die schon Absterbeerscheinungen oder gar Zeichen des eingetretenen Todes sind!

<sup>3)</sup> Nach Deetjen, Zusammensetzung: NaCl 0,75 g, MnSO<sub>4</sub> 0,5 g, NaHCO<sub>3</sub> 0,01 g in 100 ccm Wasser.

#### Erklärung zu Abb. 402.

Abb. 402. Menschliche Blutzellen, Ausstrichpräparat. 1–6 Lymphozyten, 7–10 Monozyten, 9a Monozyt aus sehr dickem Ausstrich, daneben 9b Lymphozyt desselben Präparats zum Vergleich — je dicker der Ausstrich, desto weniger breiten sich die Zellen auf dem Glase aus —, 11–14 neutrophile, 15–16 eosinophile, 18–20 basophile Granulozyten, 4 u. 9 zerflossen, die Protoplasmaeinschlüsse besonders gut zeigend, 17 zwei Erythrozyten, 37 Plasmazelle aus dem Blute eines Neugeborenen, 21–24 Lymphozyten, 25, 26 Monozyten. Die roten Körnchen bei 25 wahrscheinlich Reste phagozytierter Teile, 27–29 neutrophile Granulozyten — beachte die wechselnde Menge der Granula —, 30 basophiler, 31 eosinophiler Granulozyt, 32, 33 Gruppen von Thrombozyten, bei 33 ein großer langer, 34–36 Erythrozyten, 34 u. 36 mit Deformierungen und Verklebungen, wie sie im Ausstrich häufig sind. 1, 2, 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 18, 19 Färbung nach Pappenheim (Panchrom) aus demselben Präparat, 9 ebenso, überfärbt, 5, 6, 10, 13, 14, 20 Toluidinblau, 2%, nach Methylalkoholfixierung; 37 Panchrom nach Pappenheim, 21–36 Färbung nach May-Grünwald. Farben in möglichst objekttreuer Wiedergabe. P. gez. 1425 ×.



der nach Deetjen ein richtiger Kern ist. Dieser Punkt ist zur Zeit unentschieden. Vielmehr nimmt die Mehrzahl der Autoren an, daß ein Kern fehle, und daß die an gefärbten Ausstrich- oder Schnittpräparaten (Abb. 402) erkennbaren basophilen Körperchen nicht als Kern zu deuten seien.

Die Bedeutung der Blutplättchen bei der Blutgerinnung ist die, daß sie zerfallen (Abb. 398). Sie sind die klebrigsten Formelemente des Blutes, bei Durchtrennungen von Gefäßen legen sie sich an die Wundränder an, zerfallen und rufen die Bildung eines verschließenden Pfropfes (Thrombus) hervor. Daher ihr Name Thrombozyten.

Die außerordentlich leichte Zerstörbarkeit der Thrombozyten gehört zu ihren Kennzeichen, aber sie ist es auch, die uns einen Einblick in ihre Organisation so schwer gewinnen läßt. Alle Einwände für und gegen die Zellnatur der Thrombozyten, vor allem gegen die Anwesenheit eines Kernes, verlieren durch diese leichte Zerfallbarkeit an Gewicht. Man hat gar zu leicht schon Zerfallsprodukte vor sich.

Der Ursprung der Blutplättchen ist sicher im Knochenmark zu suchen. Die Ansicht, daß es sich um abgeschnürte Teilchen der dort vorkommenden Riesenzellen handle, findet jetzt die meisten Anhänger (weiteres unter „Knochenmark“).

**179. Die Lymphe.** Die Lymphe, der Inhalt der Lymphgefäße, enthält an geformten Bestandteilen hauptsächlich Lymphozyten. Lejeune zählte in der Lymphe des Ductus thoracicus unter den Zellen bis zu 97% kleine, reife typische Lymphozyten. Der Rest, 2–17%, wurde von größeren Zellen gebildet, hauptsächlich von runden Lymphozyten mit noch lockerem großen Kern, ferner vereinzelt Eosinophilen. Neutrophile und Monozyten waren nur im Verhältnis des beigemischten Blutes vorhanden. Es ist wahrscheinlich, daß unter den größeren Zellen Histiozyten sind, wofür solche Zellen überhaupt regelmäßig in die Blutbahn gelangen (siehe „Lymphknoten“). Die Lymphgefäße des Darmes enthalten während der Nahrungsresorption reichlich Fett im Plasma (als Blutstäubchen nachweisbar). Die Flüssigkeit nach Abzug der Zellen heißt Plasma; diese ist gerinnungsfähig. Die Flüssigkeit nach Ausscheidung des Fibrins heißt auch hier Serum.

**180. Embryonale Blutbildung.** Den Angioblasten als die erste außerembryonale Gefäßanlage bei den Säugetieren hatten wir S. 287 kennen gelernt. Er bildet auch die Quelle für die ersten Blutzellen. Wenn die Zellhaufen und Stränge des Angioblasten sich in hohle Röhren umwandeln, werden die äußeren Zellen zunächst alle zum Endothel, die inneren zu frei im Gefäß schwimmenden Zellen, den primitiven Blutzellen.

Die Neubildung des Angioblasten geht in der Peripherie der Anlage noch eine Zeitlang weiter, und ebenso ist die Differenzierung von primitiven Blutzellen aus den stehengebliebenen Endothelien noch nicht sofort beendet, sondern bei manchen Tierarten werden noch eine Zeitlang bei der Vermehrung der Endothelien Zellen abgerundet und in das Lumen der primitiven Gefäße abgegeben. Sehr bald hören diese Vorgänge jedoch auf, und die weitere Vermehrung geht auf der Grundlage des Vorhandenen vor sich. Die primitiven Blutzellen vermehren sich im Blute, das nach Ausbildung des Herzens alsbald rundzulaufen beginnt. Es werden zwei Arten erkennbar; die einen bilden Hämoglobin in ihrem Zelleib aus, sie werden zu primitiven roten Blutzellen, die anderen zu primitiven weißen Blutzellen [primäre Erythroblasten<sup>1)</sup> und Leukoblasten].

Die Erörterung der an und für sich schwierigen Blutzellbildung ist noch durch eine unglückliche Nomenklatur verworren geworden. Wir werden weiter unten sehen, warum eine

<sup>1)</sup> Die Erythroblasten sind beträchtlich größer als die späteren Blutzellen und heißen auch Megaloblasten.

Einigung nicht erzielt werden kann. Rote Blutzellen mit Kern heißen bei den Säugetieren im späteren Leben Erythroblasten, solche ohne Kern Erythrozyten. Solange kernlose Zellen überhaupt nicht vorhanden sind, ist es eigentlich nicht gerechtfertigt, die roten Zellen Blasten zu nennen, ebensowenig, wie man die kernführenden roten Zellen der Nichtsäugtiere Erythroblasten nennt. Die Worte „Blast“ und „Zyte“ der Hämatologie lassen sich jedoch sinngemäß so anwenden, daß man alle Zellen, die noch einer Vermehrung fähig sind „Blast“ nennt, alle, die als Endstadien einer speziellen Zytogenese oder Zytomorphose sich nicht vermehren, sondern nach einiger Zeit zugrunde gehen und durch neue ersetzt werden, „Zyte“ nennt. Dann sind im kreisenden Blute des Erwachsenen nur Zysten vorhanden, die primitiven Zellen des embryonalen Blutes heißen dann Erythroblasten und Leukoblasten. Man beachte dabei, daß Leukozyt hier gleich weiße Blutzelle ist, der myeloische Leukozyt heißt Granulozyt und Monozyt.

Die Vermehrung der primitiven Erythroblasten und Leukoblasten geht in der Blutbahn überall, wenn auch keineswegs überall gleichmäßig und gleich häufig, weiter. Mit Ausbildung der Leber wird ein Hauptvermehrungsort geschaffen, die Buchten und Seitenarme der großen Bluträume in diesem Organ. Diese erste Generation der Blutzellen stammt also aus den Blutinseln, mithin aus demselben Primitivorgan wie die Endothelzellen.

Die Erörterung des Problems der Blutbildung kann nicht ohne einige Erläuterungen weitergeführt werden. Es handelt sich um die entwicklungsphysiologischen Probleme in der Histologie, d. h. um die Fragen nach der prospektiven Potenz und der prospektiven Bedeutung (S. 109), nicht nur der ersten und frühembryonalen Blutzellen, sondern aller im Blut und den blutbildenden Organen jedes Lebensalters vorkommenden Zellen überhaupt.

Im Angioblast des Dottersackes entstammen die Endothelien und die Blutzellen derselben Anlage. Ein gleiches gilt wohl auch in demjenigen Teil des Gefäßapparates, der sich in derselben Weise, nämlich aus Blutinseln und zerstreuten Zellen innerhalb des Embryonalkörpers, wie z. B. das Herz, entwickelt. Es ist ferner nicht ausgeschlossen, daß der primäre Leukoblast ein relativ unveränderter Nachkomme der primären Blutzellen ist und insbesondere deren Potenz, weiße und rote Zellen aus sich hervorgehen zu lassen, zunächst beibehält. Für die roten Zellen ist nach Analogie des späteren Verhaltens hämoglobinhaltiger Zellen ein gleiches nicht wahrscheinlich.

Fernerhin ist für jede Erörterung des Blutbildungsproblems der Gebrauch des Wortes Mesenchym in bezug auf dasjenige Material, dem die verschiedenen Blutzellengenerationen entstammen, zu klären. Der Angioblast entsteht (wahrscheinlich aus) in einem Mesoderm, bevor dessen Zellen sich zu epithelialen Verbänden zusammengeschlossen haben. Dieser noch aus zerstreuten, sich lebhaft bewegenden Zellen bestehende vorwachsene Rand des Mesoderms ist kein Mesenchym. Amöboid beweglich sind wahrscheinlich alle embryonalen noch nicht beruflich ausdifferenzierten Zellen, wie denn überhaupt die Fähigkeit zu amöboider Bewegung viel mehr Zellen eigen ist, als unter gewöhnlichen Umständen erkennbar wird (Kultur der Gewebe *in vitro*). Das Mesenchym ist ein Primitivorgan, das aus dem Mesoderm auf die S. 151 geschilderte Weise entsteht und entweder die Fähigkeit zur Bildung von Blutgefäßenendothelien von vornherein nicht mehr besitzt oder doch sehr bald verliert (Marchand, Evans). Es ist als Primitivorgan dem Mesoderm (Primitivorgan zweiter Ordnung), dem Myotom, Myotomstiel und den zweiblättrigen Seitenplatten (Primitivorgan dritter Ordnung) nachgeordnet, also ein Primitivorgan 4. Ordnung und erst voll ausgebildet, wenn sich aus den mesodermalen Primitivorganen 3. Ordnung Muskelplatten, Peritonealepithel, Nierenblasteme und Gefäßendothelien ausgebildet haben. Bei alledem handelt es sich um entwicklungsmechanische Probleme, nämlich die Potenz der verschiedenen auseinander hervorgehenden Teile zu gewebsbildenden Leistungen.

Die erste Generation der roten Blutzellen besteht sicher während der ersten Hälfte des Embryonallebens, verliert aber im Laufe des dritten Embryonalmonats die Kerne, die Megaloblasten des frei strömenden Blutes werden zu Megalozyten. Die Neubildung solcher Zellen geht wahrscheinlich in Buchten und Winkeln der Lebersinus noch eine längere Zeit weiter und erlischt vielleicht erst kurz vor der Geburt (Nägeli), so daß bis dahin auch Megalozyten im Blute vorhanden sind. Jedoch ist das Kennzeichen der Größe unsicher (Maximow).

Wenn die Anlage des Embryonalkörpers beendet ist und dieser sich vom Dottersack völlig abgehoben hat, setzt eine neue Produktion von Blutzellen ein. Der Ort dieser neuen Blutzellbildung ist nach den besten Beobachtungen (Maximow, auch Wassermann) das Mesenchym, in der Nähe der Gefäße,

also außerhalb dieser. Wahrscheinlich wandeln sich verästelte, sog. fixe Zellen des Mesenchyms, entweder zu einer Zellart um, aus der die verschiedenen Blutzellarten unter weiterer Vermehrung und Umbildung nach verschiedenen Richtungen hervorgehen, oder aber es entstehen unmittelbar aus Mesenchymzellen verschiedene Stammzellen oder gar die Endprodukte der Entwicklung. Wahrscheinlich sind alle diese Möglichkeiten nacheinander oder an verschiedenen Orten, vielleicht sogar gleichzeitig verwirklicht. Hierbei entstehen sowohl hämoglobinhaltige rote Blutzellen der endgültigen Größenklasse, Normoblasten, Normozyten, als auch verschiedene Arten der weißen Blutkörperchen, jedenfalls verschiedene Granulozytenarten.

Während die verschiedenen zerstreuten Herde dieser Blutbildung größtenteils verschwinden, treten diese Vorgänge in besonders lebhaftem Maße in der Leber auf. Da hier jedoch noch die primitive intrakapillare Erythropoese weiterläuft, so sind die entstehenden histologischen Bilder sehr verwickelt. Das so entstehende Bildungsgewebe muß als myeloisches Gewebe bezeichnet werden. Es tritt außer in der Leber auch in der Milz und der Thymus, mit der einsetzenden enchondralen Ossifikation auch in den durch die letztere geschaffenen Hohlräumen im Knochen und Knorpel auf. Ferner bleiben nach Wassermann auch die Orte, an denen sich Fettläppchen bilden, Orte der Blutbildung, so daß wenigstens embryonales Fett sich zuerst immer in alten myeloischen Herden bildet und deren Stelle einnimmt (vgl. rotes und gelbes Knochenmark). Die lymphatischen Organe treten erst nach dem myeloischen System auf, und typische sicher erkennbare Lymphozyten sollen erst nach dem Auftreten der Granulozyten im Blute nachweisbar sein (Naegeli).

**181. Schwierigkeiten der Genealogie der Blutzellen.** In der Frage der embryonalen und sogar der späteren Blutbildung ist eine Einigung der verschiedenen Forscher bisher nicht erzielt. Bei näherer Betrachtung der Sachlage ist es einleuchtend, daß eine solche Einigung sich mit histologischen Methoden allein nicht erzielen läßt. Dies rührt daher, daß die Ausgangszellen der verschiedenen Entwicklungsreihen, primitive Blutzellen, primitive Leukoblasten, Lymphoblasten, Myeloblasten, Hämogonien usw. sich ganz außerordentlich ähnlich sind. Es handelt sich um verhältnismäßig große Zellen mit großem Kern, der ein locker gebautes Chromatingerüst, mehrere Nukleolen enthält und einen nicht sehr umfangreichen Zelleib besitzt, der sich basophil färbt und keinerlei besondere Differenzierungsprodukte enthält. Diese Ähnlichkeit ist nicht weiter verwunderlich, denn jede nicht zu besonderen Berufsleistungen umgebildete Zelle entspricht der obigen Beschreibung, so die Zellen aus der Geschlechtszellenentwicklung, Zellen aus den Regenerationslagen der Epithelien, junge Drüsenzellen, die Zellen des Embryonalkörpers überhaupt. Die Variationsmöglichkeit für das Aussehen solcher „indifferenter“ Zellen ist außerordentlich gering. Wie diese geringen Unterschiede nun mit den früheren oder späteren Schicksalen dieser Zellen zusammenhängen, ist vollständig unbekannt. Wir können einer solchen Zelle weder ihre Aszendenz und Genealogie noch ihre prospektive Potenz und Bedeutung irgendwie ansehen, und jeder Versuch, hier mit Färbung und Mikroskop allein weiter zu kommen, ist aussichtslos. Erfahrungen über die Lebensschicksale von Zellen sind nur zu gewinnen, wenn man diese Schicksale eben kennen lernt, z. B. aus Experimenten, unmittelbaren Beobachtungen, klinischen Erfahrungen, aus dem lebenden Verhalten von Zellarten und zellbildenden Organen. Für die Kennzeichnung von Zellen ist ihre Biologie ebenso wichtig, wie ihr Aussehen im gefärbten Präparat. Zwei Vergleiche mögen das erläutern. Erstens: wie weit wäre die Bakteriologie fortgeschritten, wenn sie sich auf die Morphologie und das färberische Verhalten der Bakterien beschränkt hätte, anstatt das ganze Leben dieser Organismen unter verschiedenartigen Bedingungen zu untersuchen? Zweitens: mit großer Mühe hat die Vererbungslehre den Satz zur Anerkennung gebracht, daß über die erblichen Eigenschaften eines Organismus, seine erblichen Fähigkeiten, nur Erfahrungen entscheiden, die diese Fähigkeiten unmittelbar betreffen (Johannsen).

Die Genealogie der Blutzellen und der verschiedenartigen, bei normalen und krankhaften Vorgängen im Bindegewebe auftretenden Zellen, kann durch ein Aufstellen von Reihen und Übergangsreihen ähnlich gefärbter und aussehender Zellen aus den toten histologischen Präparaten allein nicht entschieden werden. Auch Versuche, charakteristische biologische Reaktionen, wie Farbstoffspeicherung und die Indophenolblausynthese zur Kennzeichnung der sich umwandelnden Zellen zu benutzen, haben keine Klärung gebracht. Methoden, die gestatten, diesen Vorgängen unmittelbar zuzuschauen, wie es

unter anderem in der Gewebekultur möglich ist, müssen letzten Endes den Schlüssel abgeben, nach dem die Geheimschrift der histologischen Zustandsbilder zu einem zusammenhängendem Text entziffert werden kann.

Es muß hier nun auf einen früher schon angedeuteten Zusammenhang hingewiesen werden, der die Vermehrung im ausgewachsenen Organismus, also die Regeneration von Geweben und Zellen betrifft. Für sehr viele berufsmäßig ausgebildete Zellen finden wir typische Vermehrungsstätten, z. B. Basalzellen der mehrschichtigen und mehrreihigen Epithelien, Krypten bei Darm- und Magenepithelien. Andere Gewebe zeigen nach Verschwinden der undifferenzierten Zellen überhaupt keine (Nervengewebe) oder sehr beschränkte Regeneration (quergestreifte Muskulatur). Andere Gewebe zeigen jede Zelle regenerations-tüchtig (Bindegewebszellen, Fibroblasten, Klasmatozyten, Gefäßendothelien), die dann zum Teil die Regeneration für andere, unmittelbar nicht regenerierende Gewebe übernehmen müssen (Fibroblasten des ungeformten Bindegewebes für Sehnen, Faszien, Bänder). Es ist deshalb zunächst nicht unwahrscheinlich, daß die Potenzen zu weiteren Entwicklungen und Neubildungen, für die aus den Bildungsstätten entlassenen Zellen, nicht beträchtlich sind. Für die Zellen des myeloischen Systems, insbesondere die Granulozyten gilt dies wohl sicher. Anders bei den Lymphozyten. Sie sollen sich unter verschiedenartigen Bedingungen zu Zellen des Bindegewebes (Histiozyten und Fibrozyten, selbst glatten Muskelzellen) weiter entwickeln können, so daß Maximow die kleinen Lymphozyten geradezu als „undifferenzierte Mesenchymzellen“ bezeichnet. Ist dies richtig, so würden ortsfeste und dem Orte und seinen Aufgaben im Körper angepaßte Gewebe und Organe von ortsfremden, wandernden und im Blute kreisenden Zellen aufgebaut werden können, eine Folgerung von weitgehender entwicklungsphysiologischer Bedeutung. Für ein genaueres Studium des weitverzweigten Problems muß auf die große Arbeit von Maximow, dem gründlichsten Kenner dieser schwierigen Dinge († 1929) verwiesen werden (s. S. 579, Lit. 4). Uns kommt es hier zunächst darauf an, durch Trennung der im Körper unter normalen Umständen sicher unterscheidbaren Zellen, einen Überblick zu verschaffen. Wir haben deshalb außer dem lymphatischen und myeloischen System noch das Histiozytensystem unterschieden. Zu den wesentlichen Aufgaben der weißen Blutzellen und Wanderzellen und des ganzen leukopoetischen Apparates gehört der Schutz des Körpers gegen Mikroorganismen und deren Produkte, sowie gegen artfremdes Eiweiß, der Kampf gegen diese und andere Schädigungen und der Ausgleich der dadurch gesetzten Störungen. Da der lebende Körper jederzeit mit solchen Dingen zu tun hat, so gehören diese Vorgänge eben durchaus zum Leben, ebenso wie Ernährung und Atmung, ohne die das Leben nicht bestehen kann. Die Fähigkeit, gesund zu bleiben und zu werden gehört zu den normalen Eigenschaften des Körpers<sup>1)</sup>. Bei diesen Vorgängen zeigen myeloisches und lymphatisches System große Verschiedenheiten, ja, typische Unterschiede und einen gewissen Gegensatz, auf den im einzelnen hier natürlich nicht eingegangen werden kann. (Siehe Literatur und Lehrbücher der Pathologie.)

## Das myeloische System.

**182. Vorkommen und Bau.** Von der Geburt an schränkt sich die Verbreitung des myeloischen Systems immer mehr und mehr auf die inneren Räume des Knochens ein. Zunächst sind diese Räume noch wenig umfangreich, da ein großer Teil des Skeletts noch knorpelig ist. Mit fortschreitendem Wachstum nach der Geburt werden sie auch im Verhältnis zum ganzen Körper größer und das myeloische System findet sich beim erwachsenen Menschen in den Knochen des Rumpfes: Wirbelsäule (Körper, Bogen und Fortsätze), Rippen, Brustbein, Schulterblatt, Enden des Schlüsselbeins; im Kopfe: Schädelbasis und -dach, Ast des Unterkiefers; nicht in den Knochen des Gesichts und der freien Extremitäten. Das rote Knochenmark besitzt eine außerordentlich reiche Gefäßversorgung. Durch die Foramina nutritia des Knochens treten Arterien ein, verzweigen sich reichlich und gehen in kurze Kapillaren über, wobei sie sehr schnell ihre Muskulatur verlieren. Diese erweitern sich plötzlich zu kapillaren Venen, besser Venensinus genannt, aus denen sich die abführenden Venen sammeln. In Begleitung der Gefäße finden sich marklose und

<sup>1)</sup> Auch in einer Biologie des normalen Lebens kann deshalb nicht völlig an dieser wichtigen Lebensäußerung vorbeigegangen werden.

markhaltige Nerven. Ob die eigentliche Funktion des Knochenmarkes, die Bildung der Blutzellen unmittelbar nervös beeinflusst wird, bleibt fraglich. Die Nerven sind wahrscheinlich Gefäßnerven.

Zwischen den Gefäßen spannt sich ein Netzwerk von Zellen aus (Retikulum), das ein unmittelbarer unveränderter Abkömmling des embryonalen Bindegewebes ist. Kollagene Fasern sind sehr spärlich. Dagegen finden sich beim Erwachsenen reichlich Fettzellen, die am gewöhnlichen entfetteten Schnittpräparat als große, runde, von einer zarten Membran umgebene Löcher auf fallen (Abb. 403). Beim Embryo und Neugeborenen fehlen sie.

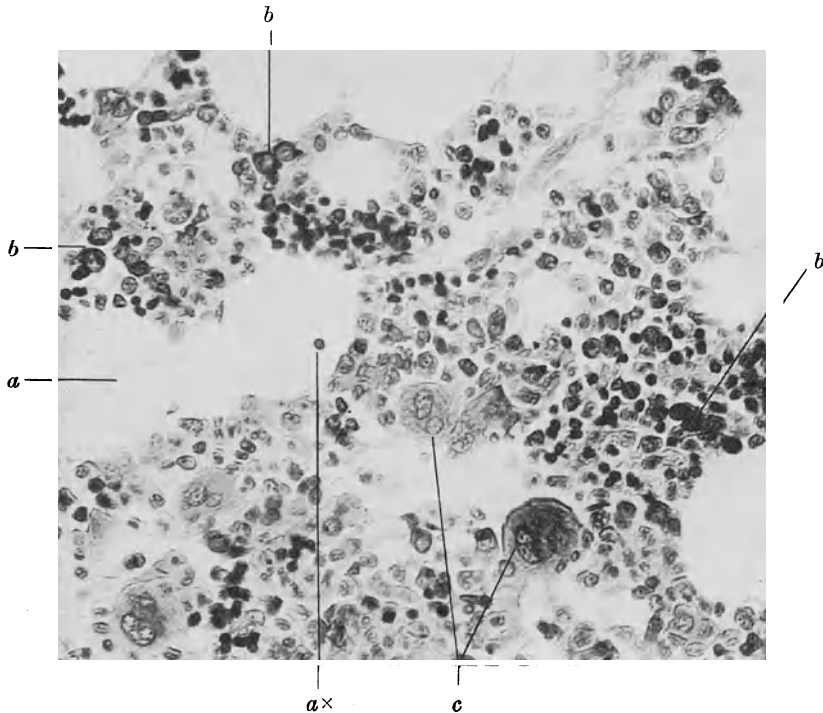


Abb. 403. Übersicht über das Knochenmark vom Erwachsenen, Rippe. Toluidinblau. *a* leere Fettzellen, bei *a x* eine künstlich verlagerte Zelle, *b* Myeloblasten, *c* Riesenzellen. Phot. 390  $\times$ .

In dieses Retikulum sind nun die myeloischen Zellen eingelagert, die durch ihre Vermehrung für den Ersatz des einen Teiles der Blutzellen sorgen. Sie liegen also danach zwischen den Gefäßen (umstritten).

Zu den folgenden Beschreibungen der Zellen und ihrer Umwandlungen vergleiche man die Abb. 404—407. Eine „Umwandlung“, dies muß immer wieder betont werden, kann man an ihnen unmittelbar natürlich nicht sehen. Sie zeigen Bilder, wie sie das Knochenmark der Rippen eines mit Formolalkohol lebenswarm injizierten menschlichen Körpers (Hingerichteter) bot. Es mag bemerkt werden, daß sich die dabei vorkommenden Zellformen ohne Zwang nach den Theorien Nägelis deuten ließen. Man studiere am besten erst den Text, dann die Abbildungen.

**183. Erythropoese.** Die Erythroblasten sind hämoglobinhaltige Zellen mit sehr chromatinreichen Kernen, die keine Kernkörperchen enthalten. Sie vermehren sich durch mitotische Teilung. Bevor die Zellen in die Blutbahn übertreten, verlieren sie ihre Kerne. Der chromatische Apparat konzentriert sich zu dicken Brocken (Radspeichenkerne). Alsdann verliert der Kern jede



Abb. 404. Von demselben Objekt wie Abb. 403, Hämatoxylin-Eosin. Erythropoese und Leukopoese. 1 Erythroblasten, einer davon in Mitose, der am weitesten unten noch mit „Radspeichenkern“, 2 Myelozyten und 3 Granulozyten der neutrophilen Reihe, 4 u. 5 dasselbe der eosinophilen Reihe, 6 Retikulumzelle, rechts Blutraum mit Erythrozyt, links Kontur einer leeren Fettzelle. P. gez. 1080  $\times$ . Zeichnung und Reproduktion in möglichster Farbentreue der Präparate.



Abb. 405. Von demselben Objekt wie Abb. 403, Fuchsin-Toluidinblau. Nest von Riesenzellen und Übergangsformen. 1, 2 große und kleinere Riesenzelle, 3, 4 Übergangsformen zu Myeloblasten (ein solcher über der Zahl 2), 5 Myeloblasten der neutrophilen Reihe, 6 Erythroblasten mit Radspeichenkernen, 7 Myelozyten der eosinophilen Reihe, 8 Retikulumzelle (wie Abb. 404 1080  $\times$ ).

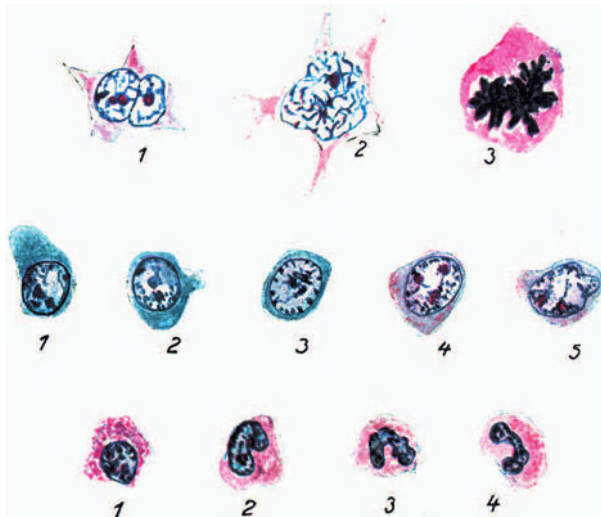


Abb. 406. Zellen aus verschieden gefärbten Präparaten, dasselbe Objekt, Vergrößerung usw., wie 404 u. 405. Erste Reihe, Riesenzellen, 2 u. 3 in Mitose, 1 u. 2 Fuchsin-Toluidinblau, 3 Hämatoxylin-Eosin. Zweite Reihe, Myeloblasten, 1-3 Toluidinblau, 4 u. 5 Fuchsin-Toluidinblau. Dritte Reihe, neutrophile Granulozyten (Granulopoese). 1 Myelozyt, 4 polymorphkerniger Granulozyt.

sichtbare Struktur, er wird völlig dicht, im gefärbten Präparat dunkel (pyknotisch). Die pyknotischen Kerne werden teils ausgestoßen, teils zerfallen sie (Karyorhexis) und die Trümmer wiederum werden teils ausgestoßen, teils aufgelöst. Die letzten Stadien können sich auch schon innerhalb des Venensinus finden. Dann ist der Erythrozyt fertig, der mehr Hämoglobin enthält als der noch teilungsfähige Erythroblast. Die Art des Übertritts in die Gefäße ist umstritten. Fraglich bleibt, ob beim Erwachsenen noch Vorstufen der Erythroblasten ohne Hämoglobin vorkommen. Da diese jedoch Zellen von allgemein embryonaler Struktur, d. h. völlig uncharakteristischem Aussehen (siehe oben) wären, so ist durch das Studium gefärbter Schnittpräparate diese Frage nicht zu entscheiden.

**184. Leukopoese.** Von den Granulozyten findet man im Knochenmark zunächst die ausgebildeten Formen mit spezifischer Granulation und polymorphen Kernen. Ferner Zellen, die zwar bereits die Granulation, jedoch noch einen runden Kern mit einem oder mehreren Nukleolen besitzen, die Myelozyten. Es gibt also ebensoviele Arten von Myelozyten wie Granulozyten, neutrophile, eosinophile und basophile Myelozyten. Der Myelozyt ist gleichsam die Larvenform des Leukozyten. Es ist leicht, die Zwischenstufen zwischen Myelozyten und Granulozyten aufzufinden; bei der Ausbildung der Kernpolymorphie verliert sich auch der Nukleolus.

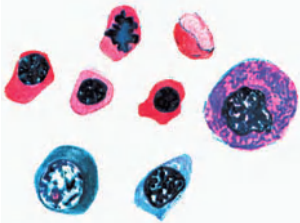


Abb. 407. Zellen aus dem Knochenmark eines Neugeborenen, Hellysche Flüssigkeit, Eosin-Giemsa. Oben Erythropoese, rechts Riesenzelle (kindlicher Typus), links Myeloblast, zwischen beiden Plasmazelle (?). Vergr. usw. vgl. Abb. 404.

Neben den geschilderten, schon nach einer Richtung differenzierten Zellen finden sich im Knochenmark reichlich undifferenzierte Zellen von dem mehrfach genannten embryonalen Aussehen, also mit einem lockeren chromatischen Apparat in einer großen Kernvakuole, in der auch Nukleolen zu sehen sind; dazu gehört dann ein mäßig großer basophiler Zelleib. Die Größe dieser Zelle ist ziemlich augen-

fällig. Dies sind die Myeloblasten, Stammzellen zum mindesten der Granulozyten, was durch das Verhalten bei bestimmten Erkrankungen (Myeloblastenleukämie, Naegeli) sichergestellt wird. Außerdem gibt mindestens ein Teil dieser Zellen die Oxydasereaktion. Ob durch die Entwicklung zu Granulozyten die prospektive Bedeutung oder gar Potenz dieser Zellen vollständig gekennzeichnet ist, ist zum mindesten fraglich. Myeloblasten und Myelozyten pflanzen sich durch Mitosen fort.

Auch die Monozyten sind (nach Naegeli) Abkömmlinge des Knochenmarks. Da diese Zellart jedoch keineswegs so leicht zu erkennen ist wie die Granulozytenarten, so gelingt es kaum, die zu ihnen gehörige Larven- oder Myelozytenform aufzufinden, jedenfalls sähe sie einem Myeloblasten sehr ähnlich.

**185. Riesenzellen.** Die letzte besondere Zellform des Knochenmarks ist die der Knochenmarksriesenzellen oder Megakaryozyten. Es sind dies sehr große Zellen, mit einem knolligen, schlauchförmig gewundenen Kern, der einen spärlichen, stark zerstreuten chromatischen Apparat und zahlreiche Nukleolen aufweist. Sie stammen nach Naegeli ebenfalls von den Myeloblasten ab.

Ich finde in meinen Präparaten von einem Hingerichteten (Rippe, Totalinjektion des Rumpfes mit Formolalkohol) häufig Mitosen der Megakaryozyten (jedoch keine Pluripolaren), ferner solche Zellen (auch in Teilung), die man als Übergang zwischen Myeloblasten und Megakaryozyten deuten kann. Das Zusammenliegen bestimmter Zellen und Mitosen in „Nestern“ ist in den Präparaten vielfach erkennbar. Mitosen sind im ganzen zahlreich.



Die Erythropoese ist wegen des ungenügend erhaltenen Hämoglobins weniger deutlich. Ich ergänze sie aus einem Präparat von einem Neugeborenen (Fall von Kranioleisis).

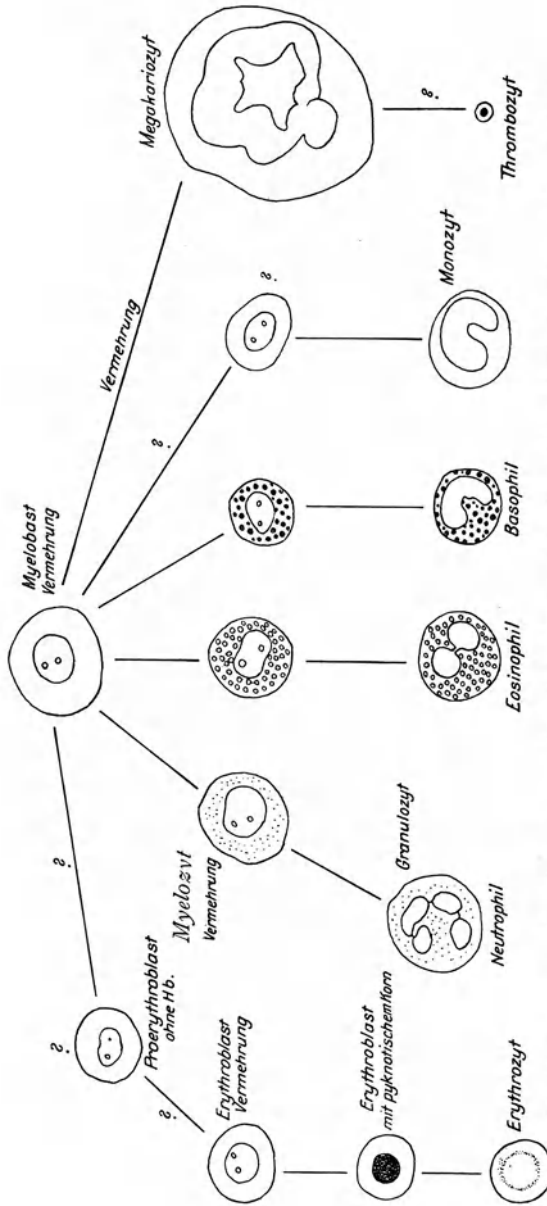


Abb. 408. Schema der Abstammung der Blutzellen myeloischer Herkunft. Nach Naegeli (verändert).

Von den Megakaryozyten sollen sich die Blutplättchen abschnüren. Eine andere Entstehungsart wurde bisher weder beobachtet noch sonstwie wahrscheinlich gemacht.

Wir fassen die Stammesverhältnisse der myeloischen Zellen in einem Stammbaum (nach Naegeli, verändert) zusammen (Abb. 408).



Im Knochenmark kommen vereinzelt und unregelmäßig Teile des lymphatischen Systems, lymphatische Solitärknötchen vor, die sich verstreut dort vorfinden. Es ist jedoch sicher, daß diese Gebilde mit der eigentlichen Funktion des Knochenmarks, der Produktion der myeloischen Zellen, nichts zu tun haben.

### Das lymphatische System.

**186. Vorkommen.** Das lymphatische oder lymphoide Gewebe kommt in zwei Arten im Körper vor, einmal als diffuses oder einfaches lymphatisches Gewebe, d. h. in mehr oder minder zerstreuten Ansammlungen dieser Gewebsart und andererseits mit Blutgefäßen und Lymphgefäßen zu besonderen Organen zusammengeschlossen: als Lymphknoten.

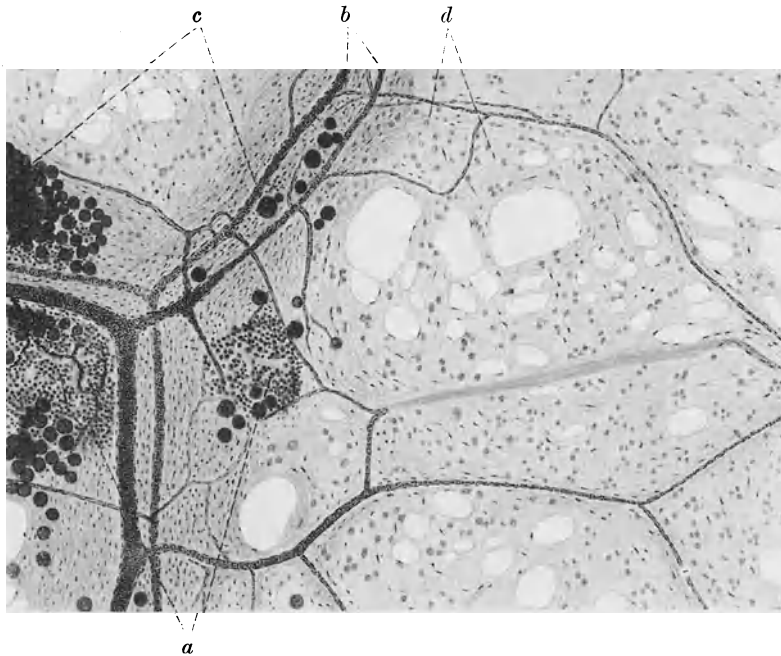


Abb. 409. Großes Netz, „Milchflecken“. Sudanfärbung. *a* Lymphozytenhaufen, *b* Blutgefäße, *c* Fettzellen, *d* Bindegewebe. (Aus Braus: Anatomie II, Abb. 271.)

Im einfachsten Falle handelt es sich um Ansammlung von Lymphozyten (Rundzellen) im Bindegewebe, ohne besondere Abgrenzung und ohne besonderen Stützapparat, wie z. B. in den „Milchflecken“ des Netzes (Abb. 409). Im übrigen ist das diffuse lymphatische Gewebe in seiner Verbreitung an die Schleimhaut der Eingeweide, besonders des Darmes, geknüpft. In der Speise- und Luftröhre, in den Bronchien finden sich ganz der Abb. 409 entsprechende Ansammlungen lymphatischer Zellen. Wir hatten S. 182 erwähnt, daß das Stratum proprium der Darmschleimhaut von der Kardia bis zum Anus aus retikulärem Bindegewebe, d. h. aus fast unverändertem embryonalen Bindegewebe besteht. In dieses Retikulum sind zahlreiche Lymphozyten eingelagert, die stellenweise Haufen, Lymphknötchen (Noduli lymphatici solitarii) bilden. Es finden sich jedoch außer typischen Lymphozyten noch andere Wanderzellen im Retikulum, vor allem Eosinophile. Gruppen von Lymphknötchen sind die

Peyerschen Haufen (Noduli lymphatici aggregati). Weitere Einzelheiten dieser Art des lymphatischen Gewebes behandeln wir beim Darmsystem.

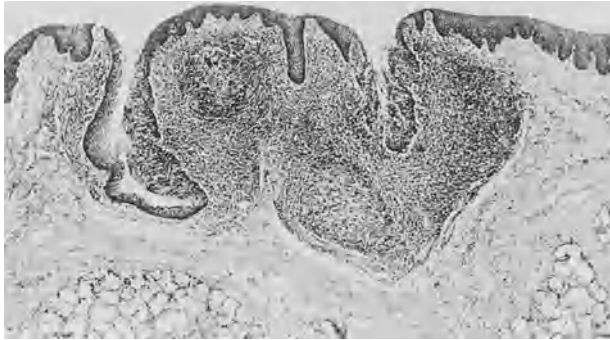


Abb. 410. Zungenbalgdrüsen eines 1jähr. Kindes. Hämatoxylin. Phot. 32  $\times$ .  
Man erkennt zwei der Länge nach getroffene Krypten und zwei Keimzentren.

Im Nodus lymphaticus findet sich beim Erwachsenen das sog. „Keimzentrum“, eine annähernd kugelige Zone, die sehr viel weniger Zellen und solche anderer Art enthält als die Peripherie. Diese Zellen sind größer, ihr Zelleib ist umfangreicher und ihr großer Kern besitzt ein lockereres Chromatingerüst als die typischen Lymphozyten. Auf dem Schnitt erscheint das Keimzentrum also als hellere Mitte (Abb. 411). Das Stützgerüst des Nodus ist stets ein Retikulum. Es handelt sich also beim lymphoiden Gewebe wie beim Knochenmark um ein Retikulum mit eingelagerten Zellen, der Unterschied beruht auf der Art der Zellen. Bei den zuerst genannten Lymphozytenhaufen im Bindegewebe ist ein solches Retikulum nicht vorhanden.

Die lympho-epithelialen Organe des Rachens, Gaumen- und Rachenmandeln, sowie die Balgdrüsen der Zunge werden wir ebenfalls beim Darm genauer behandeln. Es handelt sich um, von geschichtetem Pflasterepithel ausgekleidete Krypten, die von einem dicken Mantel lymphoiden Gewebes umgeben sind, in denen man einzelne Noduli lymphatici abgrenzen kann (Abb. 410). Das Epithel ist mit Lymphozyten durchsetzt, bei



Abb. 411. Aus der Krypte einer Zungenbalgdrüse des Erwachsenen. Hämatoxylin. Phot. 80  $\times$ .  
*a* Keimzentrum, *b* Grenze des Kryptenepithels, *c* mit Lymphozyten stark durchsetztes Epithel.

schwachen Vergrößerungen oft nur schwer gegen das Stratum proprium abzugrenzen (Abb. 411).

Alle hier genannten Organe besitzen Lymphgefäße, die sich bei denen des Darmes zu größeren Spalten an der Basis der Noduli ausbilden. Ein besonderer Lymphkanalapparat fehlt jedoch. Dies ist der wichtigste Unterschied gegenüber den Lymphknoten. Verfolgt man den Lymphstrom, der aus den Eingeweiden kommt, auf seinem Verlaufe, so beginnt er an einer Epithelgrenze, unter der zahlreiche Lymphorgane der besprochenen Art angeordnet sind. Diese werden deshalb als peripheres lymphatisches System zusammengefaßt. Auf

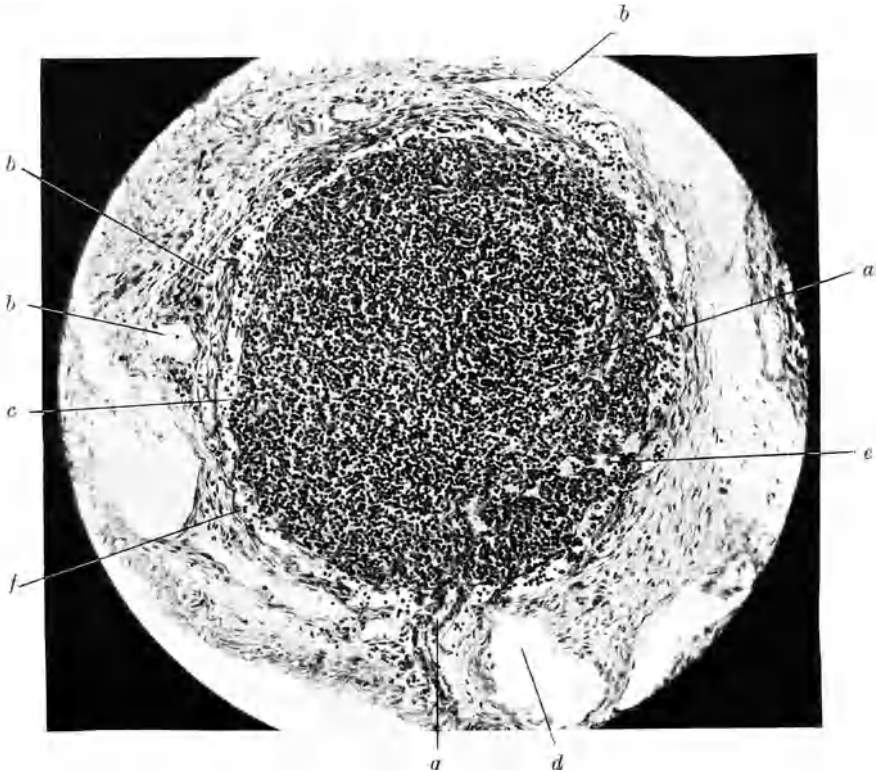


Abb. 412. Mesenteriallymphknoten eines Fötus im 7. Monat. Säurealizarinblau-Mallory. Phot. 170  $\times$ . *a* lymphatisches Gewebe, *b* Vasa afferentia, die beiden oberen in *c*, den Randsinus, mündend, *d* Vas efferens, *e* erste Anlage des Zentralsinus, *f* Kapsel, *g* Blutgefäß (Hilus).

ihrem Weg nach dem Zentrum, d. h. nach der Einmündung in die Blutbahn, durchströmt die Lymphe ein zweites System lymphatischer Organe, und zwar eine Reihe hintereinander geschalteter Lymphknoten. Dies gilt für die Eingeweide. Im übrigen Quellgebiet des Lymphstroms, in der Haut, der Muskulatur und in den Extremitäten, fehlt der periphere Apparat und auch der zentrale ist nicht ganz so reichlich entwickelt wie an den Eingeweiden. Am Hals und im Bauch fallen die zentralen Knoten beider Stromgebiete zusammen. Weiteres über Vorkommen und Lage der Lymphknoten lese man in den Lehrbüchern der makroskopischen Anatomie nach.

Unter den Lymphknoten des Menschen kann man zwei Typen unterscheiden, die durch allerlei Übergänge miteinander verbunden sind. Der eine Typus wird

gebildet durch kleinere Knoten von der Größe kleiner Erbsen bis Bohnen, mit glatter Oberfläche, der andere durch größere Exemplare bis zur Größe eines Finger-Endgliedes, von knolliger Gestalt mit buckliger Oberfläche. Man kann die ersteren auch als einfache, die letzteren als zusammengesetzte bezeichnen. Deren Bau wird am besten verständlich, wenn man sie als aus mehreren einfachen zusammengefloßen, oder auch als unvollkommene Trennung einer Gruppe solcher einfacher Knoten betrachtet.

**187. Entwicklung der Lymphknoten.** Eine Schilderung des Baues der Lymphknoten wird am besten durch einen Blick auf deren Entwicklung eingeleitet. Sie entstehen aus Ansammlungen lymphatischer Zellen, in die Blutgefäße hinein-

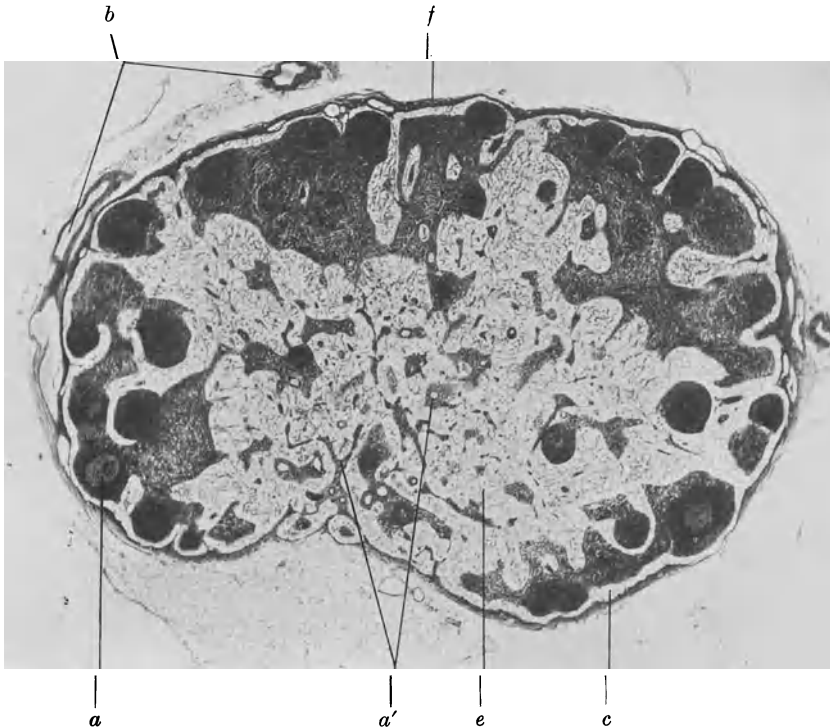


Abb. 413. Mesenteriallymphknoten vom Erwachsenen Hämatoxylin. Phot. 25  $\times$ .  
*a, a'* lymphatisches Gewebe, *a* Rindenknotchen, *a'* Markstränge, *b* Vas afferens,  
*c* Randsinus, *e* Zentralsinus, *f* Kapsel.

führen. Um dieses Knötchen breitet sich ein Plexus von Lymphgefäßen aus, der Randsinus, mit zu- und abführenden Stämmen, die man also lymphatische Wundernetze nennen könnte (Abb. 412). Es handelt sich dabei um ein engmaschiges Netzwerk von endothelialen Schläuchen, das die Haufen lymphoider Zellen korbartig umgibt. Das Netzwerk fließt immer mehr in einen einheitlichen Raum zusammen, der nur noch an wenigen Stellen Unterbrechungen zeigt, derart, daß man ihn mit einem hohlen Mantel um die Masse lymphoiden Gewebes vergleichen kann, durch den an mehreren Stellen Zapfen hindurchgesteckt sind, die das lymphatische Gewebe im Innern mit der Außenwelt verbinden. Die umfangreichste derartige Stelle ist der Hilus. Von diesem Randsinus aus wird das lymphoide Gewebe im Innern durch lymphatische Hohlräume zerlegt, so daß schließlich der von den Lymphgefäßhöhlräumen ein-

genommene Raum bedeutend größer ist als die Masse des lymphoiden Gewebes. Um den Randsinus herum entwickelt sich die Kapsel (Abb. 412).

Der Schilderung des Baues des fertigen Knotens legen wir die Verhältnisse eines einfachen Mesenterialknotens zugrunde (Abb. 413). Wir unterscheiden

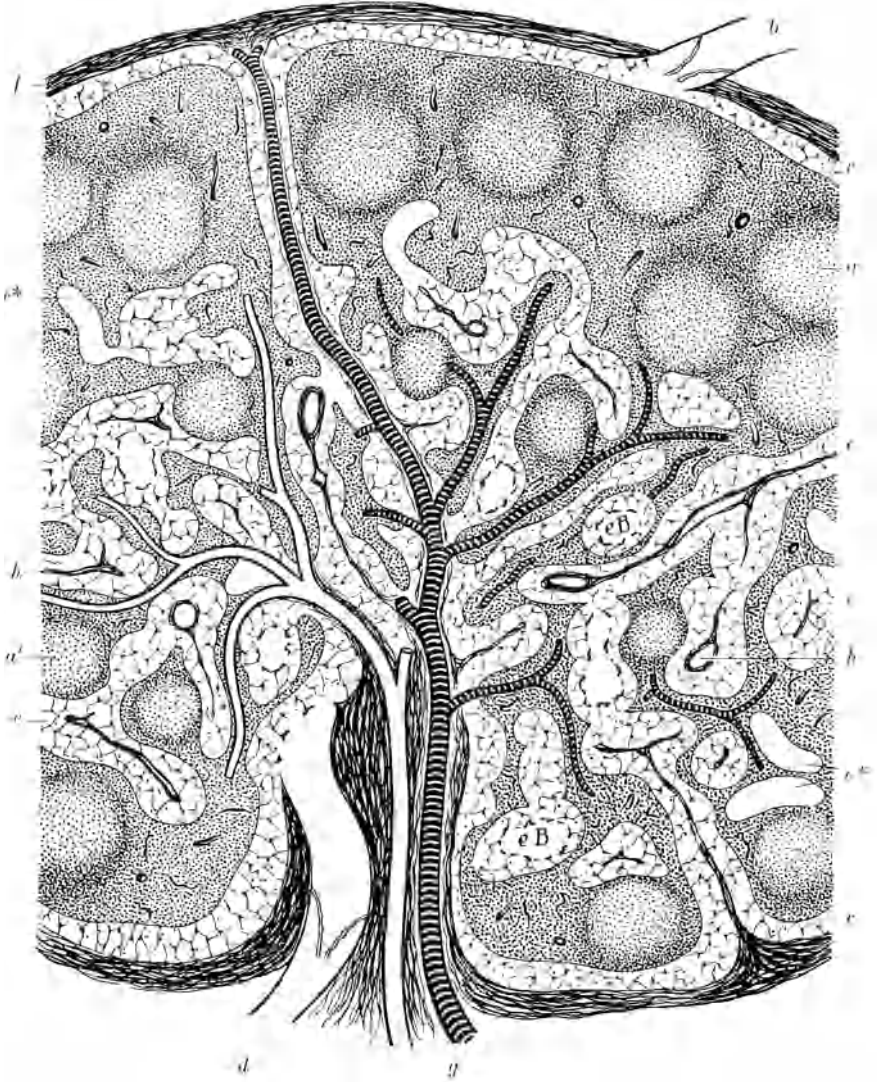


Abb. 414. Schema eines Lymphknotens nach Heudorfer, 1921. *a* lymphatisches Gewebe der Rinde (*a*) und des Markes (*a'*), auch in diesem Keimzentren, *b* Vas afferens, *c* Randsinus, *d* Vas efferens, *e* Zentralsinus, an einzelnen Stellen ohne Sinusretikulum (*e* u. *e\**), *f* Kapsel, *g* Hilusgefäße, *h* Trabekel mit Blutgefäßen.

die Kapsel, von der beim Menschen spärliche bindegewebige Züge, die Trabekel, ins Innere abgehen und ein zusammenhängendes Gerüst bilden. Das Innere ist erfüllt von lymphoidem Gewebe, das dicht über der Kapsel aus größeren Teilen besteht, in der Mitte aus dünnen Strängen. Beide hängen

indessen kontinuierlich zusammen. Man unterscheidet so die Rinde, mit den Rindenknötchen, und das Mark, mit den Marksträngen. Unter der Kapsel, zwischen dieser und dem Rindenteil des lymphoiden Gewebes, befindet sich der Randsinus, im Innern befinden sich zarte Trabekel aus Bindegewebe, Markstränge und die zentralen Lymphräume, die ein kompliziertes Hohlraumssystem (den Sinus cavernosus, Heudorfer) bilden. Große Blutgefäße treten an einer oder zwei Stellen in den Knoten ein; hier fehlt die Rinde. Die Eintrittsstelle heißt Hilus, ist aber an den einfachen Knoten gewöhnlich nicht durch eine Einziehung des Knotens gekennzeichnet. Kleinere Gefäße treten

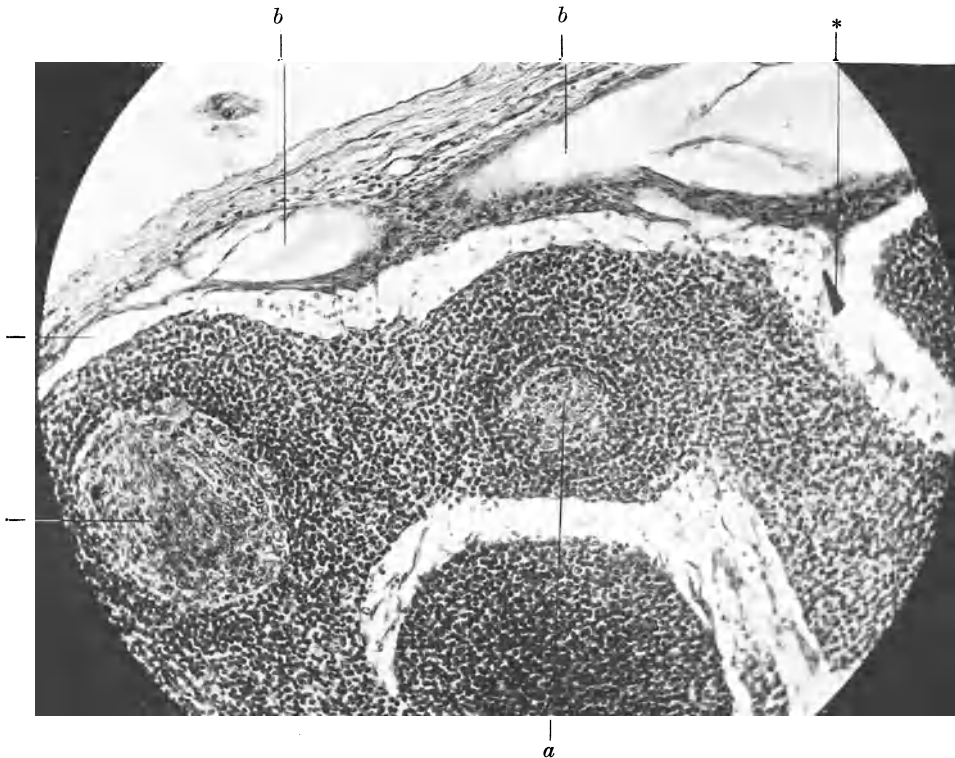


Abb. 415. Rindenknötchen mit Keimzentren. Dasselbe Präparat wie Abb. 413, die mit *a* bezeichnete Stelle. Phot. 210  $\times$ . *a* Keimzentren, rechts mit deutlicher Reihenstellung der Lymphozyten, *b* Vas afferens mit Klappen, *c* Randsinus, \* Verunreinigung des Präparats.

an vielen Stellen in die Kapsel ein bzw. heraus. Die zuführenden Lymphgefäße, Vasa afferentia, sind zahlreich und treten zerstreut an die Kapsel heran. Die ausführenden Vasa efferentia finden sich am Hilus, jedoch auch an anderen Stellen. Sie sind meist weniger zahlreich und weiter als die Vasa afferentia. Eine Übersicht des Baues gibt Abb. 414.

**188. Bedeutung der Keimzentren, Zellformen des Lymphknotens.** Das lymphoide Gewebe der Rinde erscheint als eine Schicht dichtgedrängter Noduli lymphatici mit Keimzentren. Wir hatten einen Nodus schon oben (S. 350) gekennzeichnet. Es ist jedoch durchaus fraglich, ob diese Zentren wirklich „Keimzentren“ sind, d. h. Vermehrungsstätten von Lymphozyten. Während die Peripherie des Knötchens aus Lymphozyten verschiedener Reife besteht, finden sich hier die schon erwähnten größeren Zellen, die manche Kennzeichen embryonaler Art aufweisen, insofern sie große lockere Kerne mit deutlichen Nukleolen und basophiles Protoplasmata besitzen. Die werden auch Lymphoblasten genannt. Teilungs-



figuren sind nicht selten und gerade deshalb vermutete man in diesen Zentren eben „Keim“-zentren (Flemming). Nach dieser Theorie soll weiter ein Teil der Vermehrungsprodukte gegen die Peripherie abwandern und sich in Lymphozyten umwandeln, die sich häufig in konzentrischen Reihen (Abb. 415) hier anhäufen.

Dieser Flemmingschen Theorie ist nicht ohne gute Gründe widersprochen worden, weil gerade bei den stärksten Vermehrungen und Hypertrophien des lymphatischen Systems die Keimzentren verschwinden. Dies gilt auch für den fötalen Lymphknoten und den des Neugeborenen, in dem Keimzentren und typische „Lymphoblasten“ fehlen. Diese treten erst einige Zeit nach der Geburt auf. Weiterhin lassen sich die Mitosen, die man außerhalb der Keimzentren findet, keineswegs immer auf große „Lymphoblasten“ beziehen, die sich verstreut allerdings auch in den Strängen finden, sondern sie gehören einer kleineren Zellart an. Die Grenze zwischen Keimzentrum und den in Reihenstellung befindlichen Lymphozyten ist außerordentlich scharf; nach der Flemmingschen Theorie müßte ein allmähliches Übergehen der Zelltypen ineinander das Wahrscheinlichere sein. Ferner findet man in den Keimzentren merkwürdige strukturlose Körper, die „tingible Körper“ Flemmings, die sich kaum anders deuten lassen, als daß es sich um abgestorbene Zellen oder Teile von solchen handelt. Kurz, das Bild, das das lymphatische Knötchen mit einem Keimzentrum oder Sekundärknötchen darin gewährt, entspricht dieser Theorie nicht, nach der

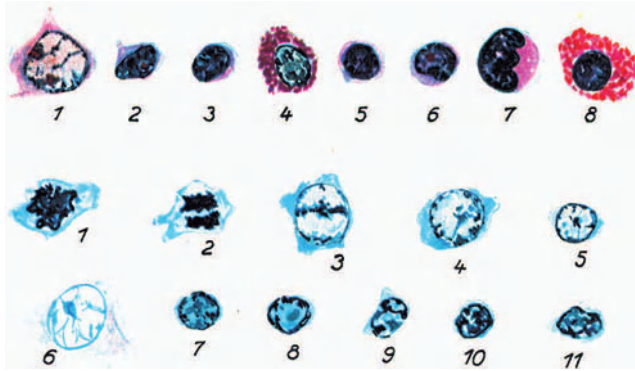


Abb. 416. Aus einem Axillarymphknoten, Formol-Alkoholfixierung mittels Durchspülung. P. gez. 1080  $\times$ . Obere Reihe. Eosin-Giemsa. 1 Zelle aus dem Keimzentrum, Äquator-einstellung, 2, 3 Lymphozyten vom Rande des Keimzentrums, Kuppeneinstellung, 4 histiozytäre Mastzelle aus dem Sinus, 5, 6 Lymphozyten aus dem Sinus, 7 Monozyt, 8 eosinophiler Granulozyt, beide aus einem Gefäß. Untere Reihe: Giemsa, ohne Eosinvorfärbung. 1 bis 6 Zellen des Keimzentrums, 6 Retikulumzelle, 7–11 Lymphozyten aus dem lymphatischen Gewebe, außerhalb des Keimzentrums, 7–8 Äquatoreinstellung, 9 Kuppeneinstellung, 10, 11 kombiniertes Bild.

es sich um Vermehrungsstätten handeln soll. Vielmehr „lassen sich die meisten Beobachtungen nicht in zufriedenstellender Weise deuten“ (Hellmann 1921) und der Begriff des „Keimzentrums“ ist deshalb als irrtümlich zu bezeichnen.

Hellmann hält die Noduli für Entgiftungsstätten, an denen geformte und ungeformte schädliche Gebilde zerstört werden.

Soweit die Noduli lymphatici mit den Keimzentren reichen, rechnet man im allgemeinen die Rinde. Im übrigen sind die Markstränge von gleichem Bau, d. h. sie bestehen aus zahlreichen, in ein Zellretikulum eingelagerten Lymphozyten. Die meisten dieser Lymphozyten entsprechen nicht ganz denen des Blutes. Die im Blute werden als „reife“ Formen bezeichnet. Die unreifen Lymphozyten sind etwas größer, der Kern ist lockerer gebaut, und einige Nukleolen sind deutlich erkennbar. Die Reifung besteht im wesentlichen in einem Umbau des Kernes (Abb. 416). Der chromatische Apparat verdichtet sich zu Klumpen oder Schollen, die sich der Oberfläche des verkleinerten Kernes anlegen und die Nukleolen verdecken. Wahrscheinlich verschwinden diese später vollständig, so daß Lymphozyten mit Nukleolen (Abb. 416) als noch nicht völlig am Ende der Umwandlung angelangt bezeichnet werden dürfen.

Außer den Lymphozyten verschiedener Reife und den „Lymphoblasten“ findet man im lymphoiden Gewebe der Lymphknoten zahlreiche Mastzellen (Bindegewebsmastzellen, S. 175), ferner immer einzelne eosinophile Leukozyten außerhalb der Blutbahn, und auch Plasmazellen sollen in den meisten Fällen nachweisbar sein. (In den von mir untersuchten

Fällen waren keine zu sehen, s. dagegen Milz.) Die letztere Zellart wird für umgewandelte Lymphoblasten gehalten, wir hatten sie vielleicht regelmäßige, wenn auch spärliche Bewohner der Blutbahn genannt.

**189. Die Kanalsysteme der Lymphknoten.** Die Abwanderung der Lymphozyten, als des sicher wichtigsten Produktes des lymphoiden Gewebes, erfolgt durch die Blut- und Lymphbahn. Die Lymphozyten wandern durch vielleicht ständig vorhandene Löcher (W. Schulze) in die postkapillaren Venen ein und stets ist das Blut der abführenden Venen reicher an Lymphozyten als das der zuführenden Arterien. Ein zweiter Abführweg sind die Lymphbahnen. Sie treten zahlreich durch deren Wand hindurch, wobei sie sich an der Durchtrittsstelle durch das Endothel mitsamt dem Kern eng einschnüren. Mit den Vasa efferentia gelangen sie in die großen Lymphstränge und von dort ins Blut.

Die Blutgefäße der Lymphknoten treten am Hilus ein, benutzen zunächst die Trabekel zur Verzweigung und Verteilung und treten von da in die Mark-

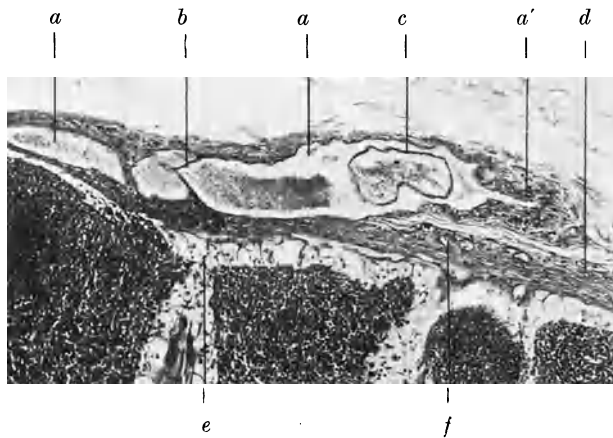


Abb. 417. Aus einem Mesenteriallymphknoten (Schnittserie), Säurealizarinblau-Mallory. Phot. 90  $\times$ . Übergang des muskulösen Lymphgefäßes, Vas afferens (Abb. 380) in das intrakapsuläre, muskelfreie Lymphgefäßnetz. *a* Lymphgefäß, *a'* dessen muskulöse Wand, *b* Taschenklappe, *c* Trichterklappe im Querschnitt, *d* Kapsel, *e* Randsinus, *f* kleine Blutgefäße in der Kapsel.

stränge und in die Rindenknötchen. Sie bilden dort dichte Kapillarnetze, die sich in ziemlich weiten Venen sammeln. Diese kleinen Venen des lymphoiden Gewebes besitzen ein hohes Endothel, so daß sie zuweilen fast wie Drüsenausführgänge aussehen (K. W. Zimmermann). Dies gilt auch für Noduli der peripheren Lymphorgane. Die abführenden großen Venen treten wieder in die Trabekel ein und verlassen die Lymphknoten am Hilus. Kleine Blutgefäße gelangen noch an zahlreichen Stellen ins Innere.

Das lymphatische Wundernetz des Lymphknotens ist eingeschaltet in Lymphgefäße, die bereits eine mit Muskulatur versehene Wand zeigen (Abbildung 380). Vor der Einmündung in die Randsinus geht diese Muskulatur verloren und die so entstehenden dünnwandigen und weiten Lymphgefäße treten in die Kapsel ein (Abb. 417). Dabei hängen sie außerhalb und innerhalb der Kapsel durch mannigfache Verbindungen zusammen. In diesem Netzwerk finden sich außerordentlich zahlreiche Klappen, sowohl außerhalb als innerhalb der Kapsel. Darunter finden sich auch richtige Trichterventile (Abb. 418). Das intrakapsuläre Lymphgefäßnetz mündet mit zahlreichen Öffnungen in den Randsinus (Abb. 419). Vom Randsinus gehen Kanäle zwischen den Rindenknötchen



in den zentralen Sinus cavernosus hinein. Aus diesem führen die Vasa efferentia hinaus, die, meistens ebenfalls in der Mehrzahl vorhanden, zuweilen am Rande beginnen, zuweilen im Innern entspringen. Auch in ihnen sind zahlreiche Klappen vorhanden. Vasa efferentia und afferentia werden am sichersten an der Stellung der Klappen unterschieden. Der Größenunterschied ist unsicher.

Die Lymphsinus sind überall von einem geschlossenen Endothel ausgekleidet, das also sowohl die Innenseite der Kapsel als die Rindenknötchen und Markstränge, als auch die Trabekel überkleidet. In diesen Sinus spannt sich ein Retikulum von Zellen aus. Sie hängen mit den Endothelien zusammen und enthalten Bindegewebsbündel.

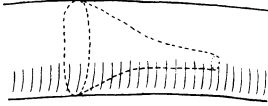


Abb. 418. Schema einer Trichterklappe.

Man kann dieses Netzwerk auffassen entweder als im Zusammenhang stehend mit den Trabekeln, und dies scheint die Auffassung Ebners zu sein. Es gibt in der Tat sehr dünne Trabekel, die nur aus ganz wenigen kollagenen Fasern bestehen und von sehr wenigen Endothelzellen umschichtet werden. (Mir scheint diese Anschauung nicht wahrscheinlich, da diese kleinsten Trabekel immer noch ein Blutgefäß, wohl auch eine kleine postkapillare Vene und vereinzelte Fibroblasten enthalten.) Das Retikulum bestände dann aus Trabekeln, die nur noch aus einer dünnen kollagenen Faser bestehen, und die von einer einzigen Endothelzelle umschlossen wird. Meist kann man nachweisen, daß im Randsinus in der Tat nur eine Zelle von der Kapsel zum Rindenknötchen hinüberläuft (Abb. 420). Ungezwungener

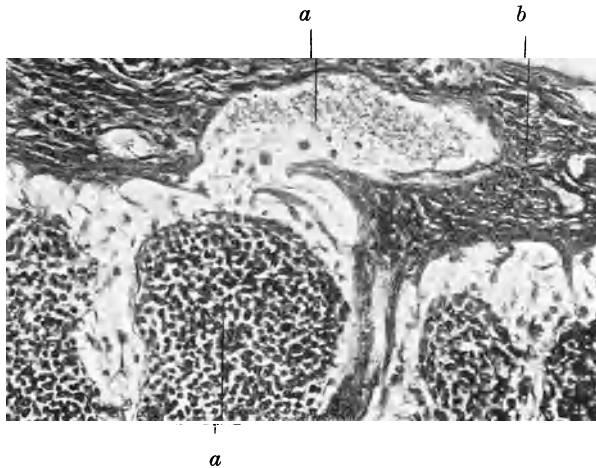


Abb. 419. Mündung des Vas afferens in den Randsinus (aus derselben Schnittserie wie 417). Phot. 200  $\times$ . a Vas afferens, b Kapsel.

erscheint mir eine andere Auffassung, daß es sich um einen modifizierten Klappenapparat handelt. Dieser hört auf, wo das Retikulum beginnt und beginnt wieder, wo dieses aufhört. Beide Bildungen treten also füreinander ein. Die Klappen bestehen bei den Lymphgefäßen größtenteils aus einer Zelle, also nicht aus einer Intimafalte. Erhält eine solche Klappe Löcher, so bleibt ein Retikulum übrig. Das Retikulum der Sinus geht in das Endothel der Sinuswände über und hängt nicht mit dem Retikulum des lymphoiden Gewebes zusammen. Beide sind an guten Präparaten leicht zu trennen, auch wo die Retikulumzellen des lymphoiden Gewebes sich den Endothelien anlegen. Die ersteren sind immer sehr viel körniger als die annähernd homogenen Endothelien. Auf der Abb. 186/187 ist als „retikuläres Bindegewebe“ ein Retikulum eines Lymphknotens abgebildet, das das Retikulum der Sinus mit umschließt. Das ist die übliche Darstellung. Von dieser ist hier abgewichen. Der Leser ist also ermächtigt, an den Rand jener Abbildungen ein Fragezeichen mit dem Hinweis auf diese Stelle zu machen. Bei Tieren kommen in den zentralen Sinus retikuliumfreie Räume vor (Abb. 414). Beim Menschen sind diese sehr selten.



Abb. 420. Sinusretikulum vom Randsinus eines Achsellymphknotens, Toluidinblau-van Gieson. Phot. 820  $\times$ . 4 Einstellungen. (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. 42, 1925.) Im Retikulum kollogene Fasern.

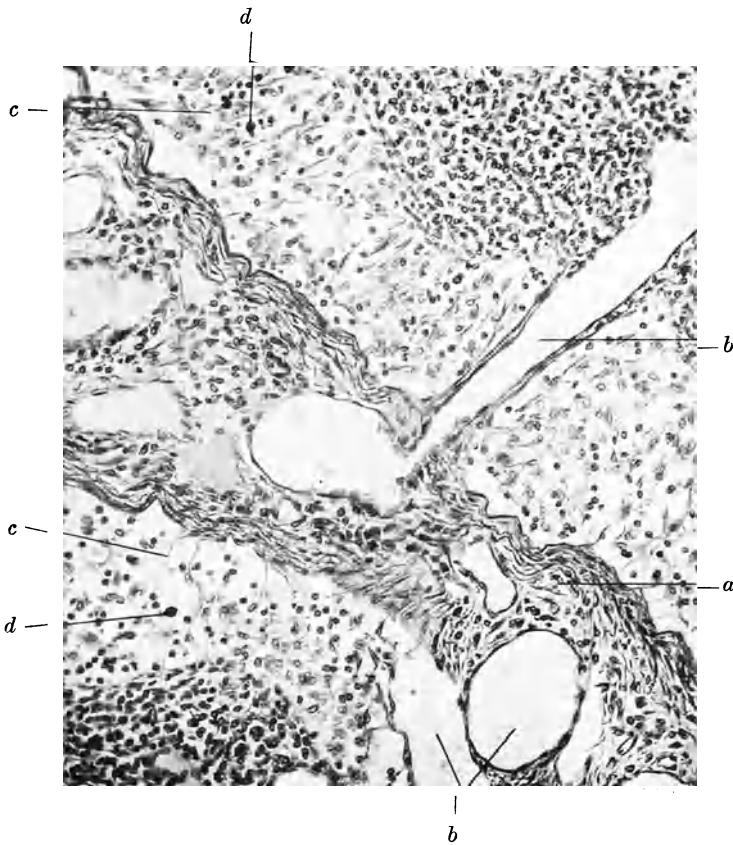


Abb. 421. Trabekel, Zentralsinus und Markstränge aus einem Achsellymphknoten. Die Gefäße durch Injektion des Fixierungsmittels (Formol-Alkohol) weit offen. Toluidinblau-van Gieson. Phot. 175  $\times$ . *a* Trabekel, *b* Gefäße, *c* Lymphsinus, *d* Mastzellen.

**190. Inhalt der Sinus.** Außer dem Retikulum enthalten die Lymphsinus noch mannigfache Zellen. Dies sind einmal Lymphozyten, von denen ein Teil bereits mit der durch die Vasa afferentia einströmenden Lymphe hineingerät. Der größere Teil stammt aber aus dem lymphoiden Gewebe des Knotens selbst, und man sieht vielfach durchwandernde Lymphozyten, die an der Stelle, an der sie im Endothel stecken, eine starke Einschnürung zeigen. Die in den Sinus liegenden Lymphozyten sind nur zum Teil den Blutlymphozyten entsprechende reife Zellen, zum großen Teil sind es unreife mit hellem Kern, großem Zelleib und deutlich erkennbaren Nukleolen (Abb. 416). Neben diesen Lymphozyten findet man stets Mastzellen von derselben Art, wie sie im lymphoiden Gewebe, in den Trabekeln, der Kapsel und den Gefäßscheiden des Knotens und deren

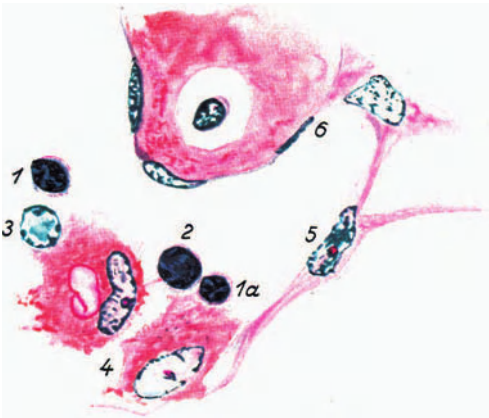


Abb. 422. Lymphsinus aus einem Achsellymphknoten, Eosin-Giemsa, P. gez. 1080  $\times$ . Rechts oben ein Trabekel, überzogen mit Endothel, teilweise flach getroffen und mit dem Sinusretikulum zusammenhängend. Im Balken ein Gefäß mit einem Lymphozyten. 1 reifer Lymphozyt, Äquatoreinstellung, 1a dasselbe, Kuppeneinstellung, 2 halbreifer Lymphozyt, Äquatoreinstellung, 3 unreifer Lymphozyt, Äquatoreinstellung, 4 Endothelphagozyt, der obere mit verschlucktem roten Blutkörperchen, 5 Sinusretikulum, 6 Endothel.

Umgebung vorkommen (Abb. 421). Sie können nicht anders als durch aktive Wanderung dahin gelangt sein, ein Beweis für die amöboide Beweglichkeit dieser rätselhaften Gebilde. Vereinzelt finden sich ferner noch Eosinophile, die sich eben überall im Bindegewebe umhertreiben und so auch in den Sinus geraten.

Ein sehr häufiger Bestandteil der Sinus sind rote Blutkörperchen. Wie sie dahin gelangen, ist noch nicht aufgeklärt; man findet sie auch dann, wenn in der Peripherie des Lymphknotens, aus der er seine Lymphe bezieht, keine Verletzung oder Blutung ins Gewebe erfolgt ist, von der aus die Erythrozyten in den Lymphknoten verschleppt worden sein könnten. Sie stammen also wahrscheinlich aus den Gefäßen des Knotens und treten vielleicht durch dieselben Lücken der kleinen Vene, durch die die Lymphozyten in diese hineingeraten. Wie sie von dort in den Sinus gelangen, ist rätselhaft, denn man findet sie nicht im lymphoiden Gewebe.

In den Sinus werden sie von großen Phagozyten aufgenommen (Abb. 422). Diese sind immer dort vorhanden, und zuweilen sind die Sinus ganz vollgestopft

damit. Ich habe sie auch bei einem Fötus aus dem 7. Monat und einem Neugeborenen (Mesenteriallymphknoten) gesehen. Sie werden vom Endothel abgeleitet, mit dem sie die größte Ähnlichkeit haben, und heißen Endothelphagozyten. Gleichartige Zellen kommen auch in den ersten embryonalen Blutgefäßen vor.

**191. Kapsel und Balken, Funktion.** Das aus Kapsel und Balken (Trabekel) bestehende mechanische Gerüst des Lymphknotens ist beim Menschen gering entwickelt. Es besteht aus derbem Bindegewebe, das auch elastische Netze führt. Glatte Muskelzellen, die bei den meisten Tieren reichlich sind, sind beim Menschen sehr spärlich.

Die Funktion der Lymphknoten ist nicht vollständig geklärt. Sie dienen sicher als Brutstätten für Lymphozyten. Ferner sind sie Filtrierapparate für die Lymphe. Diese wird nicht eigentlich filtriert — dazu ist das Retikulum zu grob —, sondern die Strömung wird stark verlangsamt und die freien und festen Endothelphagozyten (S. 376) fischen heraus, was an Fremdbestandteilen darin enthalten ist, z. B. die Pigmente, die bei

Tatauierungen<sup>1)</sup> in die Haut hineingebracht werden, oder die Mikroorganismen, die von Wunden aus mit dem Lymphstrom hierher verschleppt werden. Schwellung und Entzündung der regionären Lymphknoten ist eine regelmäßige Folge jeder stärkeren lokalen Infektion. Ob mit diesen Leistungen ihre Rolle im Körperganzen erschöpft ist, ist nicht ausgemacht, wie weit sie Hormone und Antikörper produzieren, ist nicht bekannt (weiteres siehe retikulo-endothelialer Apparat).

Blutlymphdrüsen kommen beim Menschen nicht vor. Näheres siehe in der angeführten Literatur.

### Die Milz.

**192. Leistungen der Milz.** In der Milz des erwachsenen Menschen ist lymphatisches Gewebe mit einem eigenartig gebauten Blutgefäßapparat vereinigt. Bei den Säugetieren findet sich myeloisches Gewebe nur im fötalen Leben darin,

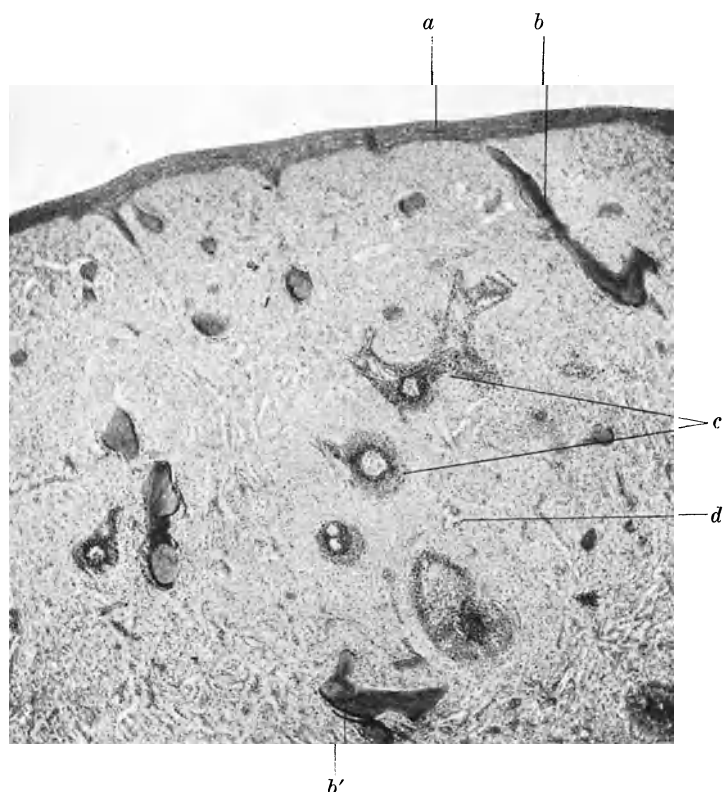


Abb. 423. Übersicht über den Bau der Milz. Hämatoxylin-van Gieson. Phot. 23  $\times$ .  
*a* Kapsel, *b* Balken, *b'* mit Arterie, *c* Lymphknötchen (Malpighische Körperchen), *d* rote Pulpa.

während die Milz bei den niederen Wirbeltieren, z. B. Fischen, zeitlebens das wichtigste hämopoetische, insbesondere erythropoetische Organ bleibt. Beim Menschen ist die myeloische Funktion der Milz bei der Geburt erloschen, tritt

<sup>1)</sup> So ist der in der deutschen Ethnographie gebräuchliche Ausdruck „Tätowierung“ verderbte englische Schreibung, ein abhanden gekommener deutscher Ausdruck ist „Stiftelung“.

jedoch später bei krankhaften Zuständen der hämopoetischen Organe häufig wieder auf (myeloide Metaplasie).

Wie sich die Leistungen der Milz beim Erwachsenen im einzelnen verhalten, ist durchaus nicht geklärt. Aus diesem Grunde ist uns auch der außerordentlich verwickelte Bau dieses Organes keineswegs durchaus verständlich, denn wir vermögen ihn nicht vollständig mit den Leistungen in einen eindeutigen Zusammenhang zu bringen. Von den Leistungen der Milz sind jedoch bekannt: 1. die Zerstörung roter Blutkörperchen, wobei die verbrauchten Körperchen aus

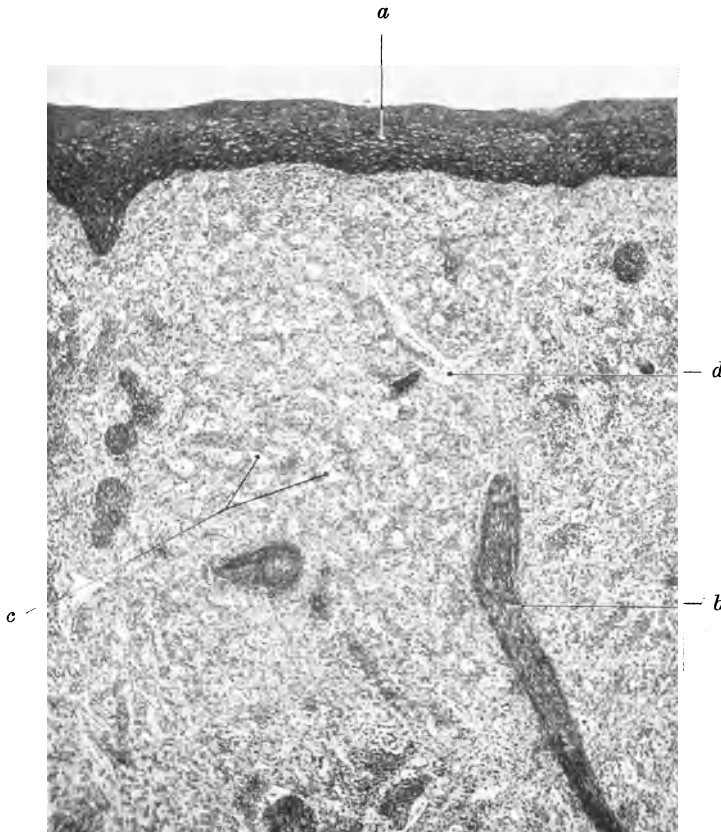


Abb. 424. Milz, Übersicht der Kapsel, Balken und Pulpa, Elastikafärbung, Orcein-Hämatoxylin. Phot. 59 ×. *a* Kapsel, *b* Balken, *c* Milzsinus, *d* Pulpavene.

dem Blut entfernt und dadurch gleichzeitig deren Anzahl im Blut geregelt wird. Diese Leistung wird nur zum — wahrscheinlich — kleineren Teil in der Milz allein vollzogen, zum anderen Teil werden die zu zerstörenden Erythrozyten in der Milz nur ausgewählt und für die dann in der Leber vor sich gehende vollständige Auflösung vorbereitet. 2. Die Milz hat für das Blut ähnliche Aufgaben, wie die Lymphknoten für die Lymphe: es werden geformte Teile herausgefischt und gespeichert, z. B. Kohlenstaub, Mikroorganismen. Ferner werden die durch Zerstörung roter Blutkörperchen freiwerdenden Eisenverbindungen hier angesammelt. 3. In den lymphatischen Knötchen der Milz werden Lymphozyten gebildet und dem Blute zugeführt. 4. Auch zum Lebenslauf der Blut-

plättchen steht die Milz in Beziehung, vermutlich werden die überzähligen Plättchen hier zurückgehalten und zerstört. Es ist nicht wahrscheinlich, daß mit den aufgezählten Leistungen die Funktionen der Milz erschöpft sind<sup>1)</sup>. Zur Einführung in die das Milzproblem behandelnde außerordentlich umfangreiche Literatur dienen die S. 410 aufgezählten Arbeiten.

**193. Allgemeine Gliederung des Milzgewebes (Abb. 423).** Die Milz ist außen umschlossen von der Milzkapsel. Von dieser ziehen zahlreiche Stränge



*a*

Abb. 425. Milz eines Neugeborenen. Arterieller Gefäßbaum, mit lymphatischer Scheide. Toluidinblau. Phot. 65 ×. *a* Hauptstamm der Arterie (ein kleiner Riß im Schnitt ist durch Retusche ausgeglichen).

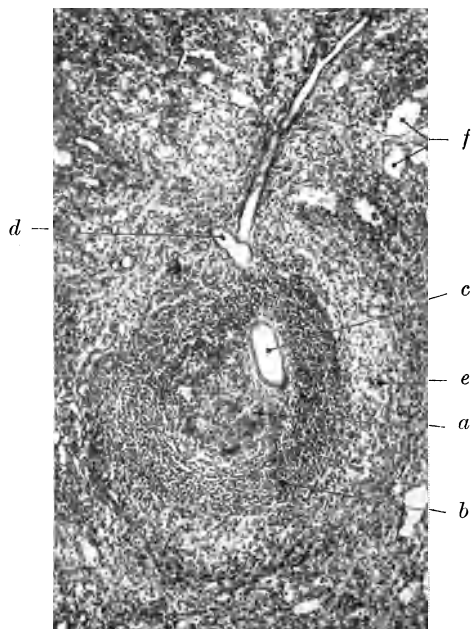
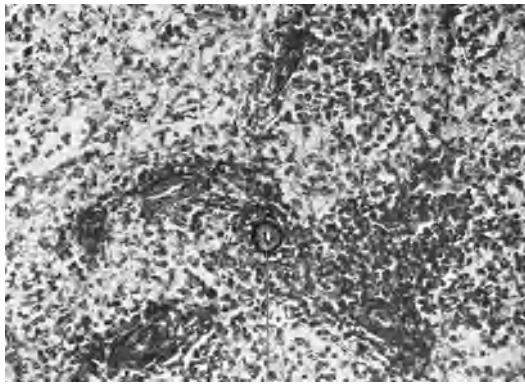


Abb. 426. Malpighisches Körperchen (Lymphknötchen). Hämatoxylin-Eosin (von Präparaten eines mit Formolalkohol durchspülten Hingerichteten, von dem auch die Abb. 428, 430, 431 stammen). Phot. 75 ×. *a* Keimzentrum, mit zahlreichen „tingiblen“ Körperchen, s. S. 356, *b* Randzone des Knötchens, *c* Zentralarterie, *d* Pulpaarterie, *e* rote Pulpa um das Knötchen, *f* weit offene Sinus.

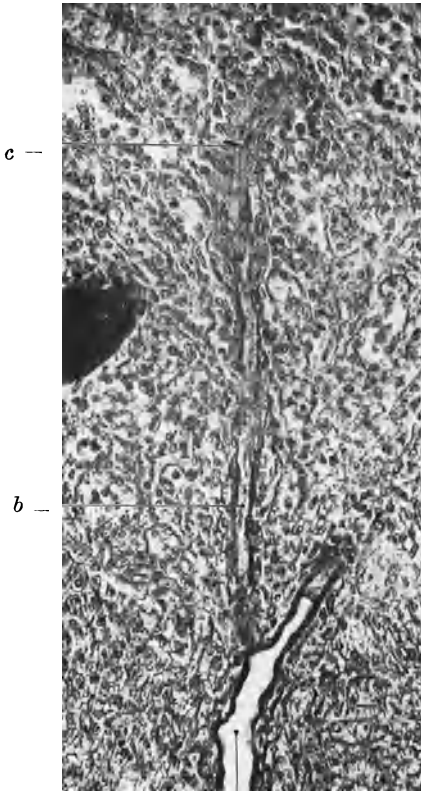
und Trabekel ins Innere und bilden ein Gerüstwerk. Sowohl die Kapsel als auch die Trabekel bestehen aus kollagenen Fasergeflechten, in die außerordentlich dichte elastische Netze eingelagert sind (Abb. 424). Kapsel und Trabekel sind stark dehnbar. Dem entspricht die Ausdehnungsfähigkeit des Organs, sie gehört zu seinen kennzeichnenden Eigenschaften. Das Peritonealendothel (Mesothel), das die Kapsel außen überzieht, hat deshalb verschiedene Form; in nicht ausgedehntem Zustand ist es fast kubisch.

<sup>1)</sup> 5. Vielleicht dient die Milz auch als Reservelager von Erythrozyten. Klin. Wochenschrift Bd. 4, Nr. 36, S. 1740.



a

Abb. 427. Querschnitt eines Penizillus, der noch eine dünne Lymphscheide besitzt. Orcein-Hämatoxylin. Phot. 150  $\times$ . *a* die gerade Fortsetzung der Pulpaarterie, man sieht fünf Seitenäste mit ihren Lymphscheiden, bei vieren davon ist die Arterie deutlich erkennbar.



c —

b —

a

Abb. 428. Teil eines Penizillus im Längsschnitt. Pulpaarterie mit Ästen und Übergang eines Astes in eine Hülse. Gallen-Mallory. Phot. 195  $\times$ . *a* Pulpaarterie, *b* Pinselarterie, *c* Hülse.

Die Substanz zwischen den Trabekeln heißt Pulpa. Man unterscheidet weiße (Lymphknötchen) und rote Pulpa, zuweilen wird der Name Pulpa nur auf die rote Pulpa angewendet.

**194. Kreislauf in der Milz.** Zur genaueren Beschreibung des histologischen Baues der Milz gehen wir den Blutgefäßen nach. Die Milzarterie teilt sich am Hilus in Äste, die sich nach dem Eintritt weiter verzweigen und in den Trabekeln verlaufen. Man kann einen Teil der Trabekel geradezu als verstärkte Gefäßwand bezeichnen. Treten die Arterien nun aus den Trabekeln heraus, so werden sie alsbald von einer Hülle lymphatischen Gewebes umgeben (Art. centrales). Dieses folgt in seiner Form den sich weiter verästelnden Gefäßen (Abb. 425). Im ganzen nennt man diese Masse die lymphatische Scheide der Arterie, Verdickungen mit Keimzentren sind dann die Lymphfollikel oder Malpighischen Körperchen.

Trifft man ein solches Lymphknötchen der Quere nach, so liegt die Arterie am Rande, zuweilen in Berührung mit dem Keimzentrum des Knötchens (Abb. 426). (Trotzdem „Zentral“-Arterie.)

Die weitere Verzweigung der Arterie erfolgt sehr schnell, so daß ein Büschel oder Pinsel entsteht, Pinselarterien [Arteriae penicillatae (Abb. 427)]. Sie sind zuweilen noch von dünnen lymphatischen Scheiden umgeben, die aber bald



verschwinden. Die Arterien liegen dann frei in der Pulpa, Pulpaarterien. Unter spärlicher weiterer Verzweigung nimmt der Durchmesser des Gefäßes weiter ab, *Elastica interna* und Muskulatur werden schwächer, alle Andeutungen einer *Adventitia* verschwinden ganz, das Gefäß hat den Bau einer präkapillaren Arterie angenommen. Es tritt nun eine neue Scheide auf, „die Hülse“, die die Muskulatur und *Elastica interna* ersetzt, zuweilen verschwinden die letzteren schon, bevor die Hülse erscheint. Das Gefäß heißt jetzt Hülsen-

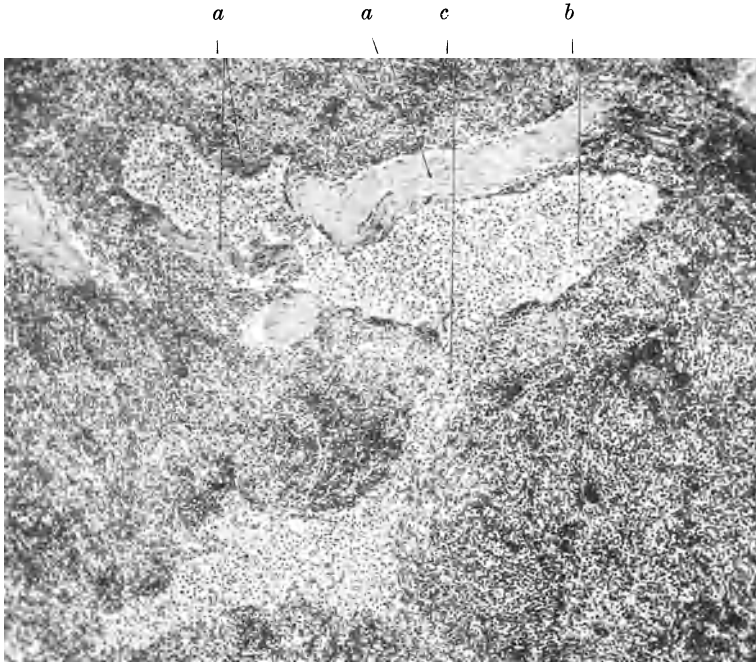


Abb. 429. Pulpavene mit Einmündung in die Balkenvene. Eosin-Giemsa. *a* Balken, *b* Balkenvene, *c* Einmündung der Pulpavene.

arterie [besser Hülsenkapillare, auch Schweigger-Seidelsche Kapillare, (Abb. 428 u. 436)].

Aus der Hülse läuft das Gefäß als Kapillare weiter, wir wollen es Kapillare hinter der Hülse nennen.

Nach einem Verlauf von wechselnder Länge münden diese Kapillaren in die Milzsinus, das kennzeichnendste Stück der Milzblutbahn und gleichzeitig den kennzeichnenden Bestandteil der Milzpulpa (Abb. 424). Die Sinus sind verhältnismäßig weite Räume mit einer eigenartig gebauten Wand (siehe S. 368). Sie bilden ein dichtes Netzwerk und lassen die Pulpavenen aus sich hervorgehen.

Die Pulpavenen (Abb. 429) bestehen aus einem Endothel mit sehr wenigen anliegenden Bindegewebsfasern. Sie sind also dünnwandige Säcke. Nach kurzem Verlauf treten sie in Trabekel ein und gewinnen dadurch eine derbe Umhüllung (Abb. 429, *a*). Die Trabekelvenen erscheinen somit als von Endothel ausgekleidete Spalten in den Trabekeln. Sie vereinigen sich, gegen den Hilus verlaufend, zu immer größeren Stämmen, die schließlich die Milzvene zusammensetzen. Diese führt dann das Milzblut der Pfortader zu.



Diese geschilderte Bahn ist beim Menschen mit Sicherheit vorhanden. Man kann das an Schnittserien verfolgen, z. B. an Serien des Objektes, dem die Abb. 430 und 431 entnommen sind. Hier war der ganze Rumpf eines Hingerichteten unter starkem Druck mit Formolalkohol von der Karotis aus injiziert. In der Milz war dadurch die geschilderte Bahn geöffnet und weit offen fixiert, indem die Fixierungsflüssigkeit aus den Arterien in bestimmte Sinus und in die Pulpa- und Trabekelvenen weitergelaufen war. So eröffnete Strecken waren erweitert. Diese Bahn wurde zuerst von Weidenreich 1902 genau nachgewiesen, später auch durch Injektion bestätigt.

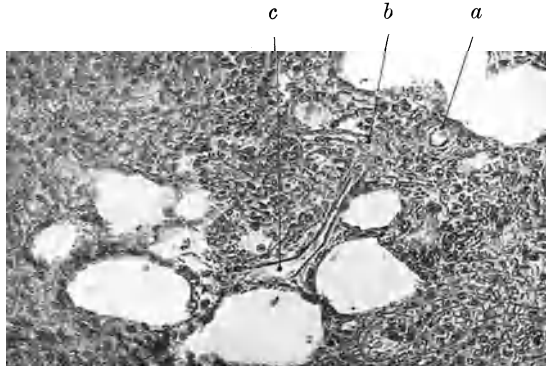


Abb. 430.

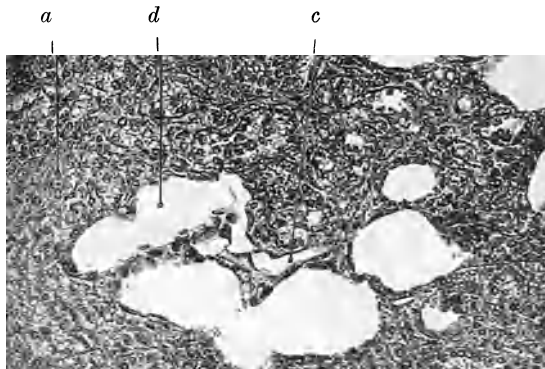


Abb. 431.

Abb. 430 u. 431. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte einer Serie. Einmündung der Sinuskapillare in einen Sinus. Gallein-Mallory. Phot. 190  $\times$ . *a* Hülsen, *b* quer getroffener Anfang der Sinuskapillare, *c* längs getroffenes Stück, das in den Sinus, *d*, mündet.

Die „Kapillare hinter der Hülse“ setzt sich also in eine mit den Sinus in Verbindung tretende Kapillare fort. Diese nennen wir Sinuskapillare. Sie ist nicht die einzige Fortsetzung der erstgenannten Strecke.

Der Bau der Milz ist sicher auch in der Ordnung der Säugetiere außerordentlich verschieden, so daß man nicht ohne weiteres von einem „Bau der Milz“ schlechthin, selbst in dieser einen Ordnung sprechen kann. Der Nichtbeachtung dieser Tatsache entspringt sicher ein Teil der Unsicherheit, die in bezug auf den Bau der Milz in vieler Hinsicht noch besteht.

Die geschilderte Bahn ist, wie schon angedeutet, nicht die einzige, die dem Blut in der Milz zur Verfügung steht. Kann sie mit einigem Recht (siehe später S. 370) als eine geschlossene Bahn bezeichnet werden, so sind zwei weitere

Bahnen offen, d. h. das Blut durchfließt Räume, die nicht von einem Endothel (S. 288) ausgekleidet sind, sondern den Maschenräumen des embryonalen Bindegewebes entsprechen.

Eine andere Bahn geht aus von den Zentralarterien der Lymphknötchen. Von diesen Arterien entspringen feine Gefäße, die ihrem Bau nach Kapillaren sind, hier also unmittelbar aus dickwandigen Arterien hervorkommen. Wir nennen sie „Knötchenkapillaren“ oder Weidenreichsche Kapillaren. Sie bilden in der Außenzone der Knötchen Netze und münden offen in das Pulporetikulum der unmittelbaren Umgebung des Knötchens aus. Neben unmittelbarer Beobachtung sind hier Injektionen beweisend, die aus dem erwähnten Netz keine Fortsetzung in Venen irgendwelcher Art zeigen, sondern die Injektionsmasse frei in die Markräume der Pulpa ausgeflossen zeigen (Abb. 432). Gerade an den fraglichen Stellen sind in das Pulporetikulum regelmäßig zahlreiche Erythrozyten eingelagert, ein Befund, der durch die Annahme, daß hier die Knötchenkapillaren offen enden, durchaus verständlich wird. Auf welche Weise dieses Blut nun in die Sinus und schließlich in die Venen und aus der Milz herausgelangt, ist nicht in jeder Hinsicht geklärt. Wahrscheinlich (siehe S. 371) bestehen weit offene Verbindungen zwischen den Retikulumräumen und dem Innern der Sinus.

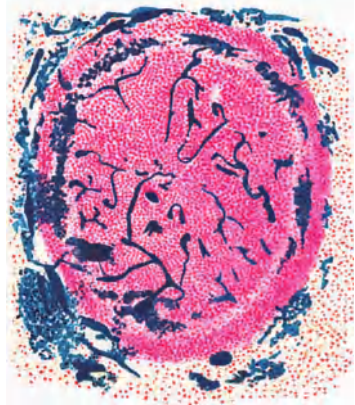


Abb. 432. Injektion der Weidenreichschen Knötchenkapillaren, mit Austritten der Injektionsmasse außerhalb der Knötchen. (Nach Janošik, aus Eppinger, 1920.)

Eine dritte, ebenfalls offene Bahn entspringt aus der Kapillare hinter der Hülse, also gemeinsam mit der zuerst geschilderten geschlossenen. Nicht alle Äste des aus der Hülse herauskommenden Gefäßes münden in den Sinus, sondern einige öffnen sich (nach Weidenreich) frei in das Pulporetikulum: Pulpakapillaren. Dies wären dann Einrichtungen, die den von Neubert bei Tieren (Abb. 433) beschriebenen Kölbchen entsprechen, in denen dort die Kapillaren hinter den Hülsen enden. Solche Kölbchen kommen beim Menschen jedenfalls nicht vor. Auch das in das Pulporetikulum so entleerte Blut findet schließlich seinen Weg in die Sinus.

Überblicken wir die drei Bahnen noch einmal gemeinsam, so gehen zwei von ihnen von der Pulpaarterie aus, die nach Umformung in die Hülsenarterie und Kapillare hinter dieser teils als Sinuskapillare in die Sinus (direkte Bahn), teils als Pulpakapillare in das Pulporetikulum (indirekte Bahn) ausmündet. Die dritte (indirekte Bahn) ist die über die Knötchenkapillaren führende. Im Falle der offenen Bahn wird der Flüssigkeitsstrom durch die Öffnungen der Sinus (siehe später) aufgenommen, die Blutzellen nehmen denselben Weg oder wandern durch die Wand der Sinus in diese ein.

Welche Bahn ist nun die wichtigste? Falls es wirklich bei verschiedenen Tieren keine unmittelbare Verbindung von Hülsenarterie und Sinus gibt, so ist daraus zu entnehmen, daß diese beim Menschen vorkommende Bahn nicht die Hauptbahn ist, denn die Milzfunktion ist bei den Säugetieren im großen ganzen die gleiche. Sie stellt beim Menschen also vermutlich nur eine Art von Auslaßventil dar, das eine Umgehung des indirekten Hauptweges durch das Pulporetikulum, das beim Menschen besonders eng ist (s. S. 373), ermöglicht. Auf dem mittelbaren Wege durch das Retikulum würde sich dann der wichtigste Teil der bekannten Milzfunktionen, die Säuberung des Blutes von fremden geformten Teilen und ausgedienten Erythrozyten und Blutplättchen vollziehen.

Von den soeben genannten Teilen der Milz erfordern einige noch eine nähere Betrachtung.

**195. Lymphatisches Gewebe der Milz.** Die Follikel oder Malpighischen Körperchen entsprechen denen der Lymphknoten (Abb. 426). Sie bestehen aus zahlreichen Lymphozyten von jugendlichem Bau, die in ein Retikulum eingelagert sind, das völlig dem der Lymphknoten entspricht. Wie dort setzt es sich an Gefäße an, die hier nur beträchtlich größer sind, da sie nicht nur das lymphatische Gewebe versorgen, sondern in die Pulpa weiterlaufen. Für die Keimzentren gilt dasselbe wie bei den Lymphknoten (S. 356). Das lymphatische Gewebe bildet dicke verzweigte Stränge, die an den Orten der Keimzentren

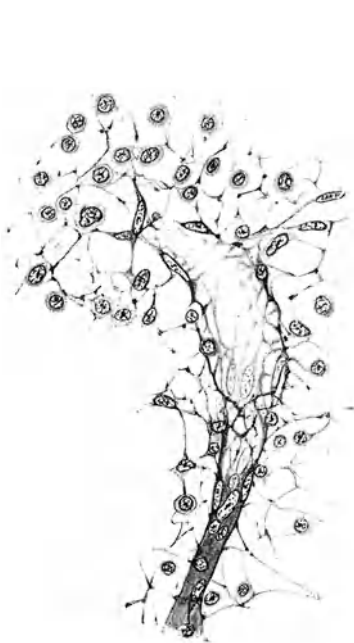


Abb. 433. Endkölbchen der Pulpakapillare des Hundes. Hämatoxylin-Thiazinrot. 450  $\times$ . (Die Milz ist ausgespült und stark gedehnt.) (Nach Neubert 1922.)

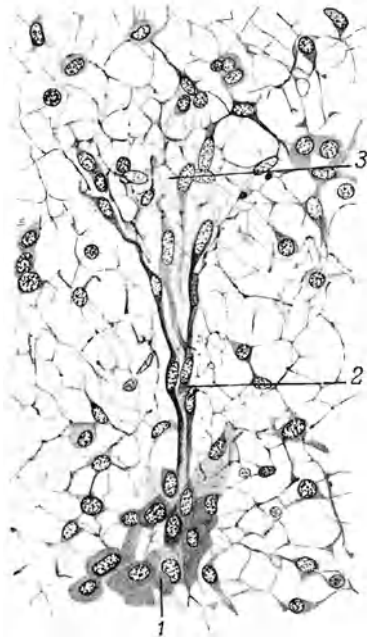


Abb. 434. † Offene Mündung der Pulpakapillare einer Katze. 1 Hülse, 2 Pulpakapillare, 3 offener Mündungstrichter. (Nach Neubert.)

Anschwellungen zeigen. In diesen findet man auch typische Reihenstellung der Lymphozyten. In der Außenzone, jenseits dieser Reihen, besitzt der Follikel Andeutungen einer Hülle. Das Retikulum tritt zu Membranen zusammen, die, sich trennend und sich vereinigend, konzentrisch um den Follikel herumlaufen, jedoch breite Unterbrechungen mit anders, mehr radiär gestellten Retikulummaschen besitzen. Die Öffnung der Follikelkapillare erfolgt wahrscheinlich nur außerhalb dieser Hüllen. So ergießt sich der Inhalt dieser Kapillaren in die rote Pulpa und nicht in das Follikelretikulum. Die oben erwähnten Erythrozyten finden sich nur außerhalb dieser Hüllen, niemals sieht man solche im Knoten selber außerhalb von Gefäßen.

**196. Milzsinus.** Beim Menschen bilden die Milzsinus den der Menge nach bedeutendsten Anteil der roten Pulpa. Zwischen ihnen befindet sich das Pulpa-retikulum, auch schlechthin Milzretikulum genannt. Die Milzsinus vertreten in der Milzpulpa die Stelle der Kapillarplexus und sind ein für unser Organ

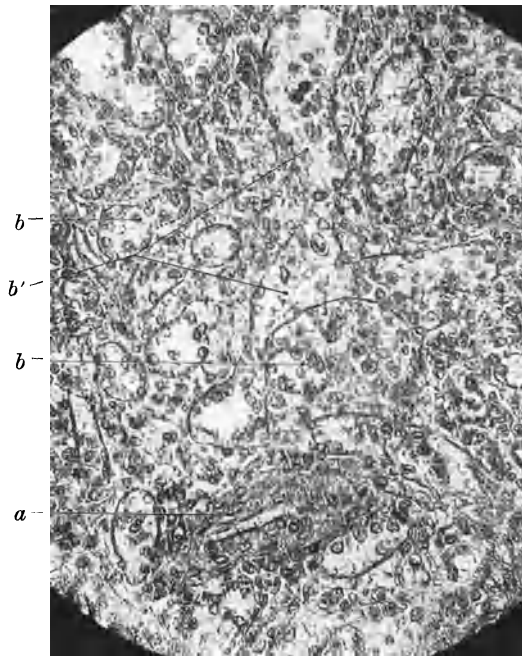


Abb. 435. Sinus und Hülle, Gallein-Mallory. Phot. 260  $\times$ . Die Grenzen der Sinus nachgezeichnet. *a* Hülle, *b* Sinus, Querschnitt, *b'* Verzweigung im Längsschnitt.

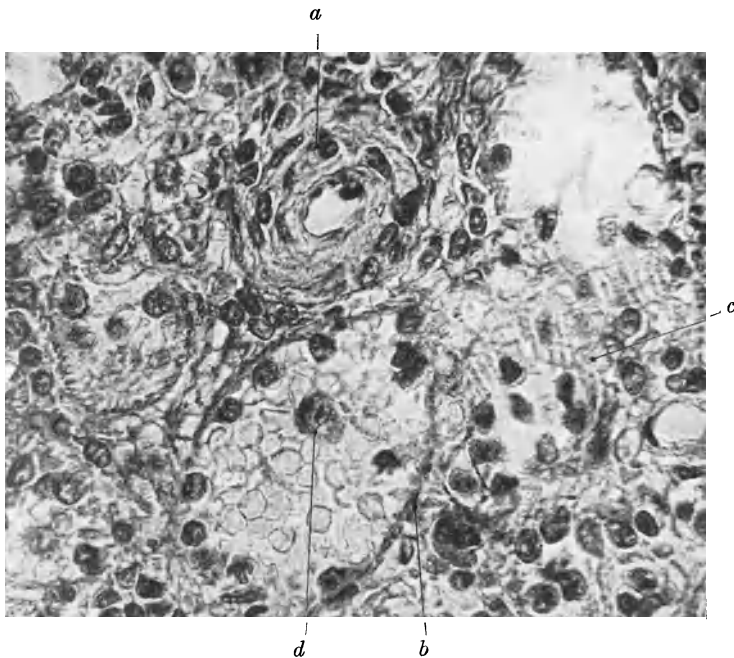


Abb. 436. Sinus und Hülle bei starker Vergrößerung, Gallein-Mallory. Phot. 600  $\times$ . *a* Hülle, *b* Wand des Sinus, Stabzellen quer getroffen, *c* dasselbe im Flachschnitt, die von oben nach unten laufenden Linien sind Stabzellen, die senkrecht dazu liegenden Reifen, *d* Endothelphagozyt im Sinus.

kennzeichnender Bestandteil. Über ihren Bau ist eine vollständige Einigung bisher nicht erzielt worden, jedoch scheint mir dieses Problem nicht so außerordentlich schwierig, da auch die Bildung der Milzsinus nicht vollständig vereinzelt dasteht. In den Lymphknoten kommen kapillare Venen vor, die ein außerordentlich hohes kubisches Endothel besitzen (K. W. Zimmermann, 1922). Diese Venen sind zugleich der Ort, an dem zahlreiche Lymphozyten

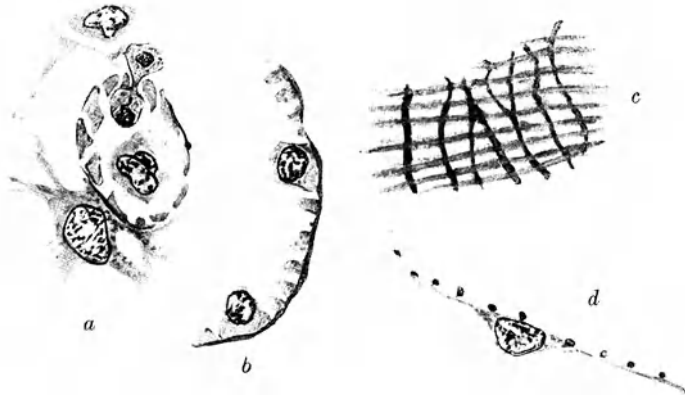


Abb. 437. Einzelheiten der Sinus. P. gez. nach Gallein-Mallory-Präparaten.  $1000\times$ . *a* Sinusquerstück im Querschnitt, mit anliegender Pulparetikulumzelle, Wanderzellen im Sinus, in der Wand im Durchtritt, neben dem Sinus. Eine Unterscheidung der Zellarten ist bei der angewandten Färbung unsicher. *b* Sinuswand im Querschnitt, die Stabzellen, um diese herum ein Reifen, *c* Flachschnitt der Sinuswand, mit teilweise verzweigten Reifen, *d* Stabzelle im Längsschnitt mit quergetroffenem Reifen.

in die Blutbahn einwandern. Ein gleiches zeichnet zunächst die Milzsinus aus. Es handelt sich beim Menschen um ein Netzwerk von Bluträumen, deren einzelne Maschen einen rundlichen Querschnitt haben, die aber durch ihre Verzweigungen und Verbindungen untereinander auf dem Schnitt meist sehr viel unregelmäßigere Gestalten ergeben (Abb. 435 u. 436). Kleinere dünne Verbindungsstücke sind von Weidenreich als Verbindungsröhren bezeichnet worden. Auf

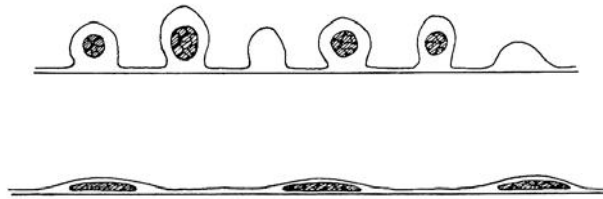


Abb. 438. Schema des gedehnten und ungedehnten Sinusendothels.

dem Querschnitt eines solchen Sinus zeigt sich die Wand von einem hohen Epithel gebildet, das aber, wenigstens an der dem Lumen zugekehrten Seite, nicht zusammenschließt, sondern Lücken aufweist. An den Stellen, an denen ein Kern getroffen ist, erscheint dieser vorragende Zellteil besonders dick (Abbildung 437, b). Ein den meisten mikroskopierenden Biologen geläufiges, außerordentlich ähnliches Bild in sehr viel größeren Verhältnissen ist das Epithel des sog. Uterus des Pferdespulwurms, des klassischen Objektes zum Studium der Zellteilung. Diese Sinusendothelien sind in Wahrheit jedoch langgestreckte Gebilde und von Ausstrich- und Zupfpräparaten der Milz her als Stabzellen

bekannt (Abb. 437, d). Der Sinus wird umgürtet von einem System von Reifen, verzweigten Fasern von rundlichem Querschnitt. Diese Sinusreifen sind anscheinend weder elastischer Natur, noch bestehen sie aus kollagenen Fibrillen. Auf Ansichten der Sinuswand von der Fläche her kommt so ein kennzeichnendes Gitterbild zustande (Abb. 437, c), etwa einem aus Stäben bestehenden Gartengatter vergleichbar, das durch sehr viel weiter stehende Querteile zusammengehalten wird. Dieses Bild ist aber wenigstens teilweise eine Täuschung. Nur bei Einstellung in der Ebene der in das Lumen vorragenden Leisten ist das Gitterbild deutlich: je mehr man sich der Ebene der Reifen, also der Basis des Epithels nähert, um so mehr schließen die Gitterstäbe zusammen. Schon lange ist eine sog. homogene Membran beschrieben worden, der die Stabzellen innen aufsitzen sollen. Diesen homogenen Membranen muß man allgemein mit einiger Skepsis begegnen. In diesem Fall handelt es sich sicher um die dünnen und im Vergleich zum trüben Protoplasma der vorragenden Leisten hellen Basalteile der Endothelzellen, die genau so zusammenschließen, wie die Epithelzellen in dem obengenannten Uterus von *Ascaris*. Da diese dünnen Basalteile im wesentlichen nur aus zwei Ektoplasmaschichten bestehen wie alle Gefäßendothelien, so erscheinen sie annähernd glasklar. Diese Vermutung wird bestätigt durch das Studium von Sinus, die durch Einspritzen von Fixierungsflüssigkeiten unter Druck gedehnt sind (Abb. 438 u. 431). Hier ist von Stabzellen nichts mehr zu sehen; der Sinus scheint ausgekleidet von einem der Norm entsprechenden Endothel und das ganze Rätsel der Sinuswand scheint auf ein Endothel hinauszulaufen, das auf erhebliche Dehnungen hin gebaut ist und im Zustand mäßiger Dehnung eine nach innen gelagerte Reserve-Protoplasma-masse zeigt, die bei der Dehnung mit in die eigentliche Wand gerät<sup>1)</sup>. (Abb. 438.) Die Sinuswand weist nun Lücken auf, Stomata, wie sie ähnlich in kapillaren Venen der Lymphknoten vorkommen. Da sie Löcher in einer protoplasmatischen Haut

<sup>1)</sup> Venen mit vorspringenden Endothelien, die denen des — ungedehnten — Milzsinus gleichen, habe ich vielfach an verschiedenen Organen beobachtet.

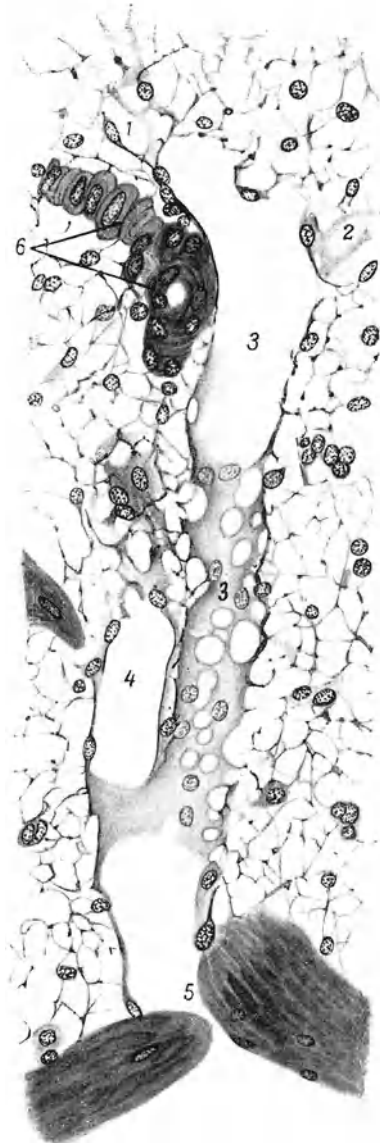


Abb. 439. Anfang der venösen Blutbahn in der Milz der Katze. Hämatoxylin-Thiazinrot. 450  $\times$ . 1 und 2 offene Mündungstrichter, 3 Wand im Flachschnitt mit Stomata, 4 Pulpavene, 5 Hülse, um den Sinus das — bei der Katze sehr umfangreiche — Pulparetikulum. (Nach Neubert, 1922.)



sind, so ist die Vorstellung, daß sie veränderlich sind, sich schließen und neu bilden können, durchaus naheliegend. Durchtritt von weißen Blutzellen durch die Wand ist ein häufig zu beobachtendes Ereignis. Man sieht als regelmäßigen

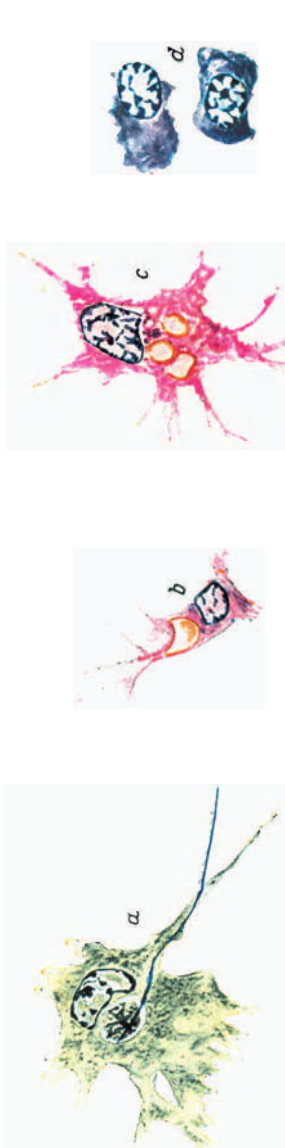


Abb. 440. Pulpazellen. *a*—*c* Retikulumzellen, *d* Plasmazellen, *a* nach einem Gallen-Mallory-Präparat, die Zelle enthält Reste phagozytierter Teile, außerdem läuft eine kollagene Faser durch sie hindurch; *b*, *c* Eosin-Giemsa, verschluckte Erythrozyten, *d* Giemsa.



Abb. 441. Zeichnerische Analyse einer Hülsenkapillare. P. gez. 1000  $\times$ . Nach einem Gallen-Mallory-Präparat. *a* Endothel, *b* Wanderzellen in Löchern der Hülse, *c* einwandernde ebensolche Zellen, *d* R Retikulumzelle.

Befund Leukozyten, die die Sinuswand durchwandern (Abb. 437, a), und zwar alle Arten Lymphozyten und Granulozyten (Monozyten sind in dieser Stellung sehr wenig charakteristisch und daher als solche sehr schlecht erkennbar).

Die Milz des Menschen gehört zu den Milzen, bei denen die Sinus den weitaus größten Teil der Pulpa bilden (Abb. 424). Sie teilt diese Eigentümlichkeit mit

der Milz des Hundes, während z. B. bei der der Katze zwischen Retikulum und Sinus das umgekehrte Verhältnis obwaltet. In dem letzteren Falle (Katze, Schwein, nach Neubert 1921) besitzen die Sinus offene Wurzeln (Abb. 439), im ersten Falle beim Hund nicht. Es ist mir wahrscheinlich, daß sich die Milz des Menschen in diesem Punkt wie die des Hundes verhält, d. h. keine offenen Sinuswurzeln besitzt. Zwar sind von Weidenreich Lymphröhrchen beschrieben, d. h. kurze offene Sinusstücke, die das Pulparetikulum mit den Sinus verbinden und besonders in der unmittelbaren Umgebung der Knötchen vorhanden sein sollen. Es ist mir nicht gelungen, sie wieder aufzufinden. Die Frage der offenen Sinusanfänge beim Menschen muß also noch als ungeklärt bezeichnet

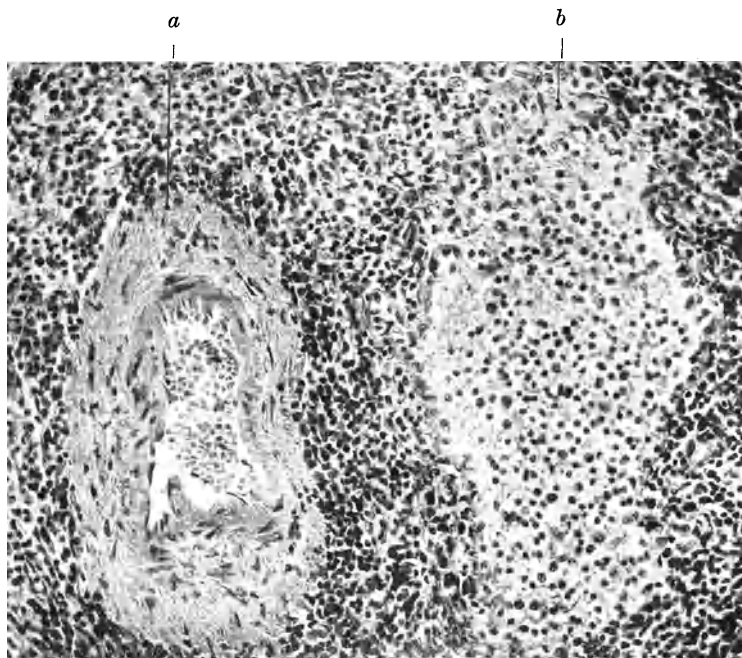


Abb. 442. Milzvene und Arterie, Vergleich des Inhaltes. Eosin-Giemsa. Phot. 200  $\times$ .  
a Arterie, b Vene. Man beachte die zahlreichen Leukozyten im Venenblut.

werden. Die zahlreichen Stomata der Sinuswand müssen somit wahrscheinlich beim Menschen wie beim Hund die offenen Ursprungstrichter ersetzen.

**197. Pulparetikulum.** Zwischen den Sinus spannt sich ein Retikulum aus, das schon mehrfach genannte Pulparetikulum. Es ist von dem der Lymphknoten und Milzfollikel im Aussehen nicht verschieden und besteht wie dieses aus großen, protoplasmareichen verästelten Zellen (Abb. 440). Sie betätigen sich als Phagozyten und enthalten häufig Erythrozyten, oder in Vakuolen unkenntliche Reste verschluckter Teile (Abb. 440). Diesen Verzweigungen anliegend oder auch zwischen ihnen sind feine, mit den üblichen Bindegewebsfärbungen (van Gieson, Mallory) färbbare kollagene Fasern sichtbar<sup>1)</sup>. Dieses Retikulum legt sich den Sinus an, und die Sinusreifen müssen als zu ihm gehörig betrachtet

<sup>1)</sup> Ferner sehr viel reichlichere, präkollagene, durch Versilberung darstellbare Gitterfasern. Diese Gitterfasern sind ihrer Natur nach gänzlich zweifelhaft. Vgl. Huzella.



werden. Woraus sie bestehen, wie sie gebildet werden und in welchem Zusammenhang sie mit den übrigen Teilen des Retikulums stehen, ist ungeklärt (vgl. S. 371). Im Retikulum der Milzpulpa kommen keine Zellen vor, die sich an anderen Stellen des Körpers nicht auch fänden. Es gibt also keine die Milz allein kennzeichnende Zellart (Naegeli). Man trifft zunächst die geformten Teile des Blutes, das sich frei in die Maschenräume ergießt, also Erythrozyten, neutrophile, eosinophile Granulozyten und Monozyten, ferner Lympho-

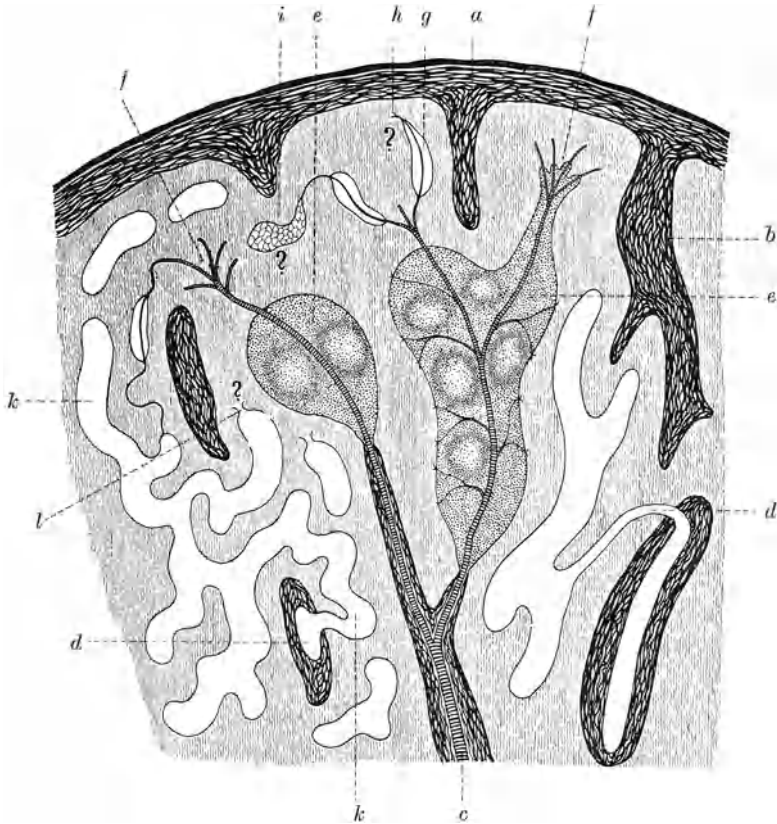


Abb. 443. Schema des Baues der Milz. *a* Kapsel, *b* Balken, *c* Balkenarterie, *d* Pulpavene in Balkenvene mündend, *e* Malpighisches Körperchen, *f* Pinsel, *g* Hülse, *h* Pulpakapillare, *i* Kölbchen, mit Weidenreich'schen Kapillaren, *k* Sinus, *l* dessen offene Mündungstrichter. Das Retikulum gestrichelt. Die für den Menschen zweifelhaften Gebilde sind mit einem ? versehen.

zyten, die zu einem großen Teil dem lymphatischen Gewebe der Milz selbst entstammen und meist in unreifen jungen Exemplaren reichlich vorhanden sind.

Von den wenigen basophil gekörnten Zellen, die man sowohl innerhalb, als außerhalb der Sinus zu sehen bekommt, ist es nicht in jedem Fall zu sagen, ob es sich um Mastgranulozyten oder Bindegewebsmastzellen handelt. Die letzteren finden sich im Vergleich zu den Lymphknoten sehr spärlich in der Milz, merkwürdigerweise nur in der Pulpa, nicht in den Knötchen.

Ein weiterer, für die Milz außerordentlich kennzeichnender Bestandteil sind die zahlreichen Plasmazellen (Abb. 440, d), die sich in der roten Pulpa

und in den Spalten der Kapsel und der Trabekeln häufig in ganzen Nestern finden. Auch sie wandern in die Sinus ein und gelangen so in das Blut der Milzvenen.

Außer den Sinus und dem dazwischenliegenden Pulparetikulum erscheinen als auffallender Bestandteil der Pulpa die Hülsenarterien (Abb. 436). Ihnen gegenüber treten die Pulpaarterien und die verschiedenen früher genannten Kapillaren völlig zurück; man muß nach diesen suchen, um sie aufzufinden, jene fallen ohne weiteres in die Augen.

**198. Feinerer Bau der Hülsenarterien** (Abb. 441). Im Innern der Hülse findet sich das Endothel des hinein- und hinauslaufenden Gefäßes unverändert. Das dieses Endothel umgebende Gewebe ist eine Protoplasmamasse mit großen Kernen, jedoch undeutlichen Zellgrenzen, so daß es von manchen für ein Synzytium gehalten wird. Diese Hülse enthält zahlreiche Hohlräume, in denen sich Leukozyten verschiedener Art befinden, und die mit der Oberfläche der Hülse in offener Verbindung stehen. An dieser Fläche ist die Grenze gegen das Retikulum scharf, aber durch viele Löcher und Buchten mit einwandernden Leukozyten sehr unregelmäßig (Abb. 441) gestaltet. Die Retikulumzellen liegen außen an. Wahrscheinlich ist die Hülse nur sehr wenig dehnbar; an Präparaten, die durch gewaltsame Injektion des ganzen Körpers von den Karotiden aus (S. 366) gewonnen wurden, und die weit offene Arterien zeigen (Abb. 430), sind die Hülsenarterien zwar leer und offen, aber sehr eng (Abb. 436).

**199. Das Blut der Milzgefäße.** Der Inhalt der Milzvenen ist immer sehr viel reicher an kernhaltigen Blutzellen als der der Arterien (bis 70 mal soviel Leukozyten im Venenblut als im Arterienblut). Dies beruht zunächst auf der Menge der Lymphozyten, die den Knötchen der Milz entstammen und in die Sinus gelangen. Auch der Ausfall einer erheblichen Menge von Erythrozyten ist für diese Änderung in der Leukozytenzahl nicht ohne Einfluß. Wenn jedoch angegeben wird, daß mehr polymorphkernige Leukozyten aus der Milz heraus-, als in sie hineingelangen, so ist es doch wohl außerordentlich schwierig, zu einer wirklichen Bilanz der ein- und austretenden Zellen zu gelangen. Außerdem liegt wohl auch eine Verwechslung mit den Endothelphagozyten der Milz vor. Diese Zellen (siehe S. 360) gleichen den gleichnamigen Zellen der Lymphknoten vollständig und werden zuweilen in Massen ins Blut ausgestoßen. Ihre Kerne sind vielgestaltig und kommen in der Form denen der Granulozyten zuweilen nahe. Die Abb. 442 zeigt Arterien- und Venenblut von einer Milz eines Hingerrichteten, in deren Venen zahlreiche solcher Zellen neben Leukozyten erkennbar sind.

**200. Zusammenfassung.** Die Leistung der Milz ist lange sehr dunkel gewesen. Nach dem Vorgange Barcrofts wird sie jetzt als Blut- insbesondere als Erythrozytenspeicher aufgefaßt. Beim Menschen dienen dieser Leistung die Sinus. Daneben kommt die Überrieselung des Retikulums aus den offenen Blutgefäßen als Teil des allgemeinen Entgiftungs- und Abwehrsystems im Körper in Betracht; auch gehört sie zu den lymphoiden und histozytären Anteilen des hämopoetischen Apparates (Abb. 443). Auch als Speicher bestimmter Stoffe (Eisen, aus zerfallenen Erythrozyten) kommt sie in Betracht.

Die außerordentliche Verschiedenheit im Bau der Milz bei verschiedenen Säugetieren läßt auf verschieden große Anteile der Funktionen in der Gesamtleistung der Milz dieser Tiere schließen, warnt aber davor, Befunde und Experimente an der Milz von einer Tierart auf die andere ohne weiteres zu übertragen. Beim Menschen z. B. überwiegen die Sinus das Retikulum außerordentlich, die Sinusfunktion dürfte also beim Menschen die Pulpafunktion quantitativ übertreffen.

## Phagozyten und Fremdkörperspeicherung, Beziehungen von Blut und Bindegewebe.

### (Retikulo-endothelialer Apparat und Histiozyten.)

**201. Verbreitung der Phagozyten.** Unter den Zellen des Blutes und der blutbildenden Organe sind wir mehrfach Phagozyten begegnet, Zellen, die geformte Teile, z. B. rote Blutkörperchen, aufnehmen und intrazellulär verdauen. Unter den Phagozyten (S. 341, s. auch Abb. 440) unterscheidet man Makrophagen und Mikrophagen, in der Ausübung der Funktion entsprechend Makro- und Mikrophagie. Letztere ist die Aufnahme von Bakterien, erstere die von größeren Teilen, ganzen Zellen und Zelltrümmern. Diese Einteilung<sup>1)</sup> ist nicht besonders glücklich, denn beide Funktionen sind durchaus nicht scharf getrennt, und gerade die Makrophagen nehmen Teilchen auf, die kleiner sind als Bakterien, denn gerade sie speichern Fremdkörper der kolloidalen Größenordnung. Wir werden dieser Unterscheidung also keine grundlegende Bedeutung beimessen, sondern von den verschiedenen Zellarten ausgehen.

Von den Blutzellen sind die myeloischer Herkunft wohl sämtlich zur Phagozytose befähigt, die neutrophilen sind die normalen Mikrophagen des Körpers, die eosinophilen nehmen nur unter Umständen Fremdkörper auf, die Monozyten verschlucken vielerlei Material, sie sind sowohl Mikro- als Makrophagen. Die Lymphozyten sind jedoch zu diesem Geschäft nicht geeignet. Neben diesen Blutzellen gibt es nun noch eine Reihe anderer Zellen, die zur Aufnahme von Fremdkörpern befähigt sind, und es ist wahrscheinlich, daß diese Fähigkeit stets einhergeht mit derjenigen, außerhalb des Zelleibes wirksame Stoffe zu produzieren, die belebte Fremdkörper, die Erreger verschiedener Krankheiten, und ihre Produkte vernichten oder unschädlich machen.

Das System von Zellen, um das es sich hier handelt, ist also ein Schutzsystem des Körpers gegen körperfremde Gebilde verschiedener Art. Neben den, dem normalen Bestande des Körpers angehörigen, Elementen treten nun bei solchen Schädigungen, vor allem wenn sie an bestimmten Stellen lokalisiert sind, neue Zellen auf, deren Herkunft nicht in jeder Hinsicht sicher ist. Diese Vorgänge gehören zu einem der wichtigsten Gebiete der Pathologie und pathologischen Anatomie, der Lehre von den Entzündungen. Es kann nicht unsere Aufgabe sein, hier davon zu handeln. Jedoch muß betont werden, daß diese Ereignisse durchaus zu den gewöhnlichen Vorkommnissen eines jeden längere Zeit lebenden Organismus gehören. Die Reaktionsfähigkeit des Körpers gegen belebte und unbelebte, in sein inneres Gewebesystem (siehe S. 64) eindringende Körper gehört zu seiner notwendigen normalen Ausrüstung. Soweit die dabei in Wirkung tretenden Elemente im Bauplan vorgesehen und jederzeit vorhanden sind, sind sie Gegenstand einer mikroskopischen Anatomie des normalen Körpers. Ihre Übergehung würde zu einer Unvollständigkeit der Behandlung führen, gleichwie die Übergehung anderer Organe mit vorzugsweise regulierender Leistung (Organe mit innerer Sekretion) eine Auslassung bedeuten würde.

Der Körper verfügt also außer seinen myeloischen und lymphatischen Zellen noch über ein System teils ortsfester, teils wanderungsfähiger Elemente, das Histiozytensystem (wir gebrauchen den von Aschoff eingeführten Namen). Ein Teil dieses Systems ist der retikulo-endotheliale Apparat.

**202. Der retikulo-endotheliale Apparat.** Die Bestandteile dieses Apparates werden am besten kenntlich, wenn dem Körper Fremdkörper einverleibt werden,

<sup>1)</sup> Sie stammt von Metschnikoff.

die durch ihre Farbe sichtbar sind und gleichzeitig der Zerstörung längere Zeit entgehen. Dazu eignen sich disperse Gebilde verschiedener Art, von Suspensionen bis zu kolloidalen und molekularen Lösungen, Blut derselben oder einer anderen Tierart, Bakterienaufschwemmungen, Tusche (Kohlesuspension), Kollargol (kolloidales Silber), kolloidale saure Farben (Trypanblau, Isaminblau), Lösungen von komplexen Eisenverbindungen (*Ferrum oxydatum saccharatum*) und noch viele andere Dinge.

Werden diese Stoffe dem Körper „parenteral“, d. h. unter Umgehung des von den Darmepithelien geübten Aufnahmeverfahrens in den Körper gebracht, indem man sie in das Unterhautbindegewebe, die Venen, die Leibeshöhle, einspritzt, so werden sie von ganz bestimmten Zellsystemen des Körpers aufgenommen und, wenn sie unzerstörbar sind, gespeichert (z. B. Kohle). Dasselbe geschieht mit Zelltrümmern, Resten von Blutergüssen, Pigmenten, die aus der Zerstörung des Hämoglobins hervorgehen.

Alle diese Zellen haben also gewisse gemeinsame Eigenschaften, sie stehen in einer Art von Arbeitsgemeinschaft, wenn man auch die Reaktionen auf gewisse Farbstoffe allein nicht überschätzen soll. Kolloidale Farbstoffe (Trypanblau) werden, besonders im wachsenden Körper, schließlich von allen Zellen aufgenommen und gespeichert. Kennzeichnend ist jedoch, wie dies geschieht, und besonders die schnelle, massenhafte und konzentrierende Aufnahme zeichnet die hier genannten Zellsysteme aus. Sie besitzen eine besonders dazu ausgebildete Fähigkeit, der nach Evans der Segregationsapparat zugrunde liegt<sup>1)</sup>.

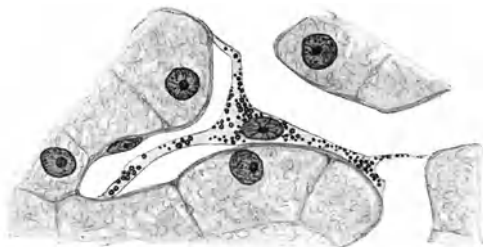


Abb. 444. Kupfer'sche Sternzelle der Leber, nach Durchspülung des Organs mit Tuschelösung. 1200 $\times$ . (Nach K. W. Zimmermann, 1921.)

Die wichtigsten ortsfesten Freß- und Speicherzellen sind dem wichtigsten Organ des intermediären Stoffwechsels, der Leber, eingefügt, als sog. Kupfer'sche Sternzellen oder Endozyten (Abb. 444, siehe auch „Leber“). Es handelt sich um verzweigte Zellen innerhalb der Läppchenkapillaren, die der Kapillarwand anliegen, mit dem Endothel in Verbindung stehen und in das Lumen hineinragen. Sie beladen sich zuerst von allen Zellen mit den zirkulierenden Fremdkörpern. Da sie in der Richtung des Kreislaufes hinter den Darm geschaltet sind, so kontrollieren sie gleichsam das ganze Blut, das von dort, dem Orte der gesamten Stoffaufnahme des Körpers, abströmt, und es ist wahrscheinlich, daß sie nicht nur sichtbar kolloidale Teile, sondern auch mancherlei unsichtbare (Eiweiß) aufnehmen können. Wie weit sich die Kupfer'schen Zellen ablösen und als freie Makrophagen oder Endothelphagozyten in das Blut abwandern, ist nicht ganz geklärt.

Die letztere Fähigkeit kommt vielmehr in weitem Maße den „spezifischen“ (Evans) Endothelien der Blut- und Lymphbahnen gewisser Organe zu, die also die Hauptquelle der freien Endothelphagozyten darstellen. Diese Endothelien sind die alsbald nach den Kupfer'schen Zellen in Funktion tretenden Aufnahme- und Speicherorgane. Es sind dies Endothelien folgender Bahnen: der Sinus- und Pulpavenen der Milz (Abb. 445), der kapillaren und postkapillaren Venen des Knochenmarks und der Lymphknoten, der

<sup>1)</sup> Es ist dabei ohne Belang, ob dieser Apparat ständig vorhanden ist oder aus dem Grundplasma jedesmal, wie die Scheinfüßchen der Amöbe, gebildet wird.

Lymphsinus in den Lymphknoten einschließlich der diese durchsetzenden endothelialen Retikulumzellen. Während Milz und Knochenmark

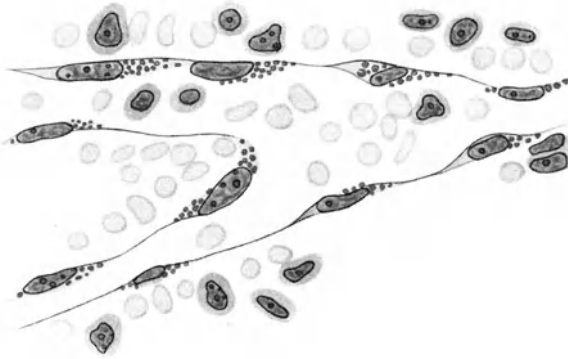


Abb. 445. Milzvene, Ratte, der Isaminblau injiziert wurde. Venöse Bahn, wahrscheinlich Pulpavene. (Nach Tschaschin, 1914.)

schon sehr früh und ausgiebig speichern, die Lymphsinusendothelien ebenfalls, sofern die fremden Körper in den Lymphstrom geraten, treten die Blutgefäßendothelien der Lymphknoten, die Kapillarendothelien der endokrinen Drüsen (Nebenniere und Hypophyse) erst nach langdauernder Beladung des Körpers mit den fremden Stoffen in Aktion.

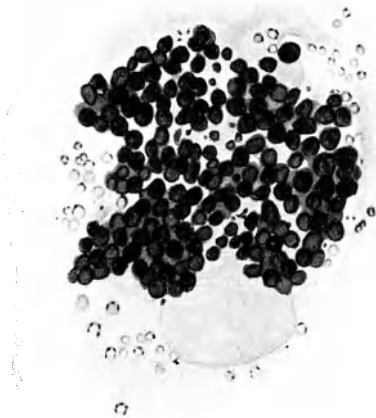


Abb. 446. Freier Makrophage aus dem Milzvenenblut nach Injektion chinesischer Tusche. 2000  $\times$  (in Schwarz umgezeichnet). (Nach M. E. Simpson, 1922.)

**203. Freie Endothelphagozyten.** Diese „spezifischen“ Endothelien sind die Hauptquelle der freien Endothelphagozyten. Vor allem ist es die Milz, die sie in den Kreislauf entläßt, während die der Lymphsinus wahrscheinlich nicht das Mutterorgan verlassen. Beim Experiment der künstlichen Überschwemmung des Körpers mit den erwähnten Stoffen, z. B. fein verteilter Kohle (Tusche), finden sie sich massenhaft im Blute der Pfortader, der unteren Hohlvene und des rechten Herzens (Abb. 446). Ihre Ablösung erfolgt offenbar schubweise in „Schauern“, während sie zwischen diesen Schüben spärlicher vorhanden sind. Da sie im peripheren Kreislauf und im linken Herzen ständig fehlen oder sehr spärlich sind,

so folgt daraus, daß sie in der Lunge zurückbehalten werden. Ihr Schicksal hier ist unbekannt.

Es ist nun weiterhin sicher, daß auch ohne experimentelle Reizung der spezifischen Endothelien freie Endothelphagozyten, z. B. beim Menschen in der Milz, gebildet werden und ins Blut abwandern. Sie sind im Blute der Milzvenen und in den Sinus ständig in mäßiger Zahl nachzuweisen. Vielfach haben sie Erythrozyten aufgenommen. Im peripheren Blute sind sie vielleicht ebenfalls ständig in einzelnen Exemplaren vorhanden (als Ferratazellen beschrieben).

Wir müssen also den sechs Arten der S. 337 genannten Blutzellen eine siebente Art hinzugesellen, die Endothelphagozyten. Den myeloischen mit vier Arten und lymphatischen mit zwei Arten sind sie als dritte Gruppe, als die Histiozyten mit einer Art gegenüberzustellen.

**204. Das mesenchymatische Retikulum.** Neben den spezifischen Endothelien, die die künstlich zugeführten Materialien speichern, sind als zweite Gruppe die Retikulumzellen der hämopoetischen Organe zu nennen, also des Knochenmarks, der Lymphknoten, der Milz, hier vor allem das Pulparetikulum. Diese Retikulumzellen stehen also, soweit das Speicherexperiment darüber Auskunft gibt, in Leistungsgemeinschaft mit den spezifischen Endothelien der gleichen Organe. Aus diesem Grunde ist die Bezeichnung „retikulo-endothelialer Apparat“ berechtigt.

In keiner Weise läßt sich jedoch der Begriff eines „Retikuloendothels“ rechtfertigen. Wir halten an der Tatsache fest, daß von frühen Embryonalstadien, in denen von hämopoetischen Organen noch keine Spur vorhanden ist, abgesehen, die Endothelien der Blutgefäße nur von ebensolchem Endothel abstammen. Die Entstehung irgendwelcher Blutgefäße in späterer Zeit aus den Zellen des Mesenchyms ist durchaus unbekannt und nach dem, was wir über Bildung und Regeneration der Blutgefäße sonst wissen, unwahrscheinlich. Die Zellen des retikulären Bindegewebes sind typische Mesenchymzellen, den Zellen des embryonalen Zwischengewebes (S. 151) entsprechend. Ob auch diese Zellen sich als freie Makrophagen ablösen können, ist unbekannt. Die der Milz stammen mit größter Wahrscheinlichkeit aus den Sinus, d. h. sie sind Endothelphagozyten.

An die Retikulumzellen der hämopoetischen Organe, dieses Restes embryonalen Bindegewebes im erwachsenen Körper, schließen sich die Klasmatozyten<sup>1)</sup> (S. 172) des ausgebildeten lockeren Bindegewebes

und die den Gefäßen, insbesondere den Kapillaren, anliegenden Perizyten (Eberth-Rougetsche Zellen). Auch diese beladen sich mit den eingeführten fremden Stoffen, die sie in Vakuolen ihres Körpers ansammeln. Erst nach sehr viel ausgiebigerer Belastung des Körpers, z. B. mit Trypanblau, erscheinen Farbvakuolen auch in den Fibroblasten (Abb. 447). Da im retikulären Bindegewebe keine Klasmatozyten vorkommen, so ist es wahrscheinlich, daß diese Zellen, die Retikulumzellen, beide Leistungen der im lockeren Bindegewebe vorhandenen beiden Zellarten vollziehen, nämlich die Speicherung und Phagozytose der Klasmatozyten und die Fibrillenbildung der Fibroblasten.

Im lockeren Bindegewebe haben die Klasmatozyten vorwiegend, vielleicht überhaupt nur, die Aufgabe der Phagozytose, Fremdkörperspeicherung nebst Abwehrfunktion gegen belebte und unbelebte Schädlichkeiten. In Blutergüssen beladen sie sich auch mit Erythrozyten und Resten des Blutfarbstoffes. Sie bilden also ein weiteres System von Zellen, die sich in ihrer Leistung an das der Blutzellen, der spezifischen Endothelien (einschließlich der Kupfferschen Zellen), der Retikula des hämopoetischen Systems anschließen. Wir nennen es das System der Perizyten und Klasmatozyten.

<sup>1)</sup> Seit Erscheinen der 2. Lieferung hat sich der Name Histiozyten für diese Zellen durchgesetzt.

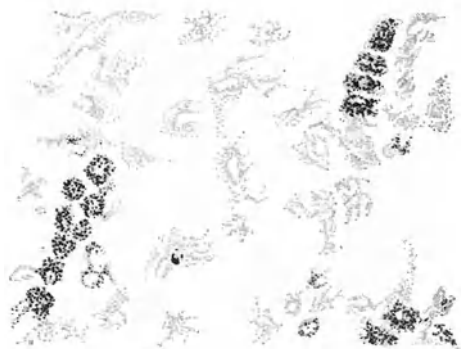
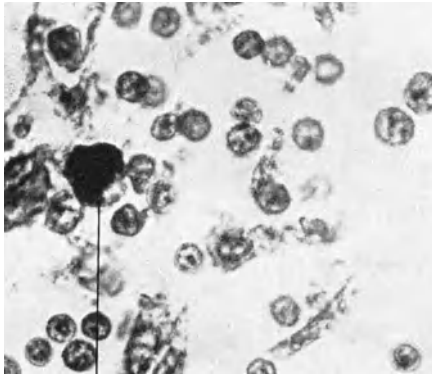


Abb. 447. Lockeres Bindegewebe einer, längere Zeit mit Trypanblauinjektion behandelten Ratte. Die dunklen Zellen, Klasmatozyten; die hellen, Fibroblasten (in Schwarz umgezeichnet). (Nach Evans, 1922.)

Unter dem Namen des retikulo-endothelialen Apparates werden die spezifischen Endothelien und die Retikulumzellen zusammengefaßt, das Perizyten- und Klasmatozytensystem meist nicht mit hinzugerechnet, alle zusammen aber auch als System der Makrophagen (Evans) bezeichnet.

**205. Verarbeitung der Kohle in der Lunge.** Die verschlungenen Probleme des Phagozytensystems unseres Körpers mögen noch an einem zu den normalen Lebensvorgängen des Menschen gehörenden Vorgang besprochen werden, dem des Verbleibes des eingeatmeten Kohlenstaubes. Wenn auch die größte Menge der eingeatmeten Staubteilchen im Schleimbelag der Luftwege (Nase, Trachea, Bronchien, Bronchiolen) festgehalten und durch deren Flimmerbewegung aus diesen Wegen herausgeschafft wird, so gelangen doch im Laufe der Jahre nicht unbeträchtliche Mengen feinen Kohlenstaubes bis in die Alveolen. Aus diesen wird er fortgeschafft. Da dies nach außen nicht mehr möglich ist, nach innen. Er wird von Staubzellen aufgenommen (s. Abb. 72 und Kap. „Lunge“), deren Herkunft nicht völlig geklärt ist (Klasmatozyten?). Sie wandern in die Alveolen ein, verleiben sich dort den den Epithelien anhaftenden Staub ein und verschwinden wieder aus den Alveolen, indem sie sich



a

Abb. 448. Kohlegefüllter freier Makrophag, aus dem Sinus eines Bronchiallymphknotens, Säurealizarinblau-Mallory. Phot. in 3 Einstellungen 800  $\times$ . a Makrophag.

in das interstitielle Gewebe der Lunge zurückziehen. Es ist äußerst wahrscheinlich, daß der Staub von diesem Augenblick an niemals wieder längere Zeit außerhalb von Zellen liegt, es ist aber sicher, daß er im Laufe seiner Wanderung sich in sehr verschiedenartigen Zellen findet. Wie er dabei umgefrahctet wird, ist unbekannt. In der Lunge kommt ein Teil des Kohlenstaubes in sesshaften Klasmatozyten dauernd zur Ruhe, die als schwarzgefärbte Zellen in den Interlobularsepten und in den Adventitien der Gefäße sich regelmäßig finden. Ein anderer Teil gelangt durch die Lymphbahn weiter bis in die Bronchiallymphknoten. In welcher Form er dahin wandert, ist nicht leicht zu entscheiden. Der „Rauch“, der bis in die Alveolen gelangt, ist ein disperses System von Luft und Kohle, dessen feste Teilchen von kolloidaler Größenordnung sind. Als solche sind die Teilchen meist unsichtbar und werden nur durch Anhäufung sichtbar. Wandern sie also fein verteilt im Lymphstrom, so bekommt man sie sicher nicht zu sehen, da es immer nur wenige sind und erst die jahrelange Aufnahme die bekannte starke

Wirkung der schwarz gefärbten Lunge und Lymphknoten ergibt.

Wir wissen aber, daß kolloidale Fremdkörper schon sehr schnell von Zellen aufgenommen werden, und bei dem langsamen Vorgang der Kohlenstaubaufnahme ist es wahrscheinlich, daß dieser Kohlenstaub immer vollständig phagozytiert wird und nur in Zellen eingeschlossen weiterwandert.

In den Lymphsinus trifft man den Staub in typischen Makrophagen eingeschlossen (Abb. 448), die frei im Sinus liegen, aber auch in Zellen des Sinusendothels, den wandständigen und den sich im Sinushohlraum ausspannenden (Abb. 449). Schließlich gelangt auch dieser Staub in den sesshaften Zellen des Lymphknotens zur Ruhe, einmal in Zellen, die den obengenannten Lungensepten und Gefäßscheiden völlig entsprechen und die sich vor allem längs der Gefäße und Lymphstämme befinden (Abb. 449), also wohl Klasmatozyten sind. Weiterhin nehmen ihn Zellen der Markstränge und der Rindenknötchen (etwas spärlicher) auf. Dies sind zum Teil sicherlich die Retikulumzellen, an denen man alle Stadien der Kohlenfüllung beobachten kann. Je weiter diese Kohlenspeicherung fortschreitet, um so mehr verschwinden in dem speichernden Teil des Knotens die Lymphozyten. Stellenweise sieht man ferner große, dicht mit Kohlenteilen beladene Zellen, die in den Retikulumaschen liegen (Abb. 450). Was dies für Zellen sind, ist fraglich, vielleicht eingewanderte Makrophagen, die ihre Kohle an die Retikulumzellen abgeben (durch „Gefressenwerden“, Schaffer, ?). Je reichlicher diese Speicherung in den Marksträngen und Knötchen wird, um so mehr entwickeln sich auch kollagene Fasern, so daß schließlich bei sehr ausgiebiger Kohlenstoffaufnahme ein derbes, schwarzes oder schiefergraues Bindegewebe an Stelle des lymphatischen Gewebes und Apparates tritt. Dies sind dann die sog. „anthrakotischen“ Lymphknoten, die dann noch weitere, jetzt wirklich „pathologische“ Ver-

änderungen eingehen. In solchen Fällen gelangt dann auch der Kohlenstaub in den Kreislauf und wird in der Milz an den oben genannten Orten in spezifischen Endothelien und im Pulpa-Retikulum abgelagert.

Die aufgenommenen Kohleteilchen sind äußerst fein. Bei der Sammlung und Speicherung werden sie zu großen Brocken verbacken (agglutiniert), aus feindispersen

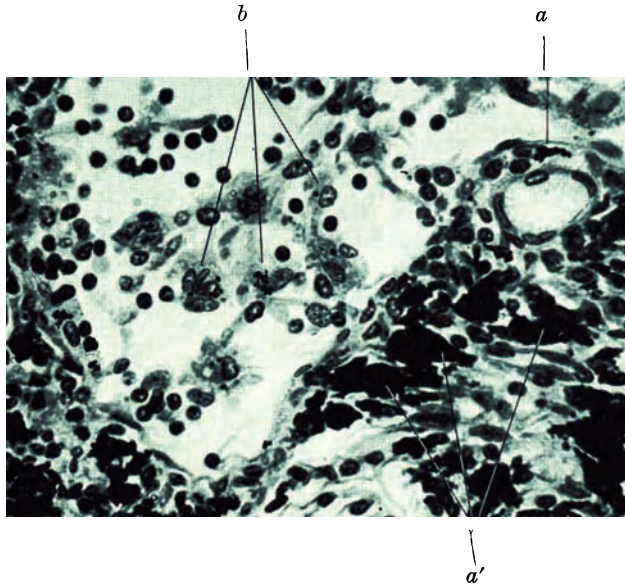


Abb. 449. Sinus und Trabekel eines Bronchiallymphknotens. Kohlespeicherung in Sinusendothelien und ortsfesten Makrophagen (Klasmatozyten) der Trabekel. Phot. in 3 Einstellungen. Die Kohleteilchen teilweise durch Überzeichnung schärfer hervorgehoben. *a* einzelner, *a'* Gruppen ortsfester Makrophagen, *b* Sinusretikulum, vgl. auch das Wandendothel.



Abb. 450. Aus Marksträngen eines Bronchiallymphknotens, Eosin-Giemsa, P. gez. 1000  $\times$ . *a* Kohlegefüllte Retikulumzelle, *b* Gruppe von Retikulumzellen und kohlegefüllten, dazwischenliegenden Zellen.

in grobdispersen Zustand übergeführt; in den wandernden und festen Makrophagen erkennt man nur dicke Brocken. Es sind dieselben Erscheinungen, die wir auch bei der experimentellen Speicherung kolloidalen Materials wahrgenommen haben (Segregationsapparat der Zellen).



**206. Blutzellen und Bindegewebszellen.** Zum Schlusse fassen wir unsere Erfahrungen noch einmal zusammen, wobei noch einige allgemeine Probleme des gesamten hämopoetischen Apparates zur Sprache kommen mögen. Es sind dies die Beziehungen der Zellen des Blutes zu denen des ungeformten Bindegewebes.

Die Wanderzellen des Bindegewebes sind von derselben Art wie die des Blutes; neutrophile, eosinophile Granulozyten, Lymphozyten werden regelmäßig darin beobachtet. Es wird vielfach (z. B. Naegeli) angenommen, daß alle diese Zellen, vor allem die Granulozyten, aus dem Blute dorthin durch die Gefäßwand auswandern und mit dem Lymphstrom wieder ins Blut zurückkehren.

Eine verstreute Entstehung von Wanderzellen im lockeren Bindegewebe wird von diesem Forscher in Abrede gestellt. Am häufigsten jedoch wird dies von den eosinophilen Zellen behauptet, deren Neubildung an verschiedenen Orten des Bindegewebes unter mehr oder weniger von der Norm abweichenden Lebensverhältnissen des betreffenden Gewebes angegeben wird. Hierzu ist folgendes Prinzipielle zu bemerken. Das ungeformte Bindegewebe ist ein großes Reservoir der mannigfachsten form- und gewebebildenden Potenzen. Es ist sicher, daß unter verschiedenen krankhaften und experimentellen Bedingungen an den verschiedensten Stellen des ungeformten Bindegewebes sowohl lymphatisches wie myeloisches Gewebe während des ganzen Lebens neu entstehen kann. So kann sich z. B. myeloisches Gewebe in einer Niere bilden, die durch Unterbindung der Vena renalis unter abnorme, dem eigentlichen Nierengewebe schädliche Kreislaufverhältnisse gebracht ist (Maximow). Es entsteht hier neu aus dem vorhandenen Gewebe, nicht durch Einschleppung von Keimen aus dem Knochenmark.

Die Potenz zur Bildung der verschiedenen myeloischen Zellformen ist also vorhanden, und es ist zunächst willkürlich, anzunehmen, daß diese Potenz sich stets nur auf dem Wege der Ausbildung eines typischen myeloischen Gewebekomplexes mit Retikulum, Myeloblasten usw. verwirklicht. Die Fibroblasten, die Nachkommen der Mesenchymzellen, sind bei der Ausbildung lymphatischen und myeloischen Gewebes der Ausgangspunkt; die Annahme, daß sie auch unmittelbar veranlaßt werden können, Zellen von der Art der myeloischen oder lymphatischen aus sich hervorgehen zu lassen, hat also nichts mit ihrer Natur Unvereinbares an sich. Es ist hier der Ort, erneut darauf hinzuweisen, daß in dem ungeheuren Fragenkomplex, den das hämopoetische System im weitesten Sinne bietet, nur mit den Methoden eine Klärung geschaffen werden kann, deren sich die Lehre von der Form- und Gewebsbildung des Körpers auch sonst bedient. Das Problem der Bildung der Zellarten des hämopoetischen Systems und ihrer genetischen Beziehungen ist nicht wesentlich verschieden von dem, das die Entstehung z. B. des Nervengewebes und anderer Teile bietet, worin jene Methodik bereits so außerordentlich klärend gewirkt hat.

Wir stellen die Ergebnisse unserer Wanderung durch die Probleme des hämopoetischen Apparates hier noch einmal zusammen:

#### I. Wandernde und wanderungsfähige Elemente.

Lymphatische Zellen.

Lymphozyten.

Plasmazellen.

Myeloische Zellen.

neutrophile

eosinophile

basophile

} Granulozyten.

Monozyten, vielleicht zur folgenden Gruppe gehörig.

Histiozyten.

Endothelphagozyten.

Mobilisierte Klasmatozyten

(Histio gene Mastzellen).

#### II. Ortsfeste Elemente.

Spezifische Endothelien

(einschließlich der Kupfferschen Zellen)

Retikulumzellen der hämopoetischen Organe

Peri- und Histiozyten (Makrophagen, Klas-

matozyten).

} Retikulo-  
endothelialer  
Apparat.

## Organe mit innerer Sekretion.

**207. Spezifische endokrine Drüsen.** Unter den Drüsen hatten wir solche unterschieden, die ihr Sekret durch Ausführungsgänge auf die inneren oder äußeren Oberflächen des Körpers entleeren, und solche, die ihre Produkte durch das Blut abführen lassen. Das letztere gilt allerdings auch für andere Organe, denn auch die Produkte ihres Stoffwechsels nehmen denselben Weg, und da diese für die verschiedenen Organe verschieden sind, auch nicht nur in den einfachen Endstoffen des Stoffwechsels  $H_2O$ ,  $CO_2$ ,  $NH_3$  usw. bestehen, sondern in z. T. viel verwickelter gebauten Substanzen, so kommt eine „innere Sekretion“, d. h. Abgabe chemisch wirksamer Stoffe in den Säftestrom, allen oder fast allen Organen zu. Für eine Reihe von Organen wird aber diese Leistung zur Hauptsache und macht den „Beruf“ ihrer Zellen im Körper aus. Es sind also Organe mit chemischer Wirksamkeit. Organe, die Leistungen chemischer Art vollziehen, sind auch die exokrinen Drüsen und ihre Zellen, die „Drüsenzellen“, haben ein kennzeichnendes Aussehen, annähernd regelmäßig polyedrische Gestalt, beträchtliche Größe, einen im Verhältnis zum Kern großen Zelleib. Dieser enthält außer Granulis, die eben vielfach gerade die ersten sichtbaren Produkte der chemischen Tätigkeit darstellen, keine besonderen Differenzierungen. Man kann solche Drüsenzellen vielfach als solche von anderen Zellarten unterscheiden und Organe, die sie enthalten, schon nach dem Aussehen ihrer Zellen als „Drüsen“, d. h. Organe chemischer Tätigkeit, ansprechen, bevor eine genauere physiologische Untersuchung erfolgt ist, die diese Vermutung dann oft bestätigt.

Einen Aufbau aus solchen „Drüsenzellen“ zeigen auch die endokrinen Drüsen, und gerade für sie gilt häufig, was im vorigen Absatz von der Diagnose der Funktion aus dem mikroskopisch anatomischen Bilde gesagt wurde.

Das Organ, das den größten Einfluß auf den Verkehr der Stoffe und deren chemische Umsetzungen im Körper hat, ist die Leber. Sie ist sowohl exo- wie endokrine Düse. In ihrem Bau und ihrer Entwicklung prägt sich jedoch die endokrine Leistung am stärksten aus, und es bedarf besonderer Methoden, um die anatomischen Einrichtungen für die exokrine Leistung dem Auge deutlich zu machen (Gallenkapillaren). Wir besprechen die Leber eingehend wie üblich bei den Verdauungsdrüsen, sie ist jedoch das beste Beispiel, um die Anpassung eines epithelialen Organes an endokrine Leistungen darzutun.

Dieser kennzeichnende „endokrine Bau“ besteht darin, daß ein Netz von Zellsträngen und von Endothel begrenzten Bluträumen so ineinanderstecken, daß erstens Endothel auf Epithel liegt, zweitens die Berührungsfläche von Blutraum und Drüsenzellen sehr groß wird. Während z. B. bei einer Epithelfläche, die einen Hohlraum des Körpers begrenzt, nur ein Teil ihrer Basis (s. S. 141) mit Blutkapillaren in Berührung steht und ebenso nur ein Teil der Oberfläche dieser Kapillaren das Epithel berührt, stehen beim typisch „endokrinen Bau“ 100% der Oberfläche der Bluträume mit Drüsenzellen in Berührung, wie auch von der Gesamtoberfläche dieser Zellen, die nicht an andere gleichartige Zellen grenzt, 100% die genannten Bluträume berühren. Dieser Bau wird am deutlichsten bei der Leber; hier tritt die Fläche der Zellen, die andere Zellen berühren, ebenfalls stark zurück. Die winzigen Kanäle, die an diesen Zellberührungen ausgespart sind — Gallengänge — sind kaum erkennbar. Wir bilden zur Erläuterung dieser Bauart deshalb die Leber ab (Abb. 451), und werden sie bei vielen endokrinen Drüsen wiederfinden.

Hierbei tritt das interstitielle Bindegewebe außerordentlich zurück, im Innern des Leberläppchens findet sich außer Drüsenzellen und Endothel ebensowenig

anderes Gewebe, wie im Innern des Hypophysenvorderlappens und in großen Teilen der Nebenniere.

Wir beschränken uns in diesem Kapitel auf folgende Organe: Die Thymsdrüse, Schilddrüse, Nebenschilddrüse, Nebenniere und Hypophyse. Die Langerhansschen Inseln des Pankreas stellen wir nur zum Vergleich in einer Abbildung daneben und überlassen ihre genauere Besprechung wegen des räumlichen Zusammenhangs mit der Bauchspeicheldrüse der Besprechung dieser. Von der Zirbeldrüse sind innersekretorische Wirkungen bisher nicht

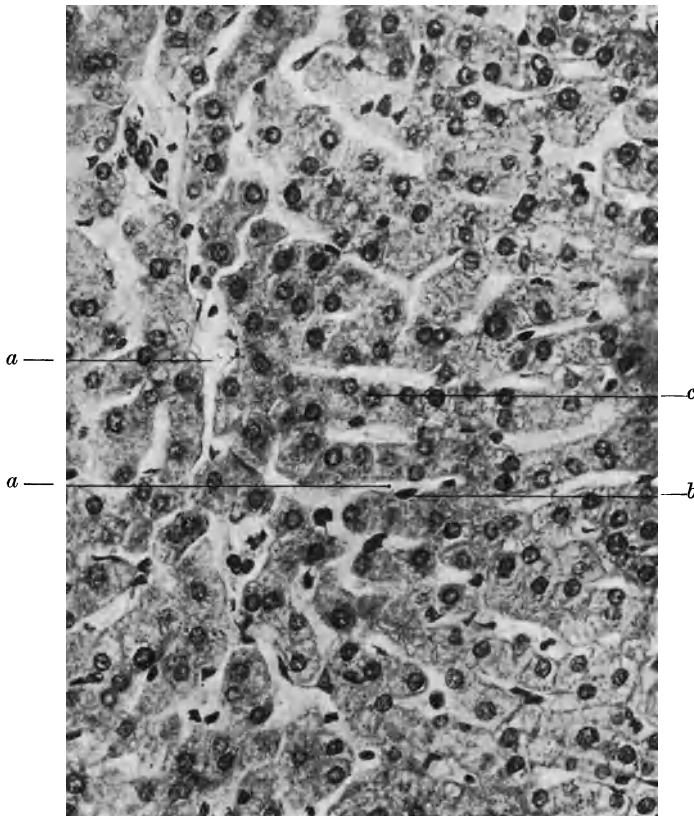


Abb. 451. Aus dem Inneren eines Leberläppchens vom Menschen. Eisen-Hämatoxylin. Phot. 340  $\times$ . *a* Bluträume, *b* deren Endothel, *c* Leberzellbalken.

nachgewiesen, wir behandeln sie beim Gehirn. Da der menschliche Körper selbst nicht nach einem Schema, sondern nach den Bedürfnissen seines Lebens und der Geschichte seiner formbildenden Fähigkeiten gebaut ist, so ist es auch nicht möglich, bei seiner Schilderung ein Schema genau durchzuführen. Die lebendige Mannigfaltigkeit selbst, der wir zwar nach einigen allgemeineren Gesichtspunkten, aber doch zwanglos nachgehen, scheint uns reizvoller als ihre peinliche Rubrizierung. Weiterhin müssen wir uns auf die Besprechung des Baues der Organe und die daran anknüpfenden Probleme beschränken. Von der Bedeutung ihrer inneren Sekrete kann nur das wichtigste bemerkt werden. Die Tatsache der inneren Sekretion prägt sich wohl im Bau des Organes aus, nicht aber, welcher Art diese Sekretion ist, und noch weniger, welche Aufgaben das Sekret im

Körper zu erfüllen hat. Hier gilt das S. 293 gesagte, daß man für die chemischen und physikalisch-chemischen Vorgänge in den lebenden Systemen in ihrer Struktur genauere Hinweise, der Natur der Sache nach, nicht finden kann.

### Die Thymusdrüse.

**208. Entwicklung und allgemeiner Aufbau.** Wir stellen die Thymusdrüse an den Anfang unserer Besprechung. Ihre innersekretorischen Leistungen sind fraglos, aber weder ist in ihrem Bau etwas davon zu bemerken, noch besteht darin wahrscheinlich ihre einzige Funktion. Ihr Bau weist vielmehr auf die hämopoetischen Organe hin. Sie mag also vom vorigen Kapitel zum gegenwärtigen überleiten. Im übrigen gibt es im Körper kein Organ, dessen Bau uns so vollkommen unverständlich ist wie der der Thymusdrüse.

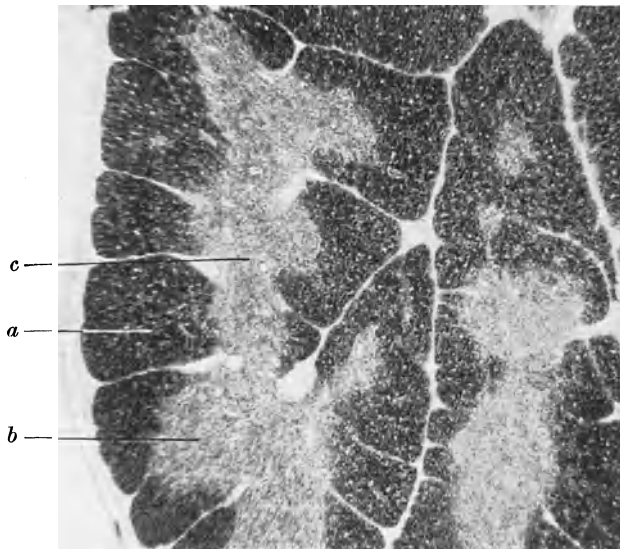


Abb. 452. Übersicht über die Thymusdrüse eines Neugeborenen (Kraniokleisis). Hämatoxylin. Phot. 22  $\times$ . *a* Rinde, *b* Mark, *c* Markstrang.

Die Thymus entsteht als epithelialer Körper aus der 3. und 4. Schlundtasche. Unter — allerdings unvollständiger — Aufspaltung in zahlreiche durch Bindegewebe getrennte Lappen und Läppchen wandert sie vom Orte ihrer Entstehung am Kopfdarm in den Thorax. Dabei verändert sie ihren Bau. Die Umbildung der Anlage zum bleibenden Organ hat gewisse Ähnlichkeiten mit der peripherer Lymphorgane, insbesondere den Tonsillen (s. Abb. 411, S. 351). Wie bei diesen sich in unmittelbarer Berührung mit dem Epithel (bei den Mandeln sind es Epithelkrypten) Lymphozyten ansammeln, so auch bei der Thymus. Um die Läppchen häufen sich kleine runde Zellen und dringen in den Epithelkörper ein. Wir haben S. 351 erwähnt, wie diese einwandernden Zellen den Epithelverband der Tonsillarkrypten sprengen und unkenntlich machen. Bei der Thymus ist das in noch viel reichlicherem Maße der Fall. Während aber das periphere Lymphorgan dauernd einen Mantel lymphatischen Gewebes zeigt, werden bei der Thymus die einwandernden Zellen völlig im Epithelkörper unter-

gebracht, und aus dem umgebenden Bindegewebe verschwinden sie wieder vollständig. Bei dieser Durchdringung mit kleinen Zellen verhält sich die Außen- und Innenzone der Läppchen verschieden. Der innere Teil enthält nur wenige solcher Zellen, der äußere sehr viele. So unterscheidet man Mark und Rinde,

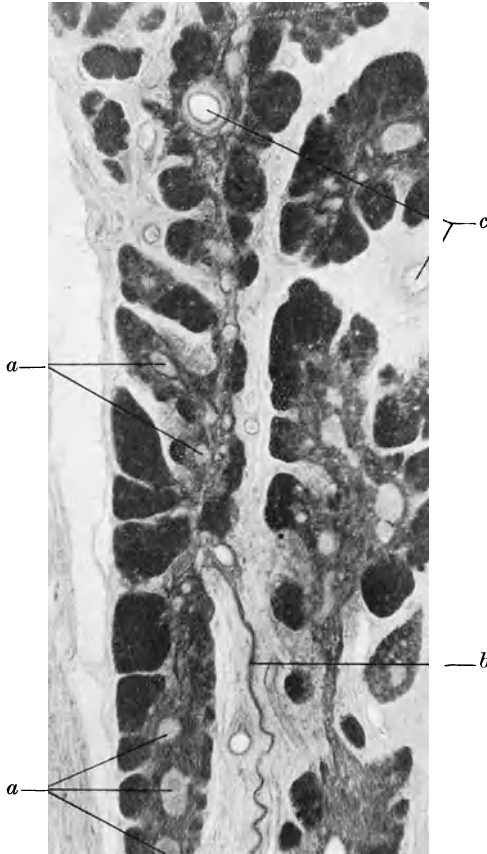


Abb. 453. Thymus, Kind von 14 Monaten. Karmin. Phot. 30  $\times$ . Sammlung Würzburg. Nach den auch hier vertretenen Anschauungen Hammars ist diese Thymus rückgebildet, wahrscheinlich infolge der Krankheit, an der das Kind gestorben ist, vgl. Abb. 452, das von einem gesunden, unter der Geburt zugrunde gegangenen Kinde stammt. *a* Hassalsche Körperchen, *b* ein langer Markstrang, *c* Blutgefäße.

im mikroskopischen Präparat leicht durch die dunklere und hellere Färbung (Kernfärbung) kenntlich (Abb. 452).

Das Mark hängt im ganzen Organ, zum mindesten in den beiden Hälften, die von den beiden Seiten des Schlundbogenapparates stammen, zusammen. Die verbindenden Teile sind die Markstränge (Abb. 452 u. 453). Die Rinde hüllt das Mark also nicht ein, sondern sitzt den Zweigen eines verästelten Systems gleichsam kappenartig auf. Die auf Schnitten sichtbaren isolierten, ganz von Rinde umgebenen Läppchen erklären sich aus der Schnittrichtung.

**209. Feinerer Bau von Mark und Rinde.** Der Unterschied von Mark und Rinde beruht zunächst auf einem verschiedenen Gehalt an den beiden Bestandteilen des Organs, den eingewanderten Zellen und den Resten des Epithelkörpers.

Die ersteren nennen wir die „kleinen Thymuszellen“. Sie sind von Lymphozyten nicht zu unterscheiden, wenn man z. B. die Lymphozyten eines Lymphknotens desselben Individuums mit ihnen vergleicht, wobei eine gleiche Behandlung der verglichenen Präparate die Voraussetzung bildet. Die meisten Untersucher betrachten die kleinen Zellen deshalb als wahre Lymphozyten und rechnen die Thymus deshalb zu den lymphatischen oder lymphoepithelialen Organen.

Die Anschauung, daß die kleinen Zellen aus dem Epithel, das gleich zu besprechende Retikulum aus eingewanderten Teilen bestünde, findet heute weniger Vertreter. Wir haben uns der ersteren Ansicht (Hammars, Maximow) angeschlossen.

Der zweite Bestandteil ist das Thymusretikulum. Es besteht aus verzweigten Zellen, in deren Maschen die kleinen Zellen eingelagert sind. Dieses Netz ist aus dem Epithel, gleichsam durch Auseinanderweichen seiner Zellen, hervorgegangen. Die einzelnen Zellen des Netzes sind protoplasmareich, mit

großen chromatinarmen Kernen versehen, die meist einen Pseudonukleolus zeigen (S. 23). Die Formen der Netzelemente sind sehr mannigfaltig. Teile,

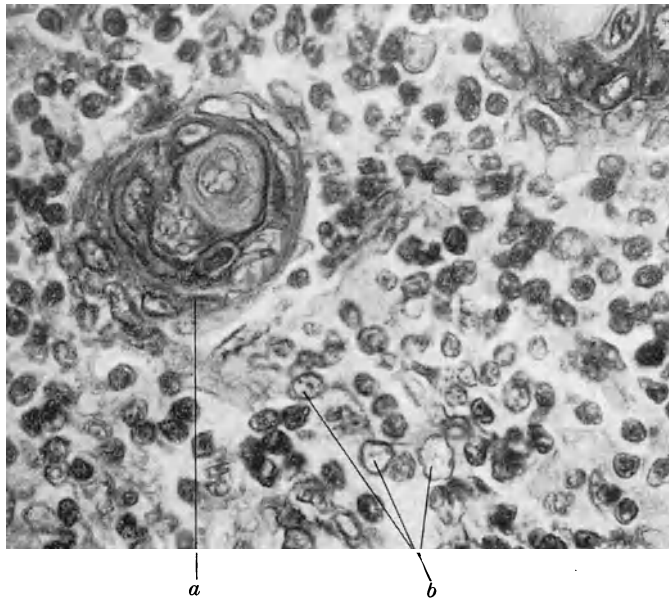


Abb. 454. Thymus, Neugeborenes. Dasselbe Objekt wie 452. Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure. Phot. 780  $\times$ . *a* Hassalsches Körperchen mit gut erhaltenen inneren Zellen, *b* Retikulumzellen, dazwischen kleine Thymuszellen. Man beachte links vom Strich *a* den Zusammenhang des Körperchens mit dem Retikulum.



Abb. 455. Dasselbe wie 454. Phot. 780  $\times$ , ein Teil der Kerne überzeichnet. Hassalsches Körperchen mit zugrunde gegangenen Mittelzellen (dunkel). *a* Retikulumkerne, *b* Kerne kleiner Thymuszellen.

die mit dem mesenchymatischen Retikulum der typischen hämopoetischen Organe große Ähnlichkeit haben, also aus im Schnitt meist dreieckigen Figuren mit schlanken Kernen bestehen, stehen derben Klumpen gegenüber, die aussehen, als wenn zwei Zellen mit breiter Fläche zusammenlägen

und nur nach der anderen Seite in ein Retikulum übergangen. Die Formenmannigfaltigkeit ist außerordentlich und viel größer als in dem Retikulum, z. B. der Milz oder des lymphatischen Gewebes im Lymphknoten.

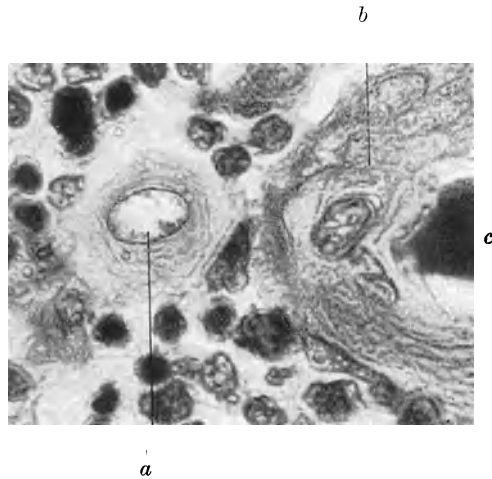


Abb. 456. Dasselbe wie 454. Phot. 1000  $\times$ . *a* Große Markzelle, sog. einzelliges Hassalsches Körperchen (Kern überzeichnet), *b* Hassalsches Körperchen mit völlig zugrunde gegangener Mitte.

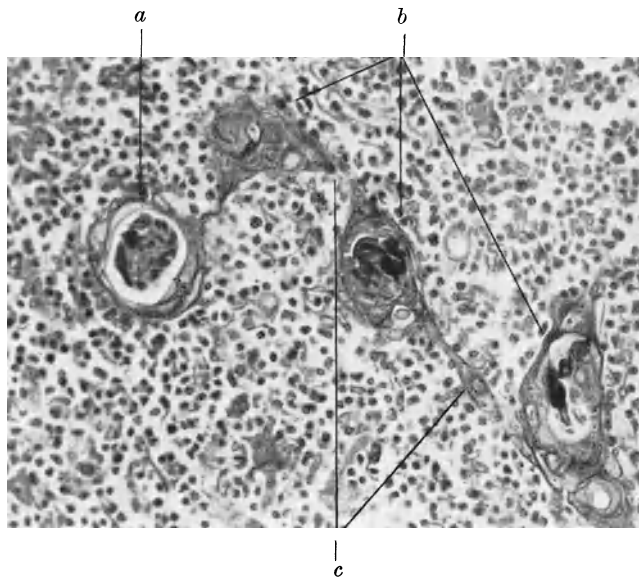


Abb. 457. Kette Hassalscher Körperchen. Objekt wie 454, Eosin-Giemsa. Phot. 300  $\times$ . *a* Hassalsche Körperchen, *b* Verbindungsteile, man beachte die zerfallenen Mitten.

In der Rinde sind die kleinen Zellen dicht an dicht in das Retikulum hineingepackt. Hellere Stellen in der Rinde (Abb. 452) bedeuten Blutgefäße oder Netzzellen.

Im Mark ist das Netz dicht und enthält weit weniger kleine Zellen. Hin und wieder sind dagegen Zellen sichtbar, die isolierte Epithelzellen der ursprünglichen Anlage zu sein scheinen (Markzellen). Es ist jedoch wahrscheinlich,

daß es Netzteile mit nur wenigen Fortsätzen sind, deren keiner im Schnitt getroffen ist; sie werden auch nicht von allen Autoren als etwas Besonderes aufgeführt.

Das Kennzeichen der Thymus sind die Hassalschen Körper (Abb. 454 bis 457). Sie gehen aus dem epithelialen Teil, also dem Retikulum hervor und finden sich bald nach der Ausbildung des bleibenden Gefüges des Organs (3. Monat). Sie sind das Kennzeichen der Marksubstanz, kommen aber

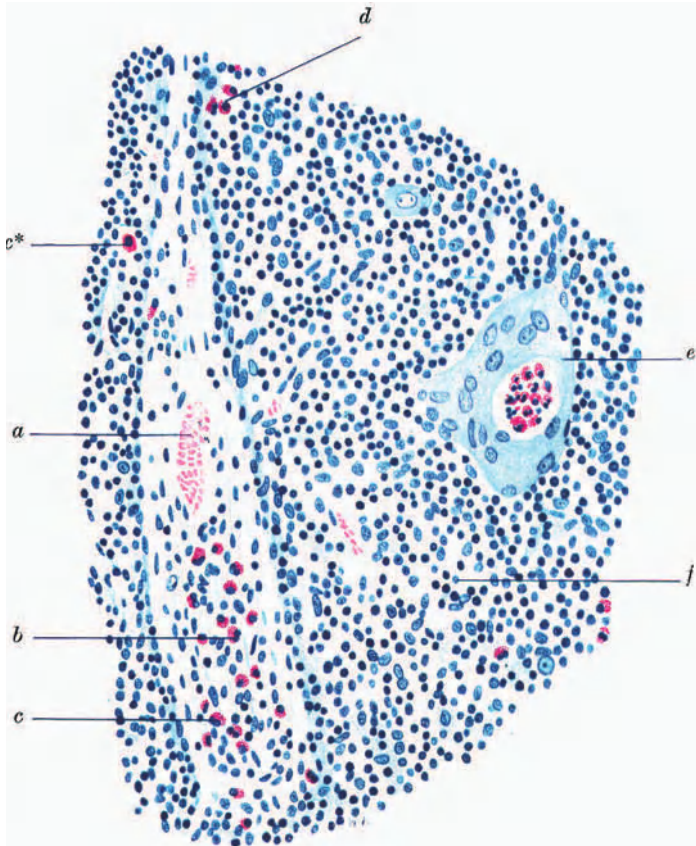


Abb. 458. Thymus vom Neugeborenen, Eosin-Giemsa, Rinde mit *a* Blutgefäß, schräg durchschnitten, in dessen Scheide ein myeloischer Herd mit vorzugsweise Eosinophilen sich findet, *b* fertige Zelle, *c* Myelozyt, *c\** Myelozyt in der Umgebung, auch bei *d* kleine Gruppe, *e* Hassalsches Körperchen mit Hohraum im Innern, darin Eosinophile, *f* Thymusgewebe. Freytag, gez. 350 ×.

zuweilen weit peripher im Läppchen unter dicht gehäuften kleinen Zellen vor. Die Hassalschen Körper sind Verdichtungen des Retikulums. Im einfachsten Falle handelt es sich um Komplexe aus zwei oder drei Zellen, weiterhin findet man unregelmäßige Stränge und Klumpen, ohne daß eine bestimmte Anordnung der Zellen deutlich würde. Das typische Körperchen weist jedoch einen schaligen Bau auf. Die äußeren Zellen unterscheiden sich wenig von dem vorher genannten Körperchen, dann folgen schalenförmige Elemente und im Innern liegen Klumpen und Brocken, Reste zerfallener Zellen, in denen häufig auch kohlensaurer Kalk abgelagert sein soll. Zuweilen



befindet sich im Innern ein Hohlraum<sup>1)</sup>, der dann meistens Leukozyten (auch Eosinophile, Abb. 458, e) enthält. Diese haben wohl jene zerfallenen Reste fortgeschafft (verflüssigt durch extrazelluläre Fermente oder auch unmittelbar aufgefressen). Im übrigen finden sich unter den Hassalschen Körperchen die mannigfachsten Formen und Übergänge.

**210. Blutgefäße und myeloisches Gewebe in der Thymus.** Wenn auch das Thymuslappchen aus einem Epithelkörper hervorgegangen ist und Epithelien für gewöhnlich keine Blutgefäße enthalten, so findet sich doch im Innern des Thymuslappchens ein Blutgefäßnetz. Darin gleicht das Organ also dem typischen endokrinen Organ, das geradezu eine durch Blutgefäße kanalisierte Epithelmasse darstellt (s. später). Die Arterien treten in das Mark ein, an den Stellen, wo die Äste des verzweigten Markraumes sich von dem Verbindungsstrang abgliedern, und keine Rindenkappen tragen. Im Mark liegt ein Netzwerk größerer Gefäße, angeblich ohne eigentliche Kapillaren. Diese bilden ein Maschensystem in der Rinde mit vorwiegend radiär gestellten Maschen und münden in die Interlobularvenen. Auch aus dem Mark laufen kleinere Venen neben den Arterien heraus. Durch die Rinde treten also keine Arterien hindurch; die hier befindlichen Gefäße sind Kapillaren und postkapillare Venen.

In Begleitung der Gefäße tritt auch Bindegewebe in das Thymusparenchym ein; in deren Nähe verbleibt das Bindegewebe und breitet sich nicht im eigentlichen Thymusgewebe aus. Nach den eingehendsten Untersuchungen (Hammar u. a.) ist das Retikulum rein epithelialer Natur, enthält auch keine kollagenen Fasern. Dasselbe zeigen meine Präparate. Das epitheliale Retikulum legt sich den Gefäßen und ihren bindegewebigen Hüllen an und spannt sich zwischen ihnen aus.

In Begleitung der Gefäße findet sich noch beim Neugeborenen myeloisches Gewebe (Abb. 458). Es umgibt in einer sehr dünnen, nur wenige Zellen dicken Schicht vor allem die radiär in der Rinde liegenden postkapillaren ziemlich weiten Venen. Es sind zunächst Herde von Myelozyten, vor allem eosinophilen, aber auch neutrophilen. Man findet sie hin und wieder in Teilung. Die reifen Formen sind ebenfalls vorhanden und alle die früher geschilderten Übergänge (S. 348). Auch erythropoetische Herde sollen vorkommen (von mir nicht beobachtet).

Die myeloischen Herde liegen meist weit peripher in der Rinde, in Verbindung mit den Septen zwischen den Lappchen, seltener erstrecken sie sich ins Mark. Von diesen Herden wandern vor allem reife Eosinophile mit typischen Hantelkernen aus und verbreiten sich im Retikulum, zuweilen sammeln sie sich in Hassalschen Körpern. Auch ihre Larvenformen trifft man mitunter noch in einiger Entfernung von den myeloischen Herden (Abb. 458, c\*). Da alle diese Zellen amöboid beweglich sind und allen möglichen Reizen chemotaktisch nachkriechen, so sind diese Befunde nicht weiter verwunderlich.

Von besonderem Interesse ist das Vorkommen von Plasmazellen. Ich habe solche Zellen, die vollkommen denen aus der Milz oder dem Blute (Abb. 440) desselben Kindes, von dem die hauptsächlich untersuchte Thymus stammte, gleichen, in der Thymus gefunden. Sie lagen aber nicht zwischen den Lymphozyten oder kleinen Thymuszellen, sondern ebenfalls in Nestern neben den Gefäßen, ich habe sogar nur Nester in den Zwickeln gesehen, die durch Einmündung der Rindengefäße in die Septen entstehen.

Nerven treten an die Thymus zahlreich heran und mit den Gefäßen ins Innere. Ihre Endigungen sind unbekannt und es ist vor allem ungewiß, ob es sich nur um eine Innervation der Gefäße oder auch des Thymusparenchyms handelt.

**211. Veränderungen im Organ.** Die Thymus ist eines der veränderlichsten Organe des menschlichen Körpers. Die Zeit ihrer höchsten Entwicklung ist die Jugend, und zwar nimmt sie bis zur Pubertät dauernd an Gewicht zu, von da an ab. Dasselbe gilt höchstwahrscheinlich für jeden ihrer Bestandteile, Rinde, Mark im ganzen und Hassalsche Körperchen<sup>2)</sup>. Von der Pubertät an

<sup>1)</sup> Im Präparat optisch leer, im Leben mit Flüssigkeit (welcher Art?) gefüllt.

<sup>2)</sup> Das Gewicht der Thymus in Prozent des Körpergewichts nimmt allerdings von der Geburt an dauernd ab. Jedoch gilt dies für fast alle Eingeweide (z. B. Leber), später auch für das Gehirn und die Sinnesorgane. Dies hängt mit dem Wachstum des Bewegungsapparates zusammen, vor allem der Gliedmaßen, das dem der übrigen Teile nachfolgt.

erfolgt eine Rückbildung des Organs (Abb. 459), Reste finden sich jedoch noch bei sehr alten Individuen. Dabei durchläuft es folgende Zustände (nach Hammar): 1. Kindertypus mit geringem interstitiellem Bindegewebe und reichlichem Parenchym, in dem die Rinde überwiegt; 2. Pubertätstypus mit breiten Bindegewebszügen, aber ohne sichtliche Reduktion des Parenchyms; 3. Jünglingstypus mit breiten interstitiellen Bindegewebszügen und Reduktion des Par-

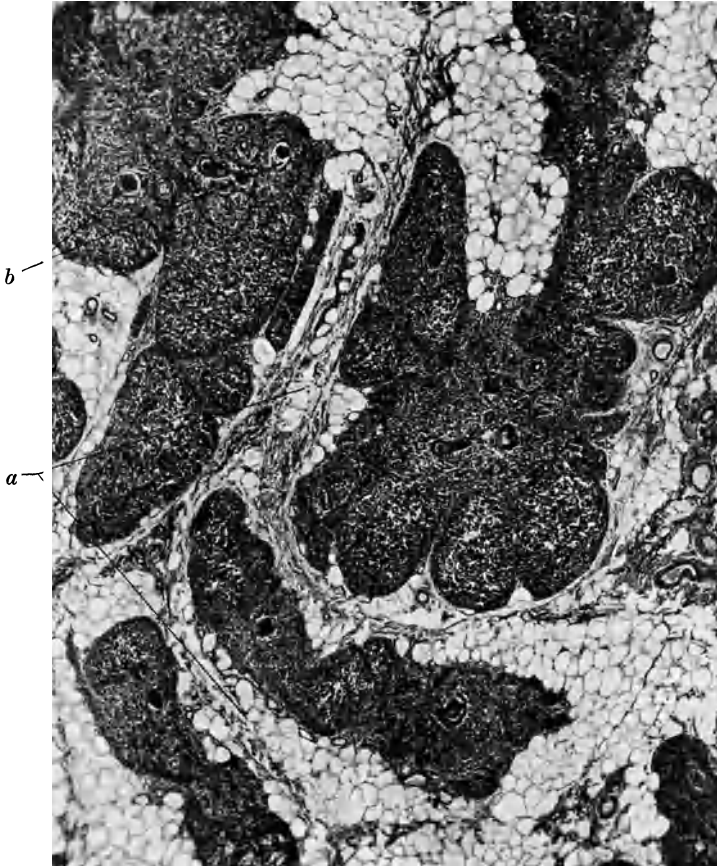


Abb. 459. Thymus von einem ca. 30jähr. gesunden Erwachsenen (Hingerichteter). Präparat von Prof. Heidenhain, Tübingen. Hämatoxylin, Kongokorinth. Phot.  $54\times$ . *a* Bindegewebssepten, *b* Thymusläppchen mit Hassalschen Körperchen (Hinweisungsstriche). Zustand 4 nach Hammar.

enchyms, in dem besonders die Rinde zurücktritt; 4. Mannestypus mit Fett als Zwischengewebe und spärlicher und dünner, aber deutlicher Rinde; 5. Greisentypus mit schmalen streckenweise durchbrochenen Parenchymzügen, Rinde beinahe oder gänzlich verschwunden.

Vor allem geht die Thymus beim Hunger und bei krankhaften Störungen, die eine Unterernährung zur Folge haben, an Größe sehr schnell zurück. Bei an Krankheiten gestorbenen Personen, wie sie die Mehrzahl der zur Untersuchung kommenden Leichen bildet, ist das Organ deshalb regelmäßig ver-

kleinert. Nur durch gewaltsamen Tod aus vollem Leben gerissene Individuen zeigen das normale Verhalten<sup>1)</sup>.

Bei Versuchen an hungernden Tieren zeigte es sich, daß das Organ sehr schnell auf kleine Bruchteile des Gewichtes ( $\frac{1}{30}$  der Parenchymzellen,  $\frac{1}{65}$  des Normalwertes) heruntergeht. Bei wieder einsetzender Ernährung nimmt es noch schneller wieder zu.

Die Rückbildung betrifft vor allem die Rinde. Die kleinen Zellen verschwinden angeblich durch Abwanderung auf dem Wege der Blutgefäße, wobei sie von der Rinde ins Mark übertreten. Gleichzeitig sinkt die Zahl der Kernteilungen gewaltig. Das Organ wird auf diese Weise wieder fast rein epithelial, schließlich degenerieren auch Teile des Retikulums. Die Hassalschen Körper setzen schon früher mit dem Schwund ein. Diese Körper scheinen im Organ überhaupt dauernd in Umbildung zu sein, indem solche Körperchen sich ständig zurück-bilden und neue entstehen (Abb. 454—457).

Diese Vorgänge führen uns zum Schluß noch einmal auf die Funktion der Thymus. Nach Anschauung vieler Autoren ist sie in erster Linie ein lymphozytenbildendes Organ. Eine Vermehrung der kleinen Zellen ist sicher, ihr Verbleib weniger geklärt.

Stimmt diese Ansicht, so deutet sie aufs neue darauf hin, daß die angeblichen „Keimzentren“ der Lymphknötchen keine „Keim“zentren sind. In der Thymus fehlen sie immer. Sie wird aber auch nicht von Lymphe durchspült und liegt nicht unter einer mit der Außenwelt in Verbindung stehenden Epithelgrenze. Ebenso fehlen die „tingiblen Körper“ (S. 356), die toten Zelltrümmer in der Rinde der Thymus, durchaus. Die Ansicht, daß die Keimzentren Entgiftungs- und Abfallplätze im Körper sind (s. S. 356), würde mit all diesen Tatsachen gut übereinstimmen.

Welche Teile die innere Sekretion des Organs vollziehen, ist fast noch unsicherer. Meist werden die Hassalschen Körper damit in Verbindung gebracht.

## Die Schilddrüse.

**212. Entwicklung und Bau des epithelialen Teiles.** Die Schilddrüse (*Glandula thyroidea*) entsteht aus dem Epithel des Mundbodens und bleibt zeitlebens ein epitheliales Organ, das, ebenso wie die großen Drüsen mit Ausführungsgang, von einer bindegewebigen Kapsel umgeben ist, von der aus Septen gröberer und feinerer Art in das Innere des Organs eindringen. So wird die Drüse in gröbere und feinere Läppchen zerlegt (Abb. 460).

Diese Läppchen bestehen aus Gruppen von Drüsenbläschen (Follikel), die die kennzeichnenden Bestandteile des Organs bilden und auf denen dessen besondere innersekretorische Leistung beruht. Es handelt sich um Hohlkörper sehr verschiedener Größe von mikroskopischer Kleinheit bis zu erbsen- und kirschgroßen Blasen. Ihre Wand ist ein einschichtiges kubisches Epithel, das von dem interstitiellen Bindegewebe umgeben ist (Abb. 461). Der Inhalt dieser Bläschen ist das „Kolloid“, ein gequollener, leimähnlicher Körper, an dessen Stelle in der Jugend ein fast flüssiger Inhalt sich findet. Auch die Schilddrüse zeigt also noch nicht den oben geschilderten typisch „endokrinen Bau“, sondern entspricht in der Anordnung ihrer Teile durchaus einer azinösen exokrinen Drüse.

Die Schilddrüse des Menschen weist nach Bau und Größe erhebliche Verschiedenheiten auf. Größere Bläschen sind sehr häufig, die Grenze zu ausgesprochenen krankhaften

<sup>1)</sup> Das normale Verhalten, das der Patholog fast nie zu sehen bekommt, ist als pathologischer Status thymicus (thymico-lymphaticus) beschrieben worden. Da traumatisch (z. B. durch Berührung von Hochspannungsleitungen) Verstorbene fast regelmäßig eben das Normale zeigen, so hat sich sogar die Fabel bilden können, solche Personen mit „Status thymicus“ seien gegen den elektrischen Strom besonders empfindlich.

Formen ist fließend, und was schon als krankhafte Veränderung anzusprechen ist, richtet sich vor allem danach, ob der Träger auf die Schilddrüse zurückführende krankhafte Erscheinungen während des Lebens gehabt hat. In Süddeutschland sind größere Schilddrüsen mit größeren Bläschen auch bei völlig gesunden Individuen nicht selten.

Der Inhalt der Bläschen zeigt am fixierten und entwässerten Präparat Löcher und zackenförmige Schrumpfungen am Rand. Dies sind durch den Wasserentzug entstandene Kunstprodukte, ganz ähnlich wie die Löcher im Schweizerkäse durch Wasserentziehung (Kochsalz) entstehen. Die Epithelien zeigen in lebensfrischem Zustand feine Körnchen in ihrem Innern.

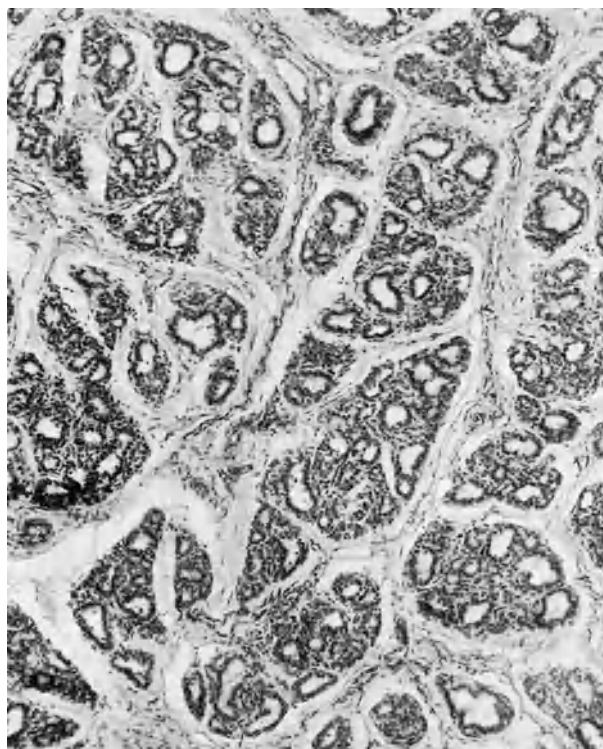


Abb. 460. Schilddrüse vom Neugeborenen. Gliederung in größere und kleinere Läppchen. Phot. 78  $\times$ .

Die Gestalt der Follikel im einzelnen hängt mit der Entwicklung des Organs zusammen. Sie entstehen aus epithelialen Netzen, von denen jede Zelle zu einem Follikel auswächst. Die Entwicklung der einzelnen Bläschen ist noch beim Erwachsenen sehr verschieden weit gediehen, größere und kleinere Follikel, ja auch solche, die nur aus zwei Zellen bestehen, finden sich auch bei alten Individuen. Vielfach hängen die Follikel untereinander durch Epithelbrücken zusammen, und vor allem sind Einschnürungen großer Follikel und verwickeltere Formen dieser Teile zu beobachten.

**213. Gefäße, Nerven.** Das reiche Gefäßnetz der Thyreoidea wird von den vier Schilddrüsenarterien gespeist und verzweigt sich zunächst in den Septen. Die feineren Arterien dringen in die Läppchen ein, und hier zeigen sie eine merkwürdige Umbildung. Unter dem Endothel tritt eine Schicht aus großen

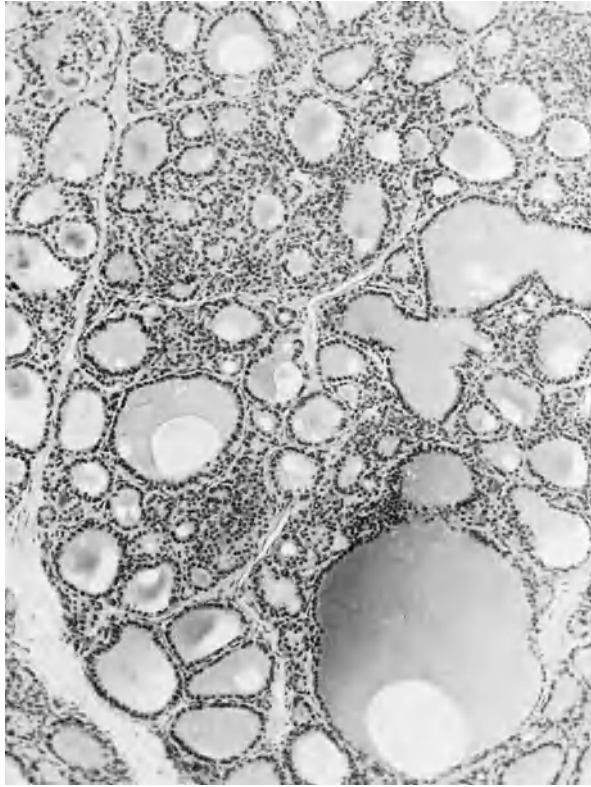


Abb. 461. Schilddrüse vom Erwachsenen. Präparat der Würzburger Sammlung. Hämatox.-Eosin. Phot. 90  $\times$ . Follikel verschiedener Form und Größe, in diesen das Kolloid mit Schrumpfungerscheinungen (helle Löcher).

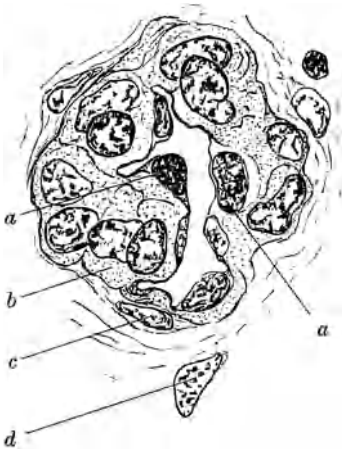


Abb. 462. M. B. Schmidtsche Arterie (Knospenarterie) aus der Schilddrüse vom Erwachsenen. P. gez. *a* Endothel, *b* Zellmasse unter dem Endothel, *c* Muskelzellen, *d* Bindegewebszellkern der Umgebung.

protoplasmatischen Zellen auf (Synzytium?), die die Lichtung des Gefäßes an vielen Stellen einengen. Das Gefäß hat daher den Namen Knospenarterie erhalten (M. B. Schmidt). Es handelt sich jedoch nicht um einzelne Knospen, sondern um eine zusammenhängende Zellscheide unter dem Endothel, die sich vor dem Übergang der Arterien in die Kapillaren findet. Die so ausgestaltete Strecke ist nur kurz und durch zahlreiche Windungen und Verzweigungen ausgezeichnet. Um die Scheide herum finden sich noch einzelne Muskelzellen (Abb. 462). Elastische Netze sind unter dem Endothel und außen auf der Scheide vorhanden. Die größte Ähnlichkeit besitzen diese M. B. Schmidtschen Arterien mit den Hülsen der Milz (S. 375). Wie dort finden sich auch hier Löcher darin, in denen Leukozyten sitzen. Noch ein weiterer Befund sei erwähnt, der vielleicht mit der Tatsache zusammen-

hängt, daß das Endothel der feinen Gefäße in der Schilddrüse zum retikulo-endothelialen Apparat gehört (S. 377). Es handelt sich um „Endozyten“, Zellen, die mit dem Endothel zusammenhängen, verzweigt sind und sich quer durch die Lichtung erstrecken. Ihr Aussehen stimmt mit den S. 377 abgebildeten Endozyten, den Kupfferschen Zellen, der Leber überein.

Nerven sind ebenfalls in der Schilddrüse vorhanden. Ihre Beziehung zu den Drüsenepithelien entspricht wohl dem der Nerven in den exokrinen Drüsen.

### Die Beischilddrüsen, Epithelkörperchen (Glandulae parathyreoideae).

**214. Bau und Entwicklung.** Die Beischilddrüsen — Epithelkörperchen — sind das erste Beispiel unter den endokrinen Organen für das, was wir den

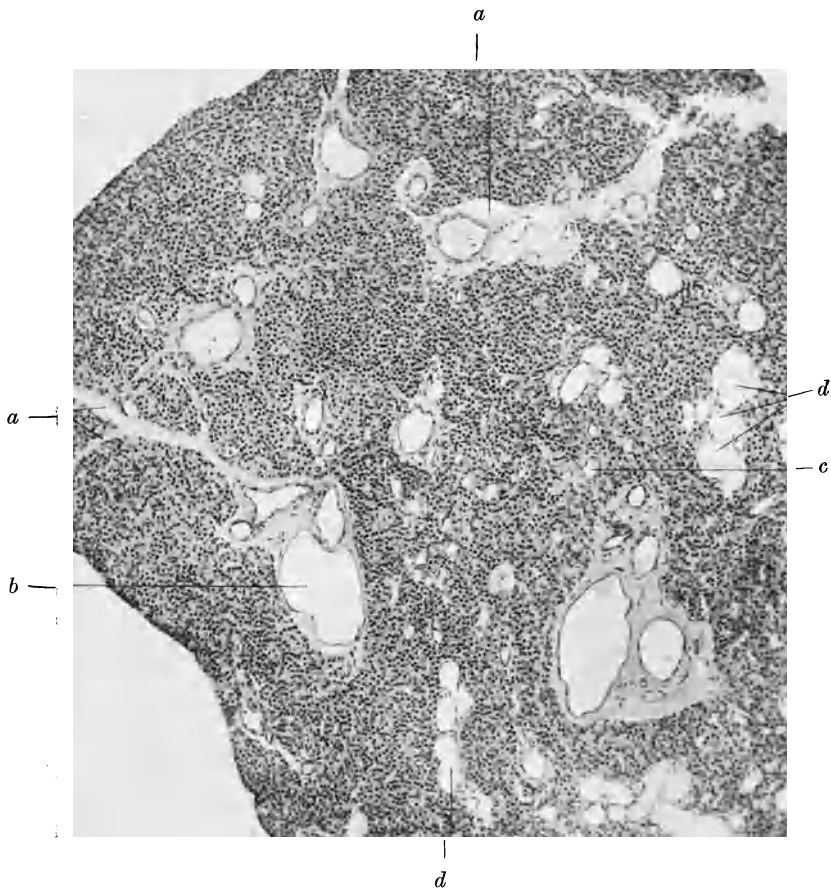


Abb. 463. Nebenschilddrüse, Erwachsener. (Hingerichteter. Injektion des ganzen Körpers mit Formol-Alkohol, daher die weit offenen Gefäße). Hämatoxylin. Phot. 130 ×.  
Übersicht. *a* Septen, *b* Gefäße in diesen, *c* kleines Gefäß im Epithel, *d* Fettzellen.

„endokrinen Bau“ genannt haben. Ein Epithelkörperchen ist eine durch Blutkapillaren zerlegte und kanalisierte Epithelmasse (Abb. 463).

Eine zarte Kapsel umgibt das ganz Organ. Von ihr treten Septen ins Innere, ohne es jedoch in getrennte Lappen und Läppchen zu zerlegen. Diese Septen sind wie immer die Träger der größeren Blutgefäße und Nerven.

Aus diesen Gefäßen treten feinere, nur aus Endothel bestehende Äste in die Epithelmasse ein und bilden hier ein Netzwerk, dem die Epithelzellen überall unmittelbar anliegen (Abb. 464).

Die Zellen der Beischilddrüse sind polyedrisch, am gefärbten Präparat hell, mit deutlichen Zellgrenzen. Kleinere Zellen mit pyknotischem Kern (S. 348) kommen vor. Ferner

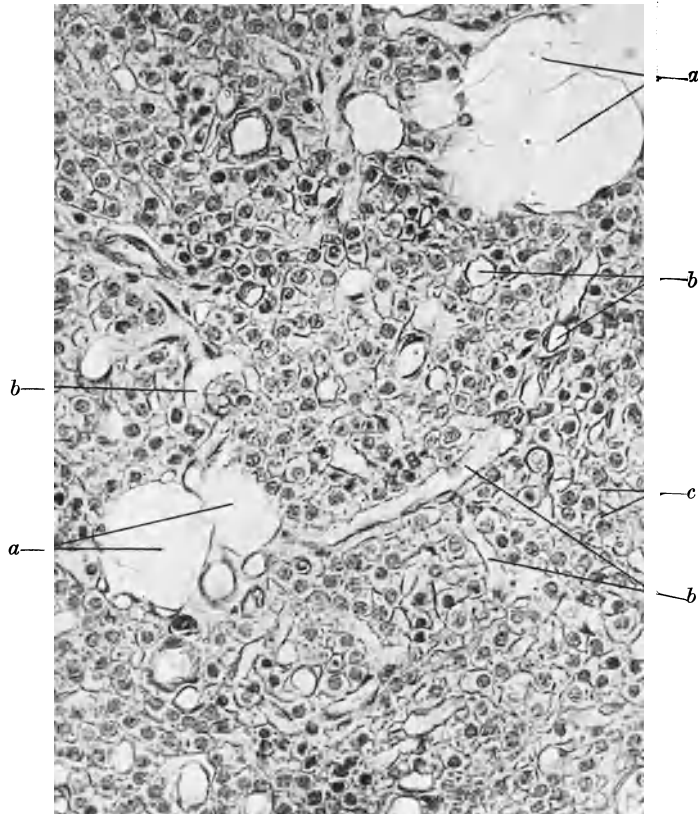


Abb. 464. Dasselbe Objekt wie 463. Phot. 335  $\times$  (keine Überzeichnung). *a* Fettzellen, *b* Gefäße im Epithel, *c* Drüsenzellen.

findet sich Glykogen in den Zellen. Fettzellen sind in Gruppen unmittelbar zwischen die Epithelien eingestreut.

Die Beischilddrüsen entwickeln sich aus dem dorsalen Epithel der 3. und 4. Schlundtasche und lagern sich bei der weiteren Entwicklung der Schilddrüse an. Sie finden sich an deren hinteren Umfang in der Kapsel, in der Nähe der Arteria thyroidea inferior (näheres s. Lehrbuch der Anatomie).

### Die Nebenniere (Paranephros).

**215. Entwicklung und vergleichende Anatomie, allgemeiner Aufbau.** Die den oberen Nierenpolen angelagerten, Nebennieren genannten, innersekreto-

rischen Organe entwickeln sich aus zwei verschiedenen Bestandteilen. Der eine Anteil ist ein epitheliales Organ und entsteht in der Form von Epithelknospen aus dem Zölomepithel nahe den Nierenanlagen, der andere Teil stammt aus dem Nervensystem, genauer von der vertebrealen Ganglienreihe des Sympathikus, die ihrerseits ausgewanderte Teile des Medullarrohres sind,

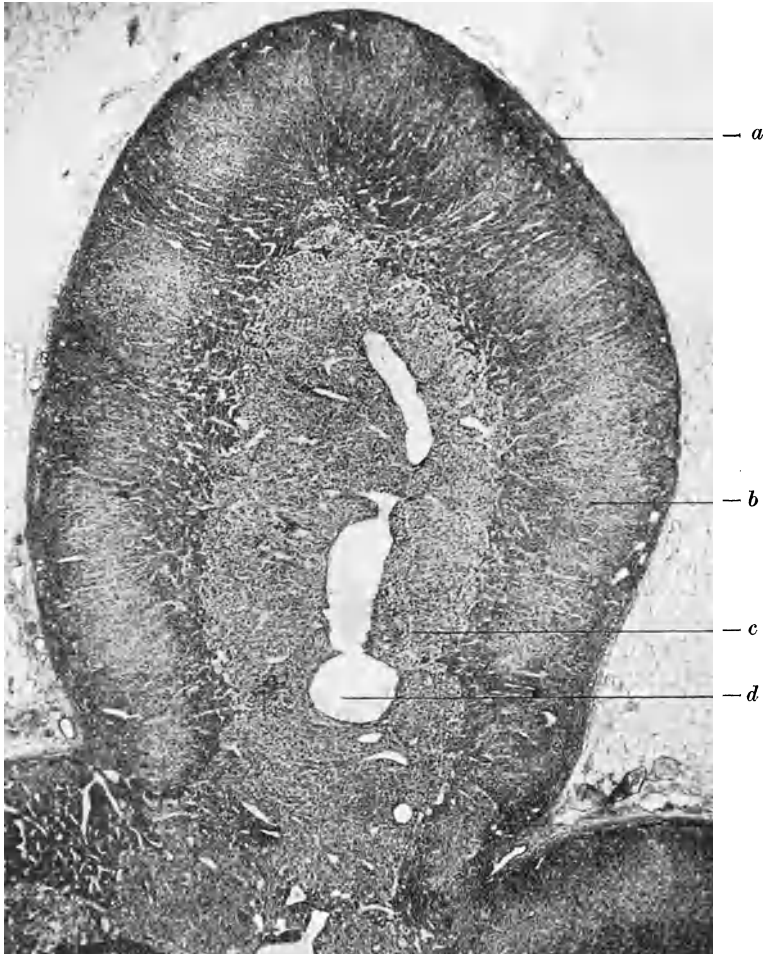


Abb. 465. Nebenniere vom Erwachsenen (Injektionsfixierung, vgl. 463). Übersicht. Phot. 31  $\times$ . Hämatoxylin-Eosin. *a* Kapsel, *b* Rinde, *c* Mark, *d* zentrale Venen, rundherum Fett (Capsula adiposa der Niere).

entspricht also den prävertebralen Ganglien des sympathischen Systems, mit dem zeitlebens enge Beziehungen erhalten bleiben. Bei Fischen sind beide Anteile zeitlebens getrennt und sie werden hier als Interrenalorgan und Adrenalorgane bezeichnet. Diese Bezeichnung ist vielfach auch für die Teile der verschmolzenen Organe der höheren Wirbeltiere üblich. Bei der Nebenniere der Säugetiere und auch des Menschen umschließt der mesodermale Teil, die Rinde, den ektodermalnervösen Teil, das Mark. Das ganze Organ ist von einer bindegewebigen Kapsel umgeben (Abb. 465).



Jedoch kommen Organe von derselben histologischen und anscheinend auch funktionellen Beschaffenheit, wie das Nebennierenmark, verstreut im Stamme vor, die wichtigsten sind die „Karotidenknötchen“ und die „Steißdrüse“, verstreute Teile finden sich im ganzen Bereich der prävertebralen Ganglien (s. Kohn 1903).

In den Lappen der Nebenniere ist Marksubstanz in sehr wechselnder Weise enthalten, manche Lappen enthalten kein Mark. Ferner finden sich im Mark versprengt Rindenteile (sowohl der *Zona reticularis* wie der *Zona fasciculata*) und in der inneren Zone der Rinde kleine Markteile.

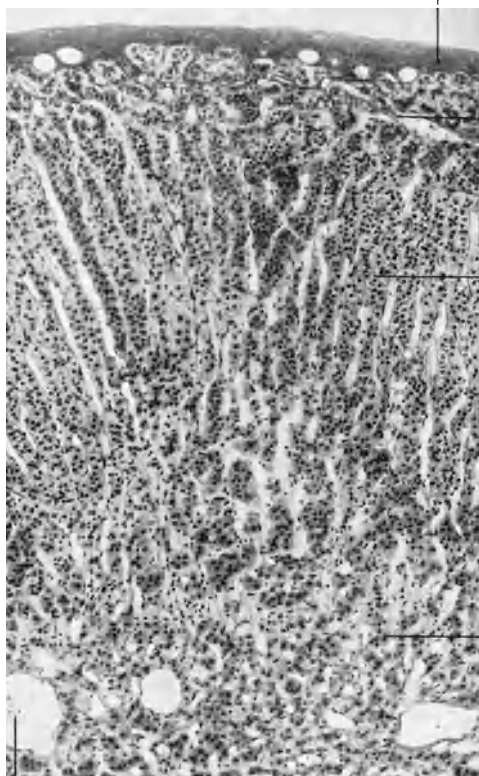


Abb. 466. Wie 465. Hämatoxylin-van Gieson. Phot. 78 $\times$ . *a* Kapsel, *b* *Zona glomerulosa*, *c* *Zona fasciculata*, *d* *Zona reticularis*, *e* zentrale Venen, an dieser Stelle ist kein Mark vorhanden.

**216. Bau der Rinde.** Das Parenchym der Nebennierenrinde besteht aus untereinander zusammenhängenden Zellsträngen, zwischen denen sich Bluträume befinden. So entsteht der typische Bau des endokrinen Organes mit den zwei ineinandergesteckten Netzen, dem soliden der epithelialen Zellen, dem hohlen der kapillaren Bluträume. Diese Teile berühren und umschließen sich aufs innigste von allen Seiten. Die Form der Zellstränge ändert sich von außen nach innen, so daß man drei Zonen unterscheidet (Abb. 466).

Die äußere Zone, *Zona glomerulosa* (Abb. 467), zeigt gewundene Stränge, die hin und wieder eine drüsenschlauchartige Anordnung zeigen. Die Zellen sind mehr länglich, mit großen ovalen Kernen und kleinem Zelleib, der keine besonderen Kennzeichen bietet. Die Längsachse der Zellen steht quer im Strang. Öfters findet man auch zu dieser Zone gehörige Zellstränge in der Kapsel. Die *Zona fasciculata* (Abb. 468), die mittlere und dickste, zeigt gerade Balken, die radiär

im Organ verlaufen. In ihren Zellen sind Lipide angehäuft, die zahlreiche, ziemlich große Tröpfchen bilden. Im Präparat, das mit fettlösenden Mitteln (Xylol, Chloroform usw.) behandelt wurde, sind sie aufgelöst, so daß an ihrer Stelle Hohlräume mit einem Wabenwerk des fixierten Protoplasmas zu sehen sind. Die Einlagerung des Lipoids wechselt an verschiedenen Stellen, so daß sich auch an den entfetteten Präparaten dadurch kennzeichnende Bilder ergeben (Abb. 465).

Die Lipide der Nebennierenrinde bestehen z. T. aus Cholesterin und dessen Verbindungen. Diese Körper bilden beim Erkalten doppelbrechende Nadeln und sind dadurch von Neutralfetten (nicht von Fettsäuren) verschieden. Die Speicherung und vielleicht

Bildung oder Verarbeitung dieser Körper gehört zu den wichtigsten Funktionen der Nebennierenrinde. Lipoide finden sich, wenn auch weniger reichlich, auch in den beiden anderen Zonen.

Die innere Zone, *Zona reticularis* (Abb. 469), zeigt ein enges Netzwerk mit rundlichen Bluträumen dazwischen. Die Zellen sind groß, trüb, wie typische

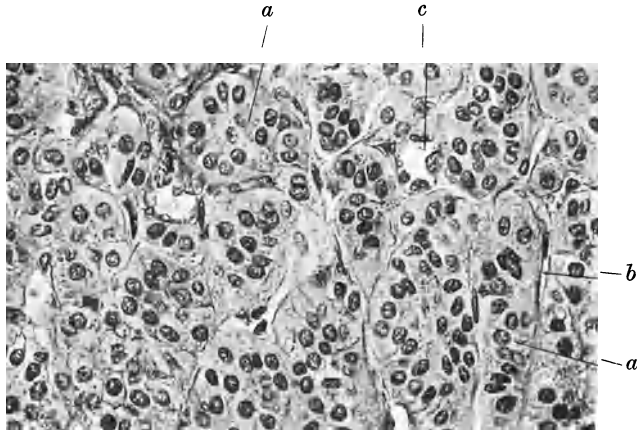


Abb. 467. Wie 465. Gallein-Anilinblau, *Zona glomerulosa*. Phot. 340 ×. *a* Zellstränge, *b* Bluträume, *c* dasselbe mit vorspringenden Endothelien.

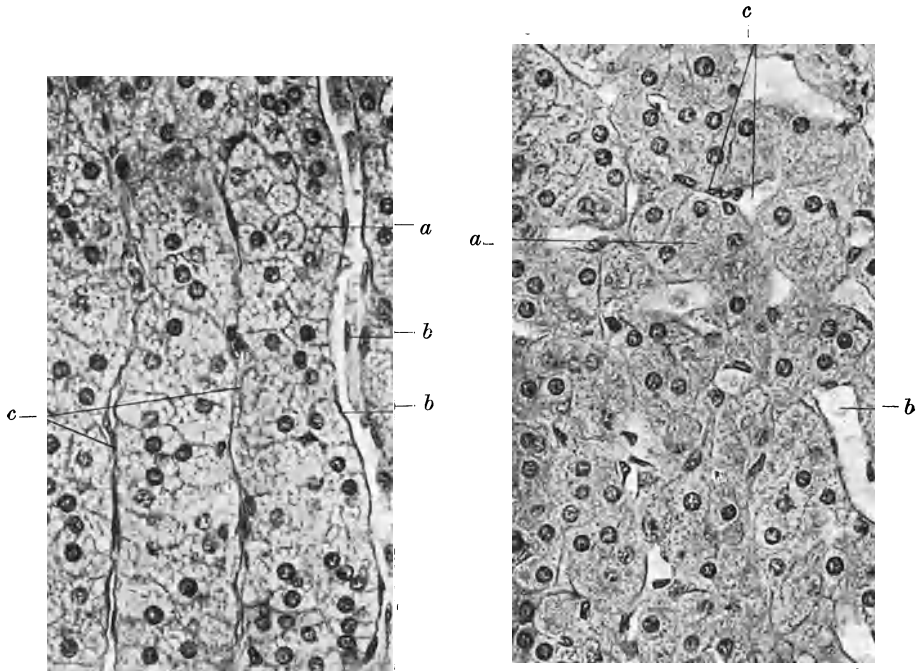


Abb. 468. Wie 465. Gallein-Anilinblau. *Zona fasciculata*. Phot. 340 ×. *a* Zellstränge mit Lipoidtröpfchen (helle Hohlräume), *b* Endothel eines weit klaffenden Blutraumes, *c* zusammengefallene Bluträume, scheinbares interstitielles Gewebe.

Abb. 469. Dasselbe wie 465. Gallein-Anilinblau. *Zona reticularis*. Phot. 340 ×. *a* Zellstränge, *b* Blutraum, *c* dasselbe, teilweise im Flachschnitt.

Drüsenzellen und enthalten je weiter nach innen desto mehr Pigment. Daher rührt die braune Zeichnung des Schnittes der Nebenniere.

Ein bindegewebiges Stroma zwischen den Parenchymsträngen besitzt die Nebennierenrinde in der ausgedehntesten Zone, der *Zona fasciculata*, nicht. Nur zwischen die Knäuel der *Zona glomerulosa* schieben sich einige Bindegewebsbündel ein, und ebenso dringen vom Mark aus einige Fasern in die *Zona reticularis* ein. Der Hauptteil, die *Zona fasciculata*, ist frei von Bindegewebe, und auch in den anderen Zonen liegt fast überall das Endothel der Bluträume auf den Zellsträngen des Epithels. Diese Bluträume klaffen in der *Zona reticularis* immer, gerade wie in den Leberläppchen, in den übrigen Schichten fallen sie ohne besondere Maßnahmen bei der Präparation zusammen, so daß

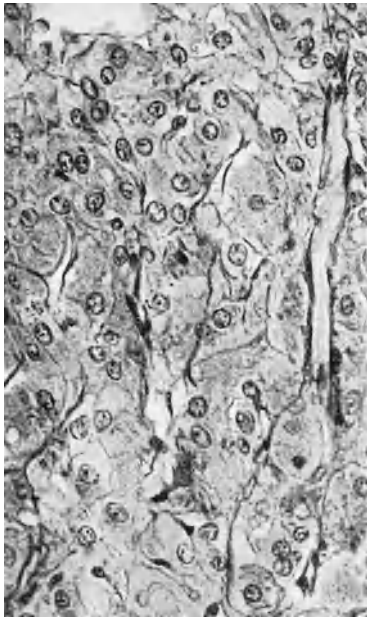


Abb. 470. Dasselbe wie 465. Gallein-Anilinblau. Mark. Phot. 340  $\times$ . Zellstränge und Bluträume.

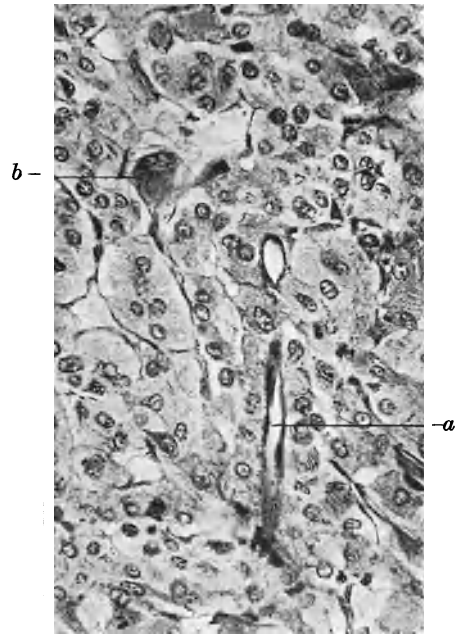


Abb. 471. Dasselbe wie 465. Gallein-Toluidinblau. Mark. Phot. 340  $\times$ . *a* Blutraum, umgeben von Markzellen (Drüenschlauchbild), *b* Ganglienzelle.

die Faszikel der Mittelzone dann durch dünne Zwischengewebslagen getrennt erscheinen (Abb. 468). Dies sind aber nur die Wandungen der kollabierten Bluträume.

Ob die verschiedenen Zonen der Nebennierenrinde verschiedene innersekretorische Leistungen vollziehen, ist nicht bekannt, man kennt nur die verschiedene Lipoidspeicherung. Bei einigen Tieren mit jahreszeitlicher Brunstperiode (Maulwurf) zeigt sich eine mit dem Geschlechtszyklus einhergehende Zu- und Abnahme der Nebennierenrinde. Überhaupt steht dieses Organ in besonderem Funktionszusammenhang mit den Geschlechtsdrüsen. Dies gilt auch für den Menschen; bei Individuen mit Mißbildungen oder gestörter Funktion der Sexualorgane und der Sexualcharaktere des Körpers überhaupt werden häufig Störungen der Nebennierenrinde gefunden (pluriglanduläre Funktionen und Störungen).

**217. Bau des Marks.** Die Zellen des Nebennierenmarks bilden Stränge und Gruppen, die von der *Zona reticularis* der Rinde nicht so sehr verschieden sind. Auch hier sind Bluträume zwischen diesen Strängen ausgebreitet und oft von

den Markzellen umgeben, wie die Lichtung einer exokrinen Drüse von den Drüsenzellen (Abb. 470). Wie schon erwähnt, finden sich verhältnismäßig reichlich Bindegewebsbündel dazwischen. Man nennt diese Markzellen **chromaffine Zellen** oder **Phäochromozyten**, deshalb, weil sie sich nach Behandlung mit chromsauren Salzen braun gefärbt zeigen. Hieran werden sie auch außerhalb des Nebennierenmarkes erkannt.

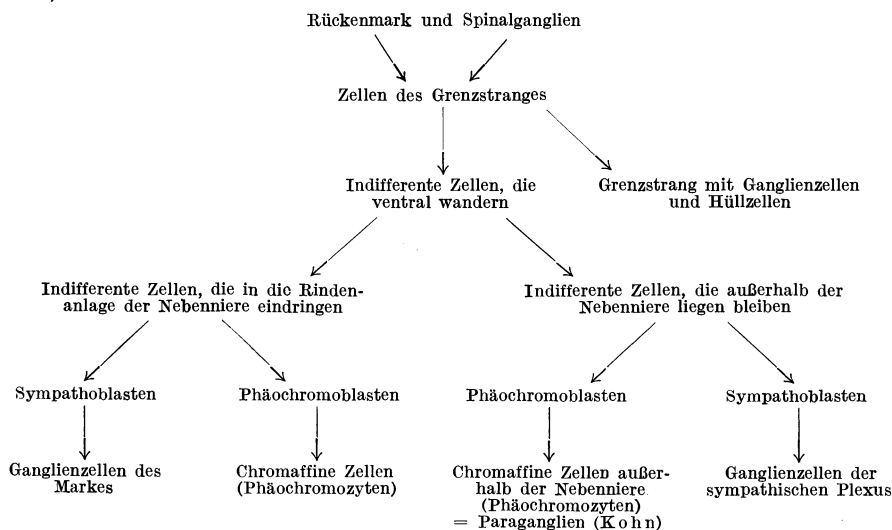
Die Form dieser Zellen wird durch Fixierungsmittel leicht verändert. Sie erscheinen dann verästelt und sternförmig (ähnlich den Knorpelzellen). Das einzige Mittel, ihre polyedrische drüsenzellähnliche Form zu erhalten, ist, das Organ mit dem Fixierungsmittel durchzuspielen (Präp. der Abb. 465—472).

Neben den chromaffinen Zellen finden sich **multipolare Ganglienzellen** im Mark (Abb. 461). Sie liegen einzeln oder in Gruppen.

Die in den Lehrbüchern befindlichen Abbildungen des Nebennierenmarks und der darin befindlichen Ganglienzellen sind zuweilen recht zweifelhaft. Das sicherste Kennzeichen, um die Ganglienzellen von deformierten chromaffinen Zellen zu unterscheiden, sind Methoden, die die Nißschollen erkennen lassen (s. Nervensystem). Dunklere Färbung allein ist nicht entscheidend, es färben sich zuweilen einzelne Markzellen anders wie die der Umgebung (vgl. Hypophyse). Im ganzen sind die Zellen des Markes ausgesprochen basophil.

Eine der Funktionen des Markes ist die Bildung des Adrenalins (näheres s. Lehrbücher der Physiologie).

Einen Stammbaum der Zellen des Markes gibt das folgende Schema (nach Hett).



**218. Blutgefäße und Nerven.** Die Zellstränge der Rinde sind eingebettet in ein Maschenwerk kapillarer Bluträume, und ebenso ist das Mark wie ein Schwamm von ebensolchen Blutgefäßen durchzogen. Beide hängen unmittelbar an der Grenze von Rinde und Mark zusammen.

Dieses System wird gespeist von der Rinde aus, in die zahlreiche kleine Arterien von der Kapsel aus eintreten. Dabei verlieren sie unmittelbar unter der Kapsel ihre Muskulatur, so daß man im Parenchym nur kapillare, d. h. allein von Endothel ausgekleidete Räume findet (Abb. 467—469). Zwischen den äußeren Knäueln der Zona glomerulosa liegen anscheinend besondere, allerdings sehr kurze Übergangsstrecken mit — auch bei ziemlich gedehnten Gefäßen — ins Mark vorspringenden Endothelzellen.

Große Arterien dringen in das Mark, oder, wo dieses fehlt, in das Zentrum des Lappens. Hier finden sich auch die großen Venen, die stets klaffend angetroffen werden und streckenweise starke Mukelbündel besitzen. In sie münden die Bluträume des Markes oder der Rinde ganz ähnlich wie die der Leber in die Vena centralis des Läppchens (s. unter „Leber“).

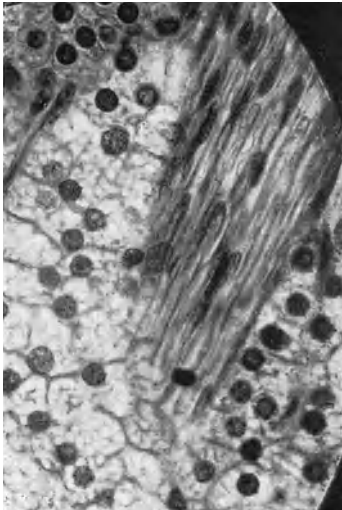


Abb. 472. Wie 465. Hämatoxylin. Rinde. Phot. 440  $\times$ . Markloser Nerv unmittelbar im Parenchym.

Die in das Innere dringenden großen Arterien verzweigen sich sehr schnell und gehen in kapillare Bluträume über, da man Arterienäste im Innern nirgends zu sehen bekommt. Wie im einzelnen in diesem schwammartigen Blutkanalsystem der Kreislauf vor sich geht, bedarf noch genauerer Feststellung.

Das Nebennierenmark ist ein Teil des sympathischen Nervensystems. Dicke Bündel meist markloser Nerven laufen in das Mark hinein, oft mitten durch die Rinde, wo sie völlig frei ohne Zwischengewebe zwischen die Epithelstränge gelagert sind (Abb. 472). Die Fasern enden teils an chromaffinen Zellen, teils an den Ganglienzellen, von denen aus dann wohl ein weiteres Neuron an die chromaffinen Zellen geht.

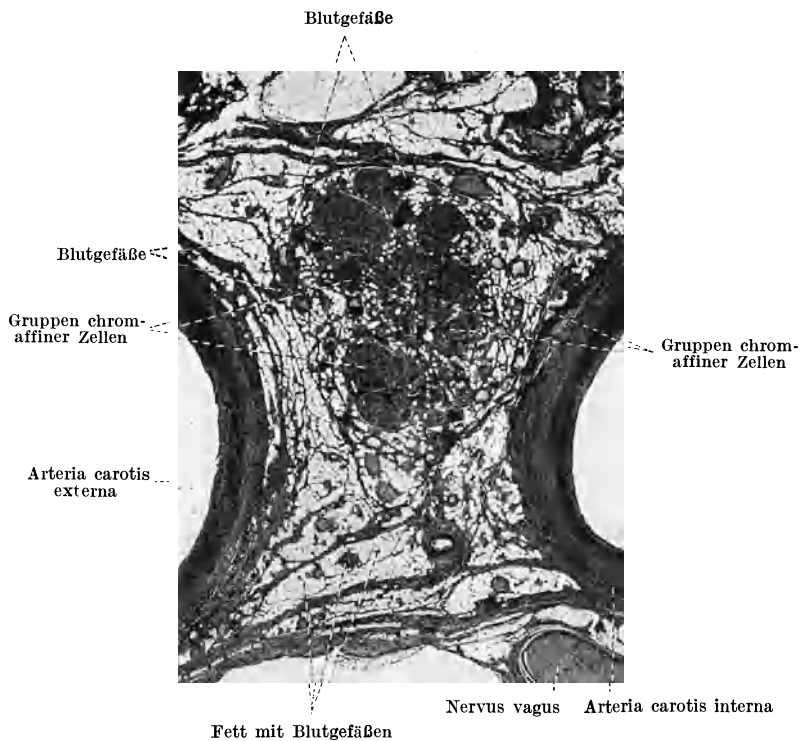


Abb. 473. Karotidenknötchen, vom Hingerichteten, Übersichtsbild. (Aus Braus: Anatomie, Bd. 2.)

Auch in die Rinde dringen zahlreiche feine Nerven ein und enden mit Schlingen in den Zellen, nicht anders wie bei anderen Drüsen (Dogiel).

**219. Chromaffine Organe.** Organe vom Bau des Nebennierenmarkes, also aus chromaffinen Zellen, Ganglienzellen, Nerven und Bluträumen bestehend, finden sich verstreut noch an anderen Stellen des Körpers (Einzelheiten s. Lehrbücher der Anatomie). Die wichtigsten sind die Karotisdrüsen oder -knötchen an der Teilungsstelle der Carotis communis und die Steißknötchen (Abb. 473). Ihre Funktion ist dieselbe wie die des Nebennierenmarkes; alle diese Organe sind verstreute Teile eines Organes oder Organsystems (Paraganglien, Kohn).

### Der Hirnanhang (Hypophyse).

**220. Entwicklung, allgemeiner Aufbau.** Wie die Nebenniere entsteht auch die Hypophyse aus zwei Teilen verschiedener embryonaler Herkunft, der eine

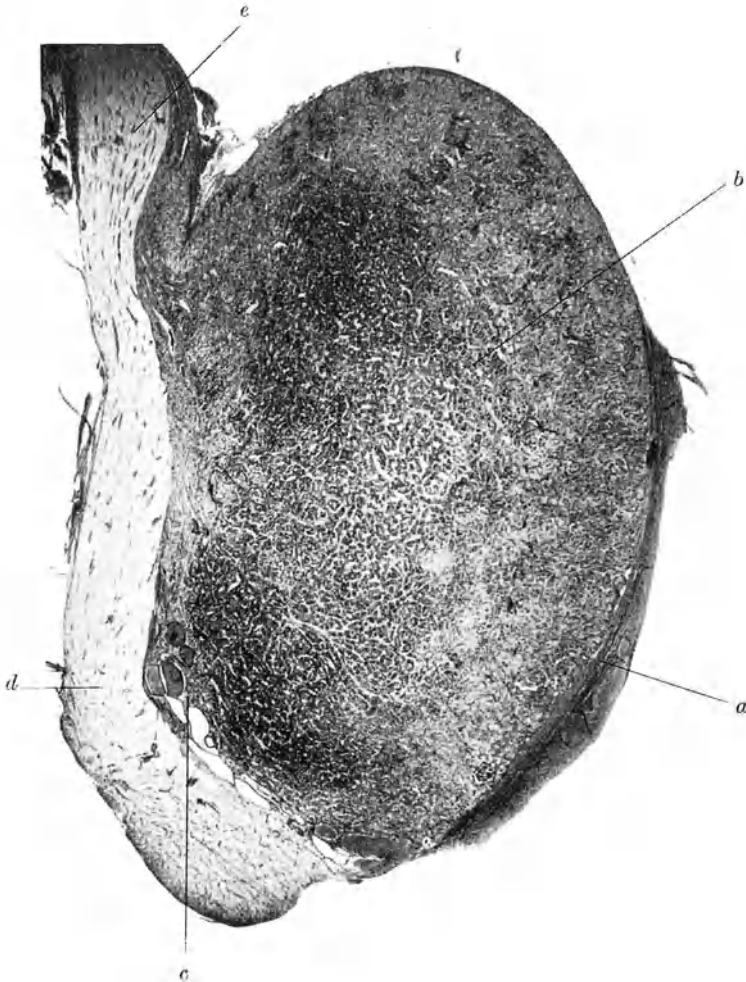


Abb. 474. Hypophyse vom Erwachsenen (Hingerichteter). Präparat von Prof. Heidenhain, Tübingen. Azokarmin-Mallory. Phot. 19 ×. *a* Kapsel, *b* Vorderlappen, *c* Zwischenlappen, *d* Hinterlappen, *e* Stiel zum Infundibulum.

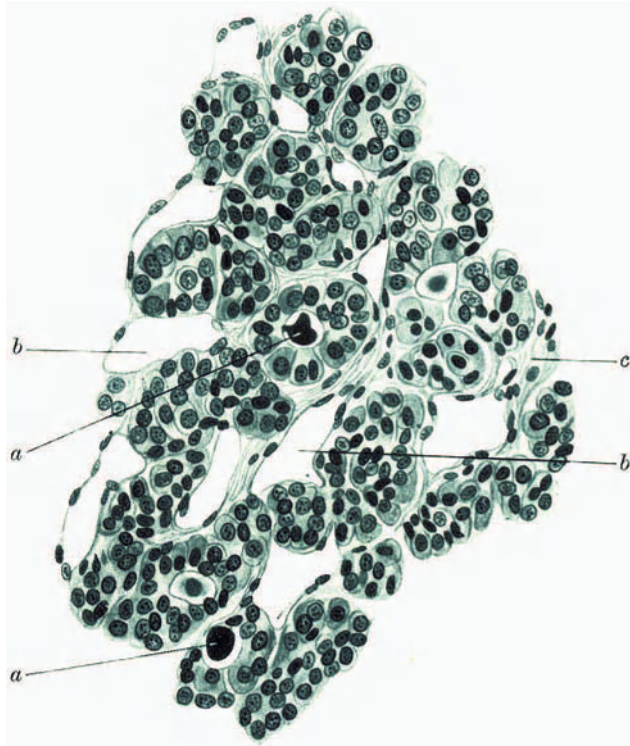


Abb. 475. Hypophyse. Erwachsener. Vorderlappen. Toluidinblau. Freytag, gez.  $340\times$ .  
Zellstränge, z. T. mit *a* Kolloid im Innern, *b* Bluträume, *c* dasselbe, Flachschnitt.

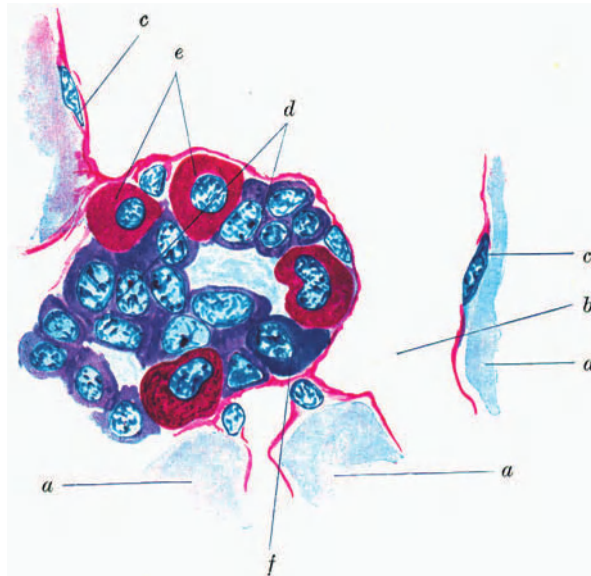


Abb. 476. Hypophyse. Neugeborenes. Vorderlappen. Eosin-Toluidinblau. P. gez.  $960\times$ .  
*a* Zellstränge, der mittlere ausgezeichnet, *b* Bluträume, *c* deren Endothel, *d* Hauptzellen,  
*e* azidophile, *f* basophile Nebenzellen.



Teil entstammt dem Dach der Mundhöhle, und zwar ihrem ektodermalen Teil vor der Rachenmembran (Rathkesche Tasche), der andere Teil wiederum dem Nervensystem und zwar dem Boden des Zwischenhirns, Infundibulum. Beide Teile bleiben zeitlebens deutlich getrennt und bilden die beiden Lappen, den Vorder- und Hinterlappen der Hypophyse.

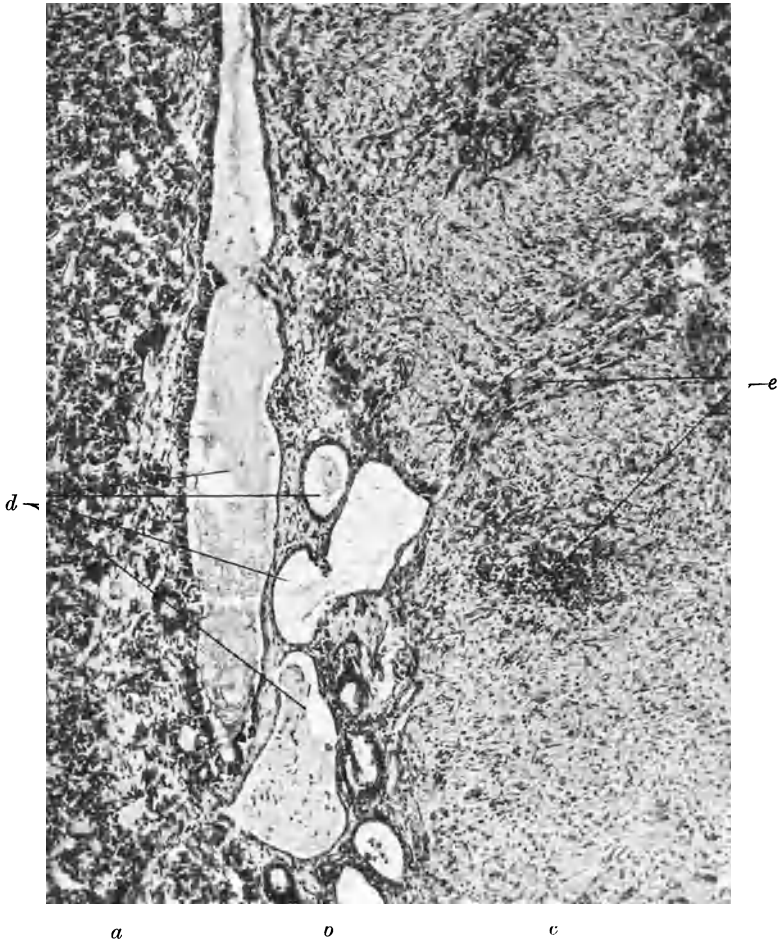


Abb. 477. Hypophyse. Erwachsener. Zwischenlappen. Hämatoxylin. Phot. 93  $\times$ .  
*a* Vorder-, *b* Zwischen-, *c* Hinterlappen, *d* Follikel des Zwischenlappens, *e* Pigmentzelle des Hinterlappens.

Der Vorderlappen ist ein epitheliales Organ und zeigt den typischen Bau endokriner Organe, netzförmig verbundene Zellstränge, die mit Blutgefäßen in inniger Berührung stehen. Von diesem Teil ist die Funktion als innersekretorisches Organ genauer bekannt, sein Inkret ist bei der Regulation des Körperwachstums beteiligt, greift aber auch in die Tätigkeit der glatten Muskulatur ein und in die Bildung der Geschlechtsorgane und ihre Funktionen während der Schwangerschaft.

Der Hinterlappen besteht aus Neuroglia (näheres s. Nervensystem), einem aus dem Material des Medullarrohres sich entwickelnden Gewebe, das



auch den übrigen Teilen des Nervensystems als Begleit- und Stützgewebe des eigentlichen Nervenapparates zukommt, in der Hypophyse aber isoliert, in anscheinend besonderer und eigenartiger Funktion sich findet. Die Bedeutung des Hinterlappens für innersekretorische Funktionen ist zweifellos, jedoch weniger genau bekannt als die des Vorderlappens.

Als Zwischenlappen werden die Teile des Vorderlappens bezeichnet, mittels deren dieser mit dem Hinterlappen in Berührung und Verbindung steht. Vielleicht entspricht die besondere Gestaltung dieser Teile einer besonderen Leistung (Abb. 474).

**221. Feinerer Bau des Vorderlappens (einschließlich des Zwischenlappens).** Die epithelialen Teile des Vorderlappens sind nicht in allen Teilen der Drüse

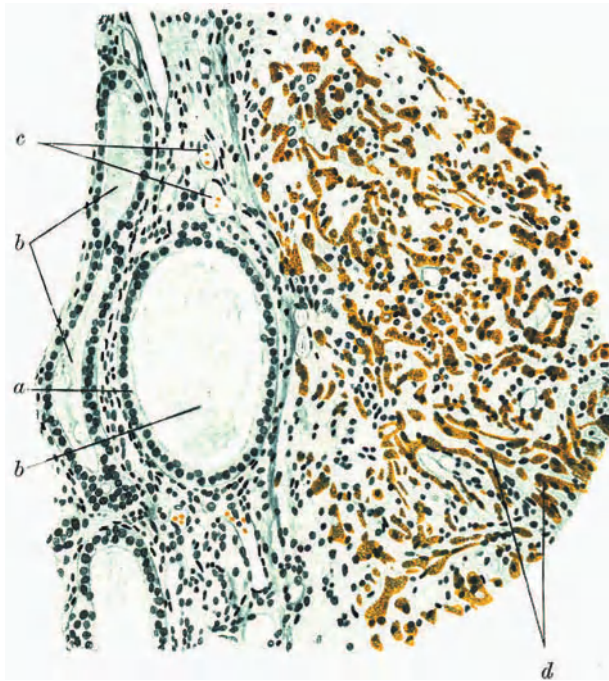


Abb. 478. Hypophyse. Erwachsener. Hinterlappen. Hämatoxylin. Freytag, gez.  $200\times$ . *a* Epithel eines kleineren Follikels des Zwischenlappens, *b* Kolloid darin, *c* Blutgefäße, Erythrozyten, schematisiert gelblich darin, *d* Pigmentzellen des Hinterlappens (Naturfarbe).

gleich gebaut. Im Innern überwiegen die Epithelstränge mit ziemlich regelmäßig angeordneten Zellen, denen das Endothel der Bluträume unmittelbar anliegt und in deren Begleitung sich nur sehr wenig Bindegewebe findet. In den peripheren vorderen und seitlichen Teilen ist das Bindegewebe reichlicher, sind die Stränge anscheinend stärker geknäult, zeigen drüsenschlauchähnliche Anordnung und Hohlräume, die mit homogener, gallertiger Masse gefüllt sind, die angeblich dem Kolloid der Schilddrüse gleich und auch so bezeichnet wird (Abb. 475).

Man unterscheidet in den epithelialen Strängen verschiedene Zellarten, vor allem nach ihrem Verhalten bei Färbungen. Die Grundlage des Stranges bilden dichtgedrängte Zellen mit großem Kern und kleinem Zelleib ohne deutliche Zellgrenzen, die sich nur wenig färben, Hauptzellen. Dazwischen liegen größere, deutlich umgrenzte, sich stark

färbende Zellen<sup>1)</sup>, basophile und azidophile Nebenzellen, in denen mit verschiedenen Methoden auch Körnchen darstellbar sind. Es ist zweifelhaft, wie weit diese Zellbilder des gefärbten Präparates Funktionszustände darstellen, und wie weit die Zellformen auseinander hervorgehen (Abb. 476).

In der Schwangerschaft werden die Hauptzellen größer und zahlreicher, solche Zellen heißen Schwangerschaftszellen (Erdmann).

Die epithelialen Teile des Zwischenlappens bilden große Hohlräume (Follikel) sehr wechselnder Gestalt (Abb. 477). Sehr häufig reicht ein langer platter Kanal weit am Hinterlappen gegen das Infundibulum zu in die Höhe. Diese großen Räume sind anscheinend mit Flüssigkeit gefüllt, die bei der Fixation nur wenige Gerinnsel hinterläßt. Die kleineren Hohlräume enthalten Kolloid, das ebenfalls mit dem der Schilddrüse große Ähnlichkeit besitzt. Die epitheliale Wand dieser Hohlräume wechselt sehr, meist ist sie einschichtig, oft aber mehrschichtig oder mehrreihig (S. 134), und dies beobachtet man zuweilen an ein und demselben Hohlraum. Vielleicht hängt die Form des Epithels mit dem Füllungszustand des Bläschens zusammen. Im Zwischenlappen ist das Zwischengewebe reichlich.

Die im Rachendach stehengebliebenen Teile des Hypophysenvorderlappens besitzen den Bau des Vorderlappens.

**222. Hinterlappen.** Die Neuroglia, aus der der Hinterlappen besteht, zeigt hauptsächlich spindelförmige und nur wenig verzweigte Zellen. Besonders in der Nähe des Zwischenlappens enthalten diese Zellen ein bräunliches oder gelbgrünes Pigment, mit dem sie oft ganz vollgestopft sind. In Begleitung der Blutgefäße findet sich auch Bindegewebe, und an der Grenze gegen den Zwischenlappen liegen Zellnester, die diesem letzteren entstammen (Abb. 478).

## Spezifisch innersekretorische Teile in Organen anderer Funktionen.

**223. Die Pankreasinseln.** Im Pankreas finden sich besondere Organe, die nur innersekretorische Funktionen haben. Wenn auch durchaus wahrscheinlich ist, daß das eigentliche Drüsengewebe des Pankreas keineswegs nur den Bauchspeichel absondert, so ist doch sicher, daß die „Langerhansschen Inseln“ nur Inkrete produzieren und durch das Blut und die Lymphe abführen. Es handelt sich um Zellstränge (Abb. 479), die in der uns nunmehr geläufigen Weise von Bluträumen durchsetzt werden. Sie erscheinen am gefärbten Präparat heller als das Drüsengewebe. Eine Abgrenzung gegen dieses durch Bindegewebe besteht beim Menschen nicht, vielmehr erscheinen zuweilen Verbindungen zwischen den Zellsträngen der Inseln und unregelmäßigen Teilen des Drüsengewebes. Beide entstammen auch derselben embryonalen, vom Darmepithel sich ableitenden Anlage. Näheres über das Pankreas wird bei den Darmdrüsen behandelt.

**224. Geschlechtsorgane, Zirbel.** Wir haben schon mehrfach erwähnt, daß die Geschlechtsdrüsen bei den Wirbeltieren das ganze Geschöpf zum Geschlechtswesen machen. Der Weg dazu ist die innere Sekretion. Wahrscheinlich ist es, daß das die Keimzellen liefernde Epithel selbst diese Inkrete produziert; ob die Keimzellen und ihre Vorstufen oder die diese begleitenden Stütz- und Hüllzellen das Inkret liefern, ist nicht ausgemacht. Die Annahme, daß in den Zwischenzellen, die zwischen den Tubulis und Follikeln im Bindegewebe (Stroma)

<sup>1)</sup> Chromophobe und chromophile Zellen, dies bezieht sich nur auf Färbungen, hat mit Chromaffinen (sich durch  $\text{Cr}_2\text{O}_3$  färbenden) Zellen nichts zu tun; gibt nur zu Verwechslungen Anlaß, ist entbehrlich und deshalb vermeidbar.

sich finden, ein besonders innersekretorisches Organ vorliege (AnceI, Bouin, Steinach), ist wohl nicht richtig.

Weiterhin entsteht im Zyklus der Eibildung aus dem nach Ausstoßung des Eies übrigbleibenden Follikel­epithel ein innersekretorisches Organ von

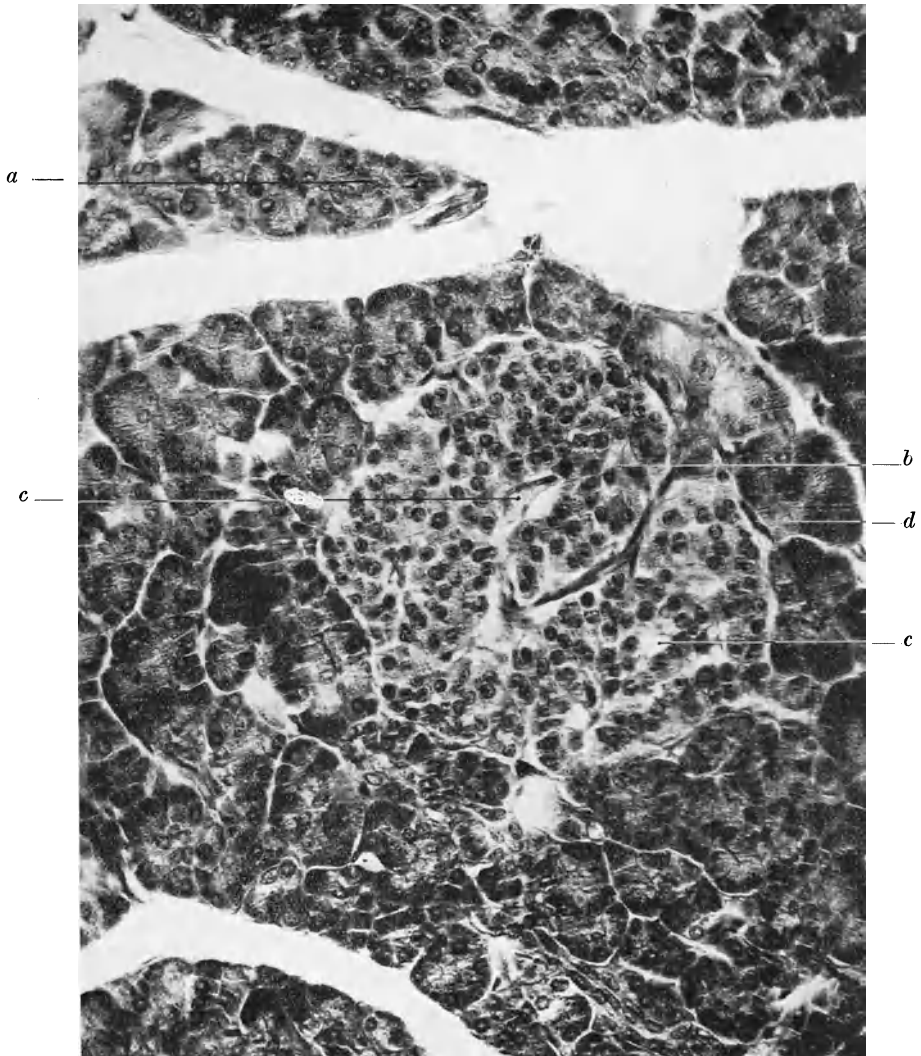


Abb. 479. Langerhanssche Insel der Bauchspeicheldrüse. Gallein-Anilinblau. Phot.  $340\times$ .  
*a* Drüsenläppchen, *b* Insel, *c* Bluträume in dieser Kapillare außerhalb.

typischem Bau (Corpus luteum). Wir besprechen diese mit Bau und Funktion der Geschlechtsdrüsen innig verknüpften Organe bei diesen.

Von der Zirbeldrüse sind innersekretorische Leistungen besonderer Art nicht bekannt. Ihr Bau hat mit den endokrinen Drüsen keine Ähnlichkeit. Wir besprechen sie beim Zentralnervensystem.

## Literatur zu 145—224.

Blutgefäße, Kapillaren. 1. Vor allem Krogh: Anatomie und Physiologie der Kapillaren. Berlin: Julius Springer. 1924 (L.!); ferner 2. Ebbecke: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 169. 1917. Die Naturwissenschaften Bd. 9, S. 629. 1921. Klin. Wochenschrift Bd. 2, H. 29. 1923. — 3. Müller, Otfried: Kapillaren der menschlichen Körperoberflächen. Stuttgart: Ferd. Enke. 1922; Klin. Wochenschr. Bd. 2, Nr. 26. 1923. — 4. Heubner: Physiologie und Pharmakologie. Klin. Wochenschr. Bd. 2, H. 43/44. 1923. — 5. Besonders wichtig Zimmermann, K. W.: Der feinere Bau der Blutkapillaren. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 68. 1923 (L.!). — 6. Magnus: Experimentelle Beobachtungen über den segmentären Gefäßkrampf. Arch. f. klin. Chirurg. Bd. 130, S. 237. 1924; ebenda Bd. 120. 1922<sup>1)</sup>. — 7. Marchand: Über die Kontraktilität und die Adventitiazellen. Münch. med. Wochenschr. Bd. 70, S. 385. 1923. — 8. Vimtrup: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 65. 1922. — 9. Elliot, Clark usw.: Adventitial Cells. Americ. Journ. of anat. Vol. 35, p. 2. 1925. — 10. Herzog: Rolle der Kapillaren für die Blutstillung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207. 1925.

Allgemeines. 1. Ooppel-Roux: Über die gestaltende Anpassung der Blutgefäße. Vorträge u. Aufs. über Entwicklungsmechanik. Bd. 10. 1920 (L.!). — 2. Thoma: Über die Strömung des Blutes in der Gefäßbahn und die Spannung der Gefäßwand. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 66, S. 259. 1920. — 3. Reutervall, O.: Über die Elastizität der Gefäßwände und die Methoden ihrer näheren Prüfung. Stockholm: P. A. Norstedt & Söhne. 1921. — 4. Fröhlich und Zack: Über den Ort des Flüssigkeitsaustritts aus den Gefäßen. Klin. Wochenschr. Bd. 2, Nr. 9. 1923. — 5. Elze: Studien zur allgemeinen Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 82. 1913 u. Bd. 92. 1919. — 6. Aschoff: Entwicklungs-, Wachstums- und Altersvorgänge an den Gefäßen. Jena 1908.

Bau im einzelnen. 1. Bonnet: Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Nat. u. Heilk., med. Abt. 1907; Verhandl. d. anat. Ges. 1912. — 2. Triepel: Das elastische Gewebe der Wand der Arterien der Schädelhöhle. Anat. Hefte 1896; Struktur der Gehirnvenen. Anat. Hefte 1898. — 3. Henneberg: Feinere Struktur usw. der Umbilikalgefäße. Anat. Hefte H. 63. Bd. 19, 1902. — 4. Ernst: Funktionelle Struktur der Aortenwand. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 63. 1916. — 5. Petersen: Aorta. Arch. f. Entwicklungsmechanik. d. Organismen. Braus-Gedächtnisband 1925. — 6. Wolkoff: Histologische Struktur der Koronararterien. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 241, S. 42. 1923. — 7. Grosser: Arteriovenöse Anastomosen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 60. — 8. Spalteholz: Verteilung der Blutgefäße im Muskel. Sächs. Akad., phys. Abt. Bd. 14. 1897. — 9. Heilemann: Verhalten der Muskelgefäße bei der Kontraktion. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Anat. Abteil. 1902.

Nerven. 1. Dogiel: Die sensiblen Nervenendigungen im Herzen und in den Blutgefäßen der Säugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 60. — 2. Stöhr: Innervation der Pia mater und der Telae chorioideae beim Menschen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 64. 1922 u. Bd. 63. 1922. — 3. Hirsch: Arch. f. klin. Chirurg. 137, 1925; 139. 192. 6. — 4. Müller: Lebensnerven. Berlin 1924.

Lymphgefäße: 1. Bartels: Das Lymphgefäßsystem. v. Bardeleben's Handbuch der Anatomie. Jena 1909 (L.!). — 2. Sabin, Florence R.: Ursprung und Entwicklung des Lymphgefäßsystems. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 21. 1913 (L.!). — 3. McClure: The development of the lymphatic vessels in the trout. Americ. Journ. of anat. Vol. 8. 1914. — 4. Magnus: Die Darstellung der Lymphwurzeln in menschlichen und tierischen Geweben. Dtsch. Zeitschr. f. Chirurg. Bd. 175. 1922 (L.!). — 5. Kajava: Mikroskopische Anatomie des Ductus thoracicus und der Trunci lymphatici des Menschen. Acta societatis medicorum fennicae, „Duodecim“. Vol. 3, Fasc. 4. Helsingfors (Helsinki) 1924 (L.!).

Herz. 1. Tandler: Anatomie des Herzens. Handbuch d. Anatomie d. Menschen. Herausgeg. von v. Bardeleben. Jena 1913 (L.!). — 2. Mönckeberg: Das spezifische Muskelsystem im menschlichen Herzen, insbesondere Abschnitt 3: Normale Anatomie. S. 348. Ergebn. d. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 19, II. Abt. 1921 (L.!). — 3. Benninghoff: Über die Beziehungen des Reizleitungssystems und der Papillarmuskeln zu den Kontrakturfasern des Herzschaufels. Verhandl. d. anat. Ges. Heidelberg 1923. Anat. Anz. Bd. 57. 1923 (L.!). — 4. Tang: Beiträge zum feineren Bau der Purkinjeschen Fasern im Herzen der Vögel. Anat. Anz. Bd. 55. 1922; vgl. auch die Lehr- u. Handbücher (S. 131), Herzmuskel bei Heidenhain: Plasma und Zelle. Bd. 1, S. 2. Jena 1911; Nerven bei Müller: Die Lebensnerven. Berlin 1924; 2. Aufl.; Edens: Innervation des Herzens. S. 141; ferner Huber: Münch. med. Wochenschr. Bd. 67, Nr. 18. 1920.

Blut und Knochenmark. Die Hämatologie ist eine eigene Wissenschaft mit einer umfangreichen Literatur geworden. Es besteht eine deutsche hämatologische Gesellschaft

<sup>1)</sup> Eberth-Rougetsche Zellen.

und eine besondere Zeitschrift: *Folia haematologica*. Von den Lehrbüchern sei genannt: Naegeli: Blutkrankheiten und Blutdiagnostik. Berlin: Jul. Springer, mehrere Auflagen. Ferner I. Marchand: Die Herkunft der Lymphozyten und ihre Schicksale bei der Entzündung. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. 16. Tagung Marburg 1913, zusammenfassend (L.!). — 2. Maximow: Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. Arch. f. mikroskop. Anat., vor allem I. Die frühesten Entwicklungsstadien der Blut- und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 73. 1909. III. Embryonale Histogenese des Knochenmarks der Säugetiere. Bd. 76. 1911. VI. Über Blutmastzellen. Bd. 83. 1913. Experimentelle Untersuchungen über postfötale Genese des myeloiden Gewebes. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 41. 1907, überall L.! Handb. d. mikrosk. Anat. Bd. II (L.!) — 3. Mollier: Die Blutbildung in der embryonalen Leber. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 74. 1909. — 4. Schridde: Die Knochenmarksriesenzellen. Anat. Hefte. Bd. 33, H. 99. 1907. — 5. Weidenreich: Die Leukozyten und verwandten Zellformen. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 19. 1909 (L.!). Derselbe: Studien über Blut und die blutbildenden Organe, mit Weill: Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 83. 1913, Bd. 93. 1920. (2 Arbeiten), von dort die anderen Studien (L.!). — 6. Morawitz: Hämatologie. Dtsch. med. Wochenschr. 1924. Nr. 49. Siehe auch unter retikulo-endothelialer Apparat.

Lymphhe. Lejeune: Die Zellen des Ductus lymphaticus. *Folia haematologica*. Vol. 19, p. 371. 1915.

Lymphknoten. 1. Heudorfer: Über den Bau der Lymphdrüsen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 61, S. 365. 1921 (L.!). — 2. v. Schuhmacher, S.: Entwicklung und systematische Stellung der Blutlymphdrüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 81. 1921 (L.!). — 3. Weidenreich: Bau und morphologische Stellung der Blutlymphdrüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 65. 1905 (L.!). — 4. Hellmann: Studien über das lymphoide Gewebe. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 68, S. 334. 1921 (L.!). — 5. Meyer, A. W.: The supposed experimental production of hemolymph nodes and accessory spleens. V. Stud. on hemal nodes. Journ. of exp. zool. Vol. 16. p. 241. 1914. — 6. Schulze, W.: Kapillaren und Postkapillaren der lymphatischen Organe. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 76. 1925.

Milz. 1. Weidenreich: Das Gefäßsystem der menschlichen Milz. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 58. 1901 (L.!). — 2. Mollier: Über den Bau der kapillaren Milzvenen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 76. 1911. — 3. Helly: Milz. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 59. 1901. — 4. Neubert: Übergang der arteriellen in die venöse Blutbahn bei der Milz. Zeitschrift f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 66. 1922. — 5. Eppinger: Die hepatolienalen Erkrankungen. Berlin: Jul. Springer 1920 (in Enzyklopädie der klin. Med., herausgegeben von Langstein, v. Noorden u. a.); in allen Schriften reichlich Literatur. — 6. Barkroft: in Asher-Spiro, Ergebn. d. Physiol. Bd. 25, S. 818. 1926. — 7. Eppinger und Schürmeyer: Klin. Wochenschr. 1928, Nr. 17, S. 777.

Retikulo-endothelialer Apparat. 1. Aschoff: Ein Beitrag zur Lehre von den Makrophagen. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. 16. Tagung 1913. — 2. Derselbe: Das Retikulo-endotheliale System. Ergebn. d. inn. Med. Bd. 26. 1924. — 3. Marchand: Über die Herkunft der Lymphozyten und ihre Schicksale bei der Entzündung. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. 16. Tagung 1913. — 4. Evans: The macrophages of mammals. Americ. Journ. of physiol. Vol. 37. 1915 (L.). — 5. Derselbe: siehe S. 262. — 6. Tschaschin: S. 262. 7. Lubarsch: Zur Kenntnis des Makrophagen- (retikulo-endothelialen) Systems. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. 1921. — 8. Simpson, M. W.: Experimental production of circulating endothelial Macrophages etc. University of California publications, Anatomy. Vol. 1, Nr. 1 and 2. — Dieselbe: Experimental production of macrophages in the circulating blood. Journ. of med. research. Vol. 43. 1922. — 9. Boerner-Patzelt, D.: Zur Kenntnis der intravitalen Speicherung von Ferrum oxydatum saccharatum. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 102, S. 184. 1924. (L.) — 10. Metschnikoff: Die Lehre von den Phagozyten und deren experimentelle Grundlagen in Kolloid und Wassermann, Handbuch d. pathogenen Mikroorganismen. II. Aufl., 1. Hälfte, S. 655. Jena 1913. — 11. Herzog: Entstehung von Wanderzellen aus den Kapillarendothelien. Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 43; Virchows Arch. f. d. pathol. Anat. u. Physiol. 1923. — 12. Petersen: Über die Endothelphagozyten des Menschen. Zeitschr. f. Zellforschung u. mikroskop. Anat. Bd. 2, H. 1. 1925. — 13. Staemmler: Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung der histiogenen Mastzellen. Frankfurter Zeitschr. f. Pathol. Bd. 25. 1921. — 14. Lehner: Mastzellen. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 25. 1924. (L.!).

Organe der inneren Sekretion. Sehr umfangreiche Literatur, besonders physiologisch und klinisch, eigene Zeitschrift: *Endocrinology*, London. Zur Einführung: 1. Biedl: Innere Sekretion. Berlin-Wien. Mehrere Auflagen (L.!).; auch im Handwörterbuch d. Naturwissenschaften (schon zum Teil veraltet). — 2. Weil: Die innere Sekretion. Berlin: Jul. Springer, verschiedene Auflagen, auch neue englische Auflage. — 3. Hammar: A quelle époque de la vie foetale de l'homme apparaissent les premier signes d'une activité. Upsala läkareförenings förhandlingar. N. F. Vol. 30. 1925 (L.!).

Thymus. 1. Hammar: Über Gewicht und Persistenz der Thymus im postfötalen Leben. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., anat. Abteil. 1906. Derselbe: Über progressive und regressive Formen der Hassalschen Körperchen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 70, S. 466. 1924 (L.). Derselbe: Die Menschenthymus. I. Das normale Organ. Zeitschr. f. mikrosk.-anat. Forschung; Ergänzungsband zum 6. Bd. 1926. 1 Bd. II. Das Organ unter anormalen Körperverhältnissen. Zeitschr. f. mikrosk.-anat. Forschung; Ergänzungsband zum 16. Bd. 1929. 2 Bde. — 2. Johnson: Studien über Thymusinvolution, die akzidentelle Involution bei Hunger. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 73, S. 390. 1909. — 3. Maximow: Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. II. Über die Histogenese der Thymus bei den Säugetieren. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 74. 1909.

Thyreoidea. 1. Heidenhain: Über verschiedene Typen im Bau der Schilddrüse. Verhandl. d. anat. Ges. Marburg 1921. — 2. Schmidt, M. B.: Knospenarterien. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 137. 1894.

Nebenniere. 1. Kohn: Die Paraganglien. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 62. 1903 (L.). 2. Kolmer: Zur vergleichenden Histologie usw. der Säugernebenniere. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 91. 1918. — 3. Hett: Histogenese der menschlichen Nebenniere. Zeitschr. f. mikrosk.-anat. Forschung. Bd. 3. 1925 (L.!).

Hypophyse. 1. Benda: Über den normalen Bau und einige pathologische Veränderungen der menschlichen Hypophysis cerebri. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1900. — 2. Trautmann: Anatomie und Histologie der Hypophysis cerebri einiger Haus-säugetiere. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 74. 1909 (L.!). — 3. Kohn, A.: Über das Pigment der Neurohypophyse des Menschen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 75. 1910 (L.!). Derselbe: Anecephalie und Nebenniere. Arch. f. mikroskop. Anat. (Forts. d. Arch. f. mikroskop. Anat.) Bd. 102. 1924. — 4. Erdheim: Über Schwangerschaftsveränderungen der Hypophyse. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 46. 1909. — 5. de Beer: Die Geschichte der Pars tuberalis der Pituitardrüse (vgl. Anat. L.). Anat. Anz. Bd. 60, Nr. 4. 1925.

## Organe der Stoffaufnahme.

### Die Mundhöhle.

225. Allgemeines über den Bau der Eingeweide. Wir haben früher (S. 63) äußere und innere Oberflächen unterschieden, für alle ist die geschlossene Epitheldecke kennzeichnend. Die regelmäßige Aufnahme von Stoffen ist beim Menschen und bei allen höheren Wirbeltieren auf die inneren Oberflächen beschränkt. Hohlorgane mit lückenloser innerer Epithelauskleidung können wir alle Organe nennen, mit denen wir es in dem Kapitel über die Organe der Stoffaufnahme zu tun haben.

Bei den Epithelien haben wir fernerhin gesehen (S. 141), daß sie mit einer bindegewebigen Unterlage eine biologische Einheit, Haut, Schleimhaut, bilden. Die äußeren Oberflächen sind mit Haut überzogen, die den Stoffdurchtritt weitgehend verhindert, daher undurchlässige, trockene oder eingefettete Epithelien besitzt, während die inneren Oberflächen von Schleimhaut überzogen sind, die ständig benetzt wird und deshalb Vorrichtungen dazu (Drüsen) besitzt. Ein anderes gemeinsames Kennzeichen, als daß sie feucht gehalten werden, gibt es für die Schleimhäute nicht.

Die Organe der Stoffaufnahme umfassen das Darmsystem und die Atmungsorgane; entwicklungsgeschichtlich und im Bauplan des Körpers hängen sie aufs engste zusammen. Es sind also Organe, deren erster wesentlicher Bestandteil eine Schleimhaut ist.

In den Darm, das Organ der Aufnahme flüssiger und gelöster Stoffe, wird die Nahrung nun bekanntlich nicht nur hineingefüllt und auf chemischem Wege zerlegt, sondern auch fortbewegt und mechanisch bearbeitet. Als zweite Hauptschicht kommt also beim Darm eine Muskulatur hinzu.

Bei den einfachsten Gewebetieren, den Zölenteraten und Plattwürmern fällt diese Muskulatur zusammen mit der Muskulatur der Körperwand. Der ganze Körper ist ein, aus einer Schicht bestehender, Schlauch. Das Kennzeichen der höheren Gewebetiere, die Leibeshöhle (echte Leibeshöhle, Zölon oder unechte Leibeshöhle) bewirkt eine Trennung des Darmes von dem Bewegungsapparat. Der Körper besteht aus zwei ineinandergeschachtelten Schläuchen und jeder hat seine eigene Muskulatur. Der Besitz einer Leibeshöhle bringt also den Besitz einer eigenen Darmmuskulatur mit sich und die Leibeshöhle ist

eben die Vorrichtung, die beiden Muskelorgane, den Bewegungsapparat und den Darm, in ihren Bewegungen voneinander unabhängig zu machen; sie ist eine „Verschiebevorrichtung“, wie wir solche Teile allgemein genannt haben (S. 279). Erst wenn eine Leibeshöhle vorhanden ist, können wir von Eingeweiden reden, von Organen, die als vom übrigen Körper weitgehend getrennte Teile herausfallen, wenn die Körperwand, eben der Hohlkörper des Bewegungsapparates, durchschnitten wird.

Als Verschiebevorrichtung eines Teiles gegen den anderen können einmal richtige Spalten dienen, Leibeshöhle und Gelenke, die auch in ihrer sonstigen Biologie, z. B. bei krankhaften Vorgängen, viele Ähnlichkeiten haben; weiter aber lockere Bindegewebsschichten, die Verschiebeschichten im eigentlichen Sinne, wie sie sich zwischen den Muskeln, den Muskeln und Knochen, den Muskeln und Faszien finden. Beim menschlichen Darm haben wir beides. Am Halse und innerhalb des Mediastinums der Brusthöhle trennen solche bindegewebigen Verschiebeschichten den Darm von der Körperwand, in der Bauchhöhle bewirkt die Leibeshöhle dasselbe.

Dann bleiben noch zwei Abschnitte übrig, an denen eine solche Trennung von Körperwand und Darmwand, von Körpermuskeln und Darmmuskeln überhaupt nicht durchgeführt ist, wo eine einzige Wand den ganzen Körper bildet, wie bei einem einfachen Zölaterat: im Kopfe, im Bereiche der Mundhöhle und, auf eine allerdings sehr kurze Strecke, am Anus. Es sind die Stellen, wo die innere Oberfläche mit der äußeren zusammenhängt, die Einfüll- und Ausstoßöffnungen für das Hohlorgan.

**226. Allgemeiner Bau des Darmrohres.** Um die Besonderheiten des Baues der Mundhöhle hervorzuheben, müssen wir zuvor den Bau des Darmrohres überhaupt näher betrachten. Es ist ein Hohlorgan, dessen Wand aus unterschiedlichen Gewebeschichten aufgebaut ist. Die gewöhnliche Einteilung geht aber an dem Wesentlichen dieses Schichtenbaues vorbei. Man muß nämlich die beiden physiologischen Hauptschichten von den Hilfsschichten unterscheiden. Diese beiden Hauptschichten sind die Schleimhaut (Tunica mucosa) und die Muskulatur (Tunica muscularis). Die Aufgabe der ersteren ist die chemische Bearbeitung des Darminhaltes, seine Zerlegung und Resorption, sie ist die Schicht, die das Organ zum Verdauungs- und Resorptionsorgan macht. Die Muskulatur übernimmt den dazugehörigen mechanischen Teil der Aufgabe, Weiterbeförderung und Durchmischung des Darminhaltes. Der Darm besteht also aus zwei ineinandergeschichteten Schläuchen, der Schleimhaut und der Muskulatur. Zwischen beiden liegt eine Verschiebeschicht, die in ihrem Aufbau in jeder Beziehung den Verschiebeschichten zwischen den Körpermuskeln entspricht. Diese Schicht befreit die Schleimhaut von der unmittelbaren Anteilnahme an den Bewegungen der Muskularis. Die Schleimhaut legt sich in Falten, die die Muskulatur zusammenschiebt, sie wird glatt und streckt sich, wenn der Binnendruck die erschlaffte Muskulatur dehnt. Die Muskulatur selbst bleibt dabei immer ein völlig glatter Schlauch. So macht die Submukosa beide Schichten voneinander in ihrer Form unabhängig. Auch die äußere Schicht, die Serosa, ist eine Verschieblichkeitseinrichtung, ein Teil der Leibeshöhlenwand, die man ihrer Funktion und ihrem Bau nach geradezu als Gelenk zwischen Darm und Körperwand bezeichnen kann. Die beiden Hauptschichten sind dann in sich gegliedert und bestehen aus Teilen, die aber eine funktionelle und eine biologische Einheit (z. B. bei Erkrankungen) miteinander bilden.

Die Schichtenfolge des Darmes ist also: Mukosa, Submukosa, Muskularis, Serosa. An den Stellen, wo der Darm nicht unmittelbar in der Leibeshöhle liegt (Ösophagus, Duodenum) tritt an die Stelle der Serosa eine bindegewebige Verschiebeschicht, die wir als Adventitia bezeichnen können.

**227. Bau der Mundhöhle.** Der Bau der Mundhöhlenwände ist anders. In ihnen sind die einzelnen Schichten nicht voneinander mechanisch isoliert.



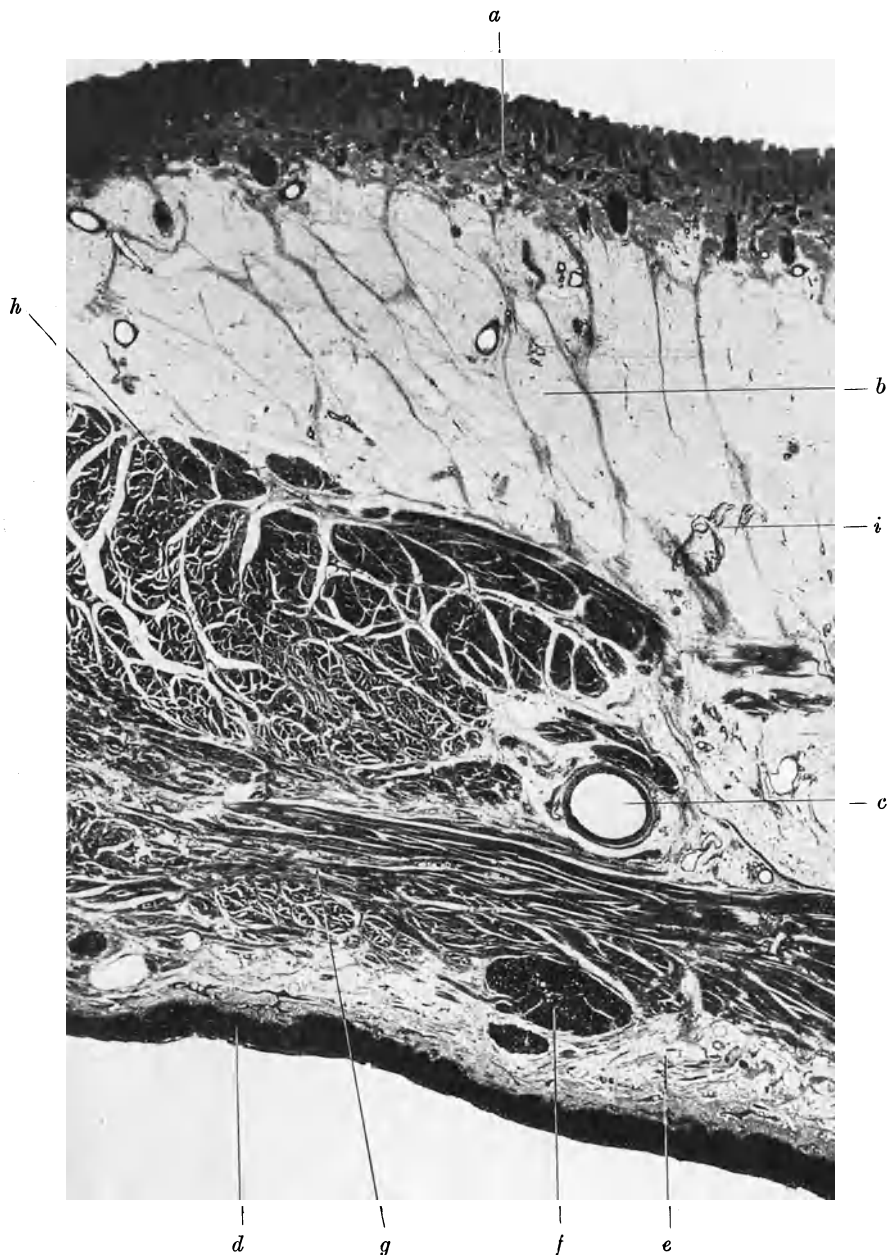


Abb. 480. Wange, Mensch (*S*), Schnitt parallel der Mundspalte. Hämatoxylin, 8 $\times$ , Petersen phot. *a* Äußere Haut, *b* Unterhaut, *c* Arteria maxillaris externa; alle klaffenden Lichtungen sind Gefäße, *d* Schleimhaut; der Hinweis zeigt das Epithel, *e* sog. Submukosa, *f* Schleimdrüse, *g* *Musc. buccinator*, *h* *Platysma*, *i* Verunreinigung (Lack auf dem Deckglas).

Die Schleimhaut sitzt der Unterlage immer fest an und macht deren Bewegungen unmittelbar mit. Ein Zusammenschieben der Schleimhaut in bewegliche Falten, wie sie die Submukosa an Magen und Darm ermöglicht, ist nirgends vorhanden.



Besonders wo sie starre Wandteile überkleidet (Gaumen, Zahnalveolen), ist sie ganz unbeweglich. Man vergleiche damit das Verhalten der äußeren Haut. Diese ist von ihrer Unterlage durch die Subkutis getrennt, und auch, wo sie starre Teile, z. B. Knochen, überkleidet, ist sie sehr wohl verschieblich (Schienbein) oder durch Schleimbeutel (Olekranon, Patella) besonders beweglich.

Wenn man nun auch an der Mundhöhle unter der eigentlichen Mukosa eine Submukosa unterscheidet, so bedeutet diese Schicht etwas konstruktiv



Abb. 481. Gaumen, Mensch (*S*). Gallein, 36 $\times$ , Petersen phot. *a* Epithel, *b* Strat. prop. der Schleimhaut, *c* Septum der Submukosa, *d* Knochen (pars horizontalis maxillae), *e* Periost, *f* Schleimdrüsen, *g* Fettmark, *h* größere Arterie (palatina major).

durchaus anderes als im Darm. Im Bereiche der Mundhöhle fällt bei allen Wirbeltieren die Trennung von Körperwand und Darmwand fort. Bei den Säugetieren und dem Menschen kommt noch die Aufgabe hinzu, die Speisen zu kauen, d. h. zu zerkleinern und einzuspeicheln und der Körper bedient sich dazu der als Ganzes sich bewegenden und sich formenden Mundhöhlenwand (Lippen, Wangen, Zunge, weicher Gaumen, Gaumenbögen).

Auch die morphologische Besonderheit des Vorderkopfes kommt darin zum Ausdruck. Der gegliederte Leib beginnt mit dem Kiemendarm (Schlund) und hier sehen wir die Darmwand mit besonderer Muskulatur versehen und gegen den Körper durch eine Verschiebeschicht beweglich gemacht. Überblicken

wir einen Schnitt durch die ganze Mundhöhlenwand (Abb. 480, auch 507), so unterscheiden wir die *Tunica mucosa*, bestehend aus Epithel und einer bindegewebigen Unterlage (*Tunica propria*), ferner die Submukosa, die aber nicht als mechanische Trennungs-, sondern als Verbindungsschicht mit der Muskulatur oder dem Periost des Knochens (Abb. 481) dient, die darunter liegen und die mechanische Grundlage des Wandteiles bilden.

**228. Die Schleimhaut der Mundhöhle.** Das Epithel der Mundhöhlenschleimhaut ist ein geschichtetes Plattenepithel. Wir hatten bei diesem Epithel harte und weiche Formen unterschieden (S. 136). Die weichen werden naß gehalten und überkleiden Schleimhäute. Die harten werden eingefettet und bilden die Epidermis der Oberhaut. Bei beiden sterben die oberen Schichten ab und werden fortlaufend abgestoßen (Abb. 482). Die Hornschüppchen der Haut lassen jedoch einen Kern und sonstige Kennzeichen der Zelle nicht mehr erkennen, wohl aber die obersten Schichten des Mundhöhlenepithels. Dieser mindere Grad der Verhornung zeigt sich darin, daß eine Verhornungsschicht mit Keratohyalinkörnern fehlt (Abb. 483). Dies gilt für die weitaus meisten Teile der Mundhöhle. Am Zungenrücken, in der Region der

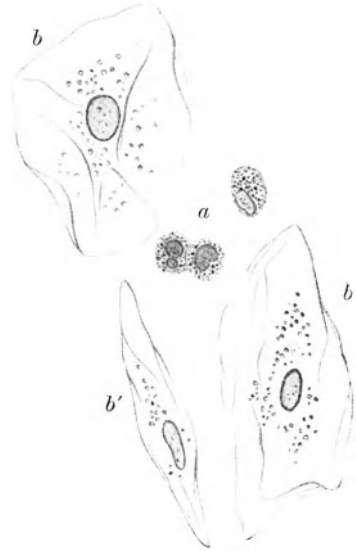


Abb. 482. Körperliche Elemente des Mundhöhlenspeichels.

*a* Speichelkörperchen, *b* abgestoßene Epithelzellen von der Fläche, *b'* von der Seite gesehen. 560 $\times$ .

(Nach Schumacher: Handbuch der mikroskopischen Anatomie 1927.)

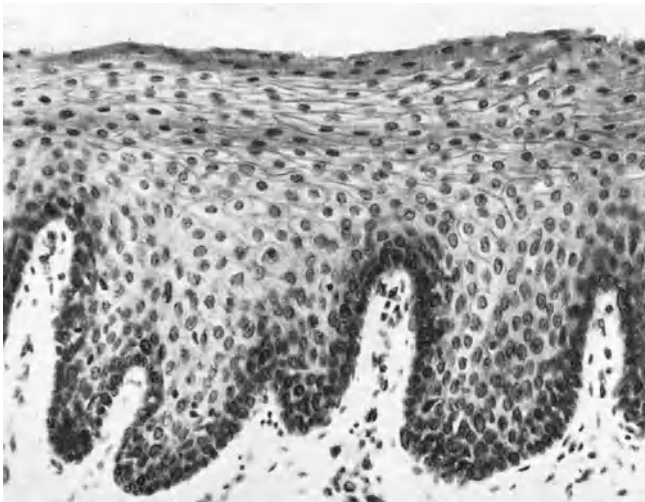


Abb. 483. Epithel von der Zungenunterseite, neben der Plica fimbriata, Mensch (Sch). Häm. Eos. 190 $\times$ . Petersen phot.

Papillen, findet sich stärkere Verhornung, Keratohyalinkörnchen und Hornschuppen (Abb. 484). Jedoch sind die stark verhornten Schichten von eigen-

tümlich blasigen, nicht zusammengepreßten Zellen durchsetzt. An anderen Stellen wird eine deutlich abgesetzte Hornlage mit kernlosen, ganz flachen Schuppen in der Außenschicht gebildet, z. B. am Zungenrande und auf den Papillae fungiformes.

Auch wo es nicht zur Bildung typischer Papillen kommt, wie auf dem Zungenrücken, findet man eine mit Wärzchen und Leisten versehene Oberfläche. Jedoch ist es einstweilen nicht ganz sicher, wie weit solche Unregelmäßigkeiten (Abb. 485) infolge Zusammen-

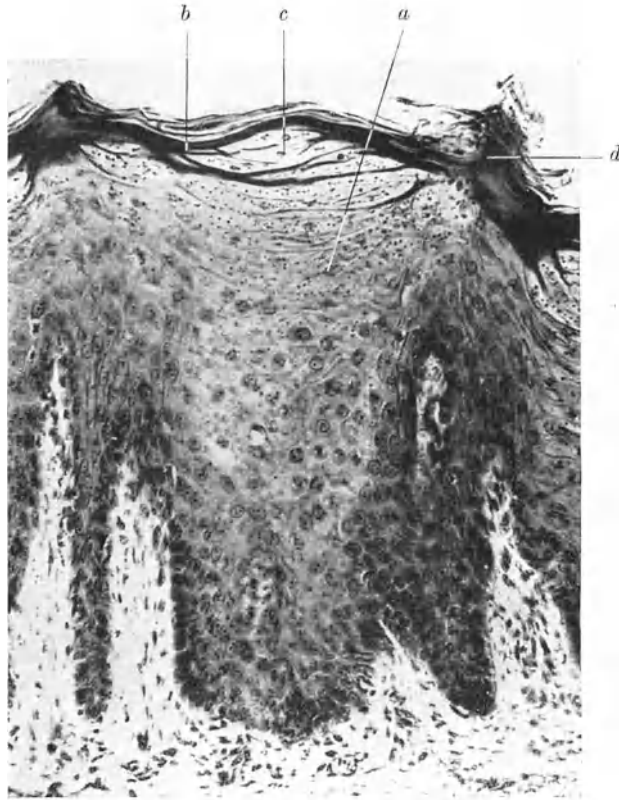


Abb. 484. Epithel des Zungenrückens, Mensch (S). Gallein 190 $\times$ . Petersen phot. *a* Verhornungsschicht mit Keratohyalinkörnchen, *b* Hornschuppen, *c* blasenartige Zwischenzellen (s. Abb. 516), *d* Hornspitzchen.

schiebens des Epithels durch die darunter liegende kontrahierte Muskulatur zustande kommen.

An der Tunica propria unterscheiden wir das Stratum papillare von dem Stratum subpapillare. Die erstere Schicht ist ein System fingerförmiger Fortsätze aus feinfibrillärem lockerem Bindegewebe, Blutgefäßen, Lymphgefäßen und Nerven. Die Hauptmasse bilden die Blutgefäße. Die Papillen ragen weit in das Epithel hinein, fast bis zur Hornschicht. Dies wird besonders am Injektionspräparat deutlich sichtbar (Abb. 486). Die elastischen Netze sind sehr dicht, bestehen aber aus feinen Fasern. Die Papillenschicht hängt entweder in sich zusammen (Zunge) oder die einzelnen Papillen sitzen mehr als zarte Auswüchse der tieferen derben Schicht auf. Diese letztere besteht aus sehr derben Bindegewebsbündeln und ebensolchen elastischen Fasernetzen. Die ersteren durchflechten sich ähnlich wie in der Lederhaut (Abb. 178), oder folgen

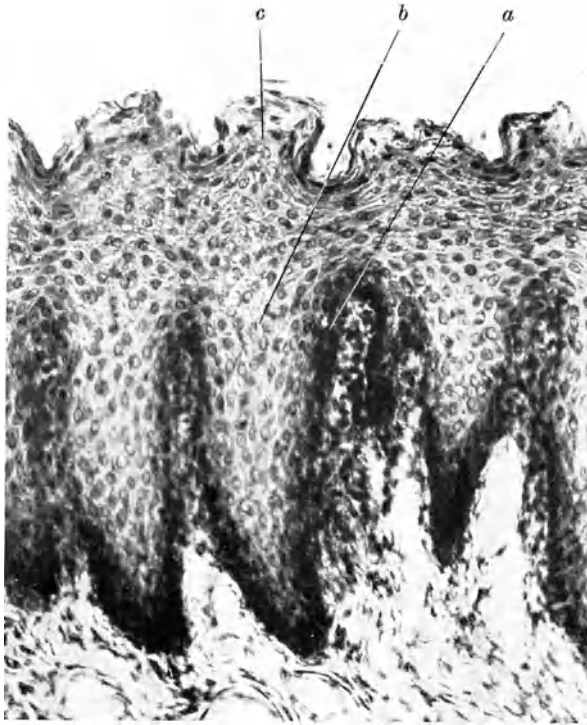


Abb. 485. Epithel vom Gaumenbogen, Mensch (V). Hämatoxylin, 190 $\times$ , Petersen phot.  
*a* Keimschicht (Basalschicht, zylindrisch), *b* mittlere kubische Schicht, *c* Hornschicht mit Leisten.

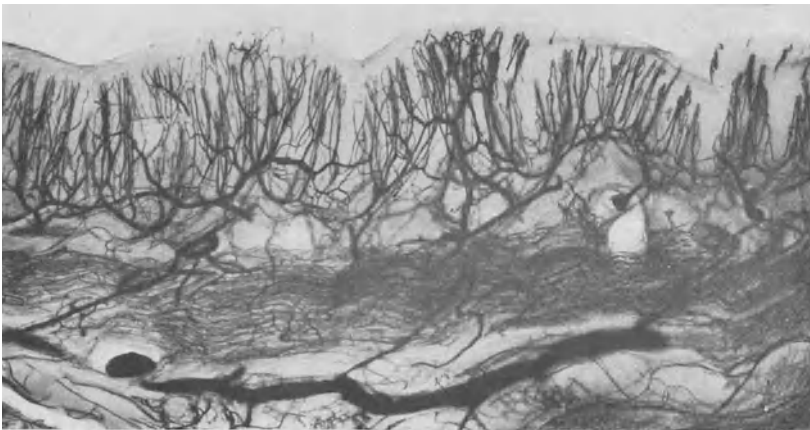


Abb. 486. Schleimhaut der Zungenunterseite, Gefäße rot injiziert, Mensch (altes Originalpräparat von Thiersch aus der Würzburger Sammlung). Ungefärbter Rasiermesserschnitt, 25 $\times$ , Petersen phot.

vorwiegend einer bestimmten Richtung (Wange, Zahnfleisch). Im ganzen gehört diese Schicht zum Typus des straffen Bindegewebes.

Die Blutgefäße breiten sich als Netz unter dem Epithel aus und erfüllen die Papillen mit maschenreichen Kapillarnetzen. Sie gleichen im wesentlichen

denen der äußeren Haut, wie denn überhaupt die Schleimhaut der Mundhöhle als Variation der äußeren Körperdecke erscheint. Die Lymphgefäße bilden ein Netz mit blinden Ausstülpungen in die Papillen hinein.

Auch Nerven finden sich in der Mundschleimhaut reichlich. Sie bilden eine Fülle von verschiedenen Endapparaten unter oder im Epithel, die wir bei den Nervenendigungen behandeln. Hier sei ein Beispiel einer intraepithelialen Endigung abgebildet (Abb. 487).

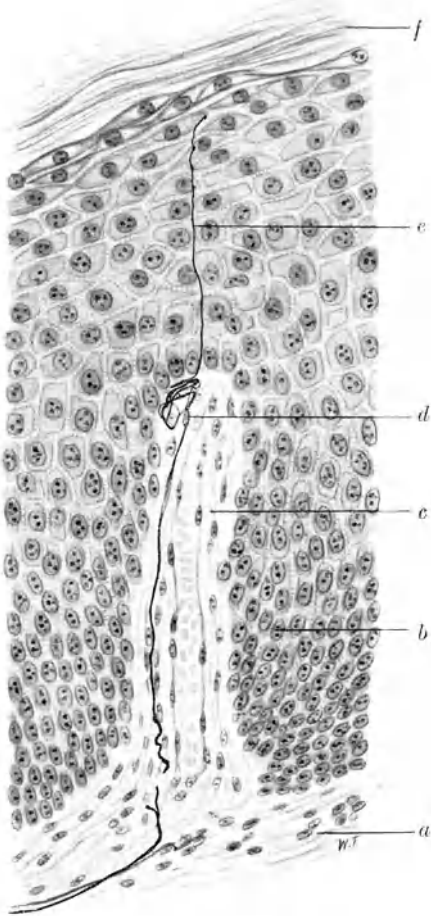


Abb. 487. Nervenendigung der Gaumenschleimhaut vom Menschen (S), Kadanoff präp., Freytag gez. Silberfärbung 315 $\times$ . *a* Strat. prop., *b* Epithel, *c* Papille mit Blutgefäß, *d* Nervenendigungen in der Papille, *e* Nervenendigung im Epithel (mit Knöpfchen), *f* Strat. corneum.

### 229. Die Drüsen der Mundhöhle,

**Lage und Aufbau.** In unmittelbarem genetischen und anatomischen Zusammenhang mit der Schleimhaut stehen die Drüsen, die an vielen Stellen die Schleimhaut mit ihren Ausführungsgängen durchbrechen. Den allgemeinen Bau der Drüsen haben wir S. 143f. behandelt. Die Drüsen der Mundhöhle teilen wir ihrer Lage und Größe nach ein in die kleinen, schleimhautnahen und die großen, schleimhautfernen Drüsen. Zwischen beiden Arten bestehen mannigfache Übergänge. Ganz kleine Drüsen, nach Art der auf Abb. 144 abgebildeten, die nur in das Stratum proprium unter dem Epithel reichen, kommen in der Mundhöhle überhaupt nicht vor. Es handelt sich immer um kleine zu Läppchen geformte Drüsenkörper mit deutlich unterscheidbarem Ausführungsgang und einem richtigen Verzweigungssystem. Sie liegen entweder in den tiefen Schichten der Schleimhaut selbst oder in der Submukosa (Abb. 488). Andere haben längere Ausführungsgänge und liegen zwischen der Muskulatur (Glandula

lingualis anterior, Abb. 495 und 510), schließlich sogar weit entfernt von der Mundhöhle, zwischen den Muskeln des Bewegungsapparates (Glandula parotis, submaxillaris). Auch diese reichen meist mit einzelnen Läppchen bis in die Nähe der Mundhöhle.

Wie wir S. 145 schon erwähnt haben, entstehen die Drüsen von einem einzigen Punkt aus; der auswachsende Epithelzapfen teilt sich in Äste und Zweige, und wie jeder Ast des Baumes vorher Zweig und Knospe war, so entstehen auch

die Läppchen und Lappen aus Verzweigungen von Endknospen. An jugendlichen Drüsen erkennt man dann solche sich bildenden Läppchen (Abb. 489). Bei den großen Drüsen geht diese Gliederung bis zur Entstehung großer, mit bloßem Auge sichtbarer Lappen und Läppchen, die wieder in Läppchen zweiter Ordnung aufgeteilt erscheinen. Die kleinen Drüsen bestehen aus einem einzigen derartigen Bauteil. (Abb. 488, 490, 504.)

Der Ausführungsgang kommt immer aus der Mitte des Läppchens heraus und auch die feineren Verzweigungen werden immer in die Mitte der Läppchen

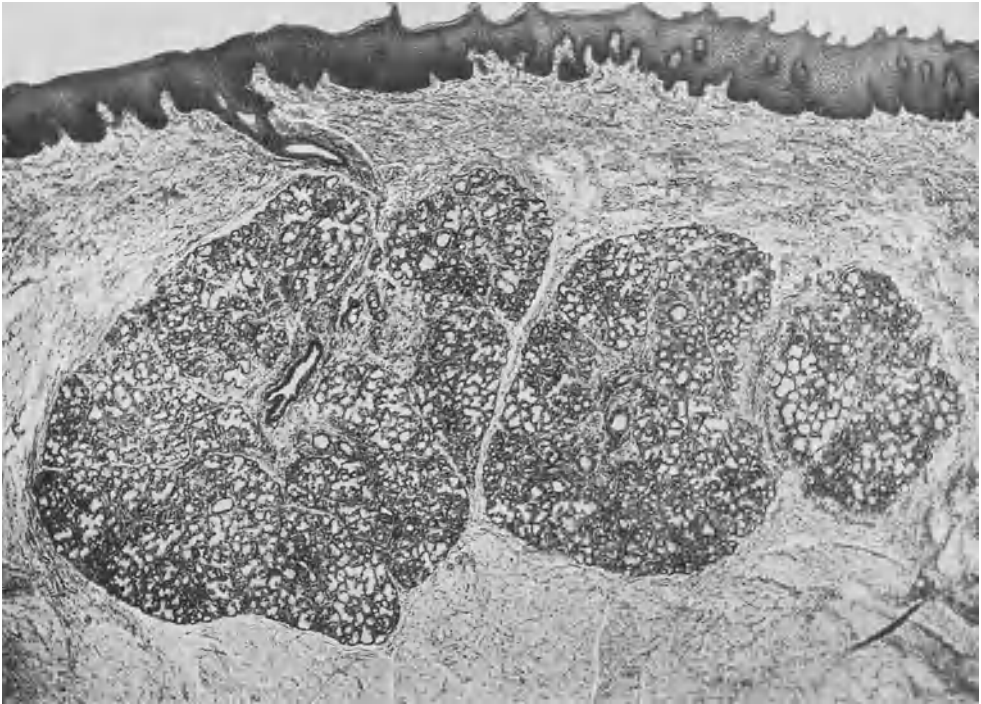


Abb. 488. Kleine Schleimdrüse der Lippe, Mensch, Hingerichteter älteres Inst. Präp. Häm. Eos. 30×, Petersen phot. Läppchen- und Ausführungsgang.

zweiter Ordnung so hineingeführt, daß ein Maximum sezernierender Endstücke zustande kommt (vgl. S. 146).

Die Blutgefäße treten an die Drüse von den Gefäßen aus heran, in deren Bereich sie endgültig liegen. Sie nehmen also ihre Blutgefäße nicht beim Auswachsen des ganzen Systems mit. (Die Submaxillaris wird von der Maxillaris externa, nicht von der Lingualis aus versorgt.) Wohl aber gilt dies für das einzelne Läppchen. In dieses tritt die Arterie zentral mit dem Ausführungsgang ein und verzweigt sich mit diesem. Die abführenden Venen begleiten die Arterien. Die Kapillaren umspinnen die sezernierenden Teile mit ziemlich weiten Maschen, so daß nur Teile der Epithelbasen mit ihnen in Berührung stehen. Man vergleiche das S. 383 Gesagte und die Abb. 451 und 499.

Lymphgefäße finden sich längs der Ausführungsgänge. Auch ist lymphoides Gewebe in Häufchen um die Ausführungsgänge, besonders bei den größeren Drüsen innerhalb der Läppchen (Abb. 498) anzutreffen.

Die Nerven liegen interlobulär und treten von der Peripherie aus in das Läppchen. Sie endigen an den sezernierenden Zellen.

**230. Ausführungsgänge und Endstücke.** Der Sekretweg beginnt in den sezernierenden Endstücken mit den zwischenzelligen Sekretkapillaren (Abb. 151). Sie sind „Nebenlumina“, die in das „Hauptlumen“ des betreffenden Endstückes oder Endkomplexes einmünden. An die Endstücke schließt sich ein, bei den einzelnen Drüsen wechselnder Abschnitt intralobulärer Gänge,

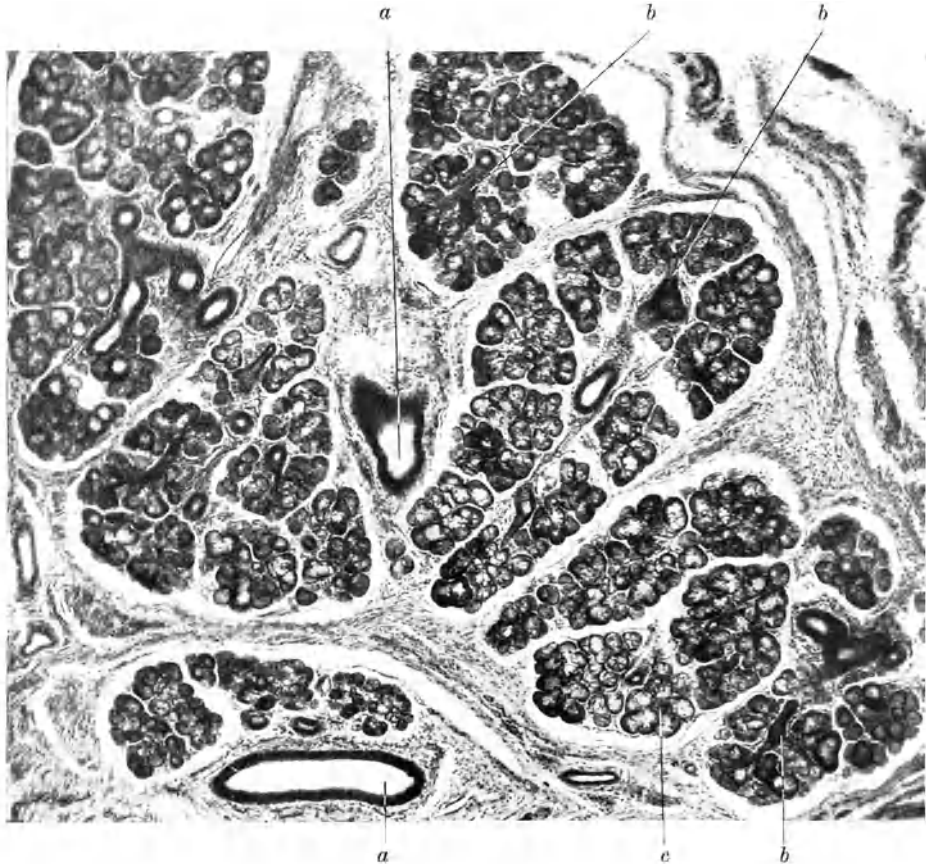


Abb. 489. Glandula sublingualis minor. Entwicklung des Verzweigungssystems. Foet im 7. Monat, Gallein, dicker Schnitt, Petersen phot. *a* Ausführungsgänge, *b* Drüsenbäumchen, *c* kleinstes junges Läppchen mit mukösen Endstücken.

die schließlich in die eigentlichen interlobulären Ausführungsgänge einmünden. Diese zeigen mehr oder minder hohes Zylinderepithel und sind von bindegewebigen Hüllen umgeben, in denen beim Menschen angeblich Muskelzellen überall fehlen. Bei Tieren sind solche vorhanden.

Bei kleinen Drüsen bestehen die Gänge aus einschichtigem Epithel und münden so an der Oberfläche aus, daß sie mit hohlen Zapfen des geschichteten Pflasterepithels in Verbindung stehen, die als stärkere Ausbildungen der zwischen den Papillen liegenden Leisten erscheinen. Die längeren und stärkeren Gänge größerer Drüsen zeigen mehrschichtiges Epithel und stärkere Bindegewebshüllen, in die häufig reichlich Fett eingelagert ist (Abb. 491). Im Epithel der



größeren Ausführungsgänge kommen Gruppen von Drüsenzellen, meist Schleimzellen, Becherzellen vor, ebenso sind kleine Schläuche und Drüsen, die nicht über die Hülle hinauszureichen pflegen, häufig.

Im Endabschnitt des Drüsenbaumes finden sich Basalzellen. Die S. 154 besprochenen Korbzellen gehören dazu, sie liegen zwischen Epithel und Basalmembran und gehören als Myoepithelzellen dem Verbande des Epithels selbst an, bei mehrreihigem Epithel

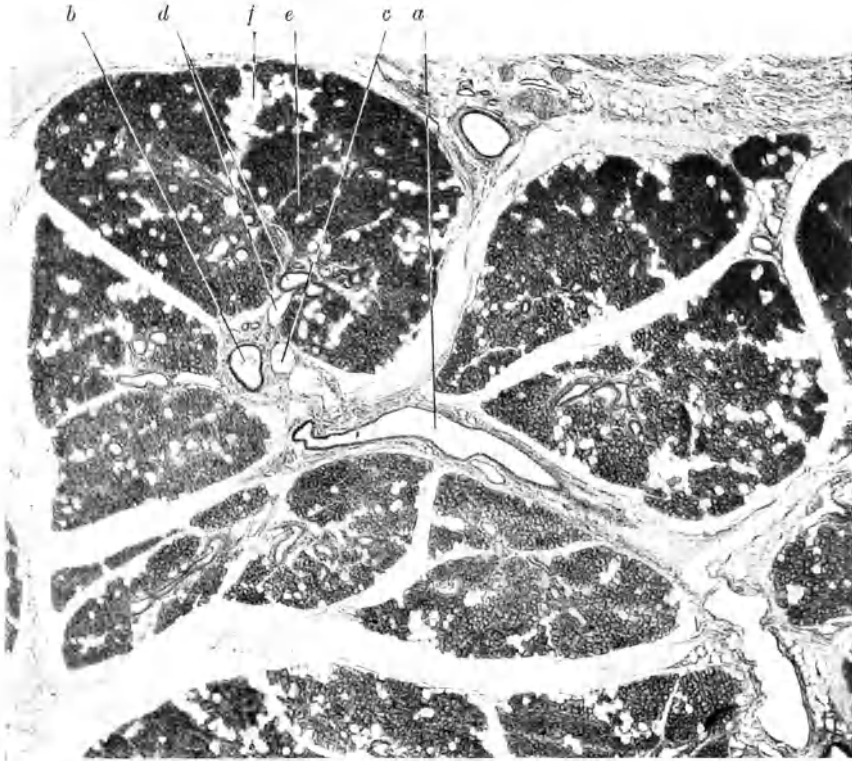


Abb. 490. Läppchenbau einer großen Speicheldrüse, Gl. parotis vom Menschen (S). 30×, Petersen phot. Ein größeres Läppchen, wie man es auch bei der Präparation der Drüse sieht, von 3,5 mm im Durchmesser, das begrenzende Septum erreicht bei \* den Bildrand. Rechts ein größeres Blutgefäß. *a* Ausführungsgang, der in die Mitte des weiter geteilten Läppchens führt; ein Ast davon, *b*, führt wieder in die Mitte eines Teilläppchens, daneben das Blutgefäß, *c*; von *b* ausgehend weitere Äste, *d*, oben Ausführungsgang, unten Gefäß, in das kleinste Läppchen eintretend, dessen Unterteilung durch fetthaltige Septen, *f*, angedeutet ist. Innerhalb dieses Läppchens sind die Ausführungsgänge sog. Speichelröhrchen (Streifenstücke) — links von dem Doppelstrich *d* —, *e* das sezernierende Parenchym. (Vgl. Abb. 498.)

dessen basaler Zellreihe. In den interlobulären Ausführungsgängen sind sie gleichfalls vorhanden und bilden langgestreckte Gebilde (Abb. 492).

Muköse und seröse Endstücke können in den mannigfachsten Wuchsformen jeder Art allein oder miteinander vermischt die Läppchen aufbauen. In Abb. 150 sind verschiedene Formen vereinigt. Die mukösen Abschnitte bilden bei gemischten Schläuchen die proximalen, die serösen die distalen Abschnitte. Bei weiterem Auswachsen des Baumes können sich die sezernierenden Abschnitte in Ausführungsgänge verwandeln. Abb. 489 zeigt eine embryonale Drüse mit Schleimzellen in dem noch wenig ausgewachsenen Baum.



Der Schleim in den Schleimzellen macht bei seiner Entstehung eine Wandlung durch, die sich in verschiedener Färbbarkeit des Produktes äußert, dies gibt den Präparaten ein charakteristisches Aussehen (Abb. 493). Das Problem der Schleimsekretion selbst ist S. 83 behandelt. Die serösen Endstücke können Sekretkörnchen in sehr verschiedener Menge zeigen (Abb. 494).



Abb. 491. Querschnitt des Ductus submaxillares vom Menschen (S). Hämatoxylin  $50\times$ . Petersen phot.  
*a* Epithel, *b* konzentrisch geschichtete Hülle aus Fett und Bindegewebe, *c* Blutgefäße, *d* kleine Nebendrüse in der Hülle, *e* deren Ausführungsgang.

**231. Die kleinen Drüsen der Mundhöhle.** Die kleinen, d. h. epithelnahen Drüsen sind größtenteils rein mukös, so die der Lippen, Wangen, des Gaumens, der Gaumenbögen. Sie zeigen deutlichen Läppchenbau (Abb. 480, 481, 488, 495). Die Drüsen der Zunge sind in die Muskulatur eingelagert; ihr Verzweigungssystem ist durch Muskelfasern stark zersprengt und in unregelmäßige, nicht scharf abgegrenzte Teile zerlegt. Die des Grundes sind mukös. Wo sich Geschmackspapillen in größeren Ansammlungen finden, sind sie mit besonderen

Drüsen, den v. Ebnerschen Spüldrüsen verbunden. Sie finden sich an den Papillae vallatae und foliatae (siehe dort), aber auch an akzessorischen Organen.

So sind v. Ebnersche Drüsen reichlich an einem beiderseits nahe der Spitze liegenden Gebilde der Zunge eines Hingerichteten vorhanden. Es besteht aus einem Säckchen, ist in der Tiefe ein lymphoepitheliales Organ, am Eingang liegen in sehr großer Zahl Geschmacksknospen. Es scheint, als ob Geschmacksknospen und v. Ebnerschen Drüsen in einem entwicklungsmechanischen Zusammenhang stünden.

Die kleinen Drüsen der vorderen Zungenregion, Nuhnsche Drüsen, Glandulae sublinguales minores, sind Schleimdrüsen mit serösen Lämpchenteilen. Diese haben mehr die Form der v. Ebnerschen Drüsen, sie bestehen aus verzweigten Schläuchen (Tubulis), die auch im Aussehen ihrer Zellen mehr den v. Ebnerschen Drüsen als den serösen Teilen der großen Drüsen entsprechen.

Keine der genannten Drüsen besitzt besonders ausgestaltete Teile des Ausführungsgangsystems, wie die großen Drüsen. Die Ausführungsgänge gleichen



Abb. 492. Myoepithelzellen (Basalzellen) von einem verzweigten Schaltstücke der Gland. submaxillaris vom Menschen.  
(Nach K. W. Zimmermann in Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. I/1, 1927.)

den kleineren und mittleren interlobulären Gängen der großen Drüsen und besitzen ein- oder zweireihiges Epithel (Abb. 496).

**232. Die großen Drüsen der Mundhöhle.** Am Boden der Mundhöhle, zu beiden Seiten der Zunge, befindet sich ein Haufen von Drüsen, deren Lämpchen ihre Ausführungsgänge teils in den Ductus submaxillaris (Whartoni) senden, teils gesondert längs der Plica sublingualis ausmünden lassen. Die Anordnung, Zahl und Mündungsverhältnisse sind bei verschiedenen Menschen außerordentlich verschieden. Man unterscheidet zwei Typen von Lämpchen, nahezu reine Schleimdrüsen, sie bilden die vorderen Gruppen, und gemischte Drüsen mit Überwiegen der serösen Endstücke, die die hinteren Lämpchen ausmachen, die sich unten um den Rand des Mylohyoideus herumschlagen und dort den subfaszialen großen Drüsenkörper bilden. Die vorderen faßt man als Gl. sublingualis, die hinteren als Gl. submaxillaris zusammen, die Abgrenzung wird nach dem mikroskopischen Bau der Lämpchen bestimmt. Die Submaxillarisläppchen münden immer in den gemeinsamen Gang; die Sublingualislämpchen nennt man, soweit sie dies tun, Sublingualis major, die einzeln ausmündenden

Sublinguales minores. Der Mengenanteil der beiden Läppchenarten an dem gemeinsamen Drüsenkörper ist sehr verschieden. Untersucht man also Querschnitte des äußeren Drüsenkörpers, so erhält man reine Submaxillarisbilder;

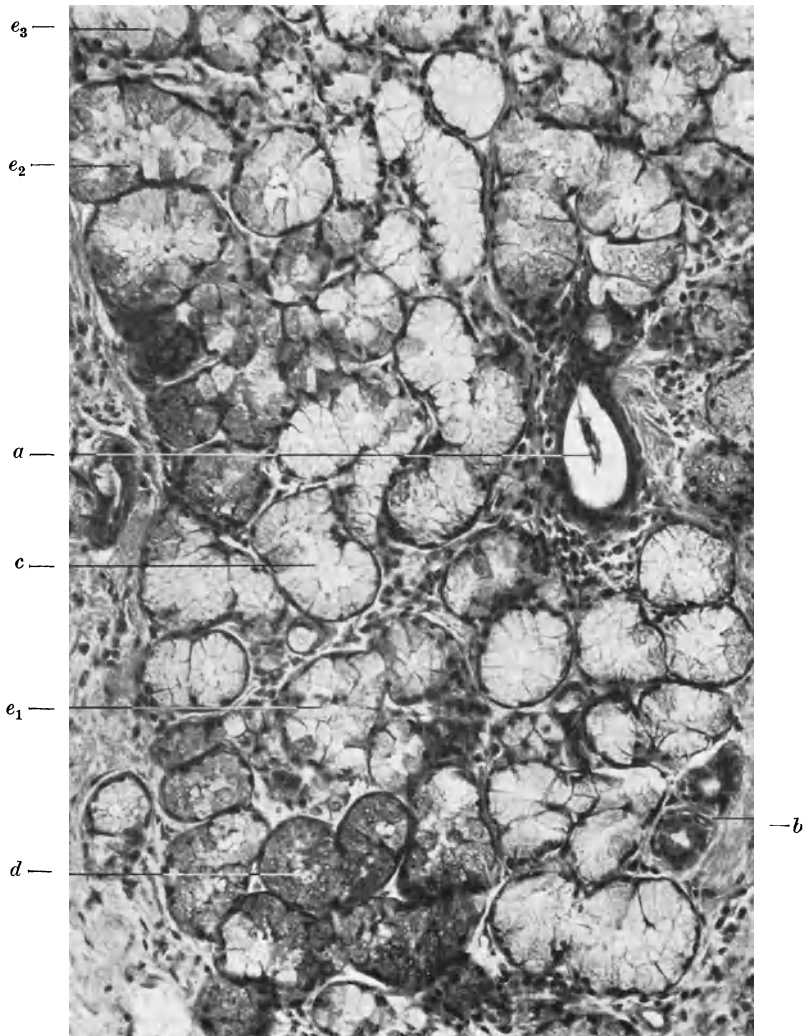


Abb. 493. Sekretionsstadien einer Schleimdrüse, Glandula lingualis posterior. Mensch (Sch), Hämatoxylin, 190 $\times$ , Petersen phot. *a* Ausführungsgang, *b* Schaltstück, *c* Endstück mit hellgefärbtem, *d* Endstück mit dunkelgefärbtem Schleim, *e*<sub>1</sub>—*e*<sub>3</sub> verschieden gefärbter Schleim in einem Endstück, *e*<sub>3</sub> eine im Schnitt dreieckig erscheinende Zelle mit dunkeln, die übrigen mit hellgefärbtem Schleim.

bei solchen des vorderen Teiles reine Sublingualisbilder und bei solchen aus der Mitte, Läppchen verschiedener Art nebeneinander (Abb. 497).

Wir besprechen zunächst die Läppchen vom Submaxillarisbau. Die interlobulären Ausführungsgänge treten in die Lobuli (2. Ordnung) ein und verästeln sich hier noch einmal sehr reichlich (Abb. 498). So wird ein an

Gesamtmasse sehr beträchtlicher Gangabschnitt geschaffen, der, allerdings im einzelnen nicht genauer bekannte, sekretorische Funktionen hat. Er führt die Namen Sekretrohr, Speichelrohr oder Streifenstück.

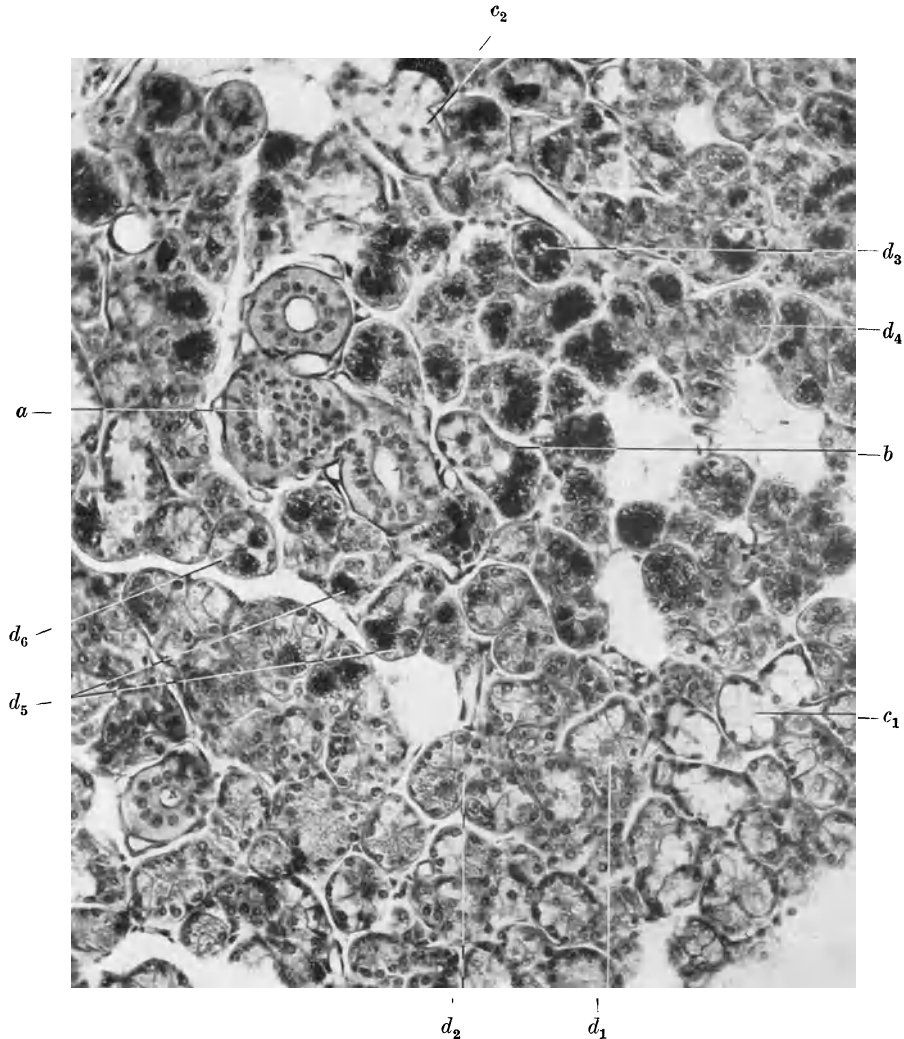


Abb. 494. Sekretionsstadien einer serösen Drüse, Gland. submaxillaris, Mensch (V). Hämatoxylin, 190 $\times$ , Petersen phot. *a* Speichelröhrchen, *b* Schaltstück mit Übergang in ein Endstück, zwei muköse Zellen, dann granulagefüllte seröse Zellen, *c*<sub>1</sub> und *c*<sub>2</sub> muköse Endstücke, *c*<sub>2</sub> mit granulagefülltem Halbmond, *d*<sub>1</sub>–*d*<sub>6</sub> seröse Endstücke, *d*<sub>1</sub> und *d*<sub>2</sub> mit leeren Zellen, *d*<sub>3</sub>–*d*<sub>6</sub> mit granulagefüllten Zellen, *d*<sub>5</sub>–*d*<sub>6</sub> zwei granulagefüllte zwischen leeren Zellen besonders deutlich erkennbar.

Die Speichelröhren sind von beträchtlicher Dicke (Abb. 499, 501), weiter Lichtung, und besitzen ein hohes zylindrisches Epithel mit rundem mittelständigen Kern und einem Zelleib, der an seiner Basis eine Radiärstreifung zeigt (Streifenstück). Sie färben sich intensiv mit sauren Farben. Diese Stücke bilden im Inneren jedes Läppchens ein richtiges Büschel mit vielen Verzweigungen

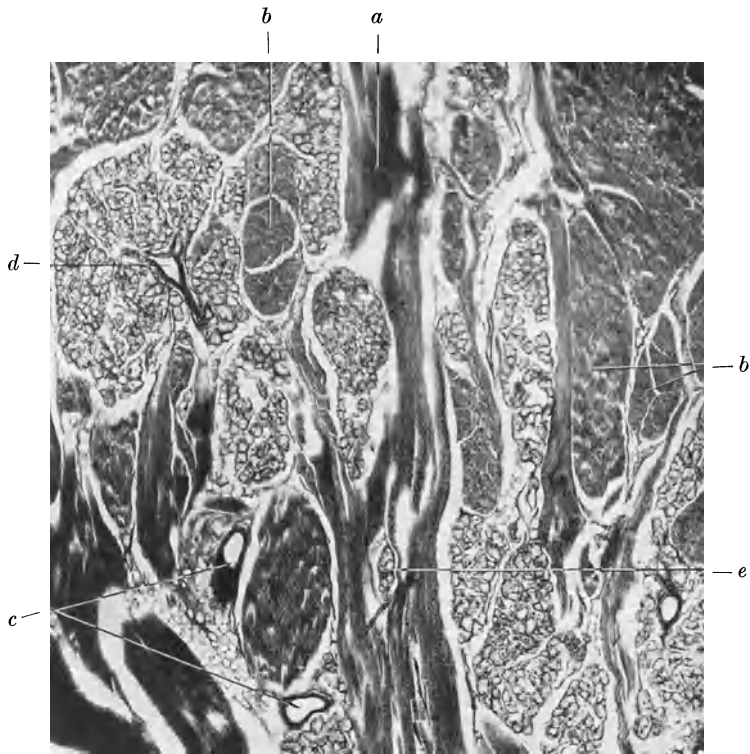


Abb. 495. Glandula lingualis anterior (Nuhn), Mensch (S). Querschnitt der Zunge, Gallein, 30 $\times$ , Petersen phot. *a* vertikale, *b* longitudinale Muskelbündel, *c* größere Ausführungsgänge, *d* Lappchen mit Gang, *e* kleinstes Lappchen innerhalb der Fleischfaser.

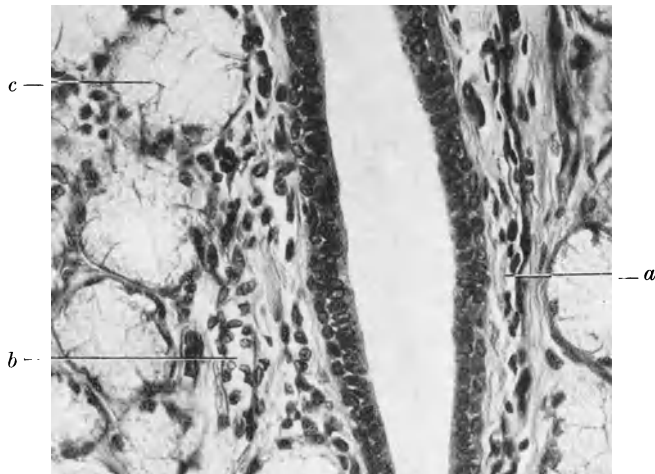


Abb. 496. Ausführungsgang einer kleinen Schleimdrüse des Zungengrundes. Mensch (Sch). Häm. Eos. 320 $\times$ , Petersen phot. *a* Bindegewebe der Zunge, schwache Andeutung einer Hülle, Epithel, zweireihig zylindrisch, *b* Blutgefäß (Vene, vgl. S. 357), *c* muköses Endstück.

und oft kammerartigen Erweiterungen. An dieses Stück schließt sich ein dünner Teil, das Schaltstück oder Isthmus (Abb. 500, 501). An ihm sitzen die sezernierenden Endstücke; entweder in der Form von einfachen oder geteilten serösen Azinis (Mehrlingen) (Abb. 150, 501), oder in der Form von längeren mukösen Schläuchen, die jedoch auch vielfach verzweigt und mit Seitenkammern

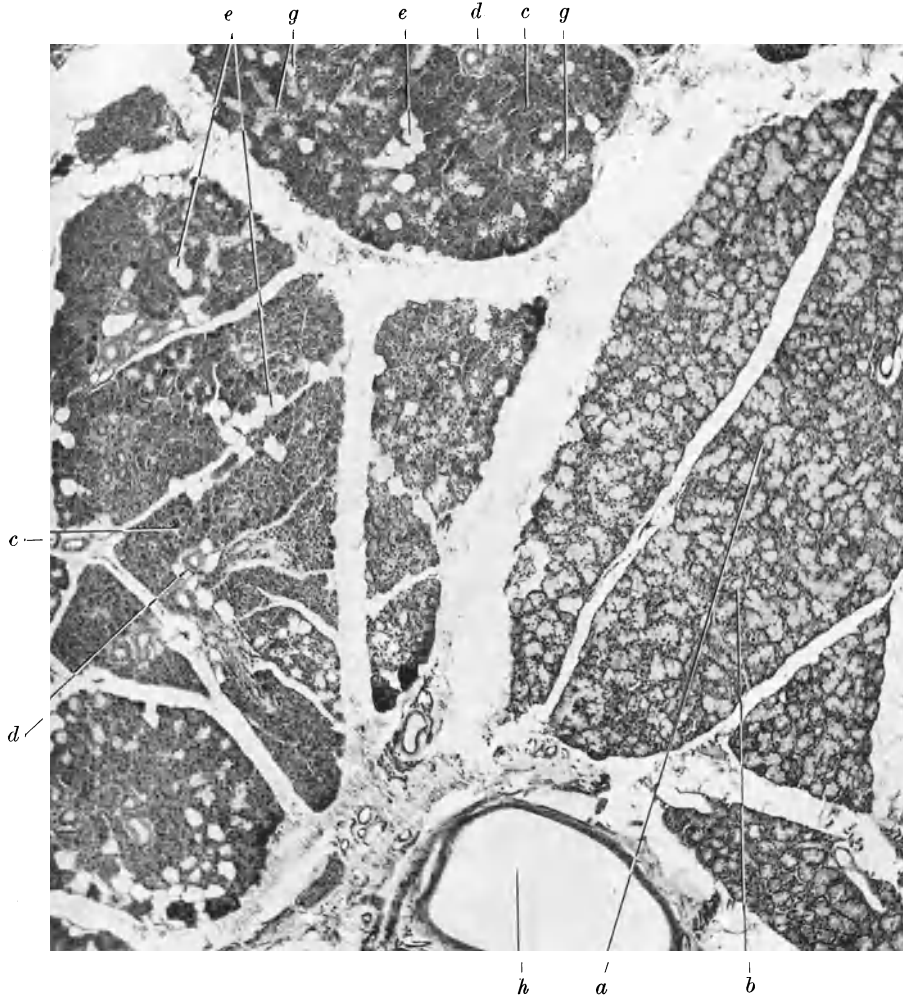


Abb. 497. Submaxillaris- (rechts) und Sublingualis- (links) Läppchen Mensch (S). Hämatoxylin. 48 $\times$ , Petersen phot. *a* Muköse Endstücke der Sublingualis, *b* kleiner intra-lobulärer Ausführungsgang, *c* seröse Endstücke der Submaxillaris, *d* intralobulärer Ausführungsgang (Speichelrohr), *e* interlobuläre Septen und Fett; beachte, daß die Sublingualis fettfrei ist (vgl. auch Abb. 504), *g* muköse Schläuche der Submaxillaris, *h* Blutgefäß.

versehen sein können. Sie sollen nach Heidenhain aus dem Isthmus hervorgehen, indem sich dessen Zellen in Schleimzellen umwandeln. Die Strecke zwischen dem Streifenstück und der serösen Endkammer wechselt also ihr Aussehen und ihre Funktion.

Am Ende der mukösen Schläuche sitzen seröse Endkammern und Endknospen sehr verschiedener Form, die nach ihrem allgemeinen Aussehen den

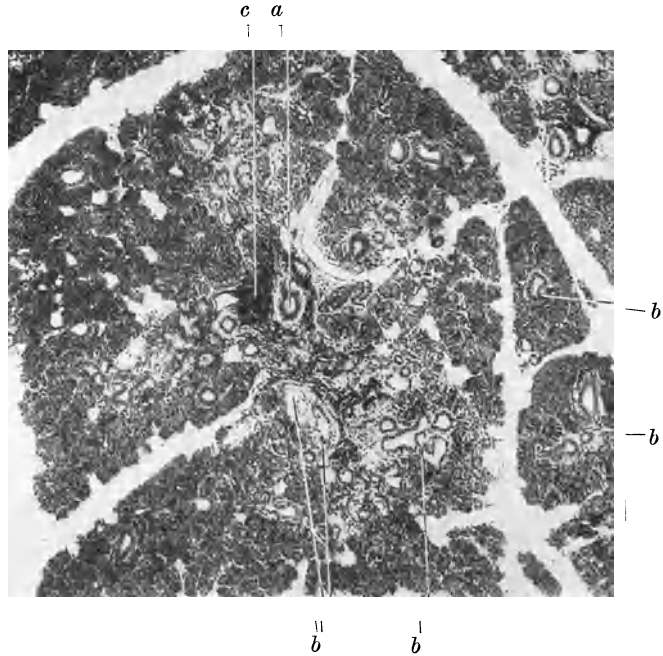


Abb. 498. Submaxillaris Mensch (S). Häm. 50×, Petersen phot. Läppchen in solche 2. Ordnung aufgeteilt; Verteilung der Speichelröhre. *a* Zentraler Ausführungsgang des ganzen Komplexes, *b* Speichelröhre, studiere deren Verteilung in den Läppchen 2. Ordnung, *c* Lymphozytenhaufen um den Ausführungsgang.

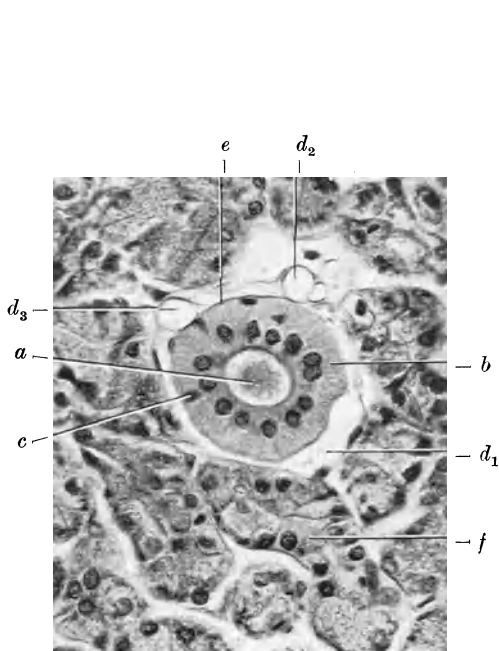


Abb. 499. Speichelrohr der Submaxillaris, Mensch (V). Hämatoxylin, 320×, Petersen phot. *a* Lichtung des Rohres mit Sekret, *b* Basalstreifung, *c* Basalzelle, *d*<sub>1</sub>–*d*<sub>3</sub> längs verlaufende Kapillaren, *e* Verbindungskapillare zwischen *d*<sub>2</sub> und *d*<sub>3</sub>, *f* Schaltstück am Übergang in die Endstücke.

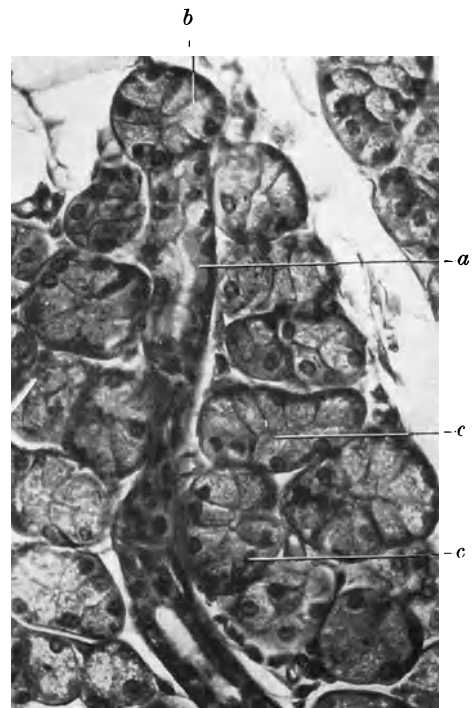


Abb. 500. Schaltstück der Submaxillaris, Mensch (V). Hämatoxylin 320×. Petersen phot. *a* Das Schaltstück, *b* daransitzende Endbeere, *c* andere sezernierende Endstücke.



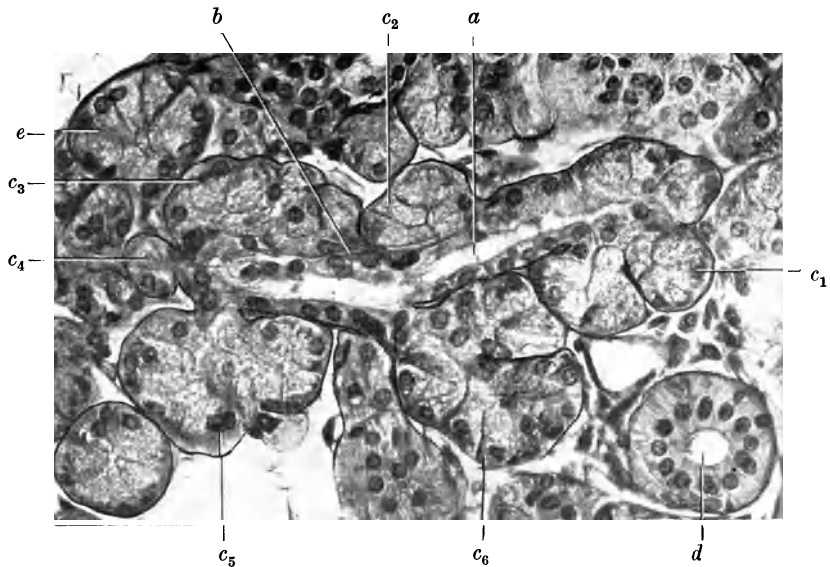


Abb. 501. Schaltstück mit vielgestaltigen Endstücken (Mehrlingen). Submaxillaris, Mensch (V). 320 $\times$ . Petersen phot. (Basalmembran des Schaltstückes und der Endstücke nach dem Präparat nachgezeichnet, sonst ohne Retusche. *a* Das Schaltstück, *b* Seitenlichtung desselben, die zur Beere *c*<sub>2</sub> führt, *c*<sub>1</sub>–*c*<sub>6</sub> die daransitzenden Endstücke, *d* Speichelrohr, *e* weiteres Endstück.

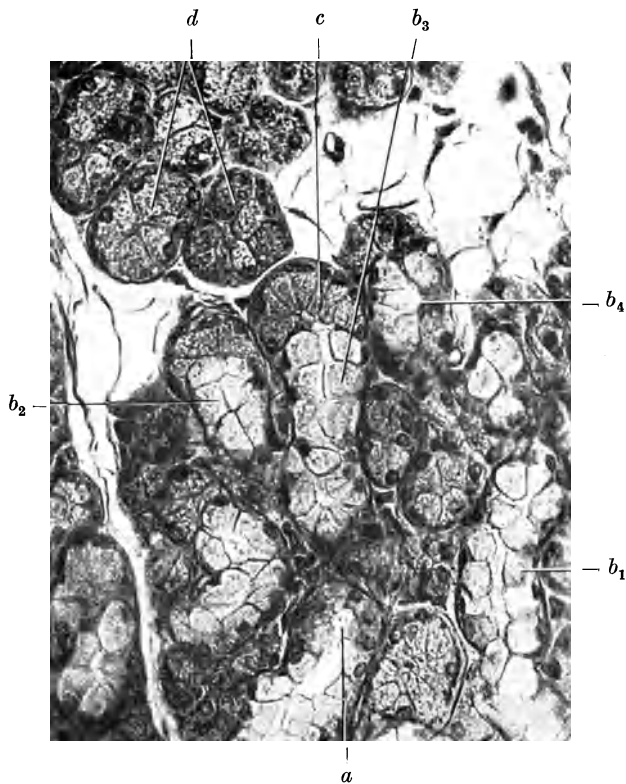


Abb. 502. Muköse Endstücke der Submaxillaris, Mensch (V). Gallein-Anilinblau. 320 $\times$ , Petersen phot. *a* Schaltstück, das in einen mukösen Schlauch übergeht, *b*<sub>1</sub>–*b*<sub>4</sub> muköse Schläuche, *c* Halbmond (auch bei *b*<sub>2</sub> und *b*<sub>4</sub>), *d* seröse Endstücke.



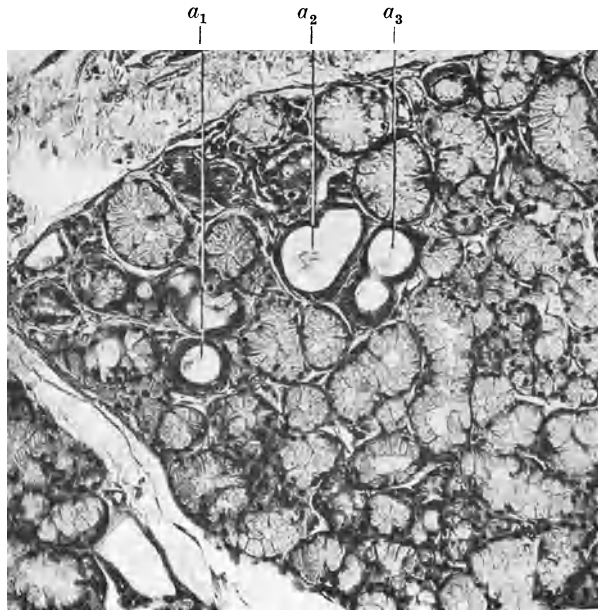


Abb. 503. Glandula sublingualis major, rein muköses Läppchen, Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure, 130 $\times$ , Petersen phot.,  $a_1$ – $a_3$  weite intralobuläre Ausführungsgänge.

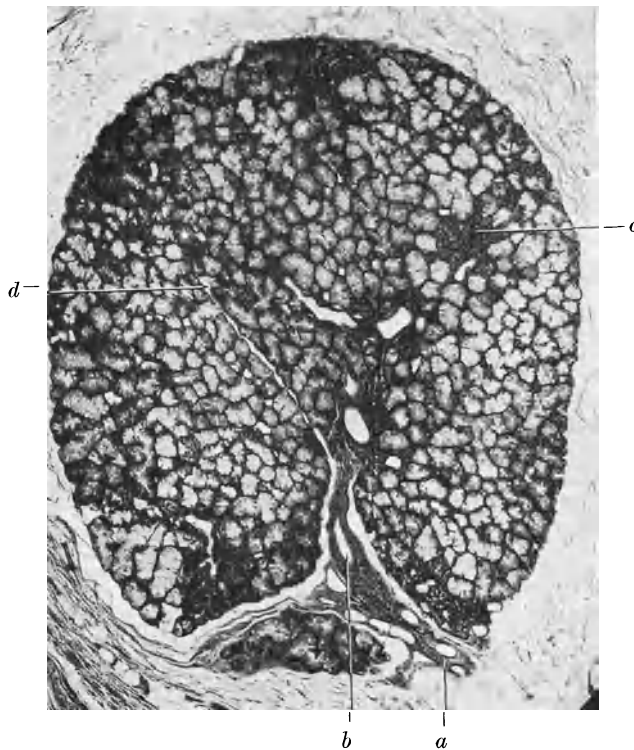


Abb. 504. Einzelläppchen, Sublingualis minor, Hämatoxylin, 50 $\times$ , Petersen phot.  $a$  Hilus,  $b$  Ausführungsgang,  $c$  Lymphozytenhäufchen um einen Ausführungsgang, die Lumina von  $c$ – $b$  sind weite Ausführungsgänge,  $d$  Andeutung einer Aufteilung in Läppchen 2. Ordnung. Der Schleim in den Endstücken zeigt verschiedene Färbung (vgl. Abb. 493).

Namen (v. Ebnersche) Halbmonde führen (Abb. 502). Das weite Lumen der Schleimstücke führt mit verzweigten Sekretkanälchen in diesen Endkomplex hinein. Sie sind für die Submaxillaris kennzeichnend.

Die Sublingualisläppchen sind sehr viel einfacher gebaut. Ein Streifenstück fehlt entweder ganz oder ist kurz; die Isthmen sind sehr variabel. Jedes Läppchen und jede Drüse verhält sich ein wenig anders. Die hinteren Läppchen der Sublingualis major zeigen meist reicher ausgestaltete Bäumchen.

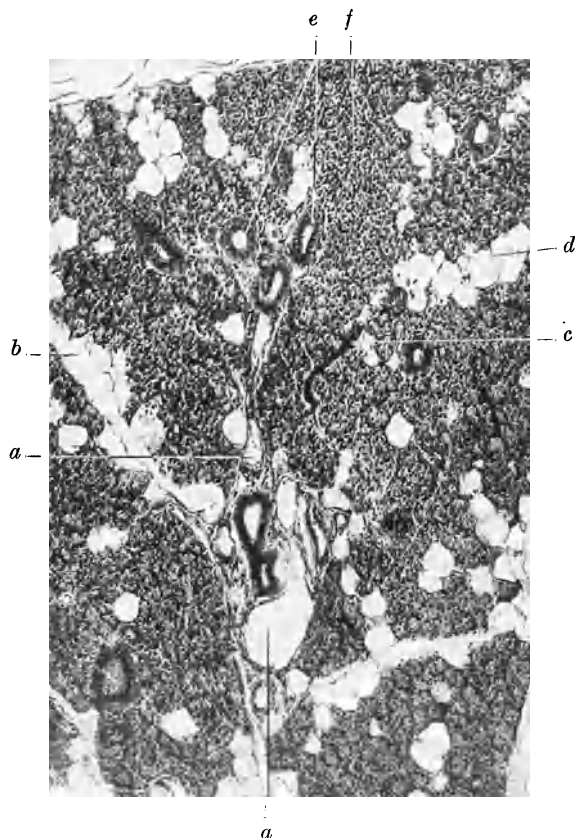


Abb. 505. Übersicht über ein Parotisläppchen (S). Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure, 80 $\times$ , Petersen phot. *a* Hilus des Läppchens mit Gefäßen (Durchspülung, stark erweitert), *b* interlobuläres Septum, *c* blutgefüllte Kapillare, *d* Fettzellen, *e* Speichelrohr, *f* seröse Endstücke.

Ebenso sind in ihnen Halbmonde oder rein seröse Endstücke in wechselnder Weise vorhanden (Abb. 503).

An den Läppchen der Glandulae sublinguales minores (Abb. 504) sind oft stark geknäuelte und verzweigte seröse Tubuli zu erkennen. Sie bilden Abschnitte der Läppchen von charakteristischem Aussehen, das von dem der serösen Endstücke der Submaxillaris verschieden ist und mehr dem der v. Ebnerschen Spüldrüsen ähnelt. Den Glandulae sublinguales minores schließt sich in ihrem Bau die Glandula lingualis anterior (Nuhnsche Drüse) an.

Die Theorien, die man sich über die Beziehungen der verschiedenen Teile, Zellen, Abschnitte des Drüsenbaumes macht, leiden meist an einer zu großen

Starrheit in der Auffassung dieser doch lebendigen und wie alles Lebendige bildsamen Organe. Die Drüsen des Menschen leben viele Jahrzehnte. Zunächst wachsen sie während der Funktion etwa 20 Jahre lang beträchtlich. Dabei muß der Drüsenbaum ständig umgestaltet werden (Abb. 489). Über die Lebens-

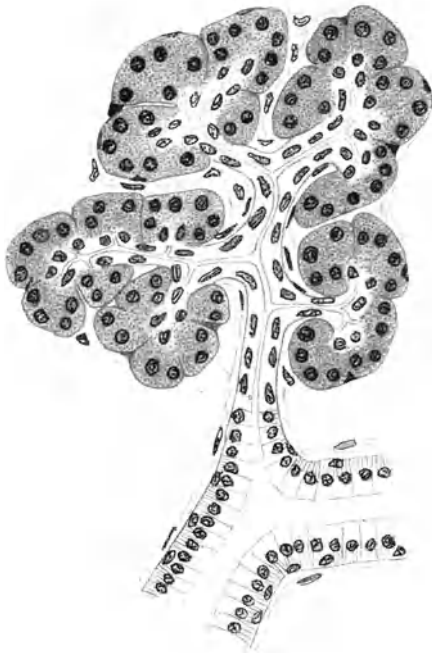


Abb. 506. Parotis, Mensch. Schema der Parotis nach K. W. Zimmermann: Handb. d. mikr. Anat. Bd. V/1. 1927.

dauer der Einzelzellen, insbesondere der Schleimzellen haben wir keine genauere Kenntnis, daher auch nicht über das Maß und die Quelle eines etwaigen Ersatzes. Diese lebendigen Vorgänge kann man nicht aus den toten Präparaten ablesen, ohne gleichzeitig unmittelbar Erfahrungen über die Lebens-, insbesondere Formbildungsvorgänge selbst in den Drüsen zu sammeln. Die Probleme sind im Grunde dieselben, wie die der ganzen Formbildungslehre und sie tauchen bei vielen Organen wieder auf (vgl. Blutbildungsprobleme S. 382).

Die Parotis ist eine rein seröse Drüse mit meist beerenförmigen Endstücken, unter denen aber zahlreiche Mehrlinge vorkommen. Jedoch kommen auch ganz unregelmäßig gestaltete Endstücke vor. Sehr lange Schaltstücke (Isthmen) sind für die Parotis kennzeichnend, deren Enden von den sezernierenden Endstücken förmlich umlagert werden. In bezug auf die Streifenstücke und Läppcheneinteilung unterscheidet sich die Parotis weniger von der mandibularen Drüsengruppe, höchstens sind die Läppchen kleiner und durch reichlicheres Zwischengewebe ge-

trennt. In ihnen liegen die Stämme des Fazialisplexus. Die Drüsenendstücke sind in den Läppchen außerordentlich dicht gelagert und mit zahlreichen Fettzellen vergesellschaftet (Abb. 505, 506).

### Die einzelnen Wandteile der Mundhöhle.

**233. Lippen und Wangen.** Die mechanische Grundlage von Lippen (Abb. 507) und Wangen (Abb. 480) bilden die Muskeln der Mundöffnung: Orbicularis oris, Buccinator, die vom Orbicularis ausgehenden Muskeln und das Platysma, die an der Wange eine kräftige Muskelschicht auf dem Buccinator bilden. Nach außen hin ist diese Muskulatur mit der Unterhaut eng verwachsen, nach innen mit der Submukosa. Beide Schichten enthalten unter Umständen reichlich Fett, hängen aber wiederum eng mit der Lederhaut und dem Stratum proprium der Schleimhaut zusammen, so daß die ganze Wand bei den Bewegungen, die bei der Nahrungsaufnahme und beim Sprechen eine so wichtige Rolle spielen, eine Einheit bildet.

Die Schleimhaut ist die typische Auskleidung des Mundes mit dickem Plattenepithel und einfachen Papillen. An der Mundspalte, also im Bereiche der Lippen geht sie in die Oberhaut über, das weiche, wenig verhornte Epithel in das harte, stark verhornte. Zwischen die beiden Epithelarten mit den

Talgdrüsen und den Schleimdrüsen, der trockenen Haut und der nassen Schleimhaut, schiebt sich das Lippenrot ein, das den bekannten, gegen den Mundwinkel zu fast verschwindenden Saum (Lippensaum) bildet. In ihm gleicht das Epithel im ganzen dem der Schleimhaut, ist aber dicker und besitzt eine stärkere, oft durch kleine Wärzchen oder Zähnchen ausgezeichnete Hornschicht. In ihr kommen freie Talgdrüsen, d. h. solche ohne Haare, die ja erst jenseits des Lippenrots beginnen, vor. In der Verwachsungslinie der Wange

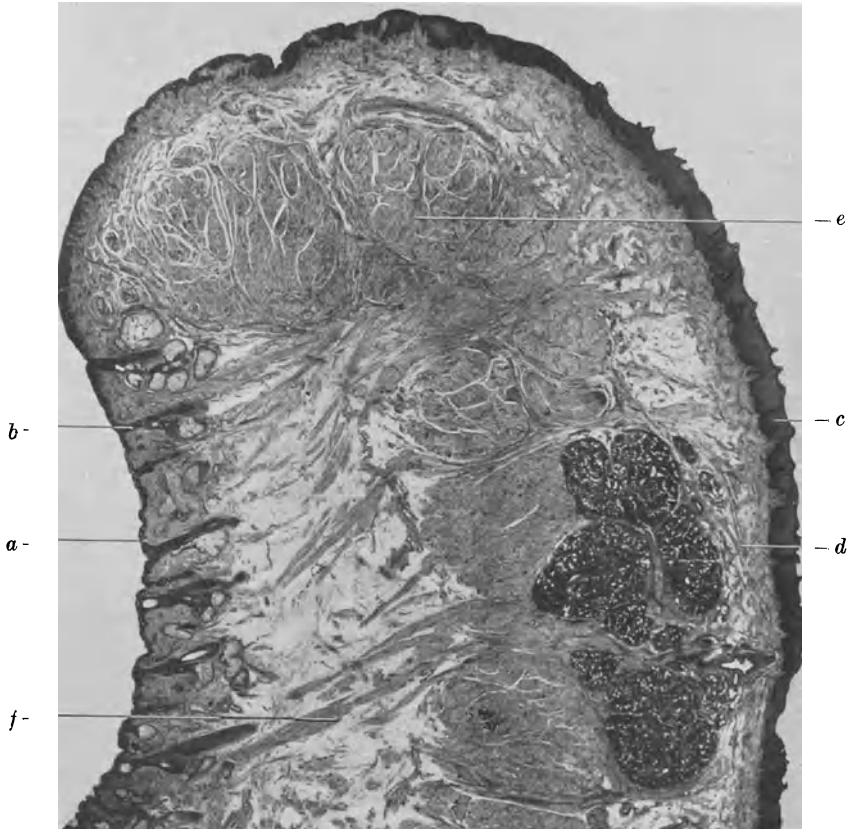


Abb. 507. Lippe, Mensch. Präparat der Würzburger Anatomie, Häm. Eos. 9×, Petersen phot. *a* Epithel der Haut, *b* Haar mit Talgdrüse, *c* Epithel der Schleimhaut, *d* sogen. Submukosa, *e* Sphincter oris, *f* senkrecht zur Haut verlaufende Muskelbündel.

(Ober- und Unterkieferfortsatz) kommen solche Drüsen ebenfalls an der Innenseite der Schleimhaut vor.

Die Lippen des Neugeborenen sind mit allerdings sehr wechselnd ausgebildeten Zotten bedeckt, in die besonders lange Bindegewebspapillen hineinragen, und von denen die beim Erwachsenen vorhandenen kleinen Zähnchen wohl einen letzten Rest darstellen. Der Lippensaum zerfällt dadurch in einen äußeren glatten und einen inneren zottentragenden Teil. Auch in der Verwachsungszone der Wangen sind solche Zotten vorhanden.

**234. Der Gaumen.** Im Bereich des harten Gaumens und des damit unmittelbar zusammenhängenden Zahnfleisches (Abb. 508) sitzt die Schleimhaut der knöchernen Unterlage sehr fest und gänzlich unverschieblich auf. Im Bereich des Gaumens liegt unter ihr ein dickes Polster von Schleimdrüsen, das den

Bogen zwischen Mittellinie und Zahnfleisch ausfüllt und durch den tastenden Finger leicht an der elastischen Federung der Schleimhaut an dieser Stelle

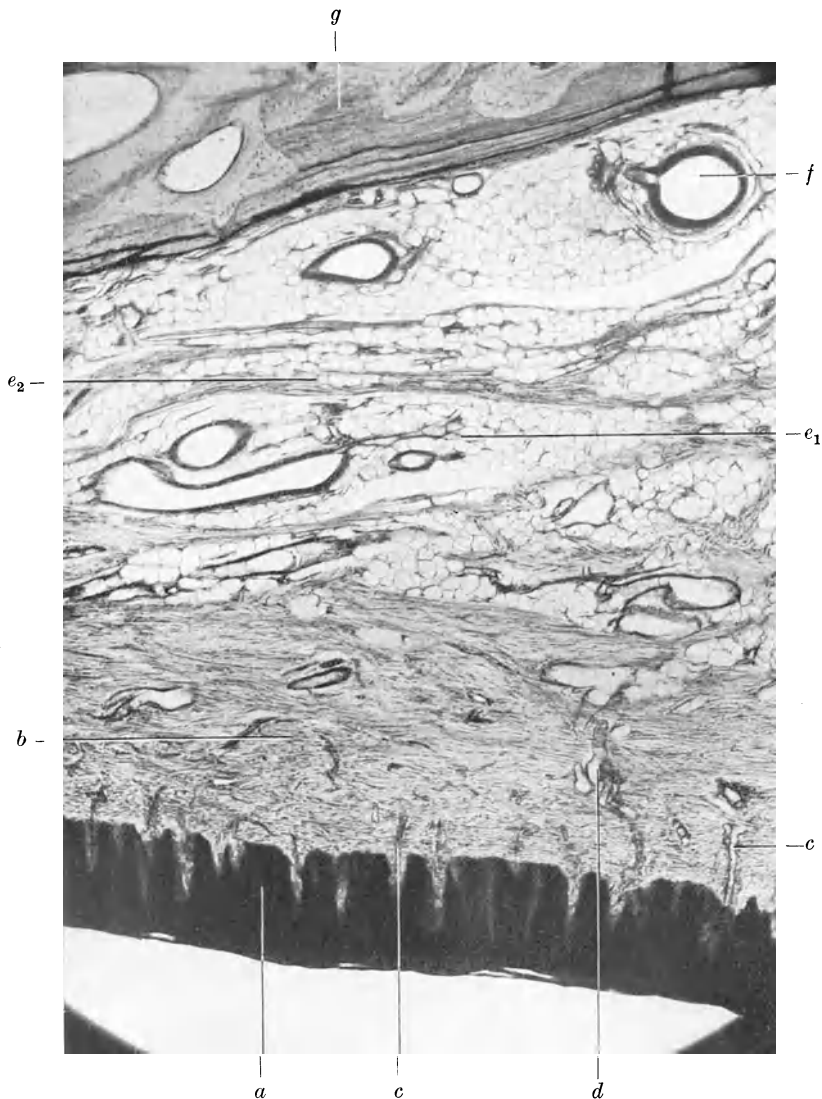


Abb. 508. Linguales Zahnfleisch vom Oberkiefer, sehr dicker Schnitt (Mensch S). Gallein, 36 $\times$ , Petersen phot. *a* Epithel, *b* Stratum prop. der Schleimhaut mit *c* Papillen, in die Gefäßschlingen hineinragen; sie kommen aus tiefer im Stratum prop. gelegenen Gefäßen, *d*; die Schleimhaut ist durch eine Submukosa *e* mit dem Knochen verbunden, sie besteht aus Fett *e*<sub>1</sub> und derben Faserzügen *e*<sub>2</sub>, dazwischen, *f* größere Arterie auf dem Knochen, *g* Alveolarknochen. Die rechte Seite = oben, linke = unten.

nachweisbar ist. Die Drüsen sind durch Septen abgeteilt (Abb. 481). Der weiche Gaumen besitzt wie Lippe und Wange eine muskulöse und sehnige Grundlage mit der fest daraufsitzenden Schleimhaut (Abb. 509). Die der Mundseite ist die schon geschilderte mit darunter liegenden Drüsen, wie am harten

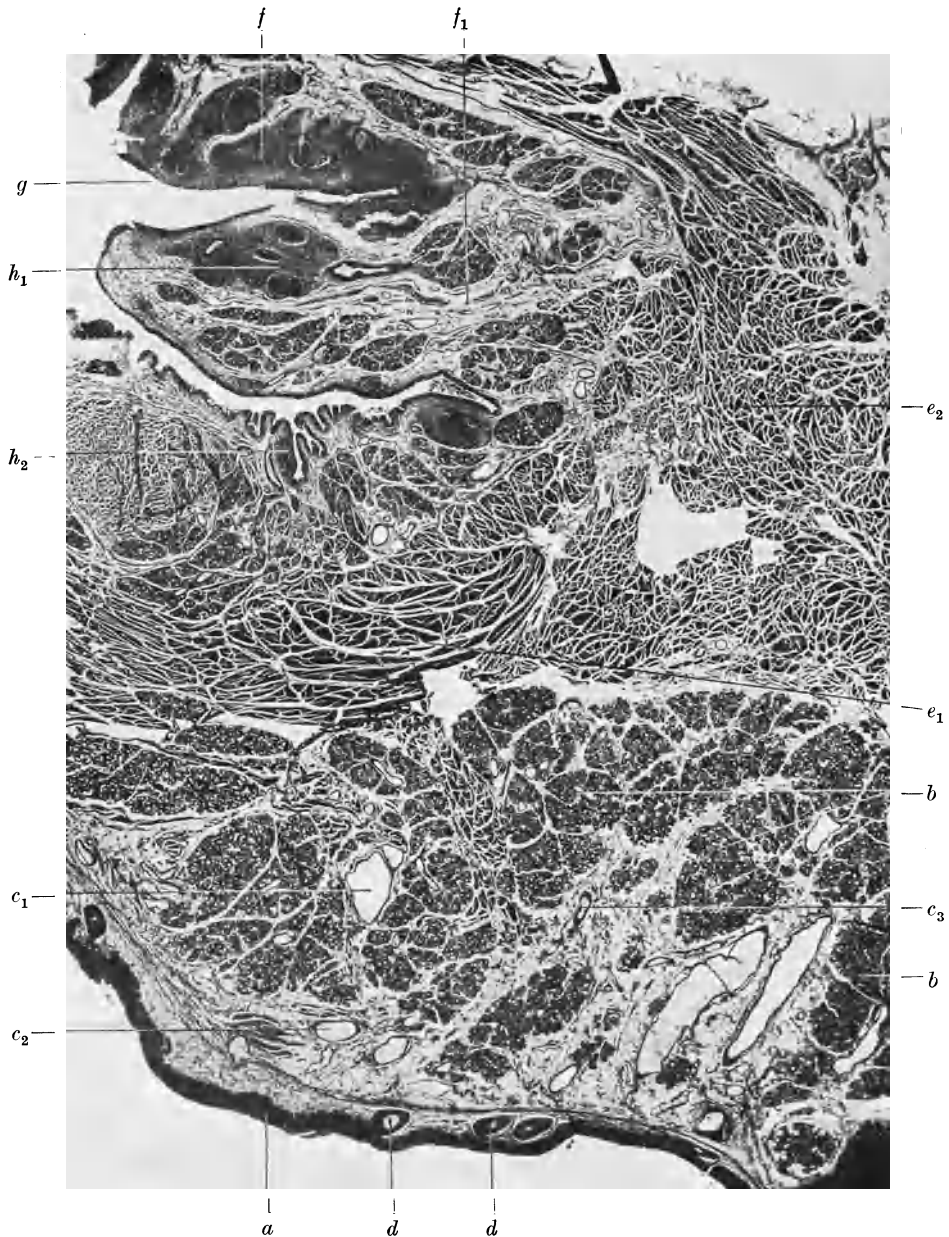


Abb. 509. Schnitt (senkrecht zur Stirne) durch den herunterhängenden weichen Gaumen, mit der Seiten- und Hinterwand des Nasenrachenraumes, Mensch (V). Kopf im ganzen durchspült, Epithel des Nasenrachenraumes nur teilweise erhalten, Paraffinschnitt mit einigen Fehlern (Rissen und Falten). Häm. Eos. Petersen phot. *a* Epithel der Mundseite, *b* Schleimdrüsen, *c* deren Ausführungsgänge, *c*<sub>1</sub> und *c*<sub>2</sub> sehr weit und mit Schleim gefüllt, *c*<sub>3</sub> enger Ausführungsgang, auch die weiten Räume unter dem Strich, *c*<sub>3</sub> sind Ausführungsgänge; unter *c*<sub>2</sub> ein Gefäß, *d* Ausmündung der Gänge durch das Epithel, *e* Muskulatur, *e*<sub>1</sub> des Gaumens, *e*<sub>2</sub> der Gaumenbögen, nach hinten der Constrictor pharyngis, *f* Seitenwand des Pharynx mit *f*<sub>1</sub> der Plica salpingo-pharyngea, *g* Rückwand des Pharynx, bei *h* fehlt das Epithel, *i* lymphoepitheliale Organe, bei *h*<sub>2</sub> längsgetroffene Krypte, vgl. Abb. 645.

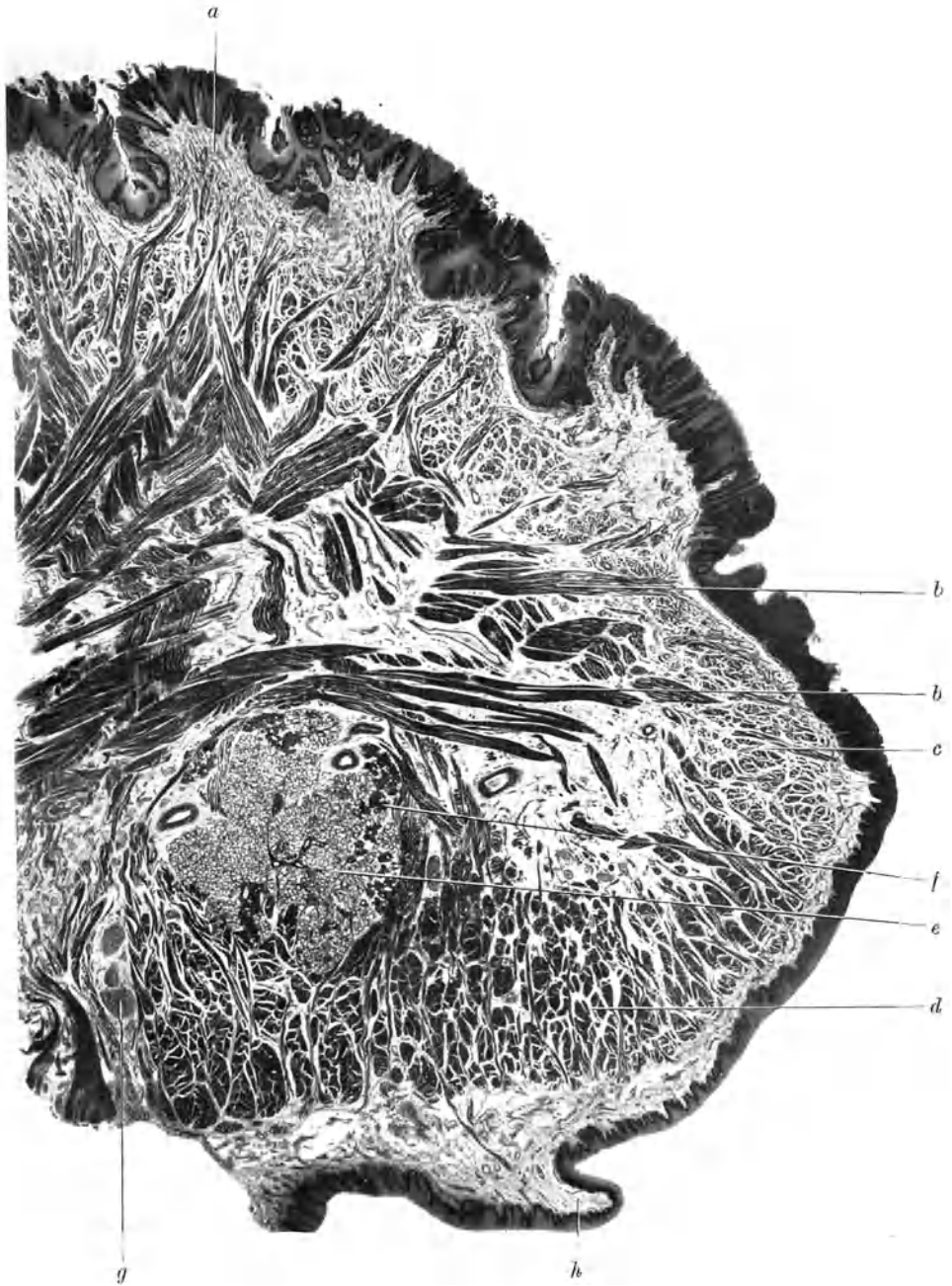


Abb. 510. Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge vom Menschen (Sch). Gallein 10×, Petersen phot. Es handelt sich um eine „Faltenzunge“, d. h. um eine Zunge mit *a* starken längs verlaufenden Wülsten. *b* *Musc. transversus*, *c* *longitudinalis linguae*, *d* *Genioglossus*, *e* *Gl. lingual. ant.*, *f* deren seröse Teile, *g* *Nerv. lingualis*, *h* *Plica fimbriata*.



Gaumen, sie findet sich noch eine Strecke weit auf der dorsalen Nasenseite, ist hier aber dünner und geht nahe dem harten Gaumen in die Nasenschleimhaut (siehe dort) über. In dem Bereich der Nasenschleimhaut kommen auch die für diese kennzeichnenden, serös-mukös gemischten Drüsen vor. Sehr reichlich sind lymphatische Organe mit Krypten, die meist von Plattenepithel ausgekleidet sind (siehe auch S. 550).

**235. Die Zunge** (Abb. 510). Die menschliche Zunge gehört ihrem feineren Bau nach zu den variabelsten Organen. Ein genaueres Studium der ganzen Zungen auch nur weniger Individuen zeigt, daß die feinere Ausgestaltung der Oberfläche außerordentlich wechselt, daß dabei jedoch an jedem Exemplar ein bestimmter Typus festgehalten wird. Hat man eine Anzahl Zungen genauer studiert, so kann man auch kleinere Stücke und mikroskopische Präparate jeder Zunge sofort nach ihrer Herkunft wieder erkennen. Diese typische individuelle Ausgestaltung jeder Zunge, insbesondere in ihren



Abb. 511. Injizierte Blutgefäße der Zungenmuskulatur, aufeinander senkrechte Maschensysteme, Mensch (50 Jahre, Sektion). 20×, Petersen phot.

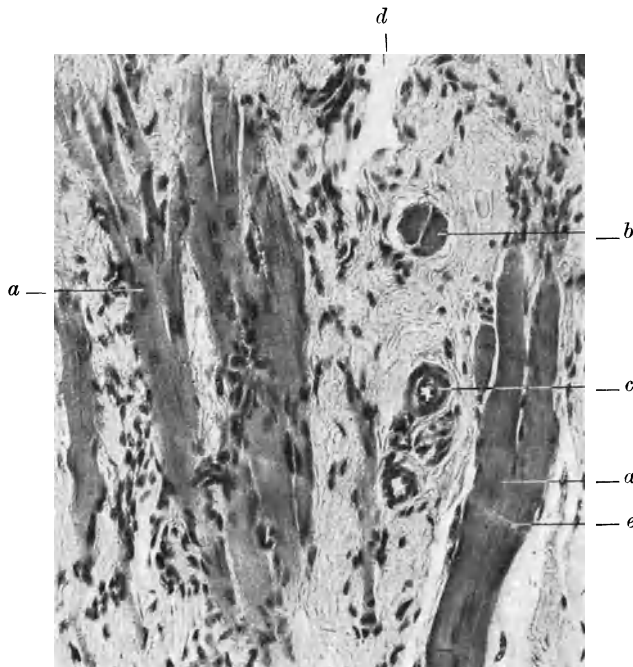


Abb. 512. Pinselförmige Enden der Muskelfasern an der Zungenschleimhaut, Mensch (Sch). Gallein 190×, Petersen phot. *a* Muskelfaser, *b* Querschnitt einer Muskelfaser, *c* Arterie, *d* Venensinus, *e* Bruchstelle der Faser (Fehler des Präparates).



Papillen und ihrem lymphoepithelialen Apparat, scheint mir bisher allzuwenig berücksichtigt.

Die Zunge ist bekanntlich ein von Schleimhaut überzogener Muskelwulst, der mit großen Außenmuskeln an den benachbarten Skeletteilen befestigt ist. Sie machen einen großen Teil des Muskelkörpers aus und werden durch die Binnenmuskeln, die verschiedene Teile der Zungenoberfläche verbinden, ergänzt.

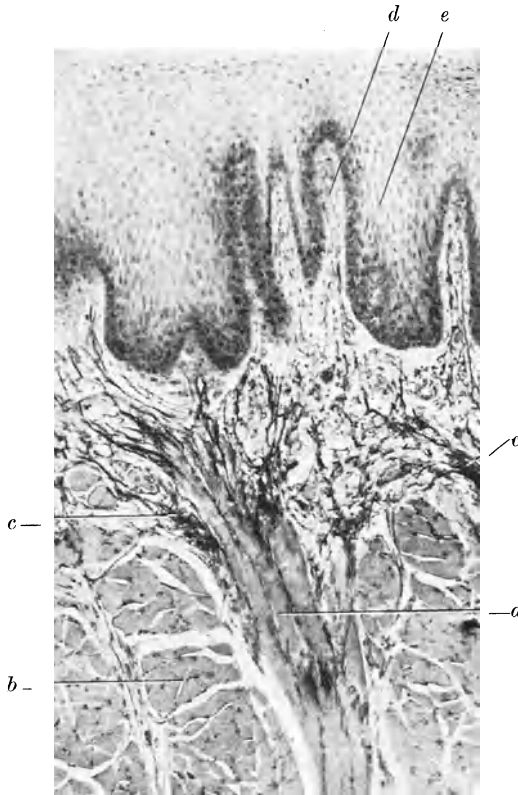


Abb. 513. Elastischer Endpinsel von Muskelfasern, Unterseite der Zunge, Mensch (Sch). Orcein Häm. 190× Petersen phot. *a* Muskelfasern längs, *b* quer getroffen, *c* elastischer Endpinsel, *d* Papille, *e* Epithel.

Wir unterscheiden so den mechanischen Apparat der Zunge und den Schleimhautapparat.

Der mechanische Apparat besteht aus der Muskulatur, der Faszia und dem Septum linguae. Die Muskeln laufen bündelweise in der Zunge durcheinander, so daß an jeder Stelle drei sich annähernd senkrecht kreuzende Systeme sichtbar sind. An injizierten Zungen wird dies besonders deutlich, die Maschen der Blutkapillaren passen sich der Verlaufsrichtung der Muskeln genau an (Abb. 511).

Die Muskelfasern selbst zeigen mancherlei Besonderheiten. Man sieht in den quergetroffenen Bündeln regelmäßig einzelne Querschnitte mit Kernen im Innern, zwischen den Fibrillen, ferner sind ihre Enden in mehrere Zipfel aufgespalten (Abb. 512). Jeder dieser Zipfel endet nicht anders als die Skelettmuskelfasern sonst, d. h. es erheben sich dafür dieselben Probleme. Bei gut, z. B. mit Säurealizarinblau, ausgefärbten Präparaten sieht man das kegelförmige Ende mit zahlreichen Kernen

darin (Heidenhains Zuwachszone). Das Sarkolemm erscheint bei der Zunge besonders deutlich als Teil des kollagenen Fasersystems, in das die Muskelfasern eingebettet sind, und das deren Formänderung auf das zu bewegende Glied überträgt. Das Ende des Sarkolemm geht auch hier in die Sehne über, die sich aber in keiner Weise aus dem dichten Geflecht der kollagenen Faser hervorhebt, in dem die Muskelfaser endet. Die Endsehne der Faser, wenn man diesen Ausdruck hier gebrauchen will, verfließt sich also mit den Bündeln der Mukosa.

Neben diesem kollagenen Endapparat ist noch ein solcher aus elastischen Fasern vorhanden. Das elastische Gewebe im Innern der Zunge, zwischen den Fasern der Bündel, ist vielleicht etwas reichlicher entwickelt als in anderen Muskeln, gegen die Enden der Faser zu verdichten sich die Maschen erheblich

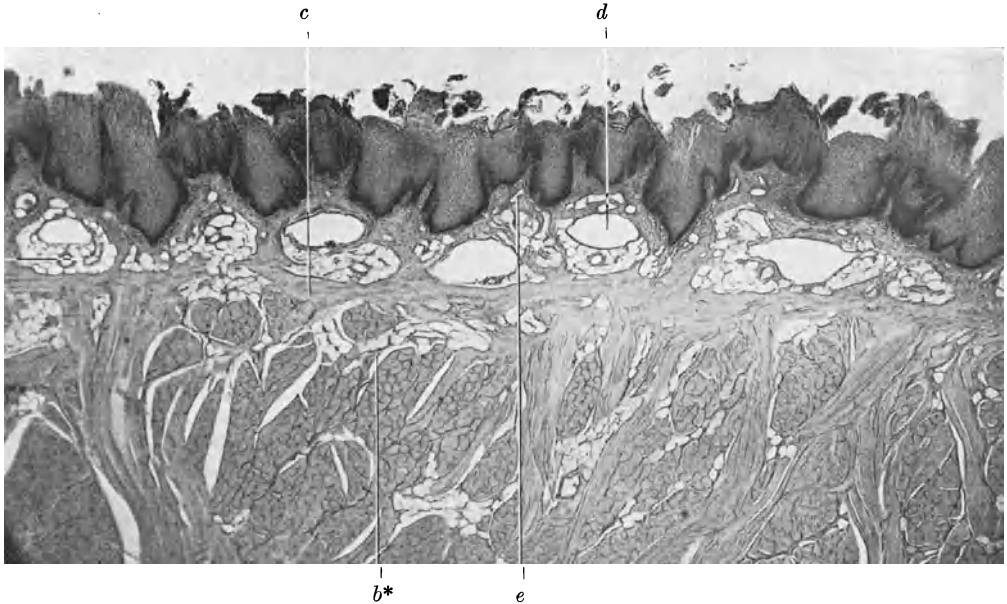


Abb. 514. Zungenrücken mit der Schleimhaut, Mensch (S). Der Kopf ist vollständig durchspült, alle großen Gefäße weit klaffend. Häm. 33×, Petersen phot. *a* Schleimhaut, *b* Muskulatur (*b\** quer getroffen), dazwischen *c*, die Fascia linguae; *d* Venen der Schleimhaut (Plexus), *e* Kapillaren der Papille, *f* Arterien. Um die Venen Fett.



Abb. 515. Einzelne Papille (Fadenpapille) der Zunge (S), dasselbe Objekt wie 514. Gallein 80×, Petersen phot. *a* Basalschicht, *b* Mittelschicht mit Keratohyalinkörnern, *c* Hornschicht, des Epithels, *d* Hornspitze („Faden“), *e* abgeschnittener Faden mit Pilzbesatz (Zoogloea), *f* Arterie, *g* Venensinus, der Papillenstock mit den Sekundärpapillen ist genau der Länge nach getroffen.

und enden schließlich als dichte, pinselförmige, elastische Endapparate in der Schleimhaut. Hier lassen sie sich bis in die Papillen hinein verfolgen (Abb. 513).

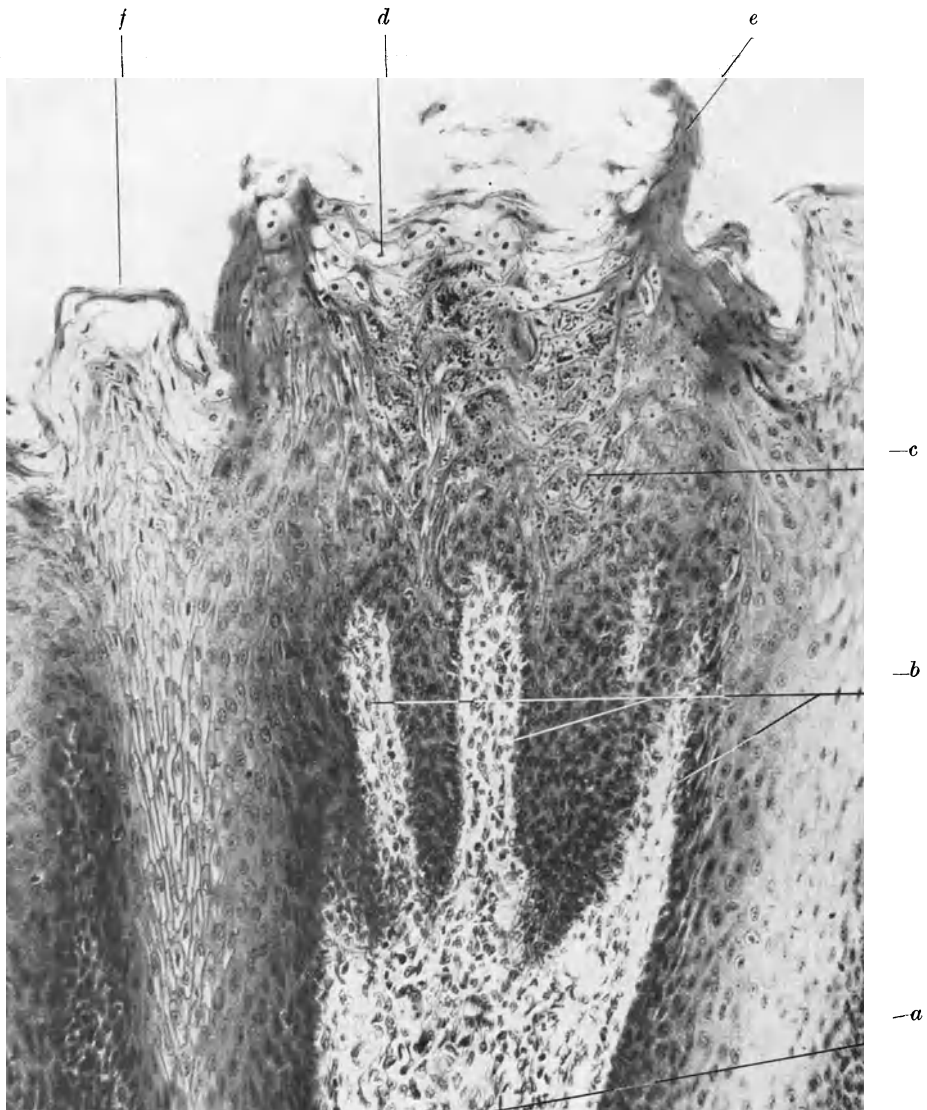


Abb. 516. Fadenpapille der Zunge, Mensch (Sch). Gallein 190 $\times$  Petersen phot. *a* Primärpapille, *b* Sekundärpapillen, *c* Keratohyalinkörnerschicht, *d* Blaszellen zwischen den Fäden *e*; *f* Hornschuppen.

Gewöhnlich wird von der Zunge eine derbe kapselartige Bindegewebsunterlage der Schleimhaut beschrieben. Auf Querschnitten ist aber ein solches Gebilde als zusammenhängendes System nicht nachweisbar. Eine derbe Platte von Bindegewebe ist bei manchen Zungen wenigstens auf dem Zungenrücken gut erkennbar (Abb. 514), an den Seiten fehlt sie wohl größtenteils. Sie wird nicht nur von den aufsteigenden Gefäßen und Nerven, sondern auch von den

Muskeln durchbrochen. Diese enden also in der Schleimhaut. Alle als solche deutlich erkennbare Muskelenden (nicht schräg abgeschnittene Bündel) durchbohren die Faszie. Das Septum linguae ist eine meist ziemlich undeutliche Bindegewebsplatte. (Weiteres über den mechanischen Apparat vgl. die Lehr- und Handbücher der Anatomie.)

Die Schleimhaut der Zunge besteht an Unterfläche und Seite aus dem oben geschilderten Epithel mit einzelnen, je durch eine Gefäßschlinge versorgten Papillen. Das Stratum proprium ist derb und wird von dicken Faserbündeln gebildet, in den Papillen und gegen den Zungengrund zu ist es zart und locker. Anders ist die Schleimhaut auf der dorsalen Seite gestaltet, sie gliedert sich in Rücken und Grund, ersterer durch die Papillen (richtiger

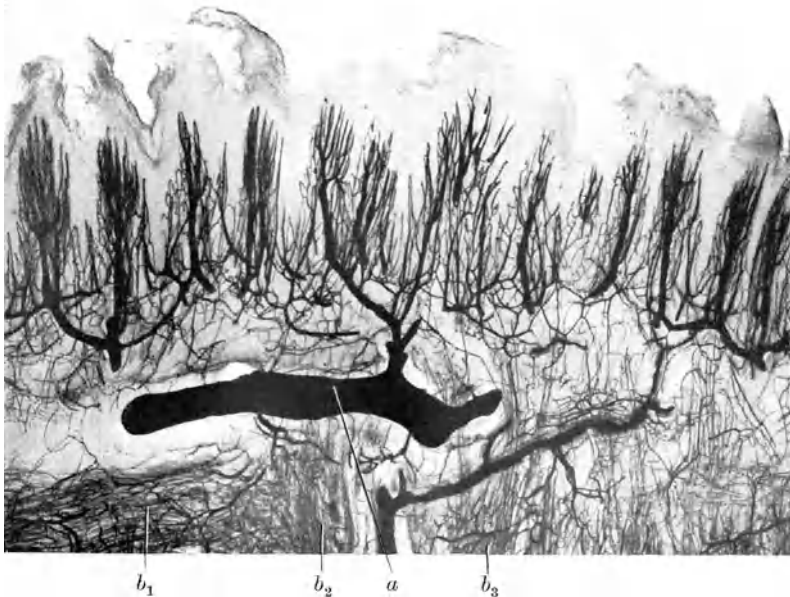


Abb. 517. Vollständige Injektion des Zungengefäßnetzes, Thiersches Originalpräparat aus dem Besitz der Würzburger Anatomie. *a* Venensinus, das dünnere Gefäß, darunter die Arterie, *b*<sub>1</sub>–*b*<sub>3</sub> Muskelnetze.

Zotten), letzterer durch die Zungenbälge ausgezeichnet. Die Zone zwischen beiden ist besonders ausgebildet.

Unter den Papillen unterscheiden wir solche ohne und solche mit Geschmacksknospen. Die Variabilität erstreckt sich besonders auf die ersteren. Die Grundlage aller Papillen bildet ein Bindegewebszapfen, Primärpapille, von der die Sekundärpapillen in mehr oder minder großer Zahl in das Epithel aufsteigen. Das Bild gleicht einem Stockausschlag am Baumstumpf und wird auch als Papillenstock bezeichnet. Er ist das Kennzeichen des Zungenrückens.

Als Fadenpapillen (*Papillae filiformes*) bezeichnet man sehr wechselnde Dinge. Es sollen angeblich fadenförmige Gebilde sein, die weit über die Zungenoberfläche vorragen; es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß diese freien langen Enden zum Teil das Ergebnis einer Mazeration sind. Man sieht sie besonders schön an Zungen nicht ganz frischer Leichen, z. B. an Injektionspräparaten, mit denen längere Zeit in warmem Wasser hantiert worden ist. Die Zwischen-

räume zwischen den Hornfäden sind hier durch Abblättern der Hornschicht vertieft.

An lebensfrisch gut fixierten Zungen ragen die Hornfäden gewöhnlich weit weniger hervor, lockere Hornmassen füllen die Zwischenräume aus. Der eigentliche Hornfaden sitzt einer Sekundärpapille auf. Man findet richtige Hornschuppen, wie bei der Oberhaut, und Keratohyalinkörner (Abb. 516). Zwischen den Hornfäden liegen eigenartige blasenförmige verhornte Zellen. Die Abb. 515, 516, 517 zeigen Fadenpapillen verschiedener Zungen.

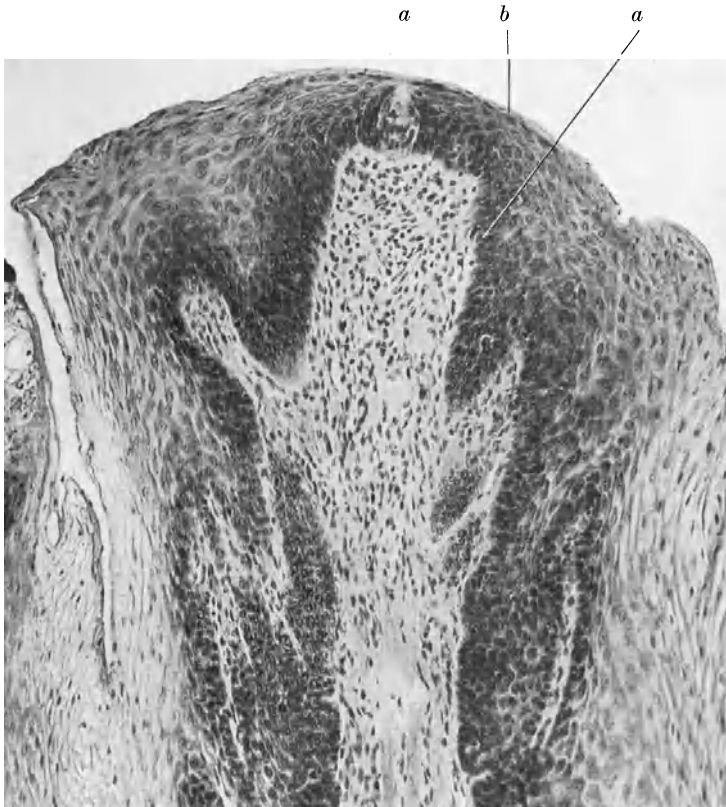


Abb. 518. Pilzpapille, zentral getroffen mit Geschmacksknospe, Mensch (Sch).  $\frac{1}{2}$  Hämatoxylin 130 $\times$ , Petersen phot. *a* Basalschicht, *b* Spiegelschicht, *c* Geschmacksknospe.

Als Haarpapillen möchte ich merkwürdige Gebilde ohne Primär- und Sekundärpapillen bezeichnen, die sich auf der Zunge eines Hingerichteten fanden, durch ihre Hornentwicklung gleichen sie den Fadenpapillen.

Die Kegelpapillen (*Papillae conicae*) sind von sehr wechselnder Gestalt; derbe Hervorragungen mit mächtigen Primär-, kleinen Sekundärpapillen und schwach verhorntem Epithel, dessen Oberfläche aber immer rauh ist. Sie finden sich besonders an der Grenze zwischen Rücken und Grund und erreichen bei einzelnen Zungen sehr beträchtliche Größe (3 mm hoch, 2 mm breit, 1 mm dick). Eine von der einen Seitenfläche hinter der *Papilla foliata* (Blätterpapille) bis zur anderen reichende Zone ist von ihnen besetzt. Hier finden sich nur noch die Wall- und Blätterpapillen, aber keine Faden-, Haar- und Pilzpapillen. Einzelne finden sich auch weiter vorn zwischen den Fadenpapillen.

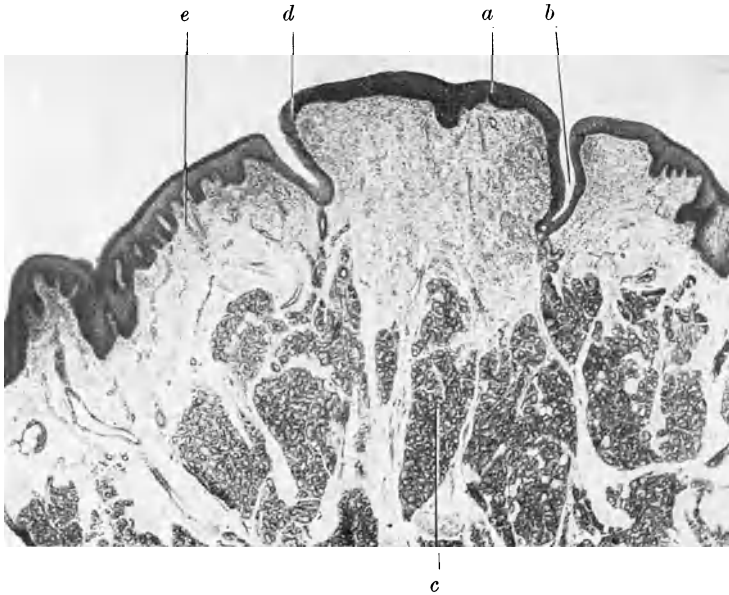


Abb. 519. Wallpapille, Mensch (Sch). Gallein  $33\times$ , Petersen phot. *a* Papille, *b* Graben, in den Ebnersche Drüsen (*c*) einmünden, *d* Seitenwand der Papille mit Geschmacksknospen, *e* Wall mit Sekundärpapillen.

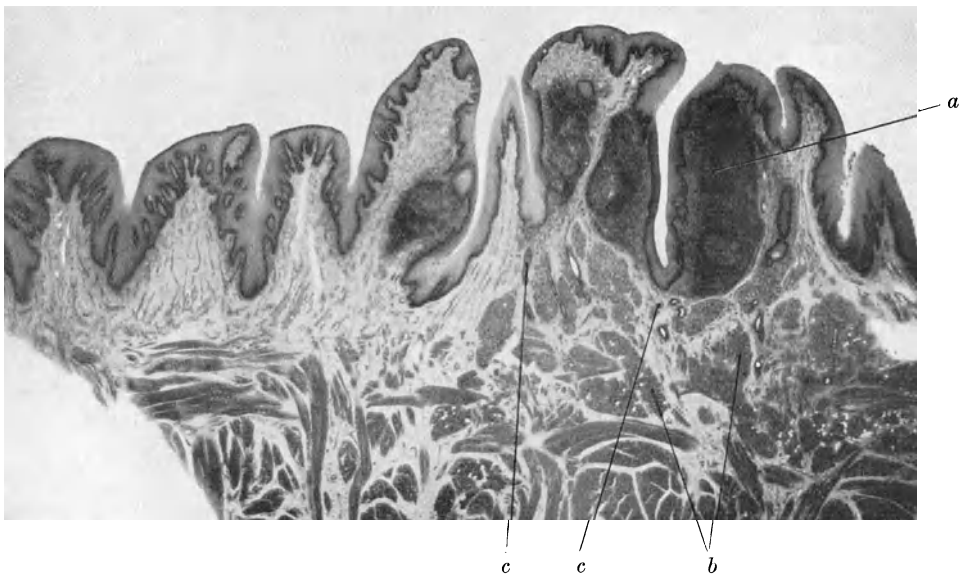


Abb. 520. Blätterpapille, Mensch (Sch). Gallein  $30\times$ , Petersen phot. *a* Lymphoepitheliales Organ, *b* Ebnersche Drüsen, *c* deren Ausführungsgänge.

Sie enthalten meist Anhäufungen von Lymphzellen. Einzelne tragen aufgesetzte Hornfädchen.

Als Zooglöa werden die regelmäßig vorhandenen Pilzrasen bezeichnet, die die Hornfäden des Zungenrückens bedecken.

Die Papillen mit Geschmacksknospen umfassen die Pilzpapillen (Pap. fungiformes), Wallpapillen (Pap. vallatae) und Blätterpapillen (Pap. foliatae). Die ersteren finden sich zwischen den Fadenpapillen und fallen auch an der lebenden Zunge als spiegelglatte Knöpfchen auf, weniger dadurch, daß sie an dem Relief bedeutend hervorragen. Diese glatte Oberfläche ist das Kennzeichen aller Stellen, wo Geschmacksknospen sitzen (Abb. 518); sie wird durch eine deutlich abgesetzte Hornschicht (Spiegelschicht) gebildet. Sie führen Geschmacksknospen ziemlich genau an der Mitte der Oberfläche, die somit frei in die Mundhöhle hineinsehen.

Die Wallpapillen sind umfangreiche Gebilde von mehreren Millimeter Durchmesser. Eine dicke Mittelpapille mit ebener Oberfläche ist von einem tiefen Graben umgeben (Abb. 519). Mehrlingsbildungen mit Unterteilung des Mittelstückes sind häufig. Das Mittelstück zeigt nur ganz kleine Sekundärpapillen, jenseits des Grabens werden diese wieder größer. Die Geschmacksknospen sitzen an der Seite der Papille und hier findet sich auch die kennzeichnende glatte Hornschicht. In die Tiefe des Grabens münden die S. 423 genannten v. Ebnerschen Drüsen ein.

Die Blätterpapillen sind beim Menschen ziemlich variabel und führen oft nur wenige Geschmacksknospen. Sie bestehen aus einer Reihe von dorsal nach ventral verlaufender Blätter, in deren Grund v. Ebnersche Drüsen einmünden (Abb. 520).

Sowohl an den Wall- wie an den Blätterpapillen findet sich lymphatisches Gewebe, zuweilen richtige kleine lymphoepitheliale Organe.

Über die Drüsen der Zunge vgl. S. 423. Es sind die — teilweise — gemischte Glandula ling. anterior, die serösen v. Ebnerschen Drüsen, die rein mukösen Glandulae linguales posteriores.

**236. Die lymphoepithelialen Organe der Mundhöhle.** In der Thymus, die wir bei den endokrinen Organen besprochen, hatten wir ein lymphoepitheliales Organ kennen gelernt. Es entsteht dadurch, daß in die Epithelkörper zahlreiche Lymphozyten einwandern und so der (S. 385) näher geschilderte Bau zustande kommt. Das besondere, im Vergleich zu den jetzt zu besprechenden Organen ist, daß größere Lymphozytenansammlungen außerhalb des Organs nicht übrig bleiben und daß die sog. „Keimzentren“, besser nur „Zentren“, der lymphatischen Organe fehlen. Das letztere hängt wohl damit zusammen, daß die Thymus zentral liegt und weder vom Lymphstrom aus der Peripherie noch vom Epithel her durch die Funktionen beansprucht wird, die zur Bildung der Zentren führen (vgl. S. 355).

Die lymphoepithelialen Organe der Mundhöhle bilden hinter dem Isthmus faucium einen geschlossenen Ring. Der Zungengrund ist von ihnen bedeckt (Zungenbälge); oft breiten sie sich noch über die ganzen Gaumenbögen aus. Zwischen diesen liegt bekanntlich die Gaumenmandel, das größte der lymphoepithelialen Organe, aber zuweilen ist diese nur klein und man sieht kleinere Gebilde, ganz nach Art der Zungenbälge (mit nur einer Krypte) auf und hinter den Bögen sitzen. Weiterhin ist die ganze Dorsalseite des weichen Gaumens mit kleineren und größeren Organen übersät, die sich auf die seitliche und hintere Pharynxwand fortsetzen. Diese ist vom Pharynxdach an bis zur Pars laryngea hinab ebenfalls reichlich mit solchen Organen versehen. In der Menge, Verteilung und Größe der Einzelorgane bestehen sehr beträchtliche Verschiedenheiten.

Der typische Bau des ausgebildeten lymphoepithelialen Mundorgans (Abb. 521) zeigt eine Krypte, in die niemals Drüsen einmünden. Sie ist von

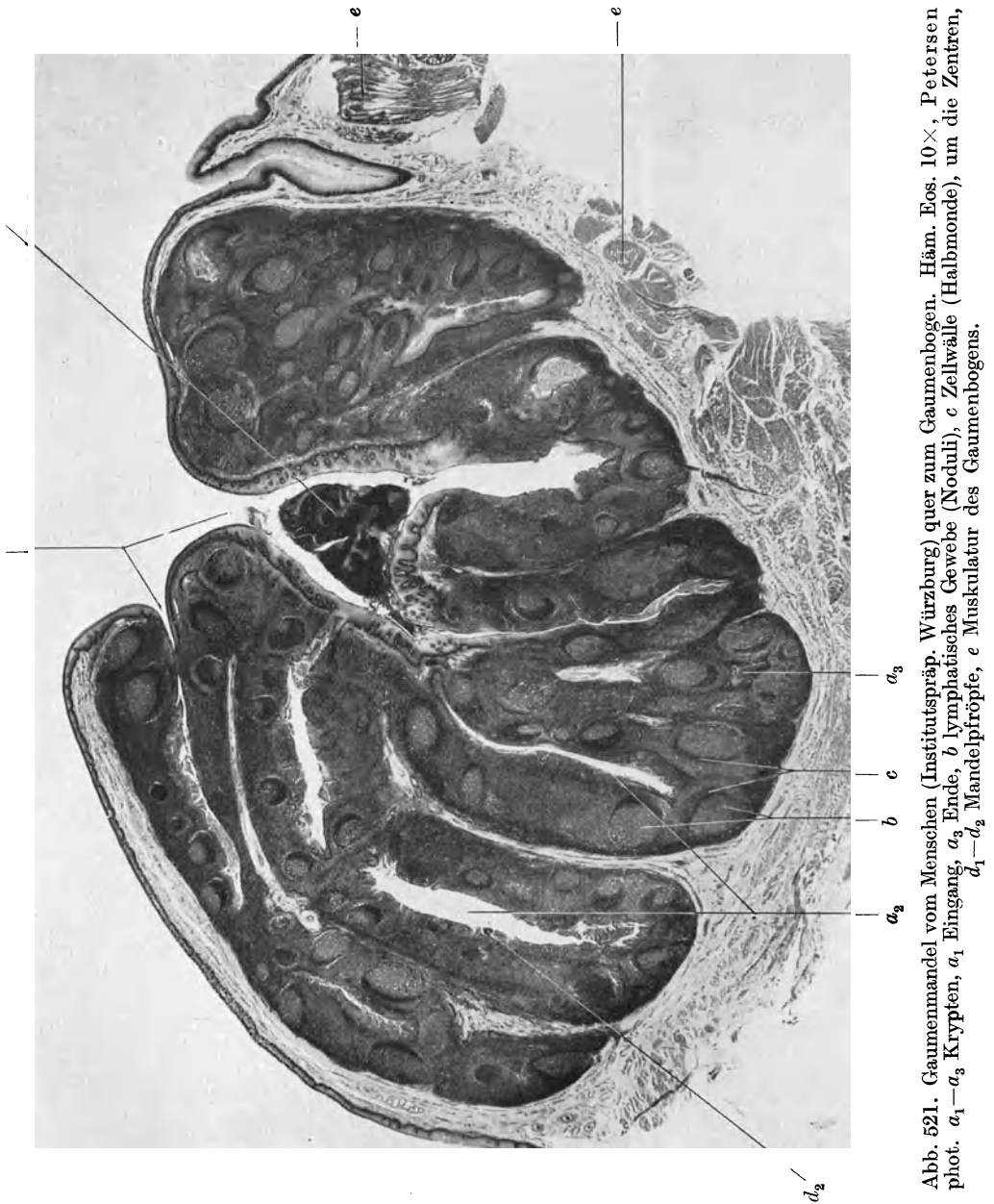


Abb. 521. Gaumenmandel vom Menschen (Institutspräp. Würzburg) quer zum Gaumenbogen. Häm. Eos. 10 $\times$ , Petersen phot. *a*<sub>1</sub>–*a*<sub>3</sub> Krypten, *a*<sub>1</sub> Eingang, *a*<sub>3</sub> Ende, *b* lymphatisches Gewebe (Noduli), *c* Zellwalle (Halbmonde), um die Zentren, *d*<sub>1</sub>–*d*<sub>2</sub> Mandelpröpfe, *e* Muskulatur des Gaumenbogens.

einem geschlossenen Mantel von lymphatischem Gewebe eingehüllt, an dem mehr oder weniger zahlreiche Zentren sichtbar sind. Gegen das Epithel zu liegen schalenförmige (im Schnitt halbmondförmige) Anhäufungen von Lymphozyten. Das Epithel der Krypten geht mit den Lymphozyten einen eigen-



artigen Gewebsverband ein, der dem der Thymus genau entspricht und den Organen den Namen lympho-epitheliale Organe (Jolly) verschafft hat. Nach außen ist das Organ durch eine dünne Kapsel abgeschlossen.



Abb. 522. Querschnitt durch eine Kryptennische eines Zungenbalges, Mensch (Sch). Häm. Eos. 60 $\times$ , Petersen phot. I–IV die Stadien der Entwicklung der lymphoepithelialen Symbiose,  $a_1$ ,  $a_2$  Durchbruchmassen.

Zu diesen großen Organen finden sich mannigfache Übergänge. Im Grenzgebiet zwischen Rücken und Grund finden sich in den Kegelpapillen und an den Wänden der Wall- und Blattpapillen Anhäufungen lymphatischer Zellen. Die Durchsetzung des darüber liegenden Epithels mit Lymphozyten läßt viele dieser Lymphzellhäufchen als kleine lympho-epitheliale Organe erscheinen (Abb. 520).

Das lymphatische Gewebe entspricht dem, das S. 350f. geschildert wurde: Eine dichte Ansammlung von Zellen, die meistens den großen oder unreifen Lymphozyten entsprechen; auch Lymphoblasten sind vorhanden. Die Grundlage ist ein Retikulum, die Gefäße führen faserreicherer Bindegewebe mit sich. Dazwischen liegen Bindegewebsmastzellen, neutrophile und eosinophile Granulozyten.

Die Zentren sind oft sehr zellarm und zeigen zahlreiche abgestorbene Teilchen („tingible Körperchen“). Der Zellwall um das Zentrum (Abb. 523) ist nur

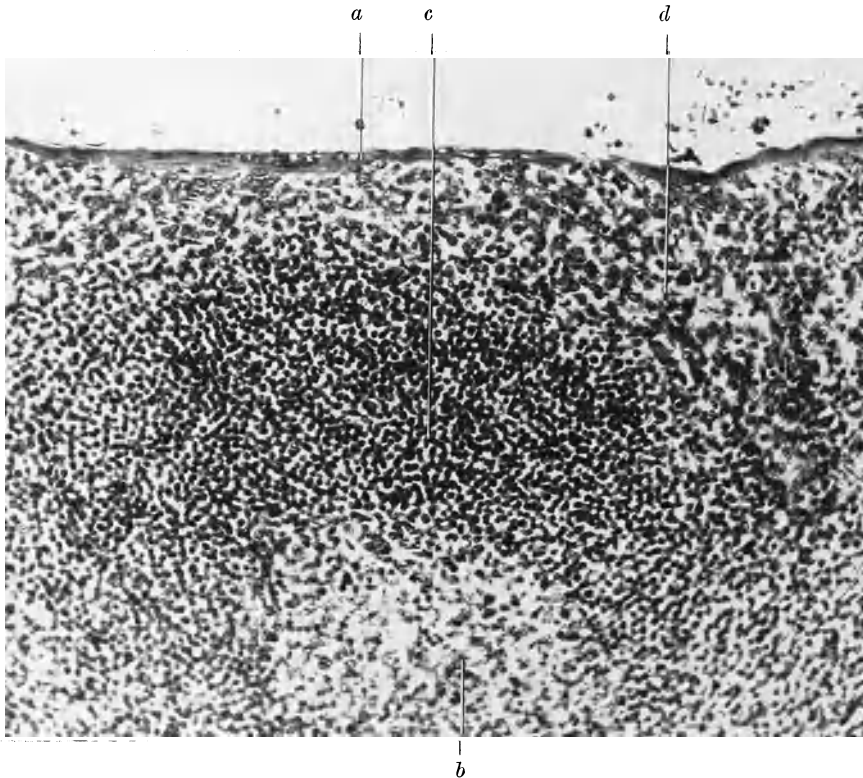


Abb. 523. Gaumentonsille vom Menschen (Sch), Stadium III, die lymphoepitheliale Symbiose voll entwickelt, Gallein, Petersen phot.  $190\times$ . *a* Äußere Grenzlamelle (Hornschicht des Epithels), *b* Keimzentrum, *c* Lymphozytenwall, *d* lymphoepithelialer Schwammkörper.

an der Epithelseite vorhanden und bildet auf dem Schnittbild die charakteristischen Halbmonde (Abb. 521).

Das lymphatische Gewebe wird von einem ziemlich weitmaschigen Gefäßnetz durchzogen, einen Hauptteil daran haben die Venen mit hohem Epithel (K. W. Zimmermannsche Venen, Abb. 528, siehe auch S. 357). Diese Wandgestaltung entspricht der starken Erweiterungsfähigkeit, wie in den Venen der Milz. Ein Lymphplexus hält sich an die Peripherie des lymphatischen Gewebes unter der Kapsel. Lymphgefäße im Innern fehlen angeblich. Diese Anordnung entspricht früheren Entwicklungsstadien der Lymphknoten (S. 187, Abb. 412).

Lymphozyten und Epithel bauen in der lymphoepithelialen Symbiose das lymphoepitheliale Organ auf. Das, was wir in unseren Präparaten sehen, dürfen wir bei der Analyse des Aufbaues dieser Organe, nur als vorübergehendes

Bild auffassen. Das Gewebe ist in dauernder Bewegung; Verteilung, Menge und Art der Gewebestandteile und Zellen wechselt. Ein Auf und Ab der Formen, eine schnelle Reaktion auf Zustände des Körpers und der Umgebung

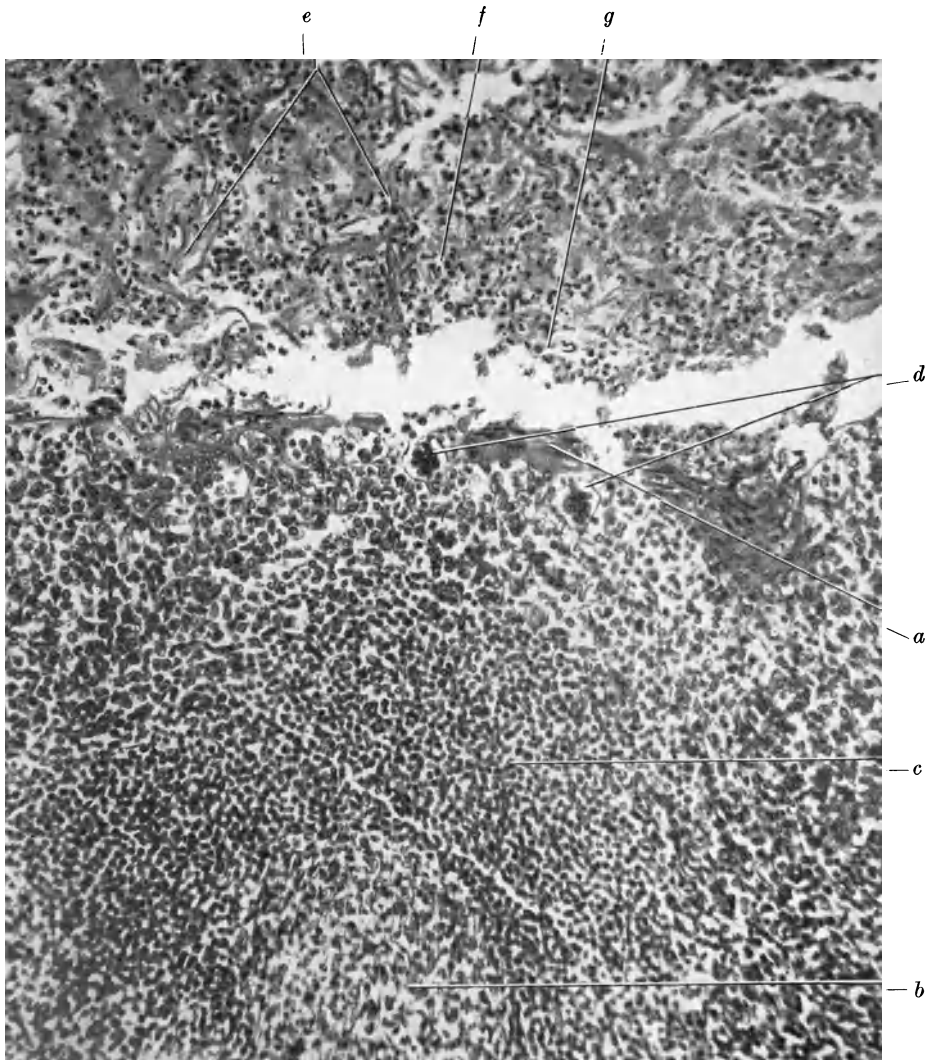


Abb. 524. Dasselbe wie 423. Gallein 190 $\times$ , Petersen phot. Beginn des Durchbruchs, in der Krypte schon ein älterer Pfropf. *a* Grenzlamelle (Hornschicht), *b* Keimzentrum, *c* Lymphozytenwall, *d* kleine Zysten im Schwammkörper mit Lymphozytenhäufchen, *e* Pfropfmasse, *f* Leukozyt, *g* Lymphozyt (Lupe!).

wird ebenso vorhanden sein, wie es Hammar für die Thymus nachgewiesen hat. Was oben (S. 444) von der Verteilung und dem Aussehen der Organe bei einzelnen untersuchten Individuen gesagt wurde, ist möglicherweise auch nur vorübergehende Form im dauernden Wechsel. Die Untersuchung, die vom „Präparat“ (S. 48) ausgeht, ist leicht in Gefahr, den ständigen Fluß des Lebens

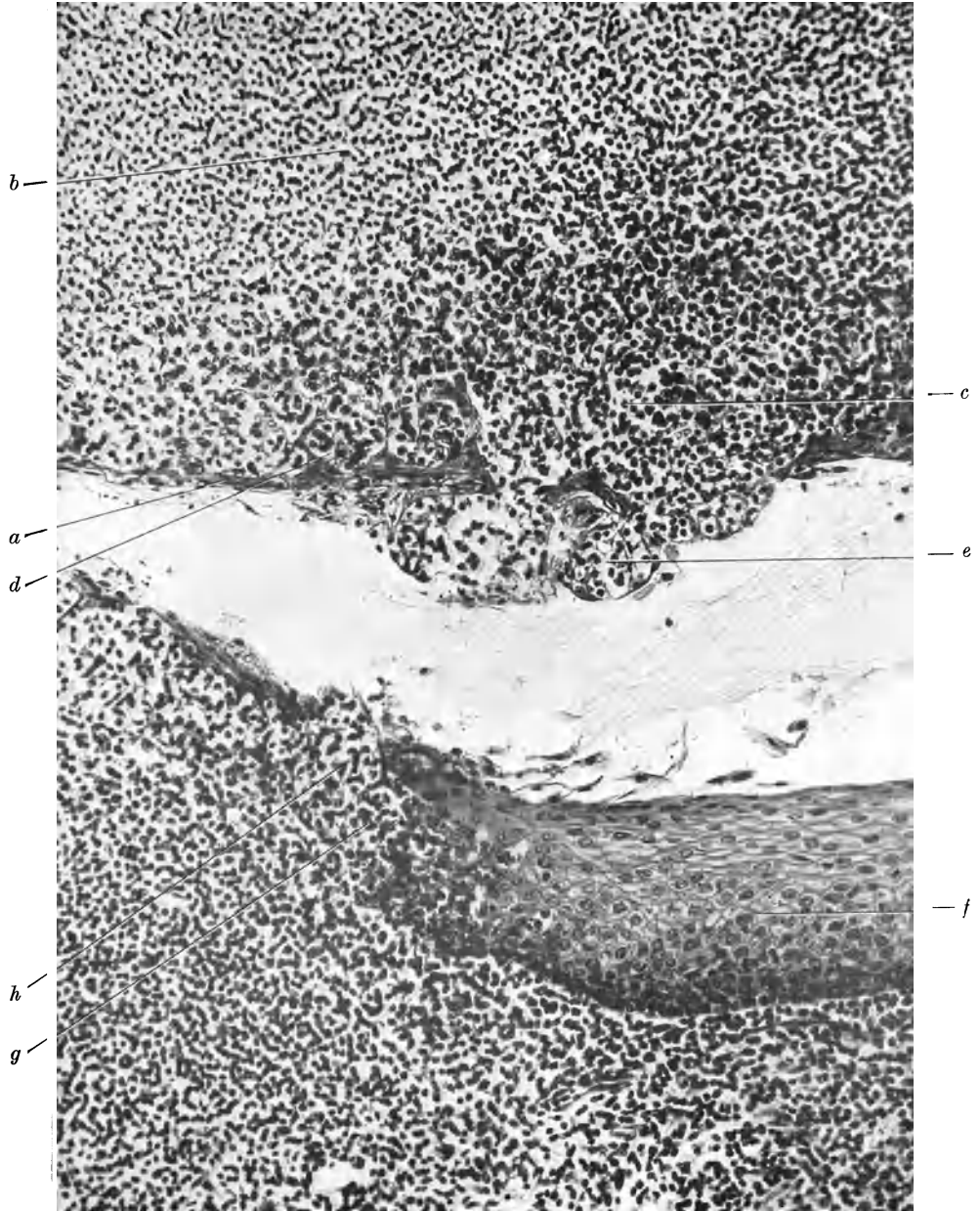


Abb. 525. Dasselbe von 523. Gallein, verschiedene Stadien nebeneinander 190 $\times$ , Petersen phot. *a* Grenzlamelle (Hornschicht), *b* lymphatisches Gewebe auerhalb des lymphoepithelialen Gewebes, *c* l.-ep. Gewebe, im Vergleich zu 523 aufgelockert, *d* weite, mit Lymphozyten gefllte Hohlrume im Schwammkrper, *e* Durchbruch, *f*—*g* Epithel in verschiedenen Stadien der l.-ep. Umwandlung, *h* kleinerer Durchbruch.

zu übersehen oder zu unterschätzen, vor allem beim Menschen, der seine Organe nach Vollendung des Wachstums noch viele Jahrzehnte in Benutzung hat. Wir unterscheiden am besten bei der lymphoepithelialen Symbiose mehrere

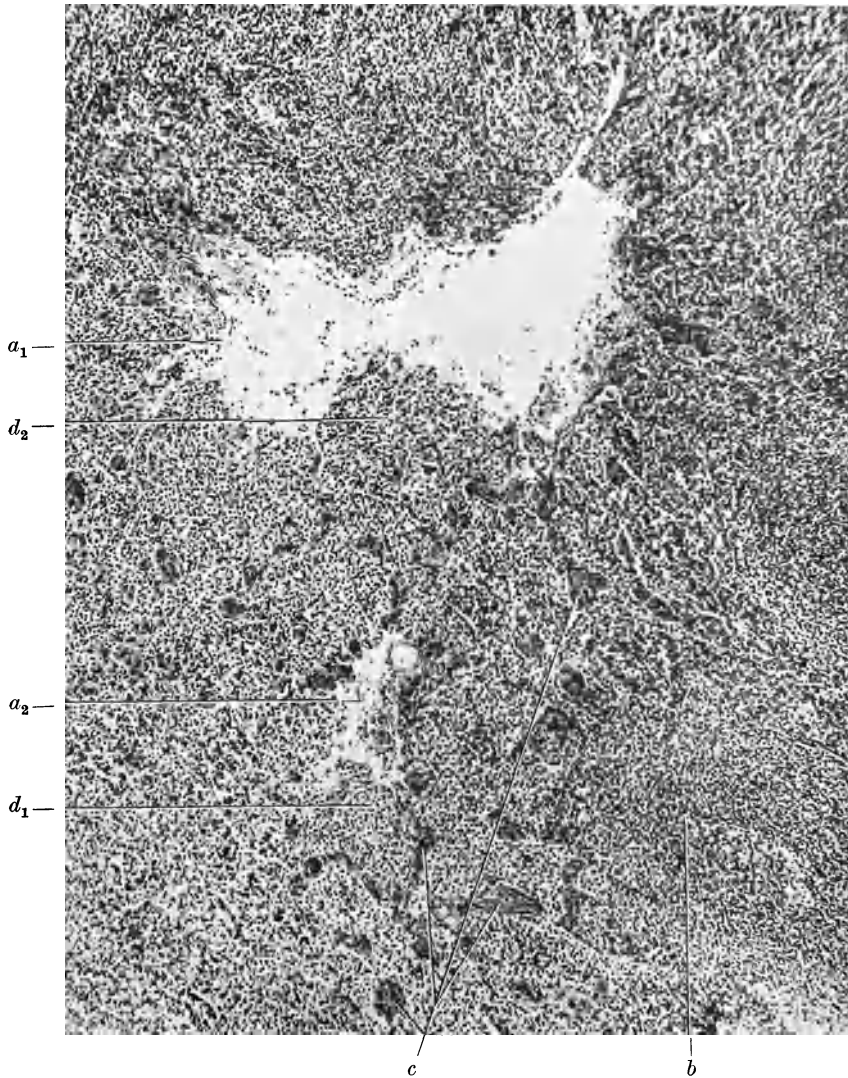


Abb. 526. Kryptennische eines Zungenbalges im Flachschnitt des Endes, Mensch (Sch). Thymusähnliches Bild, Häm. Eos.  $80\times$ .  $a_1$  und  $a_2$  Kryptenlumen, Grenzlamelle (Hornschicht) ganz verschwunden, die lymphoepithelialen Massen ganz im Durchbruch  $d$ ,  $b$  Keimzentrum und Wall,  $c$  Epithelialstränge mit Hassalschen Körperchen,  $d_1$   $d_2$  Durchbrüche.

Stadien, ohne allzuweitgehende Folgerungen in bezug auf die nur unvollständig bekannten, lebendigen Umformungen zu machen (Abb. 522—526).

Die Umwandlung des Epithels ist dem in der Thymus vollkommen parallel. Die einzelnen Epithelzellen rücken auseinander und der ganze Verband verwandelt sich in einen Schwammkörper, der ein zusammenhängendes Hohlraum-



system und ein zusammenhängendes Netzwerk von Strängen und Balken aus den unregelmäßig geformten Epithelzellen aufweist. Das Lückensystem entsteht (nach Mollier) schon vor der Einwanderung der Lymphozyten in das Epithel, indem unter Erweiterung der unter dem Epithel liegenden Lymphspalten ein Strom von Flüssigkeit sich in das Epithel ergießt.

Die Epithelstränge gleichen auch insofern denen der Thymus, als sich in ihnen echte Hassalsche Körperchen entwickeln (Abb. 526 und 527). Man sieht sie am besten auf Flachschnitten durch die Nischen und Buchten der Krypten,

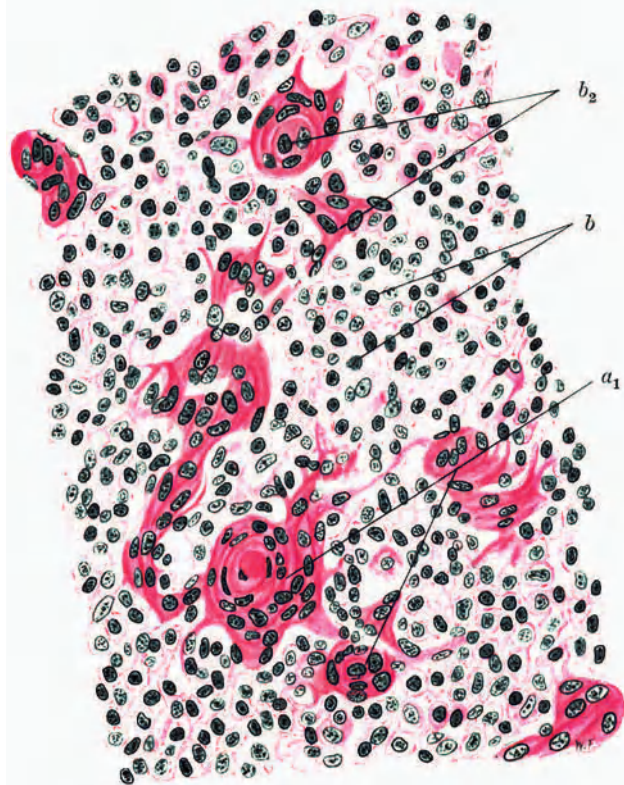


Abb. 527. Zungenbalg, Mensch, dieselbe Stelle wie 526. Häm. Eos. Freytag gezeichnet 450 $\times$ , Thymusbild.  $a_1$ ,  $a_2$  Epitheliales Retikulum mit Hassalschen Körperchen, vgl. Abb. 457,  $b$  Lymphozyten.

da man so größere Strecken des in seiner Dickenausdehnung immerhin beschränkten epithelialen Schwammkörpers zu Gesicht bekommt. Jedoch sind sie auch in senkrechten Durchschnitten des Epithels zu sehen.

Auch Blutgefäße sind im Schwammkörper erkennbar. Sie liegen in den Papillen, die bei der Umwandlung in diesen mit hineingenommen werden.

Das I. Stadium der lymphoepithelialen Symbiose ist charakterisiert durch die geringe Ausdehnung des Lückensystems und dementsprechend geringe Menge von Lymphozyten. Das Epithel sieht nur ein wenig zerfressen aus (Abb. 522 I).

Im II. Stadium ist der Schwammkörper voll ausgebildet. Die Hornschicht an der Oberfläche hängt jedoch vollständig zusammen und ebenso ist die basale Abgrenzung noch gut zu erkennen. Das Stadium entspricht also der vollen

Ausbildung der Symbiose bei erhaltener äußerer und innerer Grenzlamelle (Mollier) (Abb. 522 II).

Im III. Stadium ist die innere Grenzlamelle verschwunden (Abb. 522 III und 423). Der das Zentrum umgebende Lymphozytenwall (Halbmond) ragt in den Schwammkörper hinein. Dieser ist in der Tiefe ganz ausgeweitet und kaum erkennbar, gegen die Krypte zu durch die verhornten Zellen und die äußere aus der Hornschicht bestehende Grenzlamelle abgeschlossen.

Im IV. Stadium bricht das aus Lymphozyten und Schwammkörper gebildete Gewebe durch die äußere Grenzlamelle ins Innere der Krypten bruchsackartig hindurch und wird, Lymphozyten mitsamt dem Schwammkörper, mehr oder

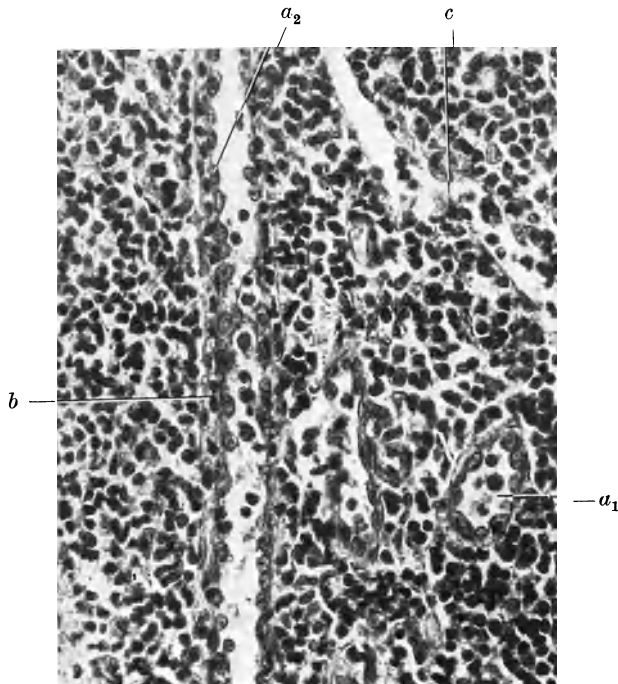


Abb. 528. Gaumenmandel, Operationsmaterial, Zimmermannsche Vene. Häm. Eos. 320 $\times$ , Petersen phot.  $a_1$  Vene im Querschnitt,  $a_2$  im Längsschnitt, der Strich zeigt auf das hohe Endothel,  $b$  Adventitia,  $c$  Lymphgefäß, in der Vene zahlreiche Leukozyten.

minder in die Krypte ausgestoßen (Abb. 522 IV, 524 und 525). Die Massen gehen sehr schnell zugrunde und verwandeln sich in eine annähernd homogene Substanz.

Wieweit das System nach dem Durchbruch wieder in das I. Stadium oder gar zu einem geschlossenen Epithelverband regeneriert wird, bleibt vorerst zweifelhaft. Mollier nimmt das letztere an.

Die ältere Auffassung geht dahin, daß die Lymphozyten in den lymphoepithelialen Organen die Epithelschicht durchwandern. Davon kann durchaus keine Rede sein. Sie wandern vielmehr lediglich in den Schwammkörper ein, nach Mollier werden sie dabei wenigstens anfangs auch passiv durch den Flüssigkeitseinstrom mitgeschleppt. Sie gelangen bei dieser Einwanderung nicht in das Innere der Krypten, sondern bleiben im epithelialen Schwammkörper stecken. Nur durch Entleerung in kleinen und größeren Häufchen mit dem Schwammkörper zusammen, gelangen sie in die Krypten. Wahrscheinlich sind

die kleinen Durchbrüche, wie sie vielfach als Durchwanderungsbilder abgebildet werden, der Anfang des Durchbruchs der ganzen Masse.

Durch das Epithel und den lymphoepithelialen Gewebsverband hindurch wandern dagegen zahlreiche Leukozyten (polymorphkernige, vereinzelt eosinophile). Man hat diese Tatsache zum Anlaß genommen, die Umwandlung der Leukozyten in Lymphozyten zu behaupten, da die letzteren doch „durchwandern“ sollten und man sie nicht in entsprechender Menge im Innern der Krypten findet. Diese Annahme ist durch nichts begründet, denn ebensowenig wie in der Thymus die Lymphozyten irgendwohin durchwandern, tun sie dies in den lymphoepithelialen Organen der Mundhöhle. Die — an und für sich unbedeutende — Menge der Leukozyten im Krypteninhalte erklärt sich ohne weiteres, wenn man diese Zellen im Schwammkörper und darunter beobachtet. Sie finden sich stets in mäßiger Zahl im lymphoepithelialen Gewebe.

Auch in dieser Mißdeutung des Verhaltens von Lympho- und Leukozyten in den lymphoepithelialen Organen hat der Fehler mitgespielt, die Vorgänge im lebenden Körper nach den toten Präparaten viel zu starr aufzufassen und den Zeitfaktor bei allem, was vor sich geht, nicht genügend zu berücksichtigen. Die Inhaltsmassen der Krypten werden langsam gebildet und abgestoßen. Tage und Wochen dauern diese Vorgänge. Jede akute Entzündung zeigt, daß wenige Stunden genügen, um die Leukozyten gramm- und bei großen Wundflächen hundertgrammweise anzulocken und anzusammeln. Die Zeit, in der die Inhaltsmassen der Krypten sich bilden, reicht übergenug aus, um die wenigen Tausend Leukozyten anzulocken, die man in ihnen findet, und die einzelnen Exemplare, die zwischen dem Ort der Ansammlung und den Gefäßen, aus denen sie stammen, sichtbar sind, sind genügende Zeichen der wenige Minuten dauernden Wanderung von hier nach dort.

Leukozyten und Lymphozyten zeigen in ihrer Biologie ein geradezu gegensätzliches Verhalten. Die einen sind Phagozyten, schnell beweglich, chemotaktisch leicht beeinflussbar, vorzüglich durch totes und zerfallendes Material angelockt, die anderen träge, schwer beweglich, nicht phagozytierend, diese ein Kennzeichen des akuten, die anderen das eines chronischen, Monate und Jahre dauernden Prozesses, wie bei Tuberkulose und Syphilis. Der Aufbau des lymphoepithelialen Organs aus epithelalem Schwammkörper und Lymphozyten ist eben etwas durchaus anderes als das Herumirren von Wanderzellen in den Spalträumen der Gewebe.

Der Inhalt der Krypten wird in Form kleiner Pfröpfchen ausgestoßen, den Mandelpfröpfchen. Man findet sie in allen genauer untersuchten Organen. Ein entleerter Mandelpfropf ist von gelblichweißer Farbe und völlig homogen. Im gefärbten Ausstrich ist außer zahlreichen Bakterien nur eine völlig homogene, ganz feinkörnige Masse wahrnehmbar. Die in den Kryptenausgängen steckenden Pfröpfe (Abb. 521 d) der Schnittpräparate sind von gleicher Beschaffenheit, die weiter in der Tiefe liegenden zeigen eingewanderte polymorphkernige Leukozyten. Nur ganz frische Durchbruchmassen, die noch mit dem lymphoepithelialen Gewebe selbst zusammenhängen, lassen Gewebereste erkennen. Sie zerfallen offenbar sehr schnell zu der oben beschriebenen käsigen Masse<sup>1</sup>. Abgestoßene Hornschüppchen nehmen an der Bildung der Pfröpfe nur sehr unbedeutend teil. In einzelnen Fällen findet man allerdings anscheinend reine Schüppchenpfröpfe.

Eine besondere Besprechung erfordern die lymphoepithelialen Organe des Nasenrachenraumes im Bereich des Flimmerepithels. Sie gelangen nur bis zur Stufe 1. In der Regel handelt es sich um sehr unregelmäßige Infiltrationen des Stratum proprium mit Lymphozyten ohne Zentren. Buchten und Falten sind von dichteren Massen erfüllt, mit stärkerer Beteiligung des Epithels. Ein richtiger lymphoepithelialer Gewebsverband scheint an den zahlreichen Plattenepithelien des Nasenrachenraumes vorzukommen. Gerade in dieser Gegend sind die Verhältnisse sehr variabel. Die Pharynxtonsille liegt an der Rück-

<sup>1</sup> Diese Masse hat in der Tat mit dem „Käse“ der tuberkulösen Produkte große Ähnlichkeit. Vielleicht hängt dies mit der Beteiligung der Lymphozyten in beiden Fällen zusammen, denen die verflüssigenden proteolytischen Fermente der Granulozyten fehlen. Die wenigen einwandernden Leukozyten ändern daran nicht viel. Auch hierin zeigt sich der grundsätzliche biologische Unterschied von Lympho- und Granulozyten.



wand des Nasenrachenraumes, die von Plattenepithel bedeckt ist; nicht immer sind zusammenhängende Organe vorhanden.

Die physiologische Bedeutung der lymphoepithelialen Organe ist in derselben Richtung zu suchen wie die der hämopoetischen Organe des Knochenmarks, der lymphoiden Organe, des retikulo-endothelialen Systems, nämlich im Schutze des Körpers vor belebten und unbelebten Schädlichkeiten. Ein Körper, der viele Jahre und Jahrzehnte den Schädlichkeiten der Umwelt und des Daseinskampfes ausgesetzt ist, bedarf solcher Organe, als eines festen Bestandes seiner Organisation. Daß man diese Funktionen erst spät kennen gelernt hat, ist ebensowenig ein Grund, sie nicht zum normalen Bestand des Körpers zu rechnen, wie die Organe mit innerer Sekretion, in die auch erst die neuere Forschung Einblick gewährt hat. Der ganze lymphatische Apparat gliedert sich also in die rein lymphatischen Apparate, die wir S. 350 behandelt haben und auch wozu die Milz teilweise gehört, und die lymphoepithelialen Organe, diese letzteren wiederum in innere, die Thymus, und äußere, die lymphoepithelialen Organe des Darmsystems, mit ihrer höchsten besonderen Ausbildung in den Tonsillen der Mundhöhle.

### Die Zähne.

**237. Zusammenhang mit der Schleimhaut, allgemeiner Bau.** Die Zähne sind sowohl entwicklungsgeschichtlich wie vergleichend anatomisch Bildungen der Mundschleimhaut. Ihre beiden Bauteile, Epithel und Stratum proprium

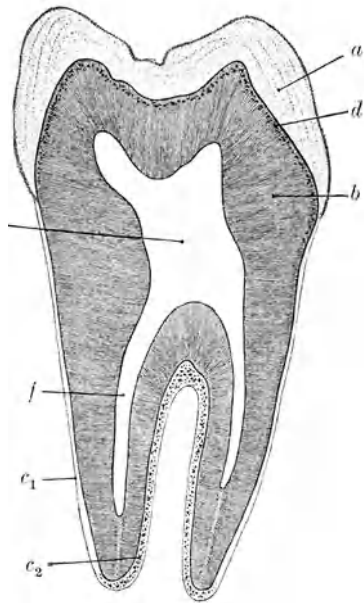


Abb. 529. Schematisierte Zeichnung eines trockenen Schliffes durch einen Backenzahn vom Menschen. Freytag gez. nach einem Präp. d. Sammlung Würzburg. *a* Schmelz, *b* Zahnbein, *c* primärer, zellfreier, *d* sekundärer zellhaltiger Zement (vgl. Abb. 535 u. 536), *e* Interglobularräume, *f* Pulpaöhle, *f* Wurzelkanal.

beteiligen sich am Aufbau des Zahnes. Die Schleimhaut zeigt sich auch hier als biologische Einheit. Auch der Knochen, der den Zahn dann aufnimmt, und dem er nachher als „Kieferbewaffnung“ ein- oder angefügt ist, entsteht im Zusammenhang mit den Zähnen, die Belegknochen der Mundregion sind die Sockel von Zähnen. Am Säugetiergebiß und somit dem des Menschen ist der eigentliche Zahnträger, der Processus alveolaris, Hilfsorgan des Zahnes und entsteht und vergeht mit diesem. Nach Ausfall des Zahnes verschwindet er.

Wir behandeln den ganzen Apparat, den eigentlichen Zahn, der aus Krone und Wurzel besteht und in seinem Innern die Pulpa enthält, und seine Fassung in der Alveole, durch die er am Kiefer befestigt ist, wie der Stein am Ring. Die Alveole besteht aus dem Knochen und dem Alveolarperiost (Periodontium), das Zahn und Alveole verbindet. Dazu kommen dann die äußeren Bedeckungen des Alveolarfortsatzes, Periost und Schleimhaut, das Zahnfleisch.

**238. Die Hartschichten des Zahnes.** Die Abb. 529, ein Schliff durch einen mazerierten, d. h. seiner Weichteile beraubten Zahn, zeigt die Verteilung der Hartschichten: Den Schmelz, der die Krone bedeckt, den Zement, der die Wurzel

überkleidet, und das Zahnbein (Dentin), das den eigentlichen Körper des ganzen Gebildes ausmacht.

Dieses Zahnbein oder Dentin (Abb. 530) ist eine Abart, vergleichend anatomisch gesprochen die ältere Art, des Knochens. Wie dieser besteht es aus sehr feinen kollagenen Fasern, die in eine, die Kalksalze in molekularer Bindung führende Kittsubstanz eingelagert sind (vgl. S. 216). Wie der Knochen zeigt das Dentin nach dem Herauslösen der Kalksalze keine Änderung seiner

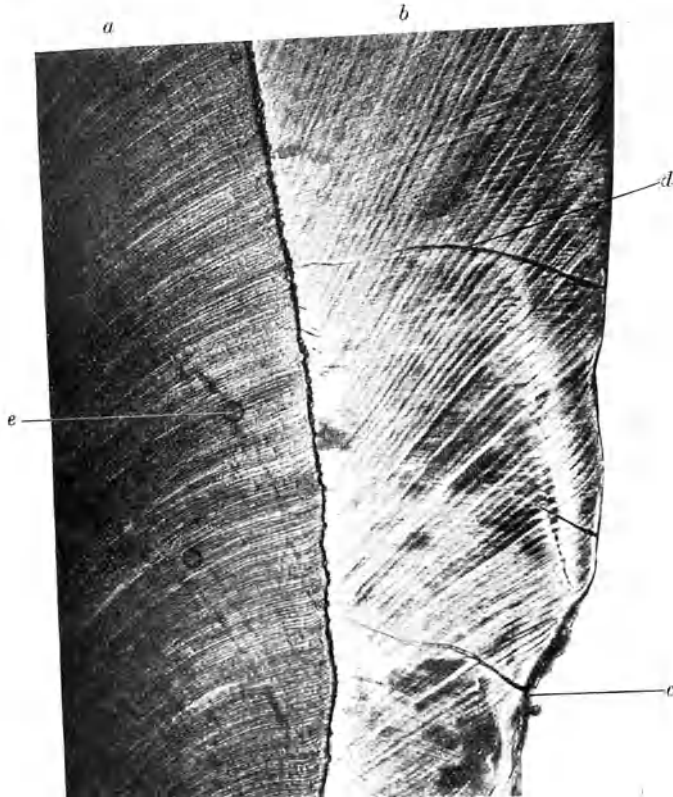


Abb. 530. Längsschliff durch einen menschlichen Prämolaren in hartem Balsam eingeschmolzen. Präparat der Sammlung Würzburg. P. phot. 70 $\times$ . *a* Dentin mit Zahnröhrchen, *b* Schmelz mit Retziusschen Streifen, *c* Unregelmäßigkeit des Schmelzes, *d* Sprünge beim Schleifen des trockenen Sägeschnittes entstanden, *e* Luftblasen.

Struktur und seines Aussehens unter dem Mikroskop. Es ist positiv einachsig doppeltbrechend, entsprechend dem Verlauf der Fibrillen, und alles über diese Verhältnisse beim Knochen Gesagte (S. 217) gilt auch hier. Das Dentin ist durchzogen von Kanälchen, den Dentinkanälchen, die radiär im Zahn verlaufen und den Knochenkanälchen auch im Bau entsprechen. Die zu den Kanälchen gehörenden Zellen liegen aber außerhalb des Dentins, jedoch diesem an und bilden die äußere Schicht der Pulpa. Sie gleichen also in Lage und Aussehen nicht den eingeschlossenen Knochenzellen, sondern den Osteoblasten und heißen entsprechend diesen Odontoblasten.

Nach Art des Dentins gebauter Knochen kommt bei Fischen vor (Ganoidfische). Die dünnen Knochenplatten führen keine Zellen, sondern diese liegen außerhalb. Bei Fischen,

die Knochen noch nicht unter ihren Baumaterialien führen (Selachier), kommt Dentin in Zähnen und Schuppen vor, die letzteren gleichen in ihrem Bau den Zähnen (Plakoid-schuppen).

Die Fibrillen verlaufen im Dentin parallel der Grenzfläche, die Dentin und Pulpa im Augenblick der Bildung der betreffenden Dentinschicht trennte (Abb. 553), also in Kegelmänteln, in sehr steilen Spiralen in diesen aufsteigend. Die Kreuzung benachbarter Lagen ist also sehr spitz. Im allgemeinen ist nichts

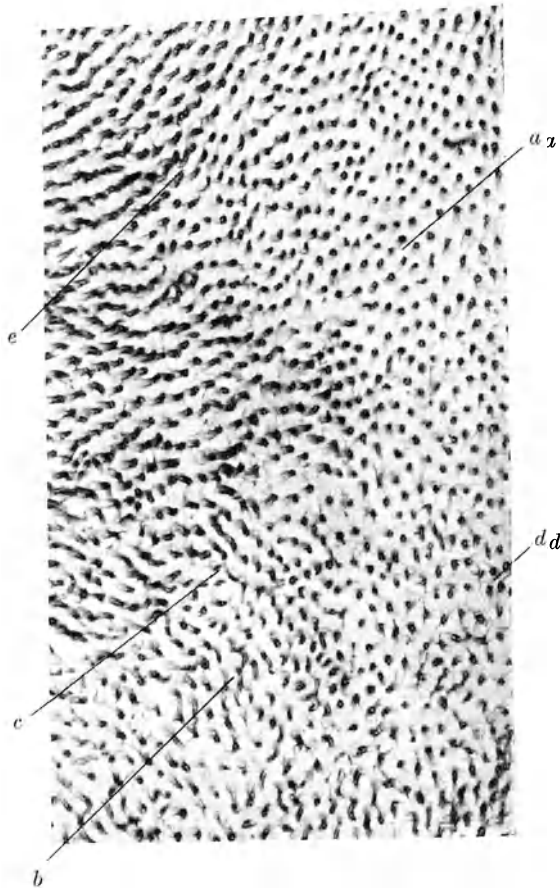


Abb. 531. Längsschnitt durch einen entkalkten Prämolare (S) Toluidinblau, gefärbt ist die Scheide der Kanälchen, P. phot. 2 Stufen  $320\times$ . Der Schnitt geht parallel der Achse, dicht neben der Pulpahöhle vorbei. *a* Kanälchen quer getroffen, *b* schräg getroffen, *c* Verlauf unregelmäßig, *d* Seitenfortsätze gut sichtbar, *e* Knickverlauf gut sichtbar.

von dieser Kreuzung zu sehen, die aus verschiedenen verlaufenden Fibrillen aufgebauten Lamellen sind also gar nicht oder nur undeutlich sichtbar.

Die Zahnröhrchen (Dentinkanäle) sind verzweigt, mit Seitenästen versehen, die die benachbarten Röhrchen verbinden. Wie viele Baumzweige zeigen sie an der Stelle, wo ein solcher Ast abgeht, eine leichte Knickung, so daß sie in flachen Zickzacklinien verlaufen. Sie sind von einer Scheide umgeben wie die Knochenröhrchen (Abb. 531 u. 540).

An Schlifflinien getrockneter Zähne findet man, gewöhnlich nicht weit vom Schmelz oder dem Zement entfernt, eine Zone mit luftgefüllten Hohlräumen

(Abb. 532), die in ihrer Gestalt an die Knorpelzwickel des enchondralen Knochens (z. B. Abb. 280) erinnern. An Schnitten entkalkter Zähne ist nichts Entsprechendes wahrzunehmen. Es handelt sich um Kunstprodukte, die durch das

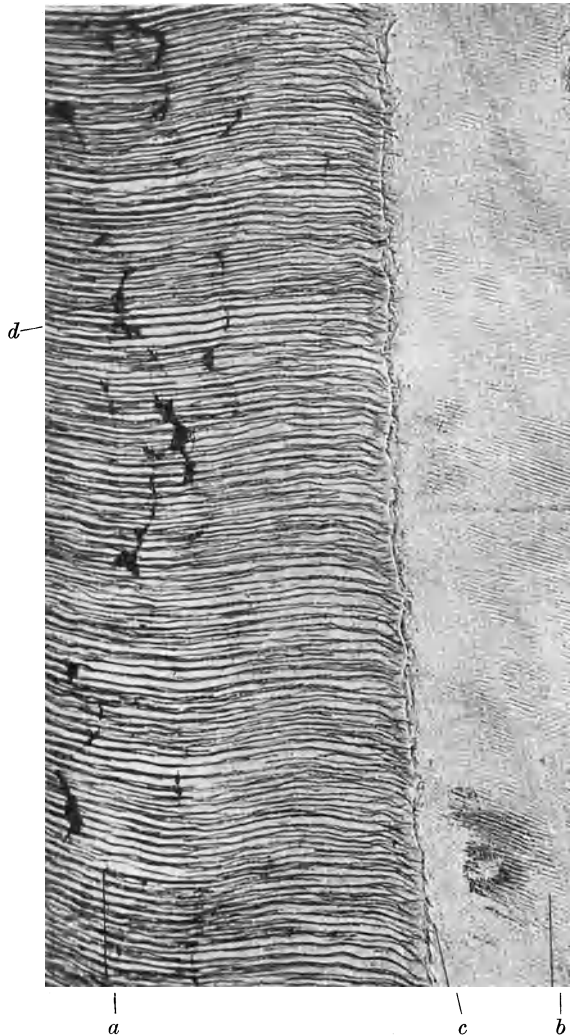


Abb. 532. Schneidezahn, Längsschliff (Sammlung Würzburg), in hartem Balsam eingeschmolzen. P. phot. 170 $\times$ . *a* Dentin mit Kanälchen, *b* Schmelz mit Prismen, *c* Dentin-Schmelz Grenze, *d* Interglobularräume.

Trocknen entstanden sind, nämlich Stellen unverkalkten Dentins, die beim Trocknen so stark einschrumpfen, daß mit Luft gefüllte halbmondförmige Spalten entstehen. Sie sind begrenzt von halbkugeligen Grundsubstanzmassen (Zahnbeinkugeln Köllikers) und heißen deshalb Interglobularräume. Diese Interglobularräume sind also am nichtgetrockneten Zahn mit unverkalkter Zahnbein-Grundsubstanz ausgefüllt; sie finden ihre Erklärung durch den unregelmäßigen

Verlauf der Verkalkungslinien bei der Zahnbildung, die auch am nicht zu alten Zahn noch sehr deutlich sind (Abb. 544).

Nach dem Abschluß der Formung und Ausbildung des Zahnes ist die Pulpa-höhle weit. Später setzt eine neue Dentinbildung ein (sekundäres Dentin). Sie ist oft recht unregelmäßig und es werden kugelförmige konzentrisch geschichtete Massen (Dentikel) abgelagert, die die Pulpa-höhle weitgehend verengern können (Abb. 534). Man findet sie auch in ganz tadellosen Zähnen (Abb. 534, es war für die Präparate ein mit einer lückenlosen, völlig intakten

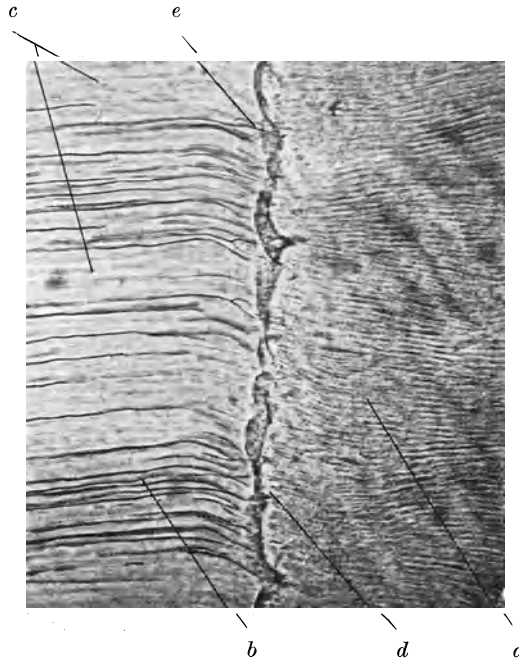


Abb. 533. Prämolare, Längsschliff (Sammlung Würzburg), in Xylolbalsam, daher der größte Teil der Kanälchen mit Balsam gefüllt, die luftgefüllten (schwarzen) treten um so besser hervor. P. phot. 170 $\times$ . *a* Schmelz mit Prismen, *b* Dentin mit Kanälchen, *c* mit Balsam gefüllte Kanälchen (Doppelkontur), *d* Schmelz Dentingrenze, *e* ein in den Schmelz hineinreichendes Dentinkanälchen.

Zahnreihe versehener Kiefer herausgesucht). Zuweilen liegen solche Dentikel auch tief im Innern des Dentins (Abb. 536 u. 537).

Der Schmelz (Substantia adamantina) ist die härteste Substanz des tierischen Körpers und besteht aus den Schmelzprismen oder Schmelzfasern, langen dünnen Gebilden, die radiär im Zahn stehen, aber im einzelnen ziemlich kompliziert angeordnet sind (Abb. 532 und 535). Sie bestehen aus kohlen-saurem und phosphorsaurem Kalk und Fluorit in kristallisiertem Zustande, sind aber keine Einzelkristalle. Zwischen den Prismen befindet sich eine sehr spärliche organische Zwischensubstanz; beim Lösen des Kalkes in Säure zerfällt sie für gewöhnlich sehr schnell, so daß entkalkte Zähne vom Schmelz gar nichts mehr zeigen (Abb. 550).

Der Schmelz ist stark negativ doppelbrechend, die optische Achse steht schief zu der des Prismas. Die Auslöschungsschiefe beträgt nach meinen Messungen an getrockneten Menschenzahnschliffen bis zu 25°.

Gegen das Zahnbein ist der Schmelz in einer unregelmäßigen Fläche abgesetzt (Abb. 533), die gegen das Dentin zu eingetiefte flache Gruben zeigt.

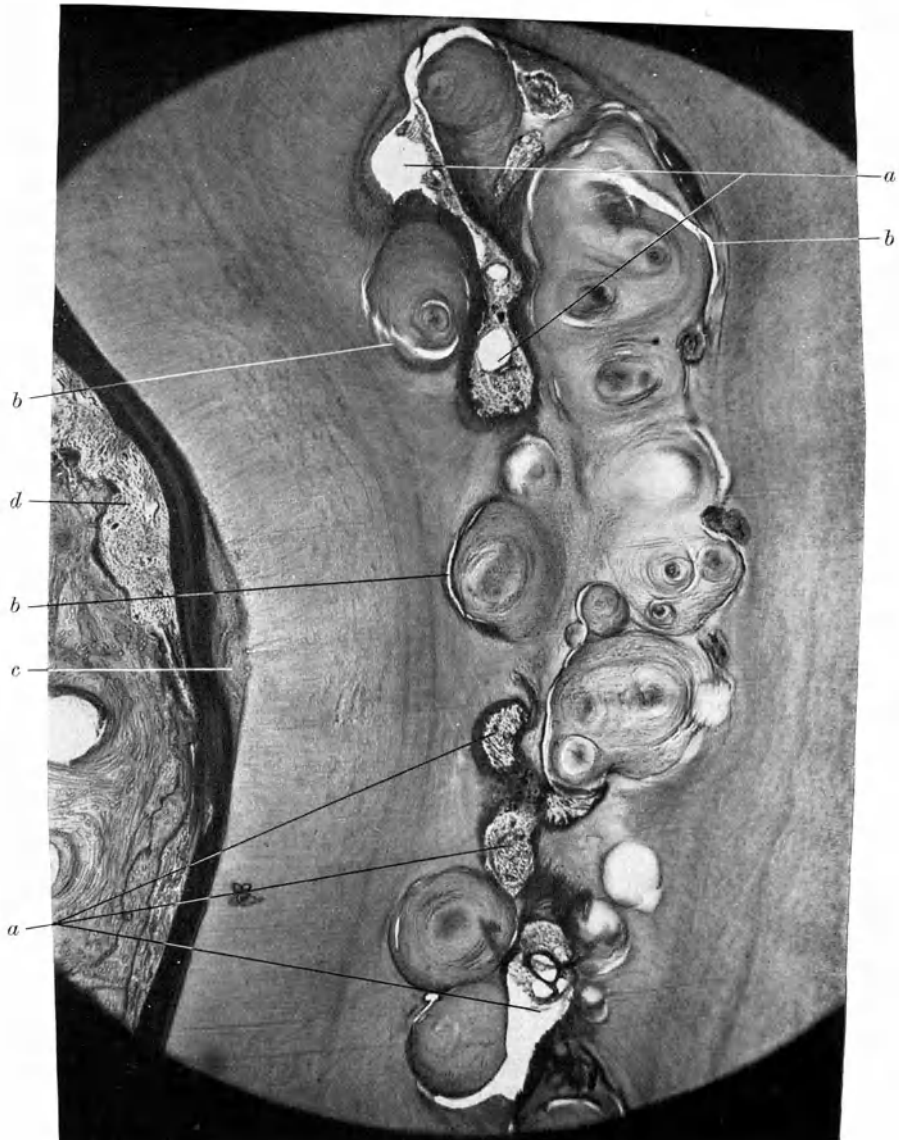


Abb. 534. Unterer erster Molar, Querschnitt der hinteren Wurzel, Pulpahöhle durch sekundäres Dentin stark verengt (Dentikel). Älteres Leichenmaterial, Querschnitt durch den entkalkten Zahn. Gallein, P. phot. 37 $\times$ . *a* Pulpahöhle, teils mit, teils ohne Inhalt, *b* sekundäres Dentin in Form von Dentikeln, die Spalten um diese sind durch das Entkalken und Schneiden entstanden, *c* Zement (eine dicke und unregelmäßige Stelle), *d* Alveolarperiost.

In die unterste Schmelzschicht ragen häufig die Enden der Zahnröhrchen hinein (Abb. 532, e).

Die Oberfläche des Schmelzes ist, soweit der Zahn nicht abgekaut ist, vom Schmelzoberhäutchen bedeckt, eine gegen jede Art von chemischer Einwirkung

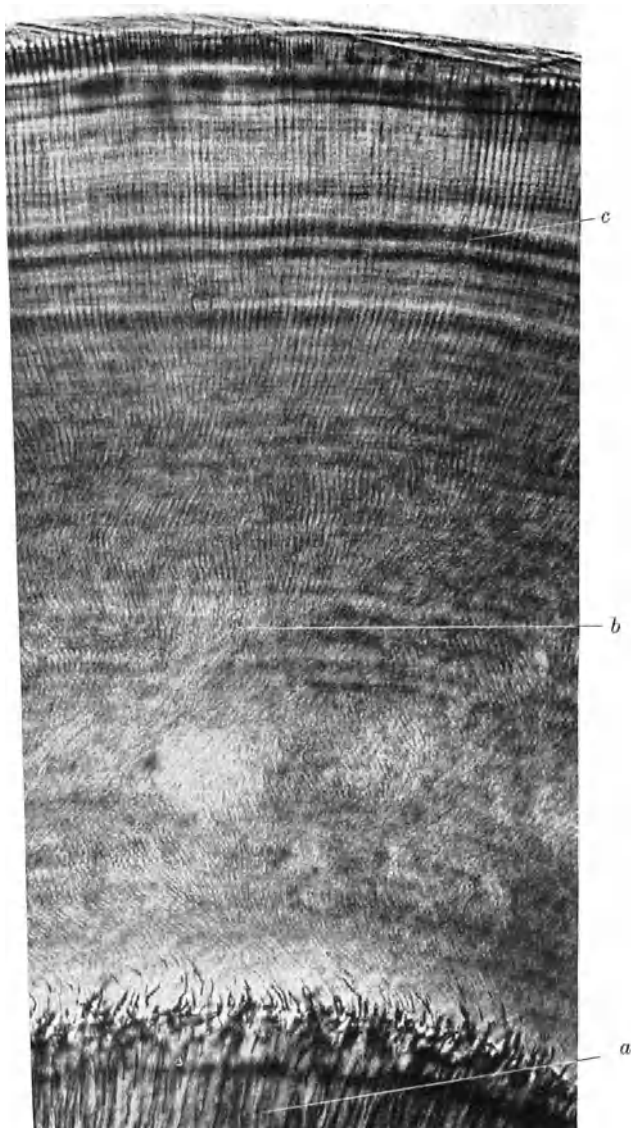


Abb. 535. Querschliff durch den Schneidezahn eines Affen (Sammlung Würzburg) in Xylolbalsam, die Prismen treten in diesem besser hervor (vgl. Abb. 533). P. phot. 170 $\times$ . *a* Dentin, mit Kanälchen, von denen zahlreiche in den Schmelz hineinragen, *b* Schmelz, die Hinweisung zeigt eine unregelmäßige Stelle im Verlauf der Prismen, *c* Retziussche Streifen.

sehr widerstandsfähige organische, verkalkte Haut, von 1–2  $\mu$  Dicke. Die Oberfläche selbst ist durch die Schmelzwülste ausgestaltet. Ihr entspricht eine Schichtung des Schmelzes, die auf dem Schliff im durchfallenden, nicht

im auffallenden Licht, in braunen Streifen (Retziussche Streifen) angedeutet ist (Abb. 530 und 535). Sie sind nicht durch ein absorbierendes Pigment,

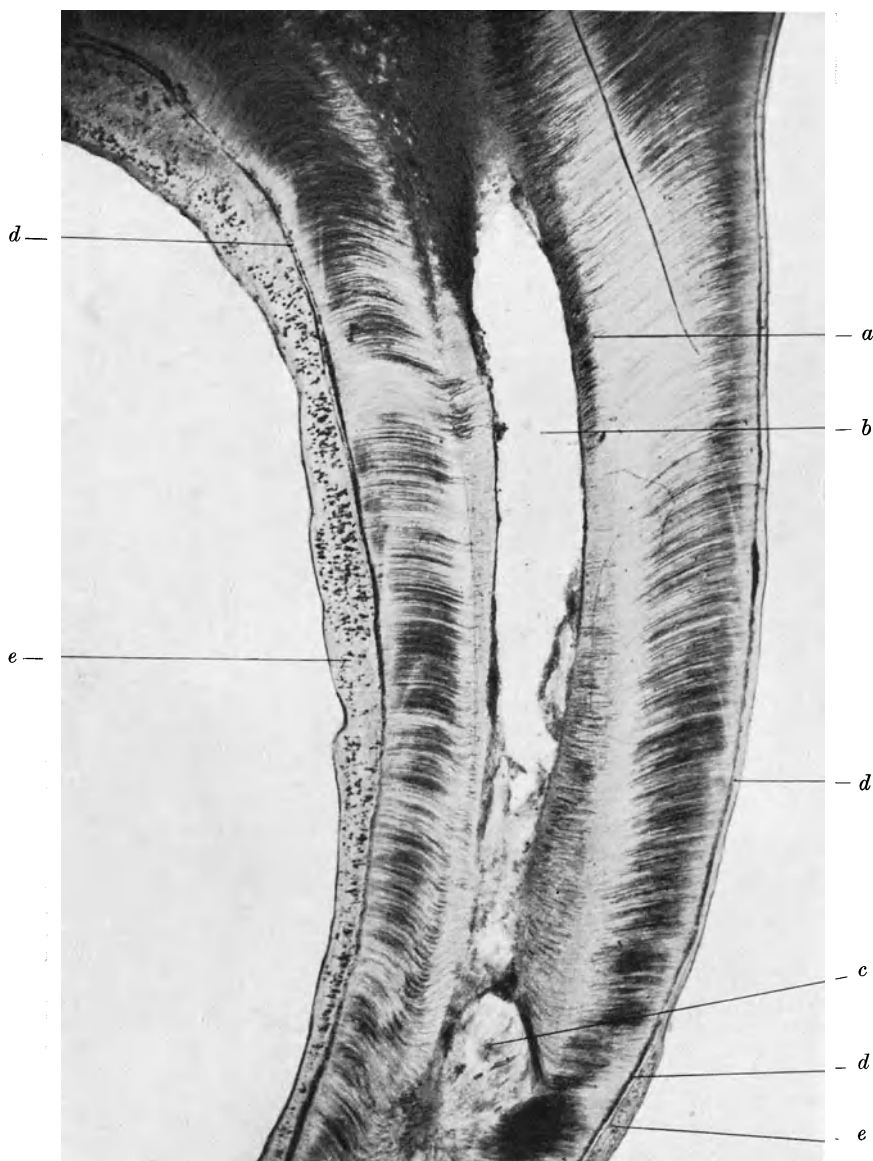


Abb. 536. Längsschliff durch die Wurzel eines Backenzahnes. (Sammlung Würzburg) in hartem Balsam eingeschmolzen. P. phot. 15×. *a* Dentin, *b* Pulpahöhle, *c* Dentikel, *d* primärer Zement, *e* sekundärer Zement.

sondern durch Beugung und Reflexion des Lichtes an Unregelmäßigkeiten der Struktur und deren Hohlräumen hervorgerufen. Das einzelne Schmelzprisma läuft also durch die Zone durch.



Der Zement ist Knochen. Während im Bereich der späteren Krone Schmelz auf das Dentin abgelagert wird, wird im Bereich der Wurzel der Zement darauf abgesetzt. Zement ist ein grobfaseriger, zellfreier, nicht lamellenförmiger Knochen, der mit den grobfaserigen Knochenschichten der

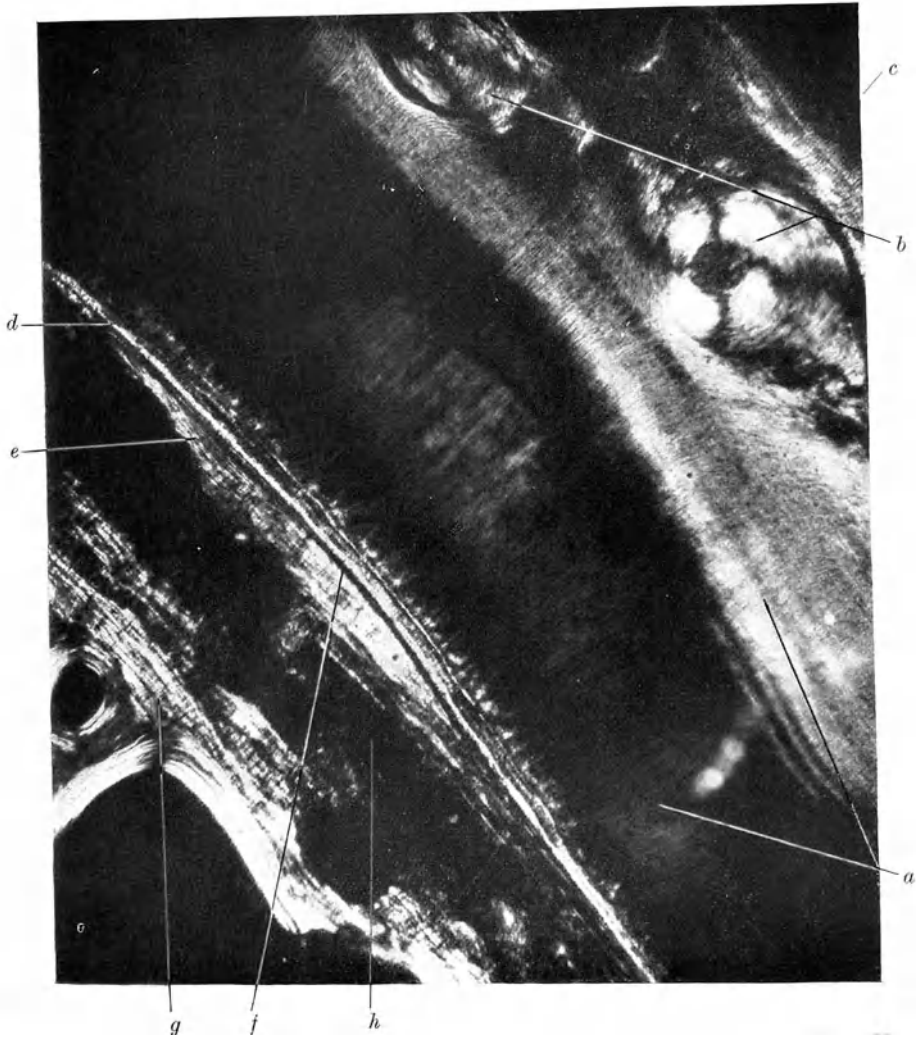


Abb. 537. Unterer Molar (dasselbe Objekt wie Abb. 534) NaCl pol. Licht, P. phot.  $37\times$ .  
*a* Dentin mit hellen und dunklen Schichten. (Fibrillenverlauf!), *b* Dentikel, *c* Pulpahöhle (dunkel), *d* primärer Zement, *e* sekundärer Zement mit Resorptionslakune, *f* Kittlinie dazwischen, *g* Alveolarknochen, *h* Wurzelhaut (dunkel).

Tuberositäten die größte Ähnlichkeit hat, die an Resorptionsflächen wieder angelagert werden. Auch Knochenkanälchen fehlen. Im ganzen Bereich der Wurzel wird eine gleichmäßige dünne Schicht gebildet (Abb. 536). Diese nenne ich den primären Zement. Er dient zur Befestigung des Zahnes in der Alveole, die groben Fasern des Zement sind Sharpeysche Fasern, die von der Alveole durch die Wurzelhaut in den Zement durchlaufen.

An manchen Stellen sieht man Abbaugruben (Resorptionslakunen) im Zement, hier sind dann auch die Sharpeyschen Fasern unterbrochen, auch werden nicht selten knopfartige Auflagerungen gebildet, die man analog den inneren, äußere oder Zementdentikel nennen könnte.

Auf den primären zellfreien Zement wird, im Bereiche der mehrwurzeligen Backenzähne, vor allem an der Unterseite zwischen den Wurzeln, ein sekundärer Zement abgelagert. Man kann an leidlich konservierten Schnittpräparaten deutlich den sekundären Zement unter dem primären unterscheiden, beide sind durch eine typische Kittlinie getrennt. Dieser sekundäre Zement

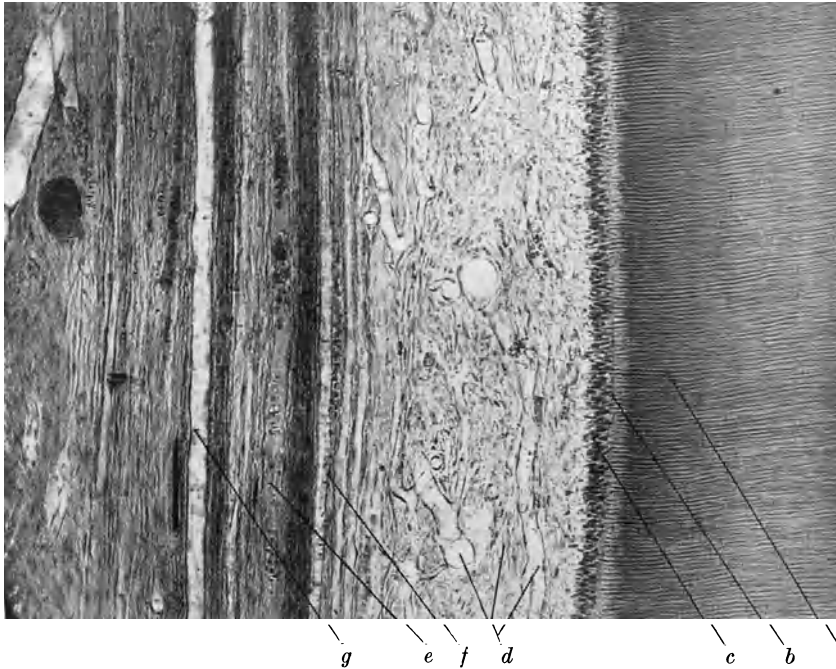


Abb. 538. Längsschnitt durch die Pulpa, oberer Schneidezahn (S). Häm. Eos. P. phot. 100 $\times$ . *a* verkalktes, *b* unverkalktes Dentin, *c* Odontoblasten, *d* lockeres Pulpagewebe mit Gefäßverzweigungen, *e* Zentralstrang der Pulpa darin, *f* Arterie, *g* Vene, links neben der Art. der Nerv.

ist viel feinfaseriger wie der primäre und enthält Zellen in Höhlen mit Kanälchen, die durchaus denen des Knochens gleichen. Auch dieser Zement zeigt in der Regel keine Lamellen (wenigstens beim Menschen), auch er enthält zahlreiche Sharpeysche Fasern. Bei sehr dicken Schichten sollen Haverssche Kanäle und Lamellensysteme auch beim Menschen vorkommen (Verwechslung mit Alveolarwand?).

Meist trifft man an Schneide-, Eck- und Lückzähnen nur primären Zement. Wie schon v. Ebner angibt, studiert man die Zementverhältnisse am besten an in Kochsalz-Salzsäure entkalkten Schnitten durch den Zahn mit Alveole. An einzelnen alten Schliffpräparaten der Würzburger Sammlung täuschten abgesprengte und durch Periostreste angetrocknete Alveolarwandstückchen einen zellhaltigen Zement vor; dies scheint öfter vorzukommen. An den von mir untersuchten Objekten zeigten nur die Molaren sekundären Zement.

**239. Die Weichteile des Zahnes.** Die Zahnhöhle wird von der Pulpa (Abb. 538, 539 u. 544) vollständig ausgefüllt. Sie besteht aus einem zellreichen,

dem embryonalen vollständig entsprechenden Bindegewebe mit dünnen kollagenen Fasern. Zahlreiche Nerven und Gefäße durchziehen die Pulpa. Die Endigungsweise der Nerven ist unbekannt. Nach Walkhoff bilden die Odontoblasten auch die Endorgane; jedenfalls ist das Dentin sehr schmerzempfindlich, am meisten die Schichten unmittelbar unter dem Zement.

Die Odontoblasten bilden die Außenschicht der Pulpa (Abb. 538, 540 u. 544). Sie stehen sehr dicht, ihre dicken kernhaltigen Teile bilden mehrere Reihen (sie stehen „auf Luke“), die dünnen Enden stecken in den Dentin-

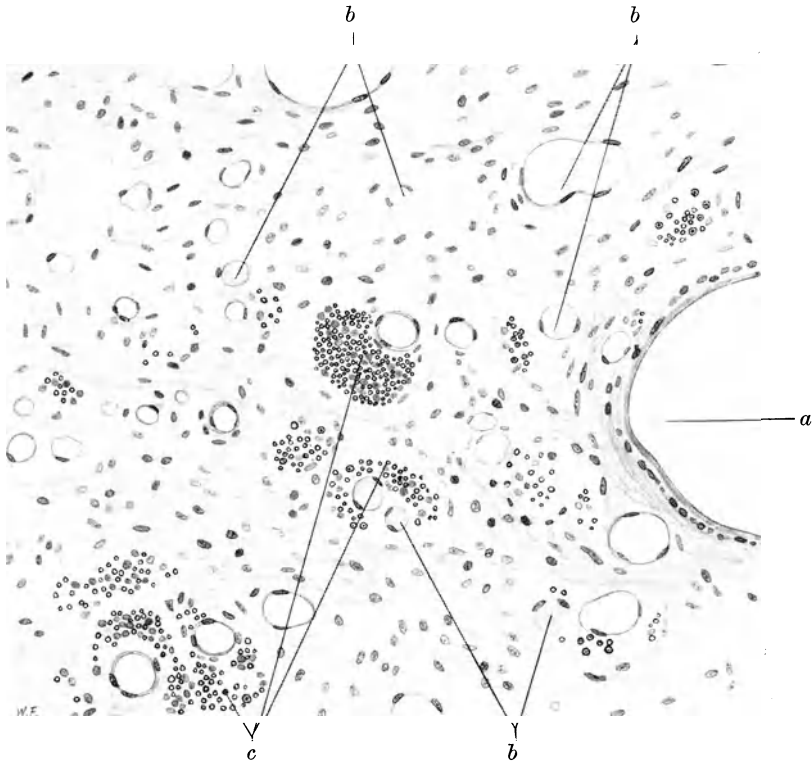


Abb. 539. Pulpa, Querschnitt durch die Wurzel eines Prämolaren (S), Gallein, Freytag gez. 270 $\times$ . *a* größere Arterie, *b* Kapillaren, *c* Nervenfasern.

kanälchen. Es ist wahrscheinlich, daß die vom Dentin abgewendeten Enden, genau wie die der Osteoblasten, mit dem allgemeinen Mesenchymzellnetz der Pulpa zusammenhängen.

Das Alveolarperiost (Abb. 542—548) hält den Zahn in der Alveole fest. Diese liegt der Alveolarwand nirgends unmittelbar an, sondern der Zahn ist in einem System von Fasern gleichsam aufgehängt. Sie ziehen schräg gegen die Spitze der Wurzel von der Alveolarwand zum Zement, hier wie dort als Sharpeysche Fasern im Knochen steckend. Nach der Krone zu verlaufen sie mehr senkrecht auf den Zahn zu, am Alveolarrand als Ligamentum circulare gegen den Zahn fächerförmig ausstrahlend. Auch Fasern von Zahn zu Zahn sind außerhalb der Alveole nachweisbar. Zwischen ihren Bündeln (Abb. 543—545) liegen Blutgefäße, an vielen Stellen Knäuel bildend, Nerven und vereinzelt eingekapselte Nervenendorgane. Die

Lymphgefäße liegen zwischen den Blutgefäßen und dem Zement und treten meist durch ihre Füllung mit Lymphozyten hervor. Sie erscheinen dann auf Querschnitten als kleine Zellnester um den Zahn herum angeordnet.

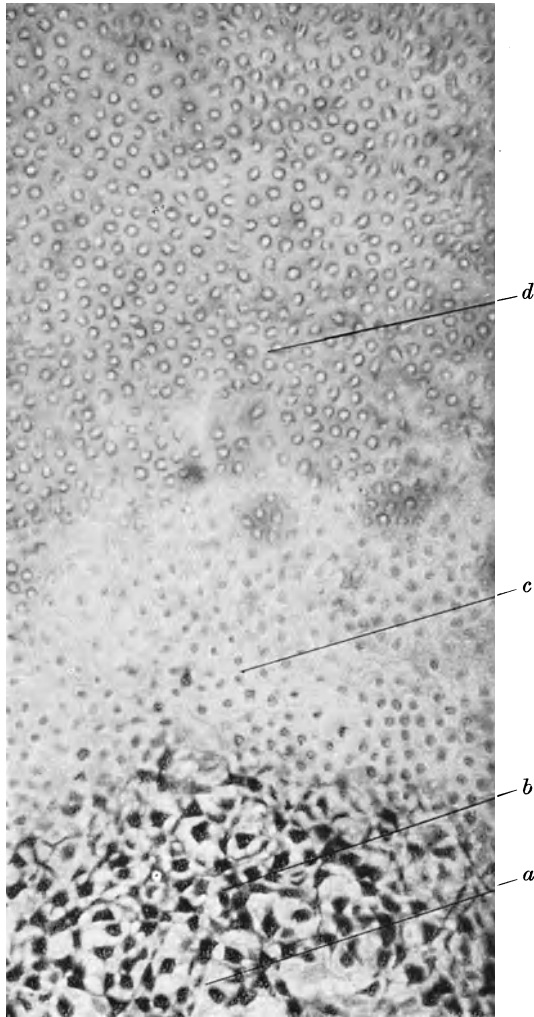


Abb. 540. Längsschnitt durch einen Schneidezahn (S). Der Schnitt geht durch die Peripherie und Wand der kegelförmigen Pulpahöhle. Gallein, P. phot. 460 $\times$ . *a* Pulpahöhle, *b* Osteoblasten, *c* Zone des unverkalkten, *d* Zone des verkalkten Dentins.

Auf Längsschnitten sind sie allerdings deutlich als Stränge, auch mit Verzweigungen sichtbar; längere Stücke fallen wegen des geschlängelten Verlaufes selten in den Schnitt. Sie liegen den Blutgefäßen dicht an, immer jedoch zahnwärts von diesen. An der Wurzelspitze sieht man sie die Alveole mit den Blutgefäßen verlassen. Ihre Zellfüllung stammt aus der Lymphozyteninfiltration unter dem Epithel der Zahntasche und man sieht, wie von hier die zellgefüllten Stränge ausgehen und in die Alveole hinein verlaufen. Die Schnittfiguren dieser

ganz regelmäßig in der geschilderten Weise zu findenden Lymphgefäße sind als Epithelreste des Schmelzorgans beschrieben und abgebildet worden. Dies ist also ein Irrtum.

An der Wurzelspitze (Abb. 549) hören die Fasern des Alveolarperiosts auf und machen einem ganz lockeren zellreichen Bindegewebe Platz, das sich mit der Pulpa des Wurzelkanals verbindet. Die Nerven und Gefäße der Pulpa treten in den Kanal ein. Diese und die des Alveolarperiosts kommen am Oberkiefer aus zahlreichen Löchern unmittelbar aus den mit gelbem Knochenmark erfüllten Spongiosaräumen hervor. Beim Unterkiefer kommen sie mehr geschlossen

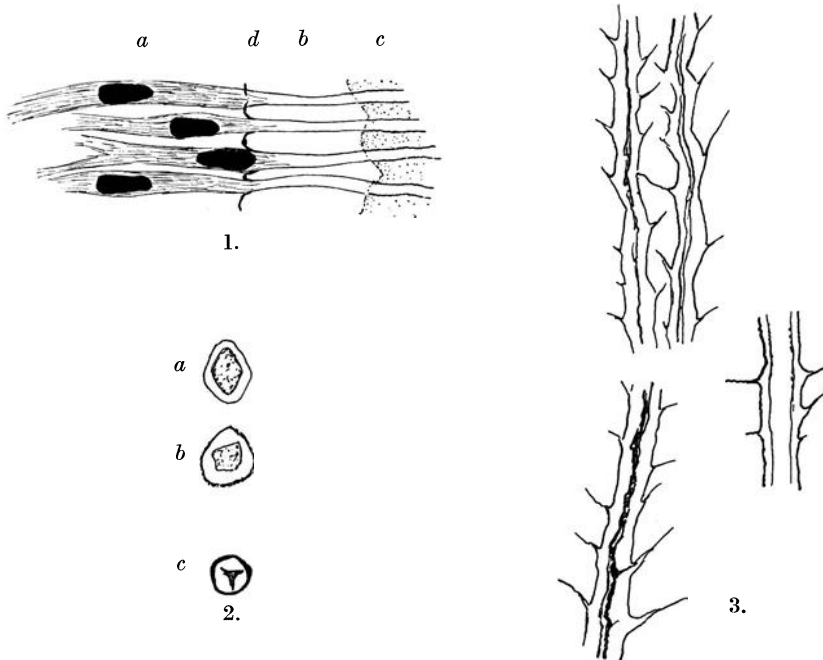


Abb. 541. Skizzen von Zahnbeinröhrchen und Odontoblasten, nach einem Längsschnitt durch einen Schneidezahn. P. gez. 1. Odontoblasten, *a* frei, *b* in unverkalktem, *c* in verkalktem Dentin; *d* inneres Grenzhäutchen. 2. Odontoblast im Querschnitt wie Abb. 539. *a* an der Mündung des Kanälchens, *b* im unverkalkten, *c* im verkalkten Dentin; der äußere Kreis ist die verschieden deutliche Scheide, der Inhalt der Odontoblastenfortsatz (Thomessche Faser). 3. Längsschnitt des Kanälchens mit Odontoblastenfortsatz nach einem Toluidinblaupräparat.

aus den Canalis mandibularis. Es sind aber auch hier zahlreiche Verbindungen zwischen Alveole und dem ebenfalls mit Fettmark gefüllten Räumen des Unterkiefers vorhanden. (Im Ramus enthält der Unterkiefer stets (?) rotes Mark.)

Außen ist der Processus alveolaris vom Periost bedeckt, an dessen Fibrosa die Muskelfasern der Gesichtsmuskeln sich befestigen. Die Schleimhaut geht als Zahnfleisch auf den Fortsatz über, sie führt hier niemals Drüsen und ist durch derbe Faserbündel am Periost befestigt (Abb. 542).

Als Zahntasche wird die Befestigung des Zahnfleisches am Zahn bezeichnet, wo dieser aus der Alveole heraustritt. Hier zeigt die Epithelauskleidung des Mundes also eine Lücke, aber sie ist durch den Zahn selbst vollständig und dicht abgeschlossen.

Diese wichtige Stelle ist folgendermaßen gebaut (Abb. 550 u. 551). Das Epithel schlägt sich am Alveolarrand um und senkt sich gegen die Alveole zu ein. Dadurch entsteht also zwischen dem Zahnschmelz und dem Epithel eine ringförmige Furche, die Zahntasche. In der Tiefe läuft das Epithel spitz

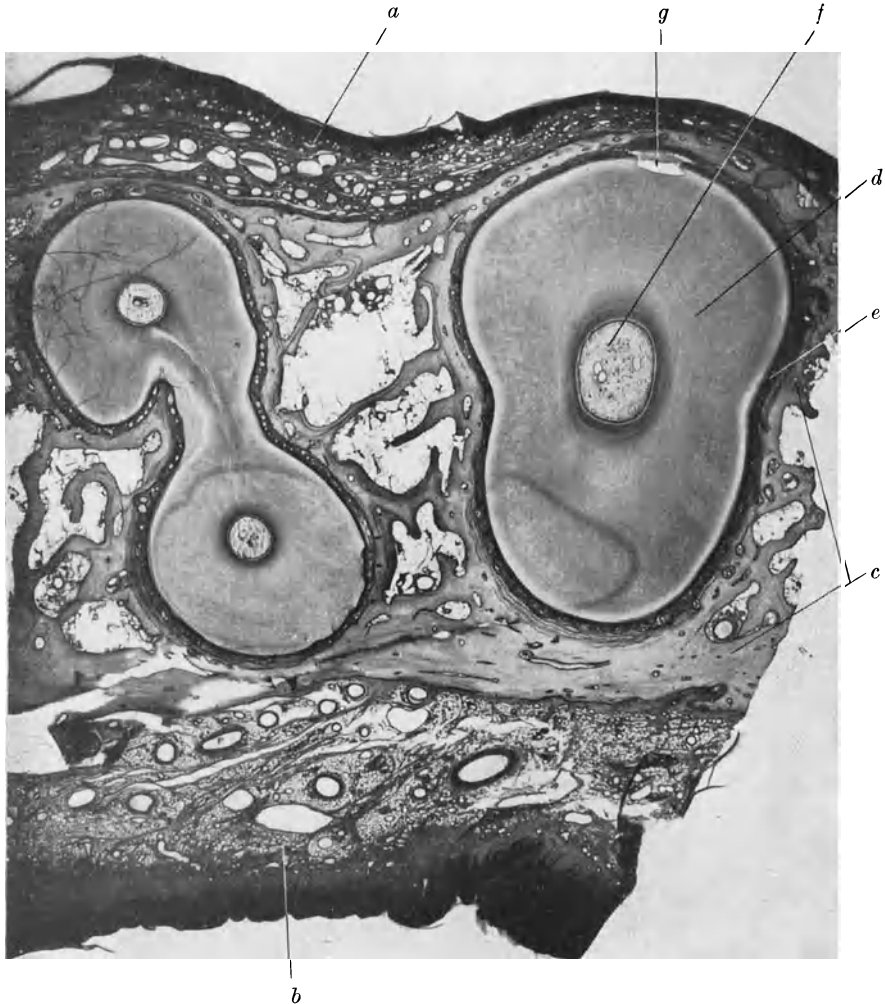


Abb. 542. Querschnitt durch Wurzel, Alveole und Zahnfleisch beider oberer Prämolaren (S) Gallein. P. phot.  $10\times$ . *a* äußeres, *b* inneres Zahnfleisch, *c* Proc. alveolaris, *d* Dentin, *e* Wurzelhaut, *f* Pulpa, *g* Verletzung des Schnittes, l. o. eine Verunreinigung durch Textilfasern (man benütze eine schwache Lupe zur Betrachtung der Einzelheiten).

aus, es führt zunächst sehr hohe Papillen, die dann sehr kurz werden. Dieser untere Teil liegt dem Zement auf und schließt sich ihm ganz dicht an. Zwischen dem Epithel und Zement beginnt das Schmelzoberhäutchen und setzt sich auf den Schmelz fort.

Der eigentliche Grund der Tasche wird aber nicht von dem Winkel zwischen Epithel und Zahn gebildet, sondern von einer Furche im Epithel selbst, genau in der Höhe der Schmelzgrenze. Die zahnseitige Wand der Furche hängt dann

mit dem Schmelzoberhäutchen zusammen und so ist die Tasche unten durchaus abgeschlossen.

Ganz klar sind diese Verhältnisse allerdings nicht. Das Schmelzoberhäutchen ist ein dauerndes Gebilde, das solange aushält wie der Zahn, also unter Umständen viele Jahrzehnte. Die Hornschicht des Epithels ist dagegen sehr vergänglich und wird dauernd erneuert, im Epithel herrscht ständig Bewegung und Erneuerung. Wie diese Vorgänge am Grunde der Zahntasche ablaufen, ist unbekannt.

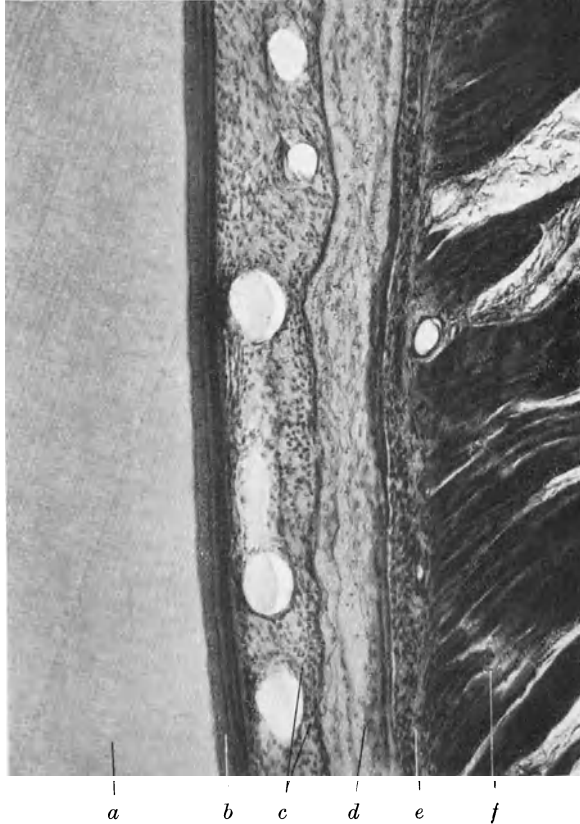


Abb. 543. Äußere Alveolarwand, oberer Eckzahn im Längsschnitt (S) Gallein, P. phot. 80 $\times$ . *a* Dentin, *b* Zement, *c* Wurzelhaut mit durch die Durchspülung des Kopfes stark erweiterten Gefäßen, *d* knöcherne Alveolarwand (man beachte wie dünn sie ist!), *e* äußeres Periost, *f* Muskel.

Unmittelbar unter dem Ende des Taschenepithels setzt sich das Ligamentum circulare an den Zement an. Unter dem Taschenepithel findet man regelmäßig dichte Ansammlungen von Lymphozyten, das Bild gleicht dem einer chronischen Entzündung und hängt jedenfalls mit der Abwehr der an dieser Stelle immer vorhandenen Mikroorganismen zusammen. Die Menge der Zellen wechselt, sie sind jedoch regelmäßig vorhanden. Zur Symbiose mit dem Epithel kommt es jedoch nicht.

**240. Entwicklung des Zahnes.** Die Entwicklung des Zahnes (Abb. 551 bis 556) geht vom Epithel aus, von dessen Unterfläche die Schmelzleiste in das Mesenchym vorwächst. An der Leiste entstehen so viele epitheliale Schmelzorgane oder Glocken, wie Zähne gebildet werden sollen. Bei den Säuget-

tieren und beim Menschen wird im Bereich der Schneide-, Eck- und Milchbackenzähne nach der ersten Generation noch eine zweite gebildet (Abb. 554), im Bereich der Molaren nur eine. Bei Tieren, die ihre Zähne dauernd ersetzen,

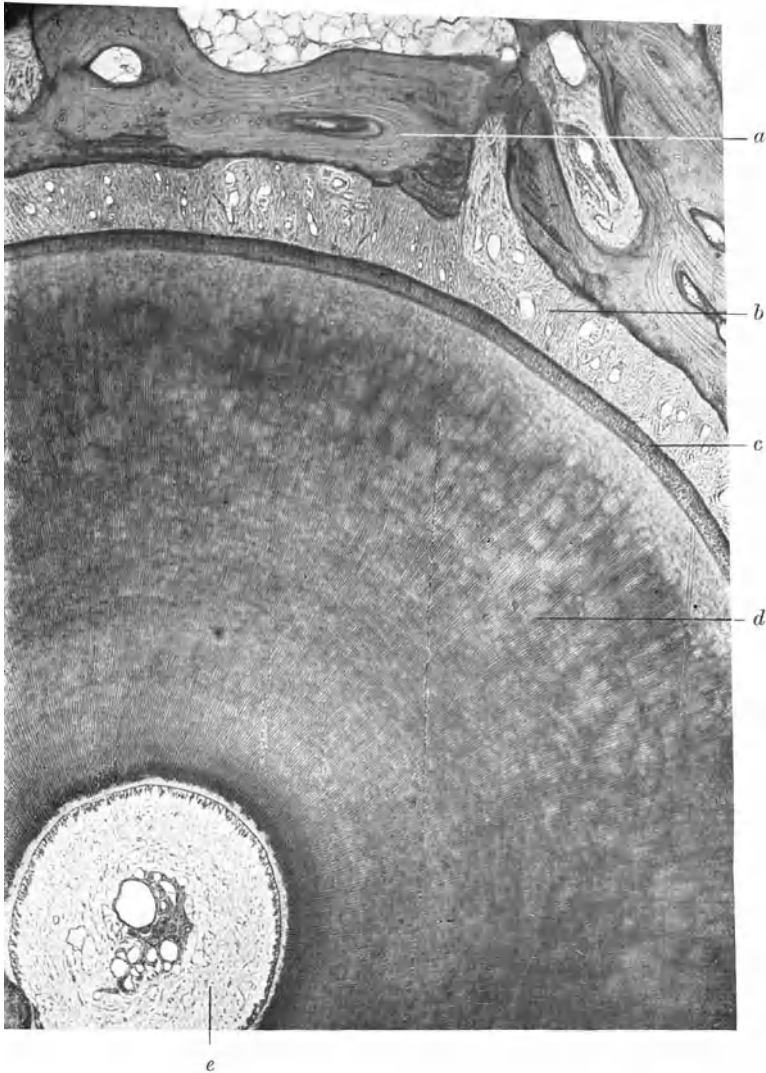


Abb. 544. Wurzel eines oberen Prämolars, Querschnitt, Häm. P. phot. 50×.  
*a* Knochen der Alveolarwand, *b* Wurzelhaut, *c* Zement, *d* Dentin, *e* Pulpa.

bleibt die Zahnleiste auch dauernd bestehen und produziert immer neue Anlagen (Abb. 556).

Das Schmelzorgan ist die Gußform für die Hartsubstanzen des Zahnes, und zwar bildet die Innenfläche in ihrer Höhlung genau die Grenzfläche zwischen Dentin und Schmelz des zu bildenden Zahnes vor. Mit dem Wachstum dieses im Innern sich bildenden Zahnes wächst auch das Schmelzorgan



aus und modelliert so nach und nach auch die Wurzel vor, die schließlich in dem Schmelzorgan steckt wie die Beine in der Hose.

An der Unterseite des jungen Schmelzorgans verdichtet sich das Mesenchym und diese Pulpaanlage gerät dann in das Innere des glockenförmigen Organs

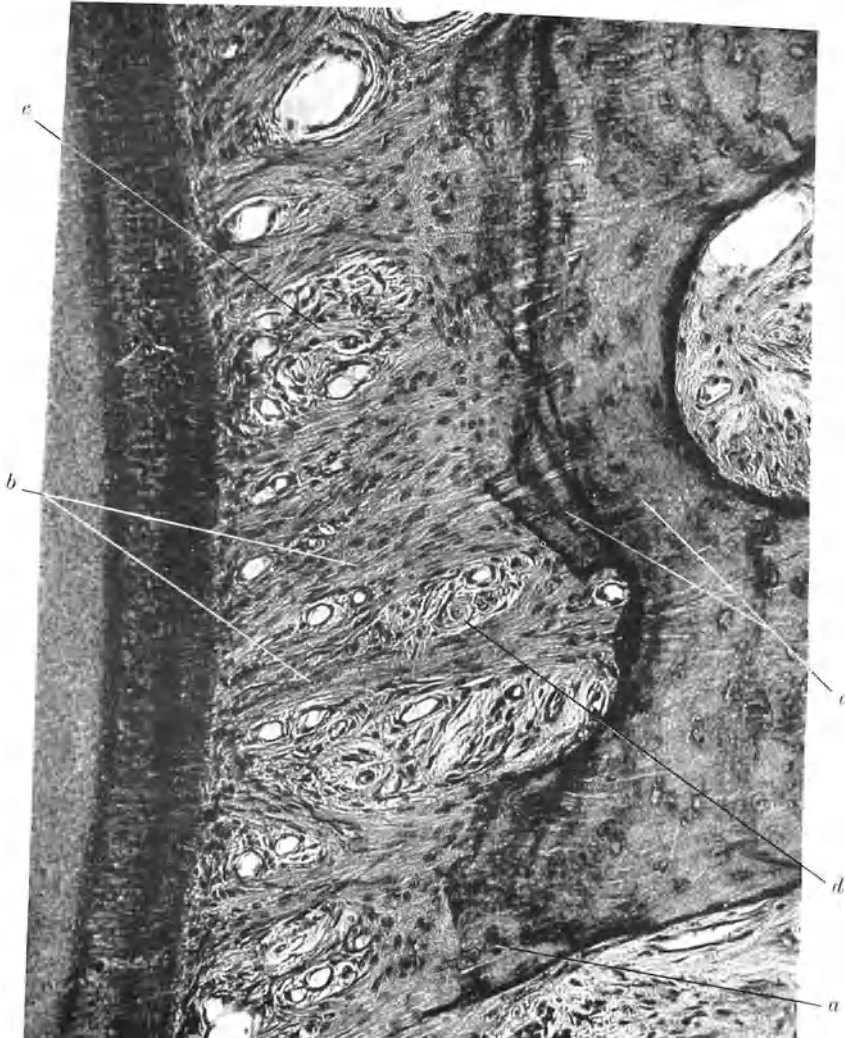


Abb. 545. Dasselbe Objekt wie 544. Häm. P. phot. 170 $\times$ . *a* Knochen der Alveolarwand mit Sharpeyschen Fasern, *b* Fasern der Wurzelhaut, *c* Gefäßknäuel der Wurzelhaut, *d* Nerven und Sinnesorgan in der Wurzelhaut.

und bildet die Pulpa. Außen bleibt um das Schmelzorgan eine Zone lockeren Mesenchyms, an die sich noch weiter nach außen eine Kapsel aus Bindegewebe, das Zahnsäckchen, anschließt, das die ganze Anlage umgibt. Der Kieferknochen entsteht dann rings um das Ganze, seine Höhlung, die Alveole, erweitert sich mit dem Wachstum des Zahnes, ihre Innenwand ist stets von zahlreichen Osteoklasten besetzt.

Das Schmelzorgan ist also epithelialer Natur, an der Innenfläche der Glocke bleibt die alte Basalschicht des Epithels, als hohes Zylinderepithel, (inneres) Schmelzepithel erhalten, die anderen Teile wandeln sich um, die Außenseite zu einer Schicht platter Zellen (äußeres Schmelzepithel), die dazwischen liegenden Teile nehmen reichlich Flüssigkeit zwischen sich auf und werden zu einem Zellnetz, das den irreführenden Namen Schmelzpulpa trägt. Außer dem Schmelzepithel sind alle diese Teile ohne unmittelbaren Anteil am Aufbau des Zahnes.

Die Hartsubstanzen entstehen so, daß die Pulpa sich außen mit Odontoblasten bedeckt, die gegen das innere Schmelzepithel eine Dentinlage abscheiden;

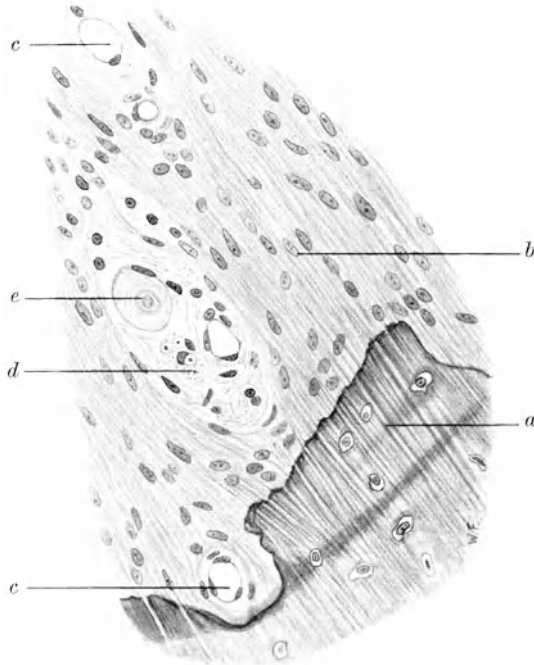


Abb. 546. Die Stelle *d* des Präparates der Abb. 544 bei stärkerer Vergrößerung. Freytag gez. 360 $\times$ . *a* Knochen mit Sharpeyschen Fasern, *b* Wurzelhautfasern, *c* Blutgefäße, *d* Nerv, *e* eingekapseltes Sinnesorgan.

erst wenn diese vorhanden ist, tritt das Schmelzepithel in Tätigkeit und jede Epithelzelle baut ein Prisma auf. Die ersten Teile enthalten reichlich organische Substanz, so daß hier auch an der entkalkten Anlage der Schmelz sichtbar bleibt (Abb. 555). Das Dentin verkalkt nach seiner Bildung, so daß wie am Knochen eine verkalkte und eine unverkalkte Schicht unterscheidbar ist.

Der Zement wird von außen gebildet. „Die Zementbildung geht von der inneren Wand des Zahnsäckchens aus, indem knochenbildende Zellen die Epithelscheide durchbrechen und zerstören und nun eine dünne Knochen-schicht, den Zement, auf das Zahnbein ablagern. Durch die allmähliche Ver-längerung der Wurzel und durch Wachstumsvorgänge in den angrenzenden Teilen wird die Krone mehr und mehr an die ihr anliegende Wand des Zahn-säckchens und das mit demselben verwachsene Zahnfleisch gedrängt und bricht allmählich durch diese Teile, in welchen auch selbständig ein Schwinden ein-tritt, hindurch und kommt endlich zutage. Nun zieht sich das Zahnfleisch

um den Zahn zusammen und das durchbrochene Epithel des Kiefferrandes verwächst mit dem Reste des Schmelzorganes, welches zum Teil zum Epithel des Zahnhalses wird, während der nicht durchbrochene Teil des Zahnsäckchens

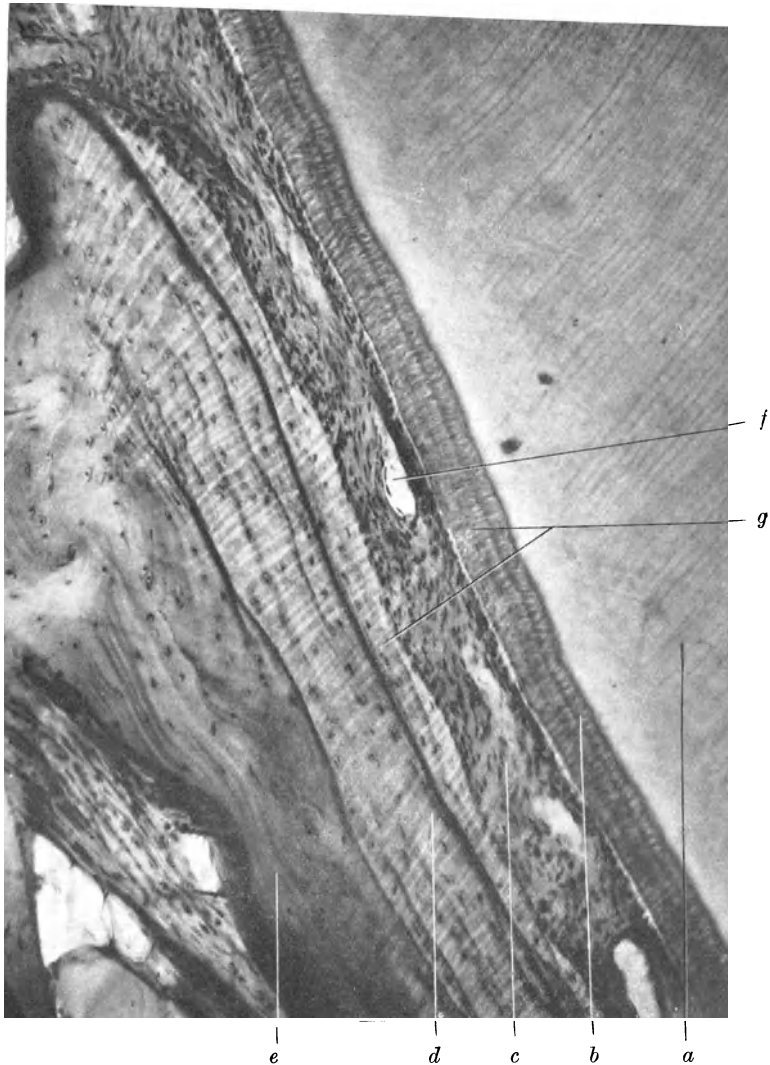


Abb. 547. Alveolenwand und Zement; Faserzusammenhang. Schneidezahn (S) Gallein pol. Licht, Glimmer weiß I, P. phot. 145 $\times$ . *a* Dentin, *b* Zement (grober Faserknochen), *c* Wurzelhaut, *d* Knochen der Alveolenwand, mit Sharpeyschen Fasern, dieser innere Teil des Knochens dient der Befestigung des Zahnes, *e* weiter außen gelegene Lamellensysteme des Knochens, ohne solche Fasern, *f* Gefäße, *g* die beiden Einpflanzungsstellen der Wurzelhautfasern.

eng an die Wand sich anlegt und zum Periost der Alveole wird. Seine Vollendung erhält der Milchzahn dadurch, daß erstens noch der Rest der Wurzel angesetzt wird, wodurch die Krone bald in normaler Länge hervortritt; wobei die Epithelscheide das fortwachsende Ende, soweit Zahnbein gebildet wird,



Abb. 548. Dasselbe Objekt wie Abb. 547. NaCl, pol. Licht, P. phot. 100 $\times$ . Die Wurzelhautfasern helleuchtend hervorgehoben und in Zusammenhang mit der Befestigung in Zement und Knochen sichtbar. Bezeichnungen wie 546,  $g_1$ ,  $g_2$ , ist  $g$  der vor. Abb. bei  $g_1$  die Grenze zwischen Knochen und Wurzelhaut als dunklen Strich erkennbar.

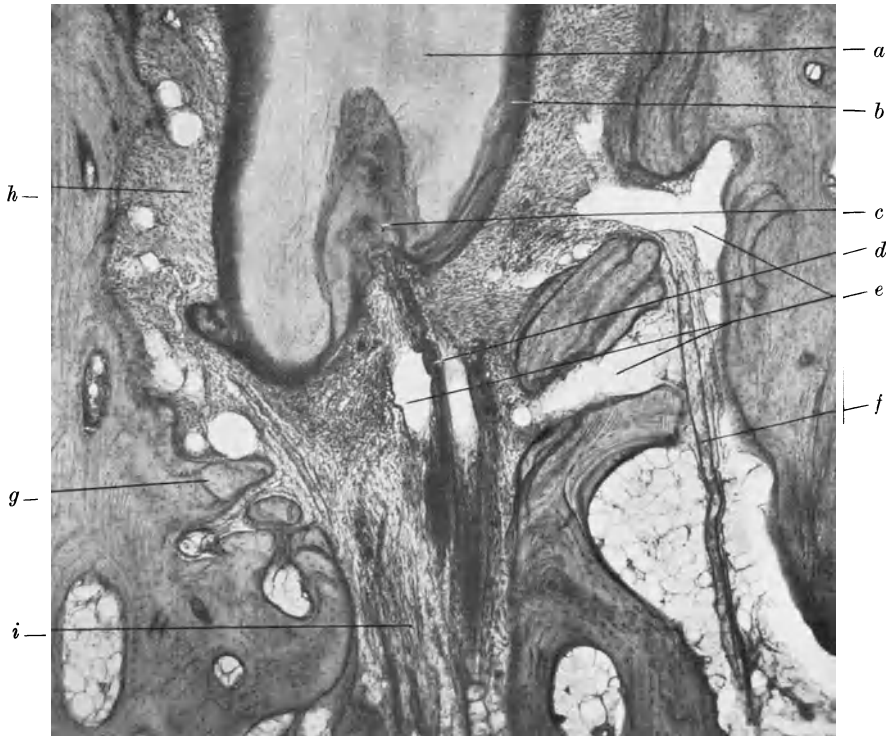


Abb. 549. Oberer Eckzahn, Längsschnitt, durch die Wurzelspitze (S) Gallein. P. phot. 36 $\times$ .  $a$  Wurzelzement,  $b$  Zement,  $c$  Öffnung des Wurzelkanales, den ganzen Kanal zu treffen ist nicht möglich, da er sehr unregelmäßig in Windungen verläuft,  $d$  Nerv,  $e$  Venen,  $f$  Arterie,  $g$  Kieferknochen,  $h$  Wurzelhaut,  $i$  Gefäßnervenbündel im Hauptverbindungskanal der Alveole.

überzieht, während sie im übrigen bis auf einzelne, inselartige Reste bereits verschwunden ist. Zweitens, daß durch die aus dem Zahnsäckchen hervorgehenden Osteoblasten das Zement der Wurzel ausgebildet wird, wobei zugleich

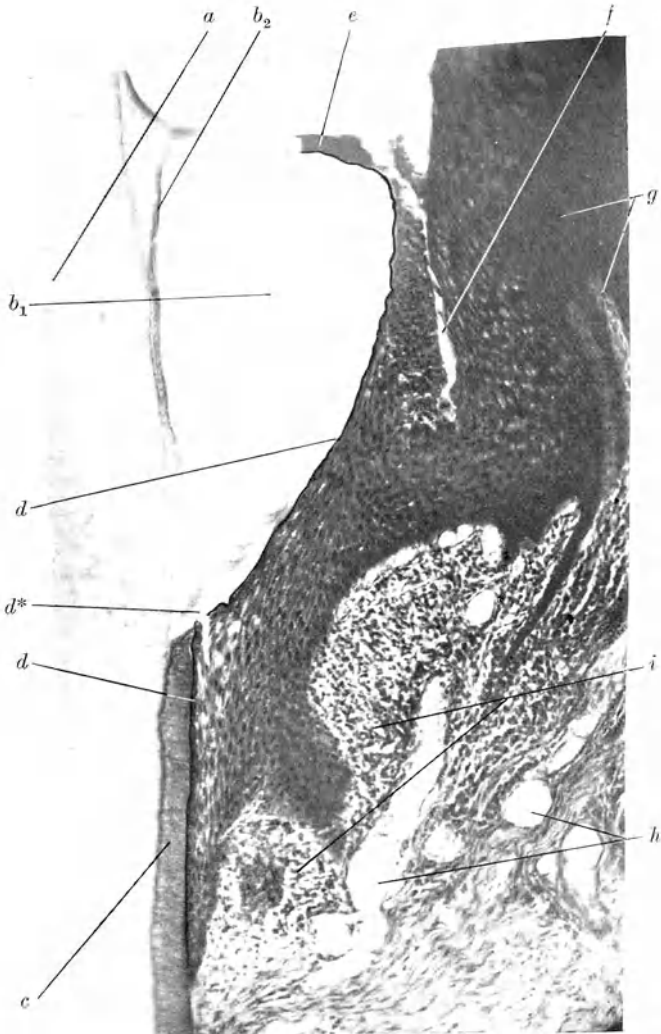


Abb. 550. Längsschnitt durch einen oberen Schneidezahn (S) Zahntasche. Gallein, P. phot. 130 $\times$ . Das Schmelzoberhäutchen nach dem Präparat nachgezeichnet. *a* Dentin, *b* Schmelz, *b*<sub>1</sub> leerer Raum an Stelle des durch die Entkalkung aufgelösten Schmelzes, *b*<sub>2</sub> organische Reste der aufgelösten Schmelzsubstanz, *c* Zement, *d* Schmelzoberhäutchen, *d*\* Rißstelle, *e* Überreste von Zahnstein, *f* Grund der Zahntasche, *g* Epithel mit Papillen, *h* Gefäße des Zahnfleisches, *i* Lymphozyteninfiltration an der Zahntasche.

wegen des Zusammenhanges der Faserbündel des Zements mit den Sharpey'schen Fasern der Alveolenwände die den Zahn mit der Alveole verbindende Wurzelhaut aus dem die Wurzel bedeckenden Teile des Zahnsäckchens hervorgeht“ (v. Ebner).

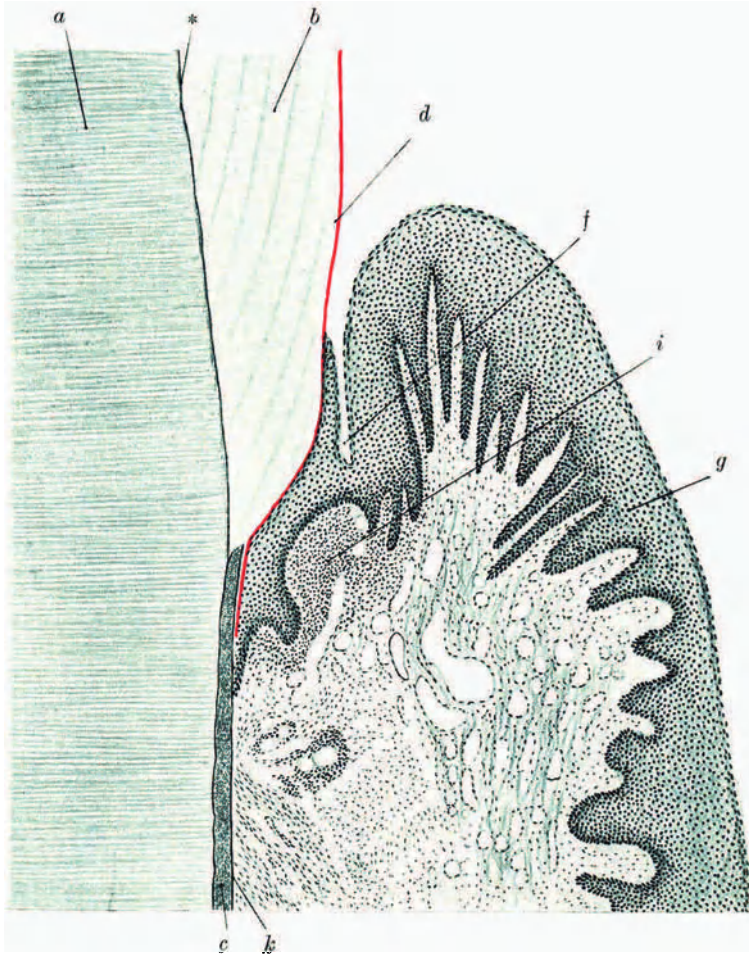


Abb. 551. Rekonstruktion des Schmelzes mit der Zahntasche und dem Schmelzoberhäutchen (rot), nach dem Präp. der Abb. 549 und anderen Präparaten. Hinweise wie Abb. 549. *k* Ansatz des Lig. circulare am Zahnhals, \* die Schmelzdentingrenze; Freytag gez.

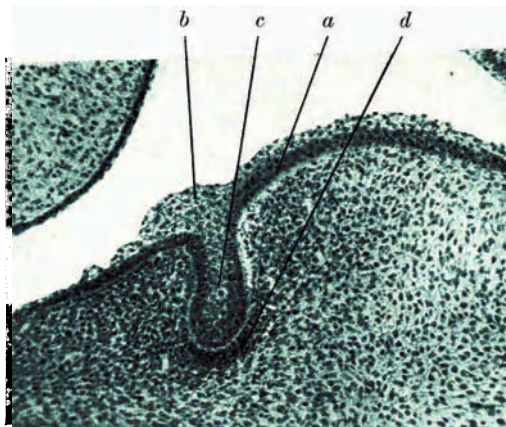


Abb. 552. Zahnleiste von einem Säugetierembryo (Sammlung Würzburg) Häm. Eos. Redenz phot. 100 $\times$ . *a* Mundepithel, *b* Basalschicht, *b* dessen Hornschicht, *c* Zahnleiste, *d* Mesenchymverdichtung.



Auch nach dem Durchbruch des Zahnes geht im Innern die Dentinbildung weiter, so daß sich die Höhlung im Laufe des Lebens beträchtlich verengert, zuletzt entstehen vielfach die schon erwähnten Dentikel. Besonders wenn der

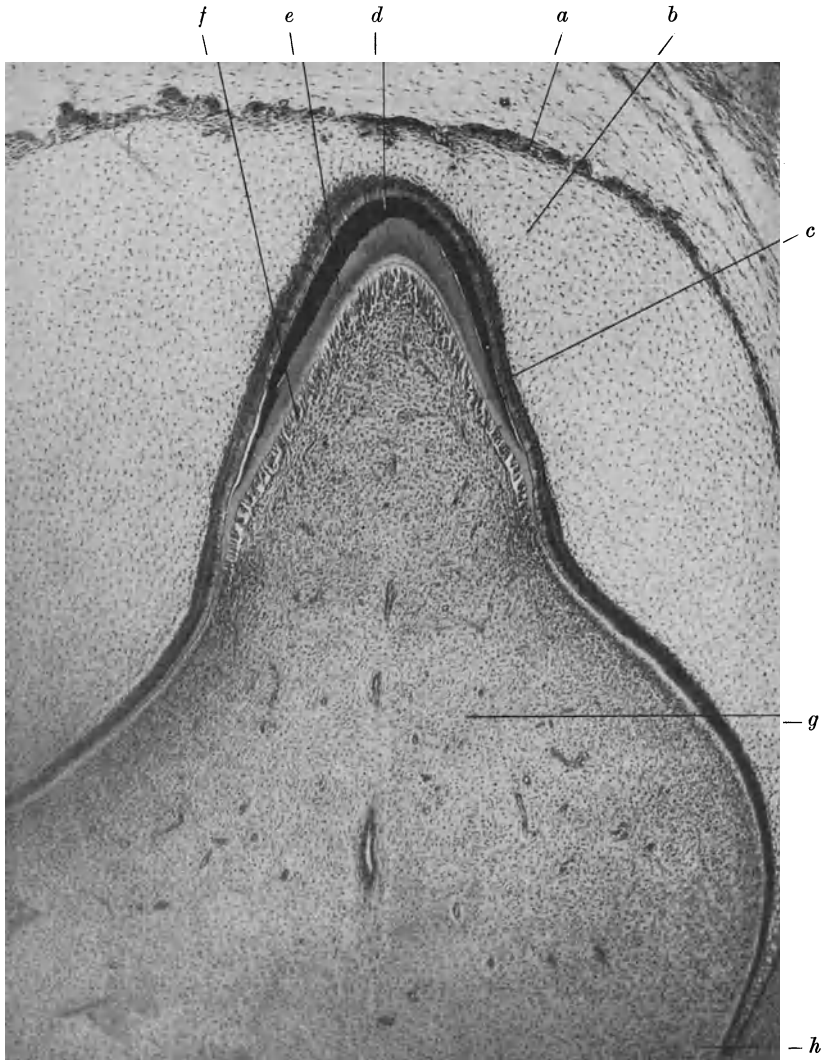


Abb. 553. Entwicklung eines oberen Milchmolaren, Fötus im 7. Monat. Anlage des lingualen Höckers. Häm. P. phot. 50×. *a, b, c* Schmelzorgan, *a* Außenschicht, *b* Schmelzpulpa, *c* Schmelzepithel, *d* Schmelz, *e* Dentin, *f* Odontoblasten, *g* Pulpa, *h* unterer Rand des Schmelzorganes.

Zahn stark abgekaut wird, wird an den dünn werdenden Stellen Ersatzdentin gebildet. Zähne primitiver Völker sind zuweilen bis dicht auf den Alveolarfortsatz abgekaut, ohne daß die Höhle eröffnet wäre.

Die Milchzähne werden durch Zerstörung der Wurzel von unten her gelockert, und schließlich fällt der fast nur aus der Krone bestehende Rest in der bekannten Weise aus, die Zerstörung geschieht durch Osteoklasten (Abb. 556).

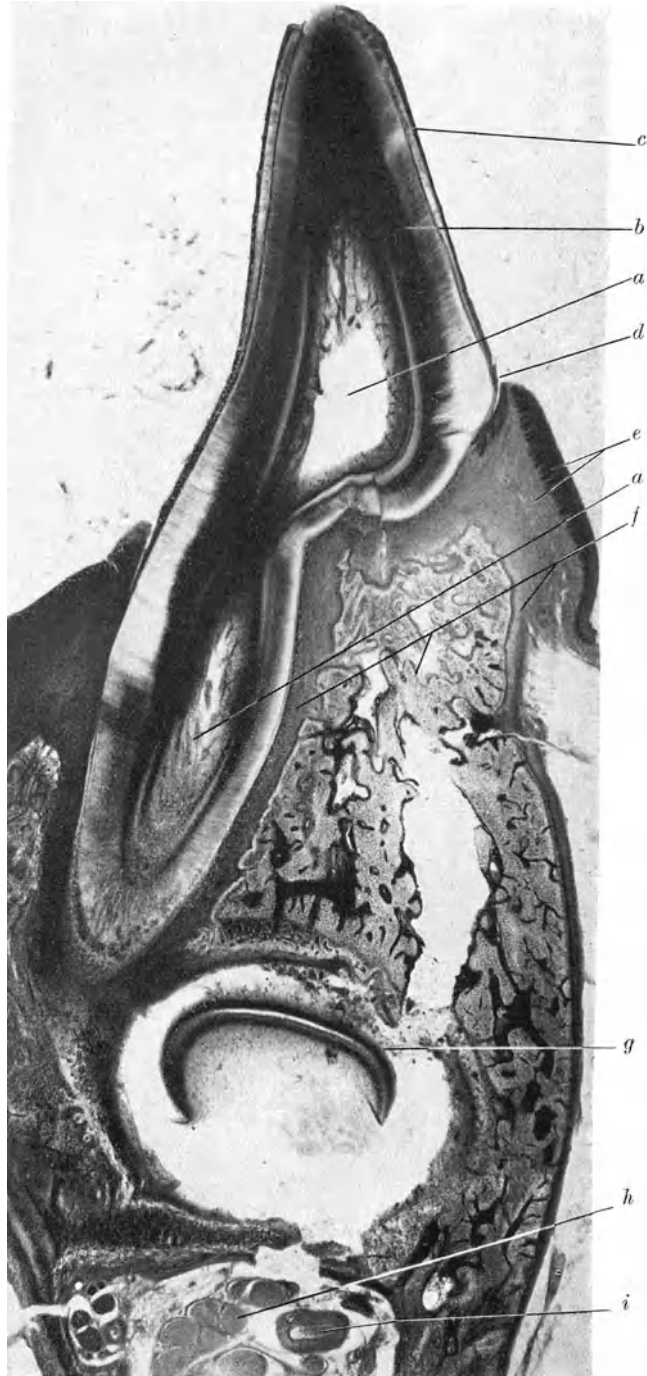


Abb. 554. Durchbrechender Zahn einer jungen Katze, Karminfärbung, Versteinerungsschliff, Präparat von Professor Walkoff, P. phot. 10×. *a* Pulpahöhle, *b* Dentin, *c* Schmelz, *d* Zahntasche, *e* Zahnfleisch, *f* Kieferknochen, mit Markräumen, *g* Anlage des Ersatzzahnes, *h* Nerv, *i* Arterie.



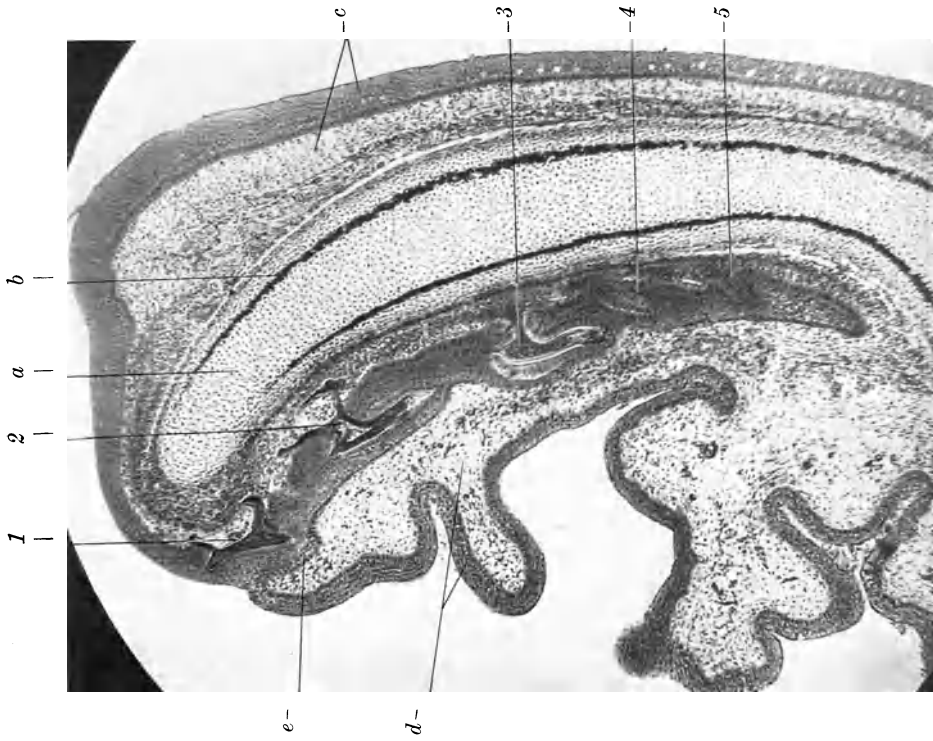


Abb. 556. Längsschnitt durch den Kopf eines Haifischfötus. Zahnleiste des Unterkiefers mit den Anlagen der sich stets ersetzenden Zahnreihen. *a* Knorpel des Unterkiefers, *b* Kalkschicht darinnen, *c* Haut, *d* Schleimhaut des Mundes (gefaltet), *e* Zahnleiste, *1—5* Zahnanlagen.

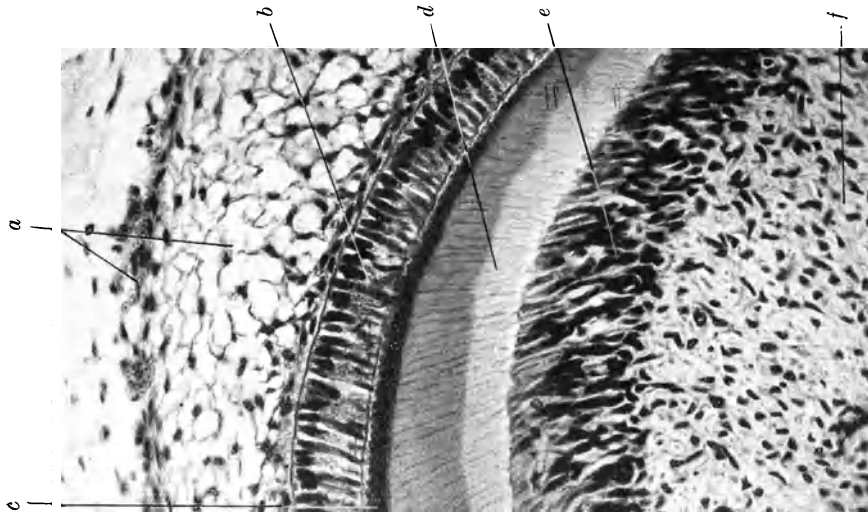


Abb. 555. Von einer Zahnanlage eines Katzenfötus. Häm. Eos. Redenz praep. et phot. 270 $\times$ . *a* äußeres Schmelzepithel und Schmelzpulpa, *b* inneres Schmelzepithel, *c* Schmelz, *d* Dentin, dunkel das vercalcifizierte, hell das unvercalcifizierte, *e* Odontoblasten, *f* Pulpa.

## Schlund und Speiseröhre.

**241. Der Schlund.** An der Schlundgrenze trennt sich die Körperwand von der Darmwand, die Mundhöhle geht über in den Schlund. Seine Muskulatur ist durch eine lockere Bindegewebsschicht, eine Verschiebeschicht, wie von jetzt an die ganzen Halseingeweide, vom Bewegungsapparat getrennt. Sie wird auch als Adventitia, vorzüglich an der Speiseröhre, bezeichnet.

Der obere Teil des Schlundes schließt sich an die Nasenhöhle an und ist ein Teil des Luftweges, der normalerweise vom Mundhöhleninhalt vollständig freigehalten wird. Er schließt sich in seinem vorderen Teil an den Bau der Nasenhöhle an, während die Rückwand des oberen, der mittlere und untere

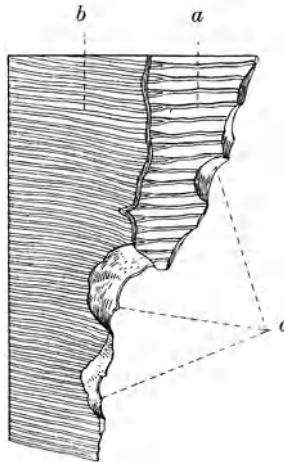


Abb. 557. Schliff durch das Wurzelende eines Milchzahnes, Dentin und Schmelz teilweise zerstört. *a* Schmelz, *b* Dentin, *c* Howshipsche Lakunen. (Nach v. Ebner.)

Teil mit der Mundhöhle und der Speiseröhre in ihrem feineren Bau nahe übereinstimmen. Die mechanische Grundlage des Schlundes ist eine derbe elastische Haut, die aus vorwiegend längsgestellten Maschen besteht und im obersten Teil allein die Pars membranacea bildet. Außen liegt ihr die Muskulatur auf, zwischen deren Bündel sie mit kräftigen Zügen hineinreicht. Oft sind kleine Bündel völlig von ihr umschlossen (Abb. 558 u. 559).

Die Schleimhaut besitzt im nasalen Teil ein mehrreihiges Flimmerepithel, das aber nur den vorderen Teil der Rückseite des Gaumens und die Seitenwand und Decke überzieht, die Rückwand ist nach Schaffer und v. Ebner überall mit Plattenepithel ausgekleidet. Die Epithelien greifen mit zackigen Rändern und Fortsätzen ineinander, so daß man auf Schnitten die Epithelarten bunt durcheinander vor sich hat. In der Nähe der Berührungsstelle soll das Epithel ein mehrschichtiges Flimmerepithel sein. Im ganzen Mund- und Kehlkopfabschnitt herrscht das weiche geschichtete Plattenepithel der Mundhöhle mit kurzen, oft keulenförmigen Papillen.

Die Drüsen sind im Bereich der unteren Teile Schleimdrüsen; im oberen Pharynx gemischte Drüsen mit zum Teil rein serösen Endstücken, oft mit schönen Halbmonden. Solche Drüsen reichen aber weit herunter in den Mundabschnitt, doch liegen sie immer an der Schleimhautseite der elastischen Membran, während die Schleimdrüsen sich auch zwischen den Muskelbündeln finden.

Die lymphoepithelialen Organe des Pharynx sind schon S. 453 erwähnt. Hier sei noch nachgetragen, daß sich in dem unteren Teil mehr vereinzelte

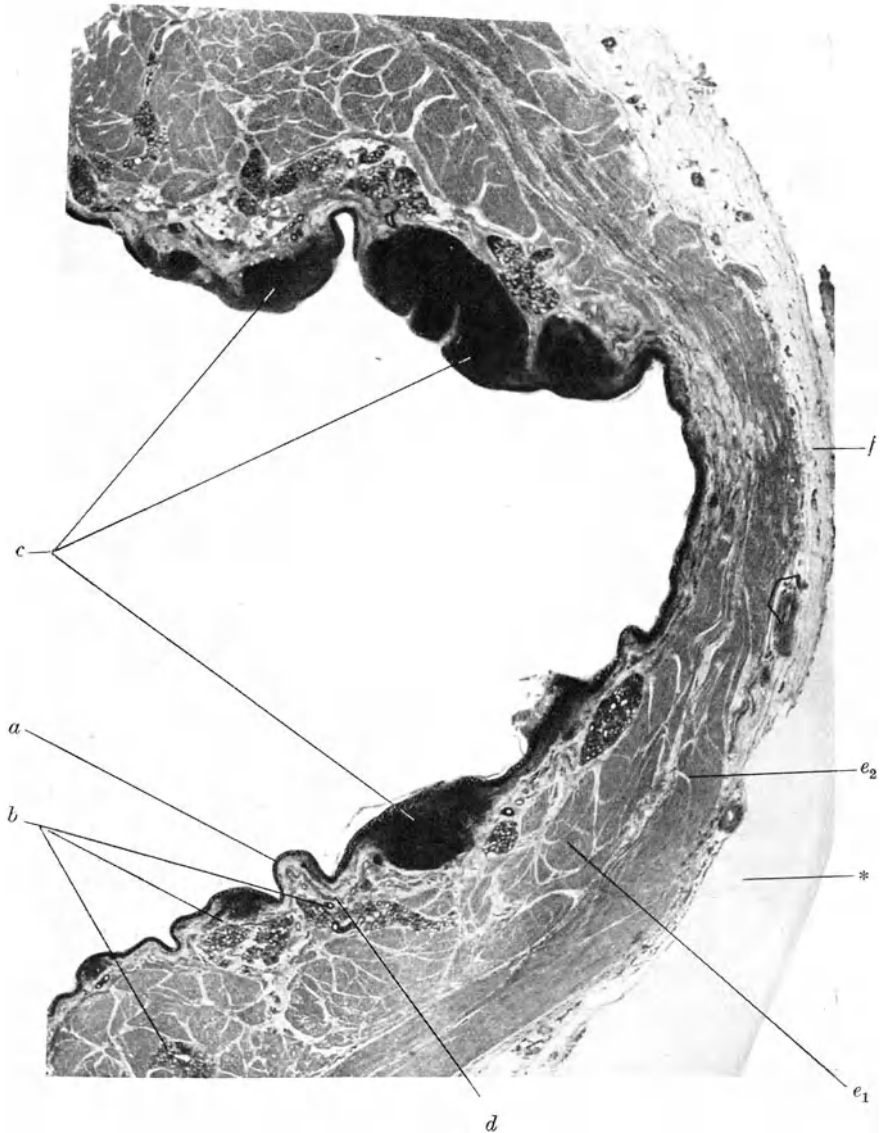


Abb. 558. Querschnitt des Mundteiles (Pars oralis) des Schlundes einer etwa 45jähr. Frau (Sektion), Häm. P. phot.  $8\times$ . *a* Epithel, *b* Drüsen, *c* lymphoepitheliale Organe, *d* Elastika, *e*<sub>1</sub> Längs-, *e*<sub>2</sub> Ringmuskeln (Levator und Constrictor pharyngis, *f* Adventitia. Celloidin.

Noduli mit und ohne Keimzentren finden (Abb. 558). Sie bilden entweder mit dem darüber liegenden Epithel oder mit den Ausführungsgängen der Drüsen, die in lymphatisches Gewebe förmlich eingepackt sind und dabei knollige Verdickungen zeigen, eine lymphoepitheliale Symbiose (Abb. 560).

242. Die Speiseröhre (Abb. 561 u. 562). Die Muskulatur der Speiseröhre ist im oberen Teil eine unmittelbare Fortsetzung der quergestreiften Schlund-

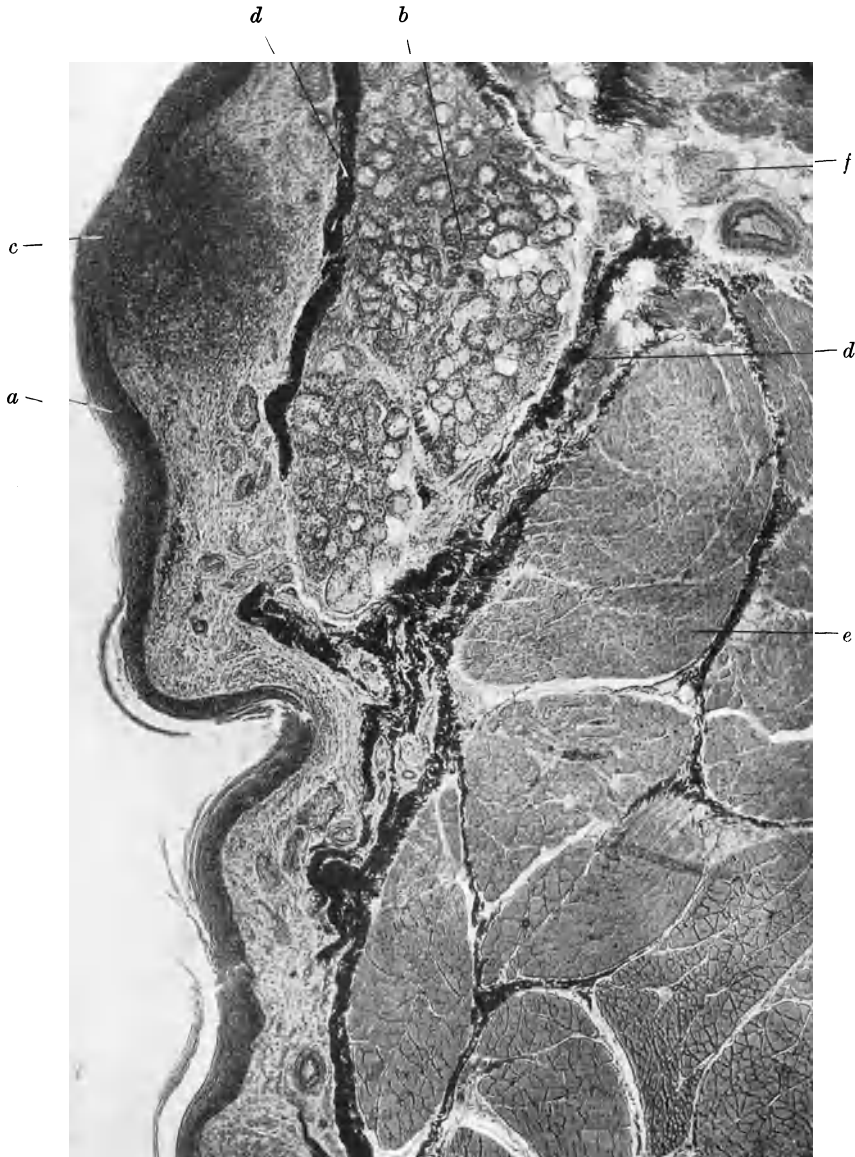


Abb. 559. Dasselbe Objekt wie 557. Orcein, Häm. P. phot. 50×. Die Elastika ist durch Färbung hervorgehoben. *a* Epithel, *b* Drüsen, *c* lymphoepitheliales Organ, *d* Elastika, *e* Muskeln (Levator), *f* Nerv und Gefäß.

muskeln. Im unteren Drittel des Organs wird sie durch glatte Muskeln von innen her ersetzt. Man findet dann eine Strecke weit, vorzüglich in den äußeren Schichten, beide Muskelarten durcheinander.

An der Speiseröhre tritt zuerst innerhalb der Wand eine Verschiebeschicht, Submukosa, auf. Dies hängt damit zusammen, daß er ein geschlossenes Rohr bildet, während der Schlund eine vorn offene Mulde oder einen Trog darstellt. Wenn gerade kein Bissen durch die Speiseröhre gleitet, zieht die Muskulatur sich so weit zusammen, daß ein eigentliches Rohr verschwindet und die Längsfalten der Schleimhaut glatt aufeinander liegen. Der Querschnitt zeigt dann die bekannte sternförmige Lichtung (Abb. 561). Der Schlund

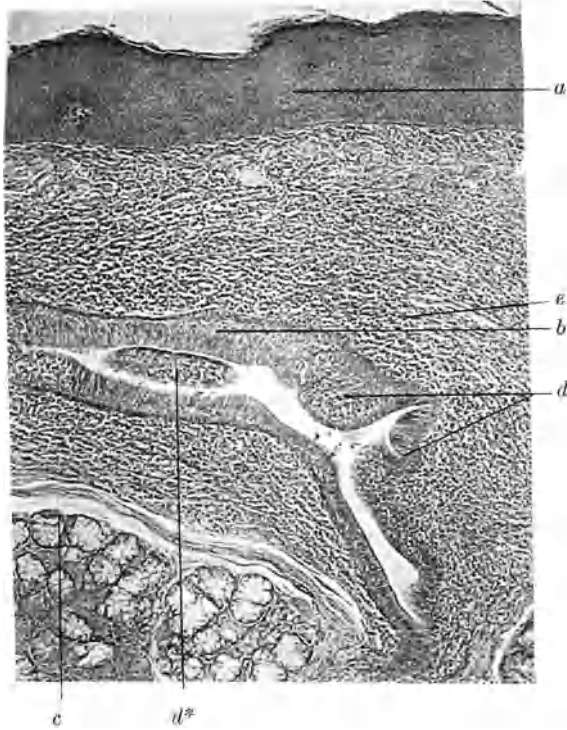


Abb. 560. Pharynx (S) lymphoepitheliales Organ am Ausführungsgang einer Drüse. Chromgallein. P. phot. 80 $\times$ . *a* Epithel des Pharynx, *b* Epithel des Drüsenausführungsganges, *c* Drüse, *d* lymphoepithelialer Gewebsverband, *d*\* im Flachschnitt getroffener Teil des Ausführungsganges, *e* lymphatisches Gewebe.

dagegen ist von vorn nach hinten abgeplattet; Falten treten erst am Übergang zur Speiseröhre auf.

Diese Form der Speiseröhre wird durch die Submukosa ermöglicht. Außerdem tritt an Stelle der elastischen Haut des Schlundes eine Schicht glatter Muskulatur, die Muscularis mucosae. Damit ist der typische Bau des Darmrohres entwickelt: Schleimhaut (Epithel und Tunica propria) mit Muscularis mucosae als ihrem äußeren Abschluß, Submukosa, Muskularis, je weiter nach unten, desto deutlicher aus zwei Schichten bestehend (innerer Ring- und äußerer Längsmuskulatur). Außen liegt dann als Verschiebeschicht die Adventitia.

Das Epithel ist geschichtetes Plattenepithel mit kurzen Papillen, oft mit starker innerer Plattenschicht, die aber nie stärker verhornt ist. Das Stratum proprium ist wie im Mund und im Schlunde faseriges Bindegewebe. Die Drüsen liegen in der Submukosa und sind Schleimdrüsen. Lymphatische Häufchen

mit und ohne Keimzentren sind häufig; auch sie liegen vorwiegend in der Submukosa. Vereinzelt sieht man über ihnen Lymphozyten im Epithel. Lymphoepitheliale Organe werden an den Ausführungsgängen der Drüsen gebildet.

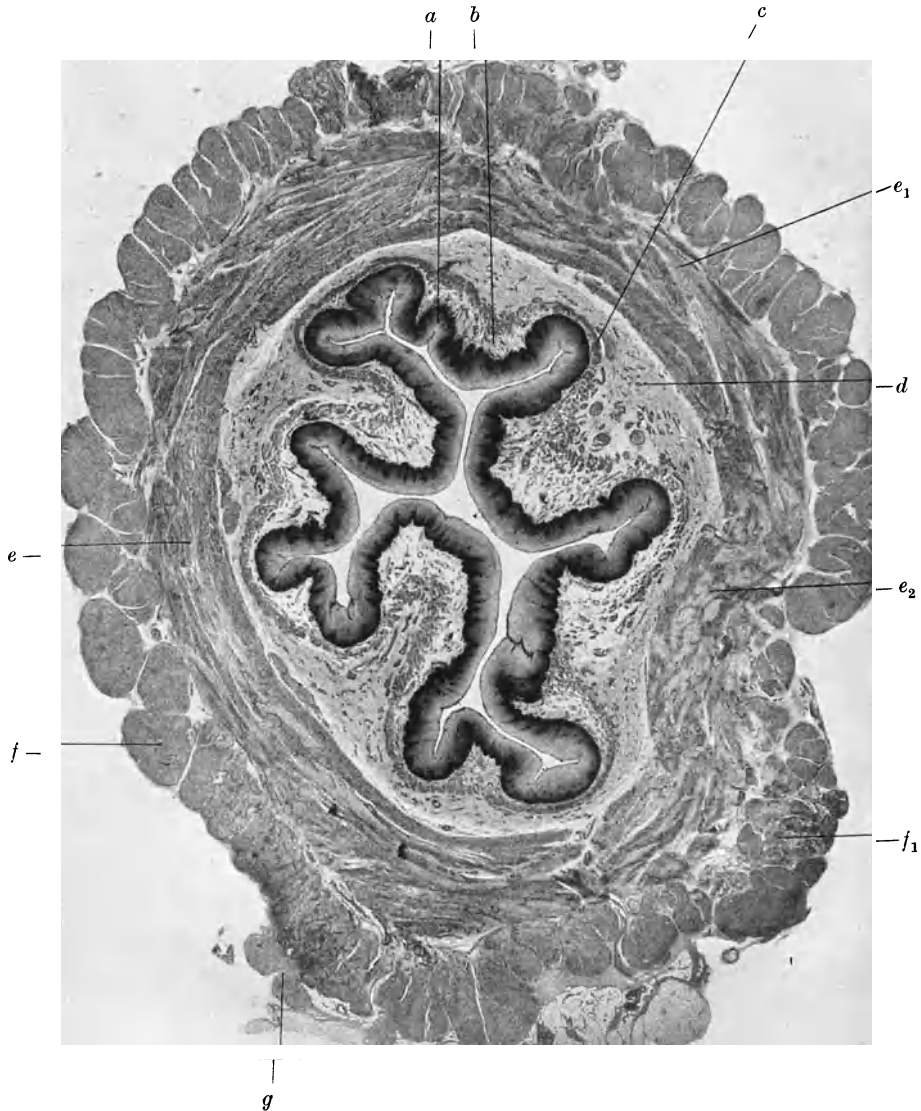


Abb. 561. Übersicht über die Speiseröhre, Querschnitt. Präp. Sammlung Würzburg. Häm. Eos. P. phot. 7×. *a* Epithel, *b* Strat. prop., *c* Muscularis mucosae, *d* Submukosa, *e* Ring-, *f* Längsmuskeln, *e*<sub>1</sub>, *e*<sub>2</sub>, *f*, *f*<sub>1</sub>, Einsprengung von quergestreiften Fasern in die glatte Muskulatur, *g* Adventitia.

Es scheint, daß die größeren Lymphozytenansammlungen stets um solche Ausführungsgänge angeordnet sind (Abb. 562).

In der Adventitia findet man die starken Äste des Vagus, in der Wand selbst die beiden Plexus wie im übrigen tieferen Darm mit Ganglien (siehe dort).

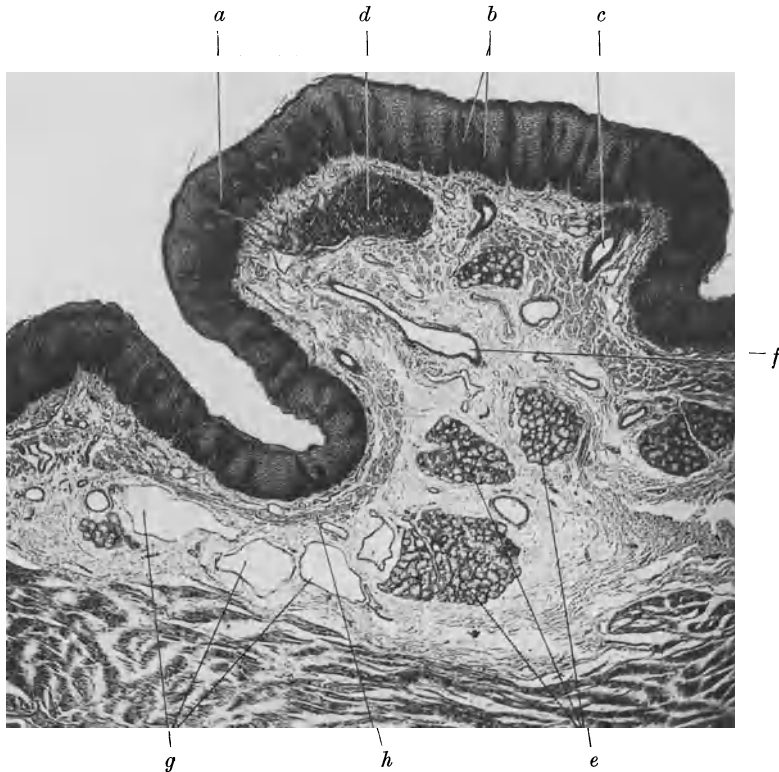


Abb. 562. Vom Querschnitt durch die Speiseröhre (S) Häm. P. phot. 26×. *a* Epithel, *b* fingerförmige Papillen, *c* Drüsenausführungsgang, *d* Lymphknötchen, *e* Drüsen, *f* Arterie, *g* Venen, *h* Muscularis mucosae.

## Der Darm vom Magen bis zum After.

### Sein Aufbau aus Schichten und Geweben.

**243. Übersicht über die Schichten, Gefäßversorgung.** Zu den Schichten der Darmwand, die wir in typischer Ausbildung bereits bei der Speiseröhre angetroffen haben, der Schleimhaut (Tunica mucosa), der Muskelhaut (Tunica muscularis) und der, beide trennenden und verbindenden, Verschiebeschicht, der Submukosa (Tunica submucosa), kommt bei dem in der Bauchhöhle liegenden Darm der Bauchfellüberzug (Serosa) hinzu. Diese Folge von Schichten bewahrt der Darm vom Magen bis zum After, dort wo er in den Levator ani eintritt. Wo er ganz oder teilweise hinter dem Bauchfell liegt, tritt an den entsprechenden Stellen ein lockeres Bindegewebe auf (Adventitia), eine Schicht, die die Verschieblichkeit und freie Beweglichkeit des Darmrores genau so gewährleistet, wie die gleiche Einrichtung an der Speiseröhre und am Schlund.

Die Gefäße erreichen den Darm durch das Mesenterium. Schon vor dessen Ansatz teilen sie sich schnell auf und eine dichte Reihe tritt in die Darmwand ein.

Man kann die Verhältnisse sehr gut bei etwa 15facher Vergrößerung unter dem Binokularmikroskop präparieren. Die Mehrzahl der Gefäße und alle größeren treten sofort unter die Längsmuskelschicht, die das Gefäßbündel oft noch eine Strecke weit ins Mesenterium hinein bedeckt. Breite Schlitze in der Ringschicht lassen die Gefäße auch durch diese hindurchtreten. Sie

erreichen also sofort am Ansatz des Mesenteriums die Submukosa und breiten sich hier zu einem Netz starker Gefäße aus (Abb. 564 u. 565).

Nur kleine Äste, die man bei der Präparation sogar deshalb leicht übersieht, weil sie sich schon im Mesenterium abzweigen, breiten sich unter der Serosa aus, laufen um den Darm herum und speisen die Muskulatur mit Ästen, die dann zur Submukosa weiterlaufen. Es sind dies dünne Zweige, die sehr viel schwächer sind als die Gefäße in der Submukosa.

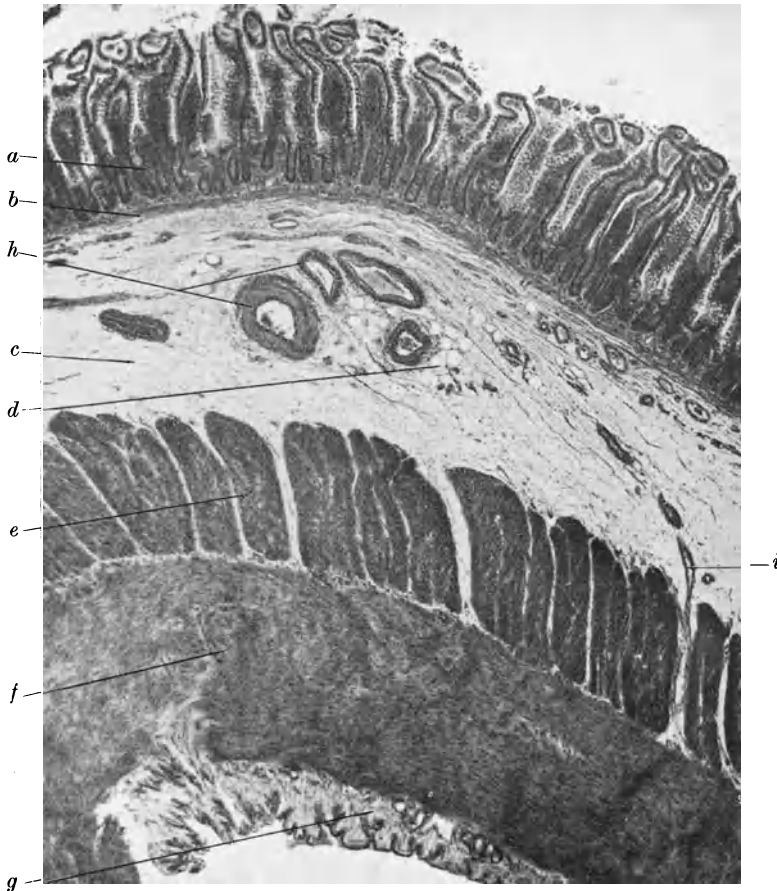


Abb. 563. Übersicht über die Schichten des Darmes. Längsschnitt durch das Ileum (Sch), Gallein, P. phot.  $32\times$ . *a* Schleimhaut, *b* Muscularis mucosae, *c* Submukosa, *d* Fett darin, *e* Ringmuskeln, *f* Längsmuskeln, *g* Serosa, *h* Gefäße der Submukosa, *i* durch die Muskularis durchtretendes Gefäß.

So kommt das Bild zustande, daß an den Präparaten von der Darmwand, die man für gewöhnlich nicht dem Mesenterialansatz entnimmt, die sehr zahlreichen Gefäße der Submukosa nicht nur viel stärker sind, sondern auch eine sehr viel stärkere Wand besitzen, als die Gefäße unter der Serosa und vor allem als die wenigen und dünnen Äste, die von diesen aus durch die Muskulatur hindurchtreten. Das gleiche zeigen auch Injektionspräparate an den gefärbten Inhaltmassen (Abb. 565).

Von der Submukosa aus wird die Schleimhaut versorgt, indem kleinere Äste an zahlreichen Stellen durch die Muscularis mucosae hindurchtreten und unmittelbar über dieser ein zweites engmaschiges Netz bilden, von wo aus dann die Schleimhautkapillaren ausgehen. Alle diese Gefäße haben den Bau



von Kapillaren; die perithele Wand (S. 297) verschwindet beim Durchtritt durch die Muscularis mucosae. (Weiteres siehe bei der Schleimhaut und den einzelnen Darmabschnitten.)

Die Lymphgefäße bilden ebenfalls verschiedene Netze. Ein Schleimhautnetz (siehe bei den entsprechenden Abschnitten) ist vorhanden, das sich in ein submuköses Netz entleert. Dieses schickt seine abführenden Gänge dann zur Subserosa, wobei sie die Muskellymphgefäße aufnehmen, die sich zunächst in einem Netz zwischen den beiden Schichten der Muskulatur sammeln. Unter der Serosa begleiten die Lymphgefäße dann die Gefäße und treten mit diesen in das Mesenterium ein.

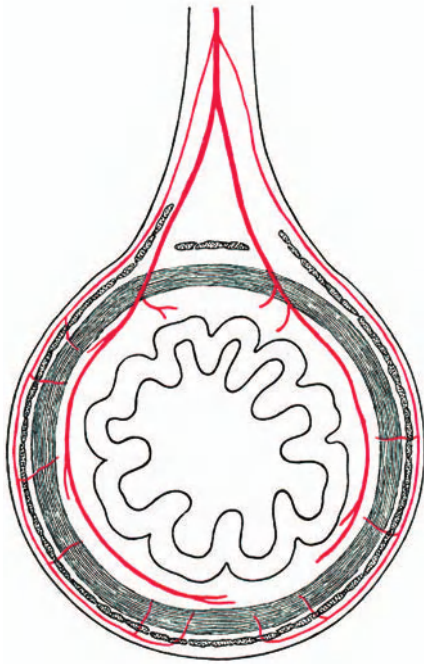


Abb. 564. Schema der Gefäßversorgung des Darmes. (Aus Z. f. Zellforsch. Bd. 10, 1930.)

Die gegebene Darstellung entspricht der der Literatur; wieweit, entsprechend dem in der Literatur ebenfalls ungenau geschilderten Verlauf der Darmgefäße, die Hauptverbindung des submukösen Netzes mit den Mesenteriallymphgefäßen am Mesenterialansatz sich findet, ist aus der Literatur nicht zu entnehmen. Anscheinend ist der Darm dabei immer nur von außen studiert worden (vgl. die Abbildungen). Eine Präparation unter dem Binokularmikroskop zeigt, daß die stärkeren Chylusgefäße am Mesenterialansatz, allerdings getrennt von den Blutgefäßen, durch die Muskulatur hindurchgehen. Das Netz der Submukosa schickt seine hauptsächlich abführenden Äste also auch am Mesenterialansatz unmittelbar ins Mesenterium. Wahrscheinlich spielen hier aber die Verbindungen durch die Serosa hindurch eine größere Rolle. Darauf läßt ein Vergleich des Gefäßkalibers an Schnittpräparaten schließen. Die Lymphgefäße der Subserosa sind im Verhältnis außerordentlich viel stärker als die kleinen Blutgefäße dieser Schicht (Abb. 565). An Schnittpräparaten sind außer in den Darmzotten und unter der Serosa, zuweilen auch zwischen den Muskelbündeln, Lymphgefäße überhaupt nicht zu erkennen.

Die Lymphgefäße der Darmwand sind von Endothel ausgekleidete Gewebsspalten. Klappen finden sich erst vom Durchtritt durch die Muskulatur an. Eine perithele Wand (vgl. Abb. 380) findet sich erst im Mesenterium.

Die — autonomen — Nerven des Darmes begleiten die Blutgefäße und verzweigen sich mit diesen. In den einzelnen Schichten machen sie sich jedoch von ihm unabhängig, verlaufen für sich und breiten sich vorzüglich zu zwei Plexus (Plexus myentericus und entericus) aus, die wir in einem späteren Abschnitt (S. 489) besprechen.

**244. Muskularis und Serosa.** Die Muskelschicht besteht am ganzen Darm aus zwei Schichten, der äußeren Längs- und der inneren Ringschicht, nur am Magen ist die Anordnung etwas verwickelter. Diese glatte Muskulatur ist in Bündeln angeordnet, die insbesondere in der Längsschicht nicht genau einander parallel laufen und deshalb unregelmäßige Bilder auf den Schnitten ergeben. Von dem Verlauf der Muskelzüge in einer sehr engen bzw. sehr gestreckten Spirale merkt man bei der mikroskopischen Untersuchung von Schnitten nichts. Er ist nur präparatorisch über größere Strecken feststellbar.

Die einzelnen Bündel sind von ziemlich feinem Bindegewebe umhüllt

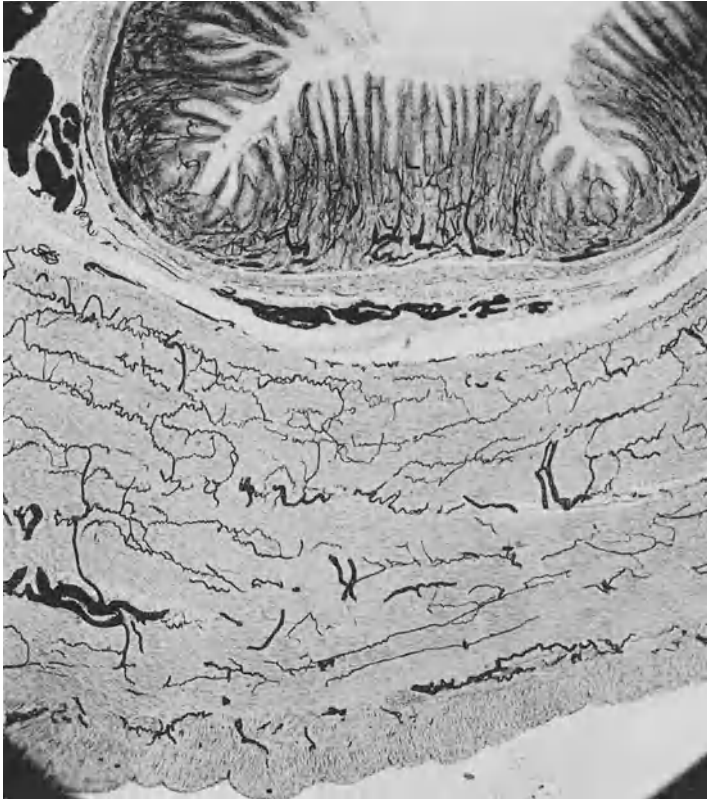


Abb. 565. Übersicht über die Gefäßverteilung in der Darmwand. Magen einer Katze. Injektion der Gefäße. Präp. Sammlung Würzburg. P. phot. 33×. Vgl. die Schichtenfolge mit Abb. 562.

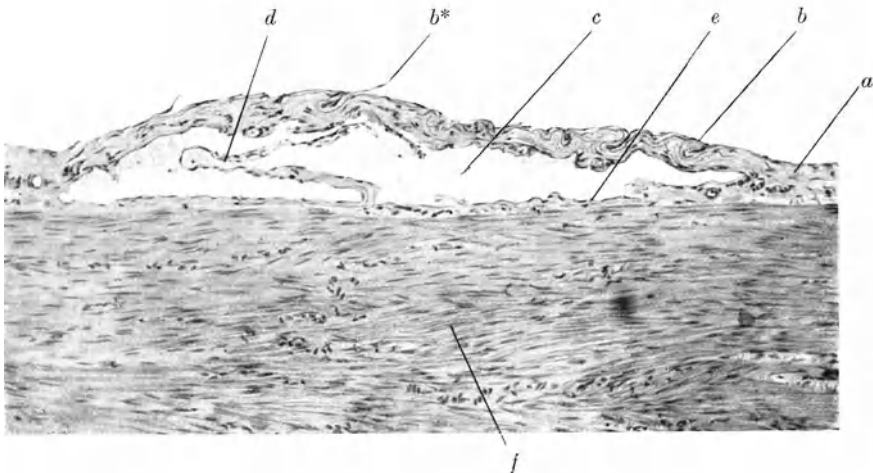


Abb. 566. Subseröses Lymphgefäß. Ileum (Sch) Häm. P. phot. 100×. *a* Serosa, *b* Serosa-epithel (Mesothel), *b\** abgelöstes Mesothel, *c* Lichtung des Lymphgefäßes, *d* Kappe, *e* Endothel, *f* Muskularis.

(Perimysium internum), das sich als Perimysium internum der einzelnen Zellen in die Bündel hinein erstreckt (S. 265). Außen und innen von der ganzen Haut ist das Gewebe etwas dichter (Perimysium externum).

Elastische Netze sind in der Muskulatur spärlich, nur die des Ösophagus ist von sehr engen und dichten Netzen umspinnen (Abb. 567).

Die Serosa liegt mit einer lockeren Zwischenschicht (Subserosa) auf diesem Perimysium auf, die bei kontrahiertem Muskelschlauch die Faltenbildung der Serosa ermöglicht (Abb. 563). In ihr liegen die oben erwähnten Gefäß- und

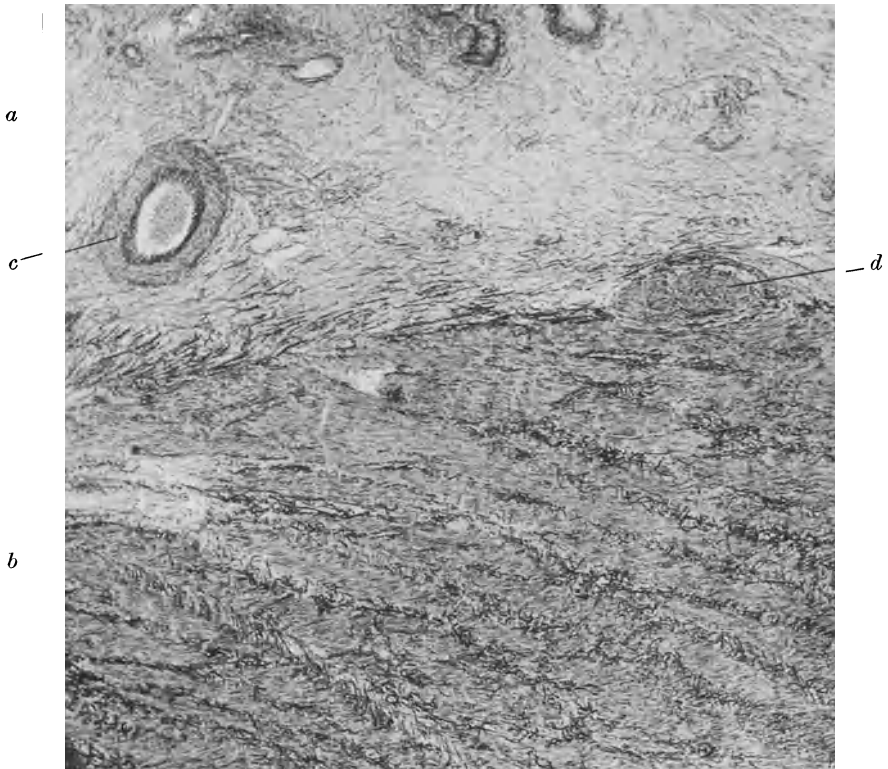


Abb. 567. Elastische Fasern in der Muskulatur an der Kardia (Sch). Orcein-Häm. P. phot. 50 $\times$ . *a* Submukosa, *b* Muskularis, *c* Arterie, *d* Nerv.

Nervenverzweigungen. Die Serosa selbst besteht aus einer Bindegewebsschicht und einem dünnen Plattenepithel (Endothel, Mesothel), das dem Serosaüberzug am intakten Darm die spiegelnde Glätte verleiht.

**245. Die Submukosa.** Die Submukosa baut sich auf aus sehr lockeren, aber derben Bindegewebsbündeln, die sich zu einem leicht und ausgiebig verschieblichen Maschenwerk zusammenschließen (Abb. 605). Bei der Herstellung der Schnitte zerreißt sie sehr leicht, und wie bei allen derartigen leicht verschieblichen bindegewebigen Systemen, gibt die Schnittmethode nur ein sehr unvollkommenes Bild. Die elastischen Netze sind grobfaserig, aber sehr weitmaschig, nur die Gefäße führen in ihrer Adventitia dichte Netze. Diese sind bei zusammengeschobener Submukosa stark geschlängelt, so daß sie die starken Bewegungen des Gewebes mitmachen können.

Bei kontrahierter Muskulatur ist das Lumen des Darmes eng, die Schleimhaut legt sich dann in zahlreiche, z. T. sehr hohe Falten, die von der Submukosa ausgefüllt sind, bei ganz erweitertem Darm verstreichen sie (s. auch Dünndarm).

**246. Die Nerven des Darmes.** Der Plexus myentericus (Abb. 569 u. 570) liegt zwischen der Ring- und der Längsmuskelschicht, die einzelnen Stränge und Ganglien sind von bindegewebigen Kapseln umgeben, die angeblich ein

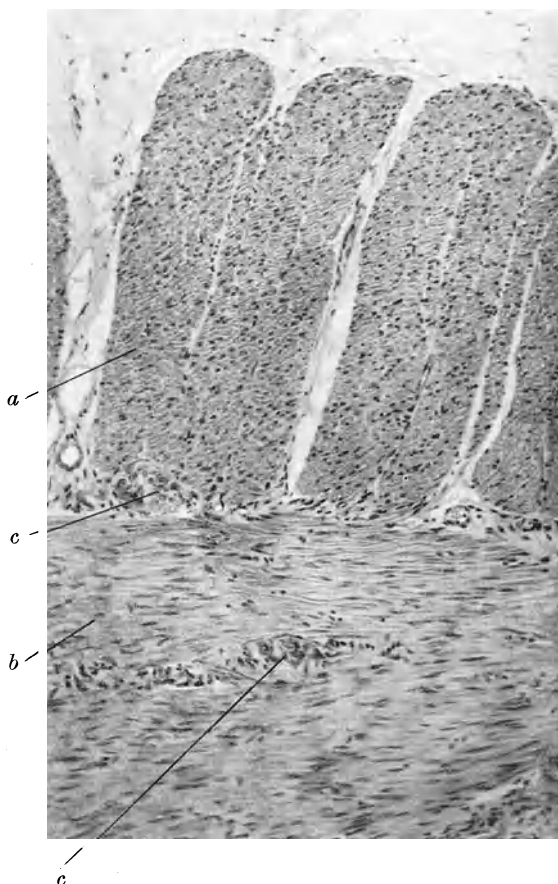


Abb. 568. Muskulatur des Dünndarmes. Ileum (Sch.). Häm. P. phot. 104 $\times$ . *a* Bündel der inneren Ringmuskulatur, *b* Längsmuskulatur, *c* Ganglien des Plexus myentericus.

besonderes Lymphgefäßnetz führen, am Ösophagus sind diese noch durch sehr dichte elastische Hüllen verstärkt (Abb. 567, d). Einzelne Ganglienknotten liegen auch in der Längsschicht (Abb. 568). Die Zellen sind multipolare Ganglienzellen mit Satellitenzellen (Schwannsche Scheide), die Fasern marklose oder markarme Fasern.

Die Ganglien des Plexus entericus sind zellärmer, kleiner, die Hüllen noch zarter, im übrigen gleichen sie denen des Plexus myentericus (Abb. 569).

Von diesem Plexus ziehen die feinsten und letzten Verzweigungen zu den Erfolgsorganen: aus dem Plexus myentericus zu den Muskeln der Tunica

muscularis, aus dem Plexus myentericus zur Muscularis mucosa und zur Schleimhaut selbst. Die nicht ganz sicher bekannte Endigungsweise der Nerven an

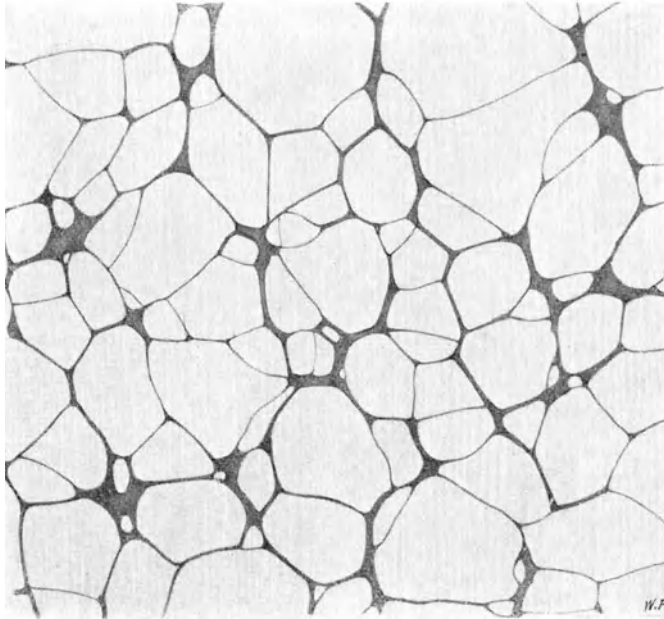


Abb. 569. Meißnerscher Plexus (myentericus) aus der Mukosa des Magens vom Kaninchen. Imprägnation mit Gold. (Nach Stöhr in Handbuch der mikroskopischen Anatomie. Bd. IV/1.)



Abb. 570. Ganglion des Plexus myentericus aus dem Ileum (Sch) Chromgallein, P. phot. 250 $\times$ . *a* Ring-, *b* Längsmuskelschicht, *c* Ganglion, *d* multipolare Ganglienzelle (diese und die Nachbarzellen wurden scharf eingestellt).

den glatten Muskelzellen besprechen wir beim Nervensystem. Die Schleimhautendigungen sind teils typische Drüseninnervationen, analog denen der großen

Drüsen, außerdem finden sich noch reiche Verzweigungen im Stratum proprium, die wohl den Kapillaren und den auch hier nicht fehlenden (s. später) glatten Muskelzellen gelten.

**247. Die Schleimhaut.** Im ganzen Darm von der Kardia bis zum After besteht die Schleimhaut aus drei Teilen; dem Epithel, das immer ein einschichtiges Zylinderepithel ist, dem Stratum proprium, und der Muscularis mucosae, die die Schleimhaut gegen die Submukosa abschließt. Regelmäßig steigen Muskelzüge von der Muscularis mucosae gegen das Epithel in die Höhe. Die Oberfläche ist stets besonders ausgestaltet durch Vertiefungen, Krypten und Drüsen oder Erhebungen, Zotten. Nur an einer Stelle am Anfangsteil des Duodenums steigen die Drüsen bis in die Submukosa hinab, sonst halten sie sich streng an die eigentliche Schleimhaut, die Zone zwischen Epithel und Muscularis mucosae.

**248. Das Stratum proprium.** Es ist im ganzen Darm besonders ausgestaltet,

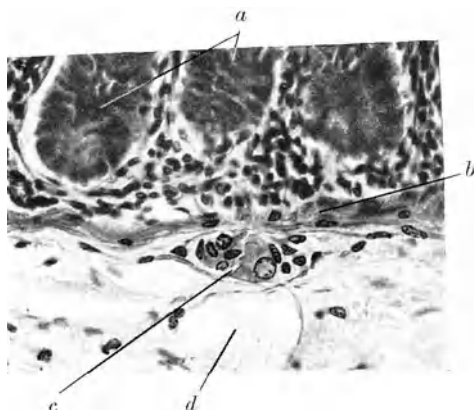


Abb. 571. Ganglion des Plexus entericus aus dem Jejunum (S) Häm. P. phot. 250×; etwas überzeichnet. *a* Enden Lieberkühnscher Krypten, *b* Muscularis mucosae, *c* Ganglion, *d* Fettzelle der Submukosa.

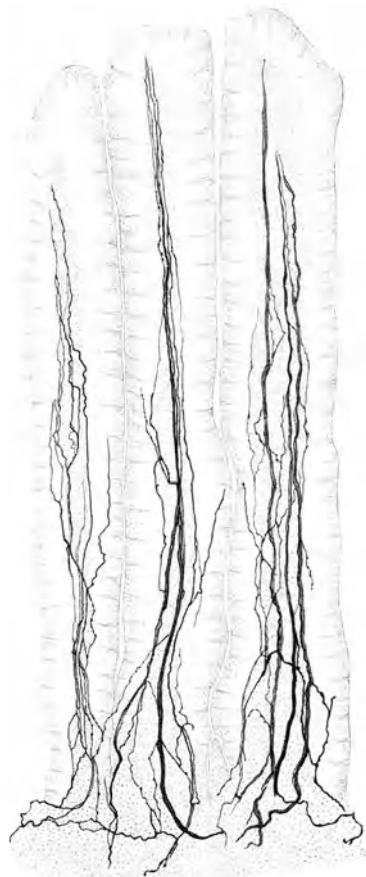


Abb. 572. Nerven in den Darmzotten vom Kaninchen. Golgi. (Nach E. Müller aus Stöhr: Mikroskop. Anat. d. vegetativen Nervensystems.)

in derselben Weise von der Kardia bis zur Afterregion. Es ist ein embryonales Bindegewebe, ein Mesenchym aus anastomosierenden Zellen, wie es als retikuläres Bindegewebe in den hämopoetischen Organen vorkommt. Es enthält zarte kollagene Fasern, die besonders im Rektum reichlicher vorhanden sind. Sie bilden unter dem Epithel eine zusammenhängende, jedoch nicht besonders dichte Lage, eine Basalmembran, die wie alle Basalmembranen bindegewebiger Natur ist und ein besonderes Fasersystem zur An- und Einfügung der Epithelfüßchen (s. S. 140) darstellt. Das Stratum proprium ist von zahlreichen Kapillaren erfüllt, Gefäße mit stärkerer Wand, einschließlich von prä- und postkapillaren Arterien und Venen, kommen in ihm nicht vor (s. S. 485).

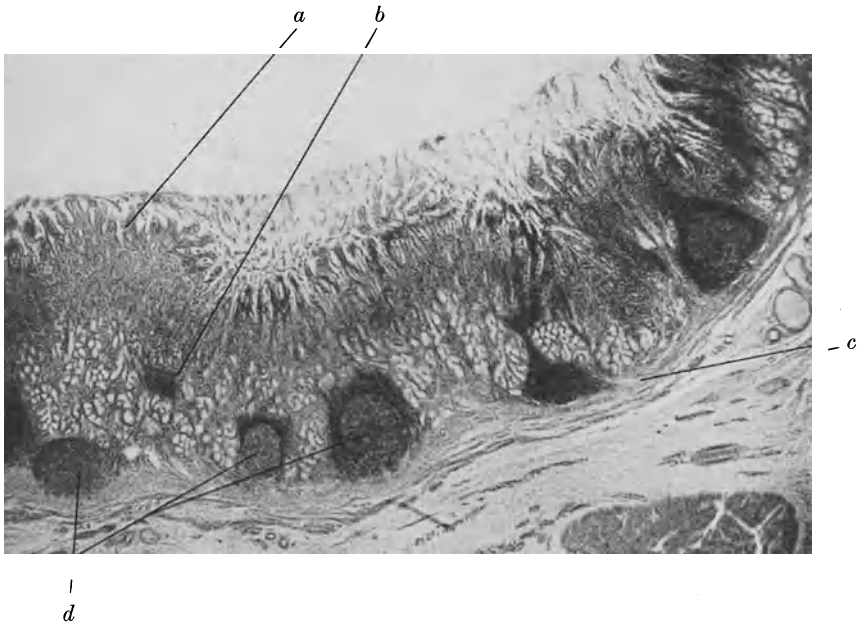


Abb. 573. Pylorusteil des Magens (Sch). Gallein, P. phot. 24 $\times$ . *a* Krypten, *b* Stratum prop. mit Drüsen, *c* Muscularis mucosae, *d* Noduli lymphatici.

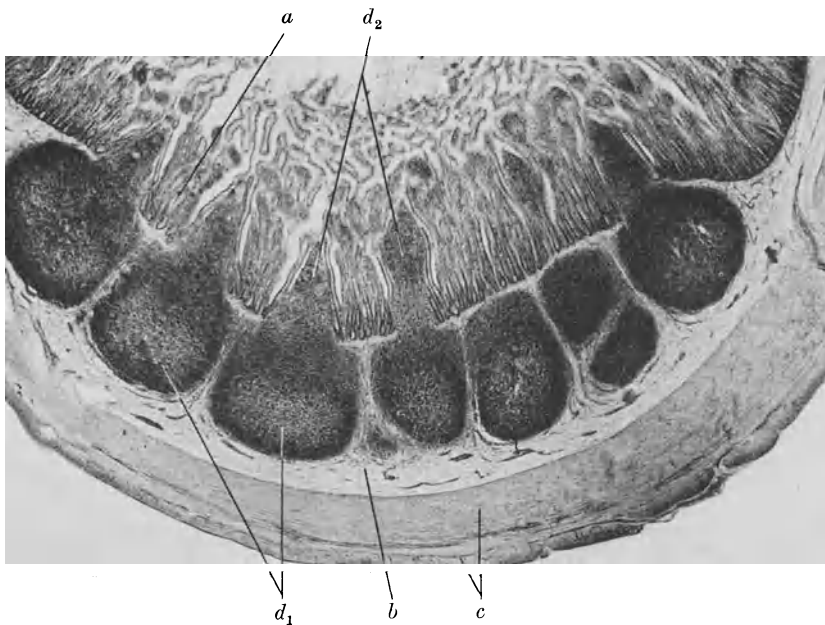


Abb. 574. Peyersche Haufen aus dem Ileum von der Katze. Präparat Würzburg. Häm. Eos. P. phot. 24 $\times$ . *a* Schleimhaut, *b* Submukosa, *c* Muskularis, *d*<sub>1</sub> Noduli lymphatici, *d*<sub>2</sub> ihre in die Schleimhaut vorragenden Anteile.



Das Stratum proprium ist durch den ganzen Darm hindurch ein großes zusammenhängendes lymphatisches Organ. Das Retikulum ist, wie schon

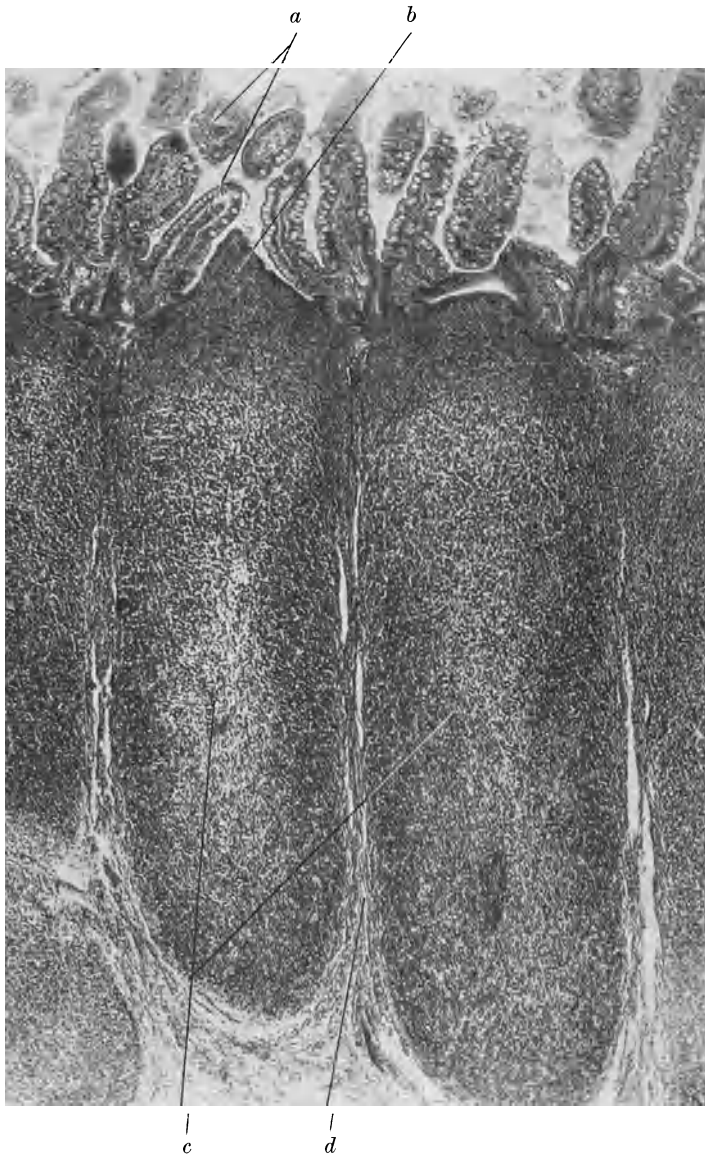


Abb. 575. Noduli lymphatici der Peyerschen Haufen. Ileum, wahrscheinlich Mensch, älteres unbezeichnetes Inst. Präparat Würzburg. Häm. Eos. P. phot. 50×. *a* Zotten, *b* mit Lymphgewebe gefüllte Zotte, *c* Noduli, *d* Septen zwischen den Noduli.

gesagt, dasselbe wie in den übrigen Lymphorganen und in diesen sind nun zahlreiche Zellen eingelagert. Vor allem sind Zellen der lymphatischen Gruppe in allen Formen nachzuweisen, auch zahlreiche Plasmazellen und Übergangsformen zu Lymphozyten, die vorzüglich in locker kernigen, plasmareichen, sogenannten jungen Formen vorkommen. Daneben gibt es Bindegewebsmastzellen und



besonders zahlreiche Eosinophile, die geradezu für die Darmschleimhaut kennzeichnend sind. Auch Neutrophile mit polymorphen Kernen fehlen nicht, wenn man sie auch meistens innerhalb der Gefäße selbst antrifft.

Noduli lymphatici mit Zentren sind häufig in den verschiedensten Lagen, dicht unter dem Epithel, mit geschlossenem oder halbmondförmigem Lymphozytenwall um die Zentren, auf der Muscularis mucosae, diese durchbrechend und bis in die Submukosa sich erstreckend (Abb. 573—577, 595, 609). Auch diffuse Anhäufungen jeder Art sind zu beobachten. An manchen Stellen kommt es zu paketartigen Ansammlungen von Lymphknötchen, meist mit deutlichen Zentren, die sich aber vielfach dadurch auszeichnen, daß die Zellen spärlich sind, ein derbes faserreiches Retikulum vorwaltet und viele der sog. tingiblen Körperchen, d. h. Reste nekrotischen Gewebes vorhanden sind. Am Ende des Ileum (Peyersche Haufen) und im Wurmfortsatz sind diese Pakete am häufigsten.

Man hat sich wohl in der Regel diese Lymphorgane viel zu stabil vorgestellt, als ob ein und derselbe Nodus nun von der Geburt an 80 Jahre an seinem Platze bliebe. Mir scheint, man darf diese Dinge nicht als konstante Organe ansehen, sondern als Bildungen, die kommen und gehen, hier auftauchen, dort verschwinden. Wie in allen hämopoetischen Organen herrscht also dauernde Bewegung.

Zur Bildung richtiger lymphoepithelialer Organe kommt es nirgends, es fehlt eben der dichte Körper des Plattenepithels, der dazu unerlässlich ist. Im Epithel, in dessen Lücken zwischen den Zellen sieht man ständig Wanderzellen, vielfach polymorphkernige Leukozyten, die auch hier sich als beweglichsten und reizbarsten der Wanderzellen zeigen. Jedoch auch Lymphozyten sind reichlich darunter, aber keineswegs ausschließlich vorhanden, wie meist angegeben wird. Auch hier zwingt nichts, eine andere Herkunft der Granulozyten anzunehmen, als aus dem Blute; die zahlreichen Kapillaren, in denen man sie meist reichlich sieht, genügen vollauf, und auch im Retikulum treiben sich genug umher, um bei der großen Beweglichkeit dieser Zellen alle Befunde zu erklären.

Auch über den Peyerschen Haufen und sonstigen Nodulis lymphaticis ist die Infiltration des Epithels mit Wanderzellen kaum stärker als ohne solche Anhäufungen. Im ganzen scheint es, als ob hier das Epithel und die Lymphozyten nichts Besonderes miteinander zu tun haben. Die Noduli, vor allem die großen Peyerschen Haufen, sind an ihrer dem Epithel abgewendeten Seite von Lymphgefäßen umgeben. Im Innern der Noduli finden sich keine Lymphgefäße.

Wir haben früher den lymphatischen Apparat als Teil der großen Abwehrorgane aufgefaßt, die den Körper gegen die vielen Mikroorganismen und das artfremde Eiweiß und sonstige Dinge schützen, mit denen er in den 70—80 Jahren seines Lebens immerhin recht reichlich überschwemmt wird. Das Darminnere ist ein Stück Außenwelt, in nächster und engster Berührung mit der Epitheldecke, die nicht, wie die äußere Haut eine Schutzdecke, sondern ein Resorptionsorgan darstellt, und nicht mehr als eine dünne Protoplasmaschicht ist. Diese verletzte und zarte Haut wird nun mit einer zusammenhängenden Schicht des allgemeinen Abwehrorgans unterzogen, in der jede Art von festen und beweglichen Abwehrzellen jederzeit bereitstehen. Wo die dünne weiche Zylinderepithelschicht einem verhornten Plattenepithel Platz macht, in der Speiseröhre, in der eigentlichen Afterregion, fehlt auch das zusammenhängende Lymphorgan.

## Die einzelnen Abschnitte des Darmes.

**249. Der Magen** (Abb. 575—586). Die Form des Magens, die Anordnung seiner Muskulatur, die besonders im Fundusteil und Körper von dem Ring-Längsmuskelschema des Darmes erheblich abweicht, setzen wir als aus den Lehrbüchern der menschlichen Anatomie bekannt voraus. Für den feinen Bau

kennzeichnend, bleibt dann die Magenschleimhaut noch zu besprechen, da das über die anderen Schichten S. 484 Gesagte auch hier gilt.



Abb. 576. Wurmfortsatz vom Menschen, Präp. Würzburg. Häm. Eos. P. phot. 50 $\times$ .  
*a* Lichtung des Fortsatzes mit Inhalt, *b* Schleimhaut, *c* Noduli mit halbmondförmigem Wall, *d* Submukosa (Fett) und Muskularis.

Die Falten der Magenschleimhaut sind Begleiterscheinungen der Muskelkontraktion, die sie in der S. 412 geschilderten Weise in Falten legt. Das Dauerrelief beginnt bei den Feldern (Areolae gastricae), die durch ein System von seichten, netzartig verbundenen Furchen hervorgerufen werden. An den Furchen ist die Schleimhaut dünner, besonders tiefe Krypten sind vorhanden und gerade hier finden sich in der Tiefe der Schleimhaut reichlich Noduli

lymphatici, auch Muskelzüge steigen hier besonders reichlich in die Schleimhaut auf.

Die Schleimhaut ist zunächst ausgezeichnet durch die Magengrübchen oder Krypten, Vertiefungen, die an ihrem Grunde häufig verzweigt sind. Sie sind nur selten richtige Grübchen, sondern mehr Rinnen, nach Art der Hirnfurchen. In diese Grübchen münden die Drüsen gewöhnlich zu mehreren ein. Die kleinen Falten zwischen den Krypten und die Krypten selbst sind ausgekleidet von einem besonderen Epithel (Magenepithel). Es handelt sich um Zellen, die auf den Kuppen der Fältchen die Form langer dünner Kegel

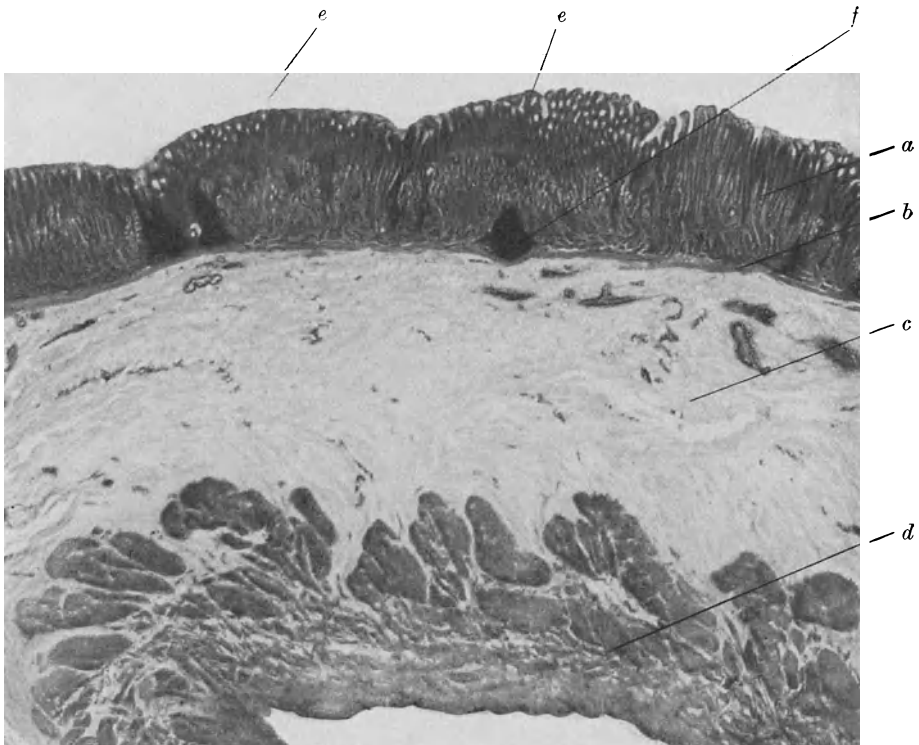


Abb. 577. Übersicht über die Schichten der Magendarmwand (Sch), Gallein, P. phot. 7 $\times$ .  
*a* Schleimhaut mit Krypten und Drüsen, *b* Muscularis mucosae, *c* Submukosa, *d* Muskularis,  
*e* Areolae gastricae, *f* Nodus lymphaticus.

haben, deren Spitze gegen das Stratum proprium sieht. In den Krypten werden sie kurz und breit, mehr zylindrisch, und decken sich dachziegelförmig.

Ihre freien Enden zeigen am fixierten Präparat in der Regel einen hellen, an beiden Seiten abgerundeten Schleimpfropf, der jedoch aus einer besonderen Art von Schleim besteht, die sich von dem Schleim anderer Organe (Luftwege, übriger Verdauungskanal) unterscheidet.

Der Schleim der Magenepithelien gibt nicht die typischen Reaktionen, auch nicht die üblichen Färbungen (z. B. metachromatische Färbungen mit basischen Anilinfarben). Mit gewissen Mazerationsmethoden (z. B. verdünnten Kaliumbichromatlösungen) können die Pfropfe zum Herausfallen gebracht werden, es bleibt dann die leere becherförmige Hülle. Am lebensfrischen Objekt erscheinen Körnchen, deren Haufen gegen das Grundplasma nicht scharf abgesetzt sind. Diese Körnchen lassen sich auch durch Fixierungsmittel erhalten. Es entstehen sehr wechselnde Bilder, die aber keine Funktionszustände sind, da die angewandte Methode die Oberenden durch das ganze Präparat immer gleich-

artig zeigt. Wahrscheinlich entsteht der „Pfropf“ erst durch Quellung in wässrigen Medien.

Im Leben ist die Oberfläche von einer festhaftenden Schleimschicht überzogen, die im Pylorusteil und am Pylorus dicker ist.

Zwischen den Magenepithelien liegt ein Schlußeistenetz (S. 141). Außer daß sie die Mündungstrichter der Drüsen sind, sind die Krypten die Ersatz- und Vermehrungsstellen des Epithels (S. 138). Mitosen findet man nur hier, aber an lebensfrisch fixierten Objekten meist sehr reichlich; dem entspricht der Befund von Zellen auf den Fältchen, die geschrumpft, mit verklumpten Kernen, anscheinend abgestorbene Zellen sind, die ausgestoßen und ersetzt werden (Abb. 580).

Die Drüsen des Magens sind im Fundusteil und Pylorusteil verschieden, und beide Abschnitte werden vorzüglich darnach unterschieden. Diese beiden

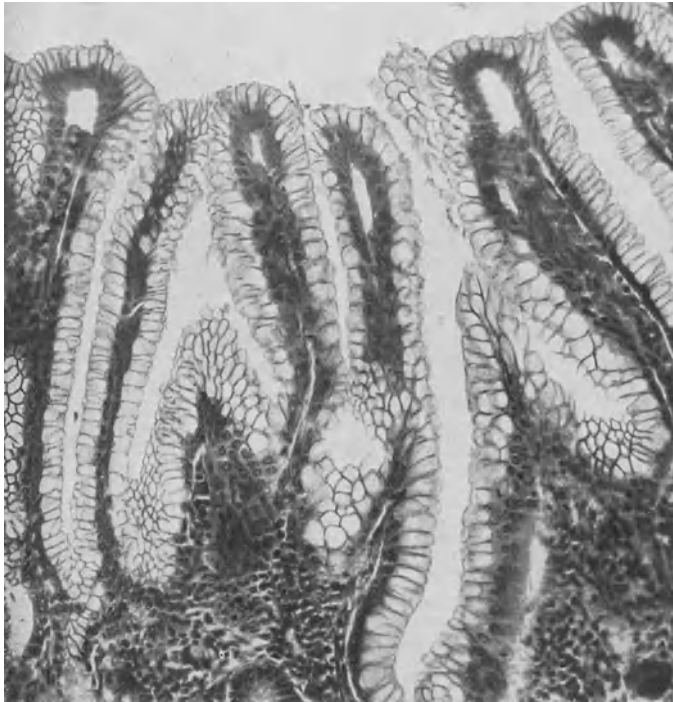


Abb. 578. Magenkrypten (V). Häm. Eos. Wetzels präp. P. phot. 150 $\times$ .

Abschnitte sind beim Menschen die einzigen. Die Kardiazone (s. S. 502) ist beim Menschen nur Bruchteile eines Millimeters breit. Bei Tieren ist das anders, hier können häufig zahlreichere Abschnitte mit wechselnder Schleimhaut unterschieden werden. Es ist deshalb nicht angängig, von den Magenverhältnissen des Tieres ohne genauen Vergleich auf den Menschen zu schließen. Beim Dünndarm ist dies anders. Er ist in der ganzen Säugetierreihe sehr gleichartig, während wieder im Bereiche des Dickdarms (Blinddarm) außerordentliche Mannigfaltigkeit herrscht.

Die Fundusdrüsen münden büschelweise in den trichterförmigen Grund der Grübchen ein. Man unterscheidet am besten Hals, Mittelstück und Grund. Der Hals ist ein sehr kurzes enges, aus gleichartigen Zellen bestehendes Stück, mit dem die Drüse in das Ende der Krypte einmündet. Es ist bei den meisten Tieren gut entwickelt, beim Menschen jedoch nicht an jeder Drüse nachweisbar.

Hinter dem Hals wird die Drüse weiter und dicker. Dieses Mittelstück besteht aus zwei Arten von Drüsenzellen, kleinen, schwach basophilen und großen, azidophilen mit 1–2 Kernen. Die letzteren überwiegen an Masse, nicht an Zahl, beide grenzen unmittelbar an die Lichtung. Die großen, azidophilen, sind die sog. Belegzellen, die kleinen nennen wir mit Zimmermann Nebenzellen. Im Drüsengrund werden die Nebenzellen durch die Hauptzellen ersetzt, die sehr viel größer sind, einen bei den meisten Fixierungsmitteln durch Herauslösen von Inhaltsbestandteilen (Granula) deutlich wabigen Bau

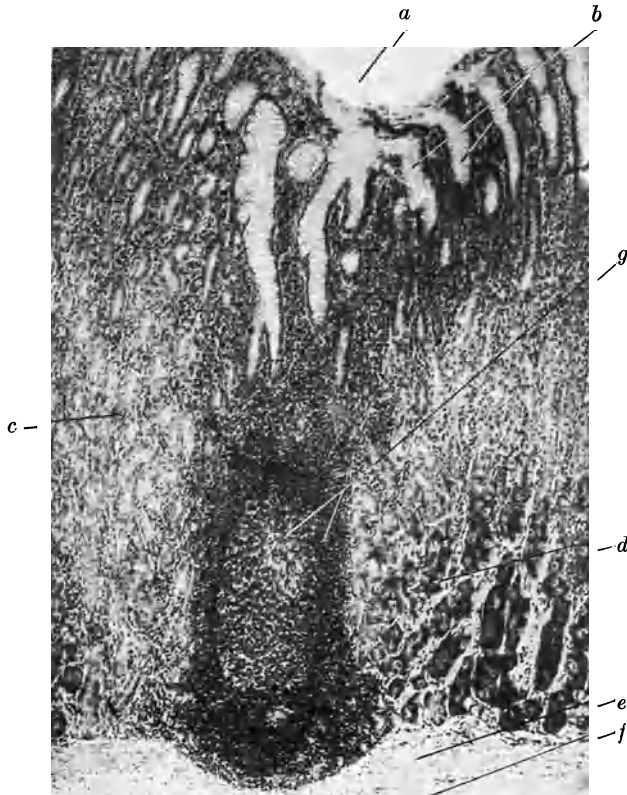


Abb. 579. Übersicht über die Schleimhaut des Magens (Sch). Häm. 80 $\times$ . *a* Vertiefung zwischen den Areolae, *b* Krypten, *c* Mittelteil der Drüsen, *d* Grund der Drüsen, *e* Muscularis mucosae, *f* Submukosa, *g* Nodus lymphaticus mit Zentrum und Wall.

zeigen und sich sehr stark mit basischen Farben färben. Die Belegzellen sind in diesem Abschnitt seltener als im Mittelstück, sie sind größer, führen meist 3 oder 4 Kerne und liegen häufig als Buckel dem Schlauch auf, dann durch einen kurzen Seitensproß der Lichtung mit dieser verbunden.

Die Rolle der einzelnen Zellen bei der Sekretion des Magensaftes ist nicht völlig geklärt. Die ältere Ansicht (R. Heidenhain), daß die Hauptzellen das Ferment, die Belegzellen die Salzsäure liefern, berief sich auf die Abwesenheit der Belegzellen im Pylorusabschnitt, und darauf, daß hier keine Salzsäure gebildet wird. Die Drüsen dieses Abschnittes sind aber von den eigentlichen Fundusdrüsen sehr verschieden und gleichen den Drüsen des Duodenums. Jedoch sprechen auch andere Befunde (Chloridspeicherung) dafür, daß die Belegzellen die Salzsäure liefern.

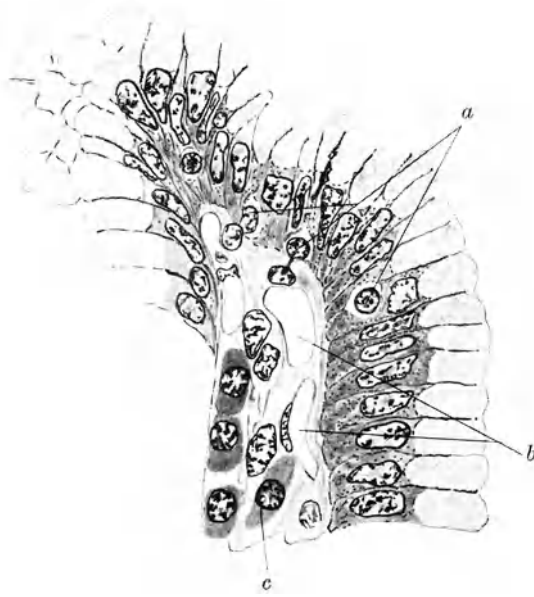


Abb. 580. Anordnung des Epithels zwischen den Krypten (Sch). Säurealizarinblau-Phosphomolybdänsäure. Zellen des Stratum prop. P. gez. 900 $\times$ . *a* Wanderzellen im Epithel, eine auf der Durchwanderung, *b* Blutgefäße, *c* Plasmazellen (vgl. Abb. 605).

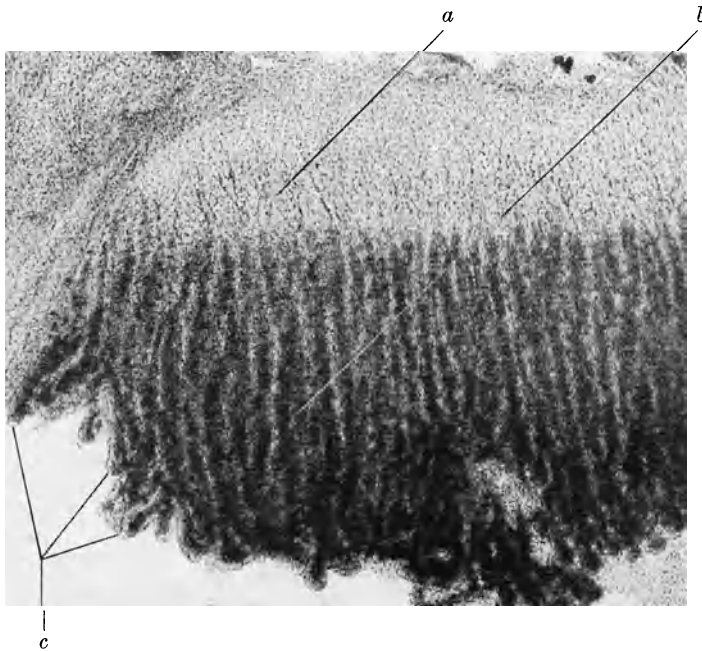


Abb. 581. Magendrüsen vom Kaninchen, frisch in Ringerlösung, P. phot. 50 $\times$ . *a* Mittelstück, *b* Grund der Drüsen, *c* helle Belegzellen auf den dunkel gekörnten Hauptzellen.

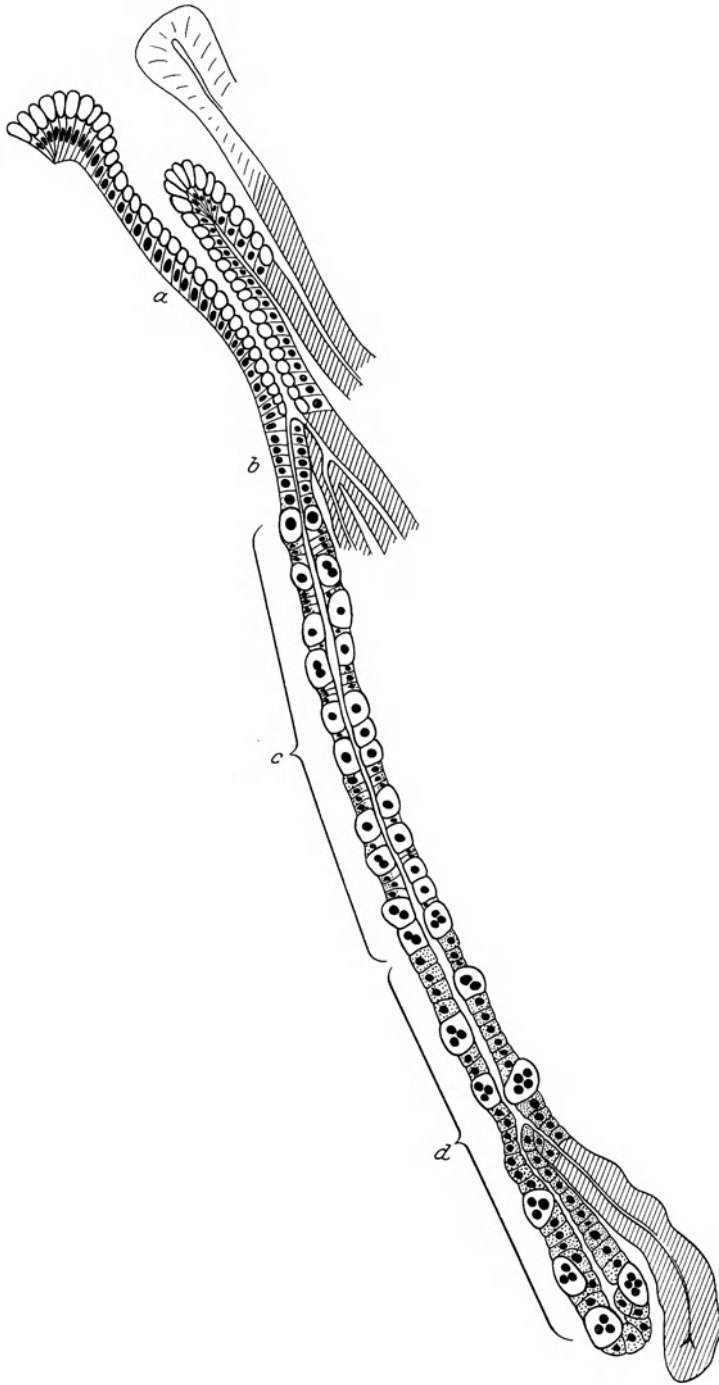


Abb. 582. Schema einer Magendrüse des Menschen. Größe und Form der Krypten, der Drüse und der Zellen genau nach einem Präparat unter Anlehnung an K. W. Zimmermann. *a* Krypte, *b* Hals, *c* Mittelstück mit Neben- und Belegzellen, *d* Grund mit Haupt- und Belegzellen.

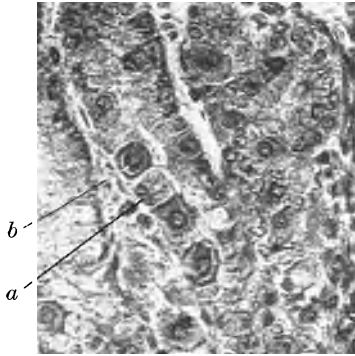


Abb. 583. Mittelstück mit den Nebenzellen (Sch). Häm. Eos. P. phot. 320 $\times$ . *a* Nebenzellen, *b* Belegzellen.

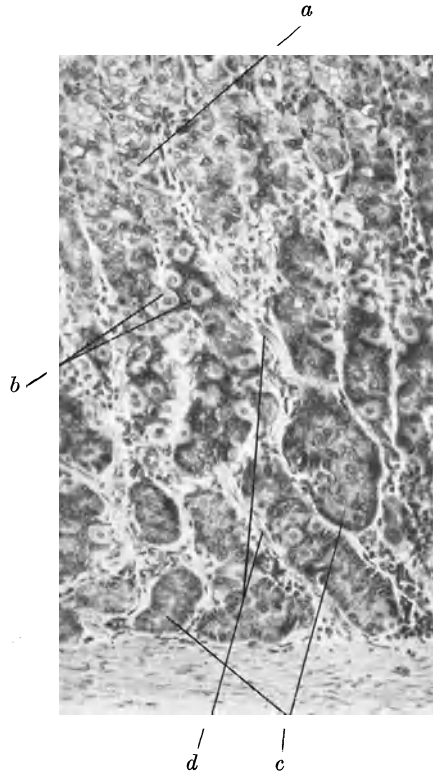


Abb. 585. Magenschleimhaut mit Drüsen, Mitte und Grund. Vgl. mit Abb. 579. (Sch.) Häm. Eos. P. phot. 150 $\times$ . *a* Mittelstück, *b* Belegzellen (hell azidophil), *c* Hauptzelle (dunkel, basophil), *d* Muskelbündelchen.

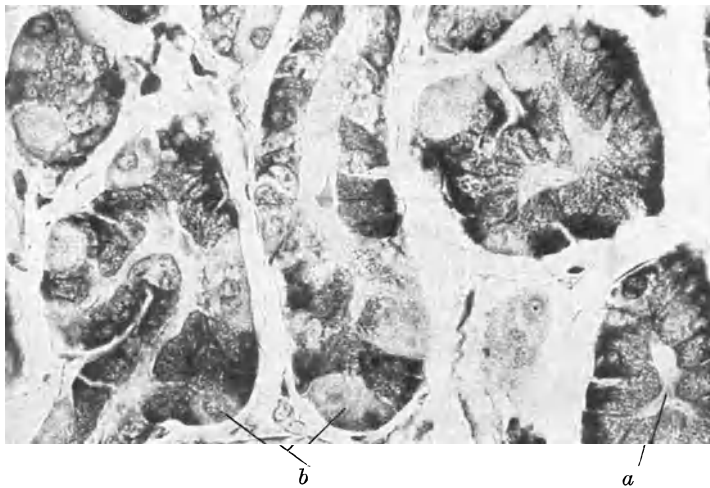


Abb. 584. Grund mit den Hauptzellen (V). Giemsa, P. phot. 410 $\times$ . *a* Endstück aus Hauptzellen, *b* Belegzellen, vgl. Abb. 579. Die dunklen Körner der frischen Drüse entsprechen der körnig-wabigen Struktur des fixierten Zelleibes.



Die Belegzellen der Fundusdrüsen sind ein Kennzeichen des Säugetiermagens; die Unterscheidung der basophilen Zellen des Mittelstückes von denen des Grundes geht auf Zimmermann zurück, der die ersteren für Schleimzellen und gleichartig mit den Magenepithelien hält. Auch der Hals ist umstritten. Oft sind jedoch sicher Zellen unterscheidbar, die, jedoch ohne Pfröpfe, im übrigen den Magenepithelien gleichen. Das Kennzeichen des „Halses“ ist die Verengung, auf den Schnitten zeigt dieser Teil fast immer nur eine dichte Gruppe ziemlich großer Zellen mit verschwindend kleiner Lichtung (die meist nicht deutlich wahrnehmbar ist). Jeder Magen und jede Drüse hat ihre Besonderheiten (Abb. 579, 582, 586).

An die Region der typischen Fundusdrüsen schließt sich eine Zone mit „Zwischendrüsen“, in denen Drüsen mit Belegzellen und Hauptzellen nach Art der Pylorusdrüsen vorkommen, so daß der Magen des Menschen danach dreigeteilt ist.

Der Pylorusabschnitt zeichnet sich nicht nur durch seine besonderen Drüsen, sondern auch durch sein mächtig entwickeltes lymphoides Gewebe aus. Das Stratum proprium ist völlig und ganz dicht mit Lymphozyten infiltriert, zahlreiche Noduli sind erkennbar

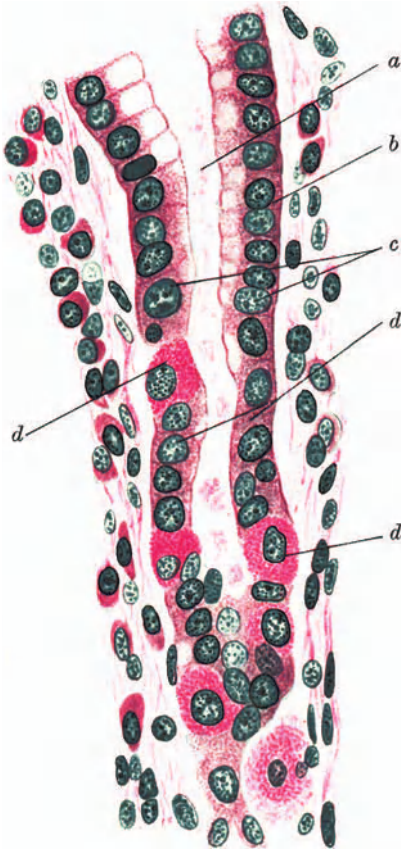


Abb. 586. Magenkrypte und Drüsenhals (S). Häm. Eos. Freytag gez. 580 $\times$ . *a* Lichtung der Krypte, *b* Kryptenzellen, *c* Halszellen, *d* Belegzellen.

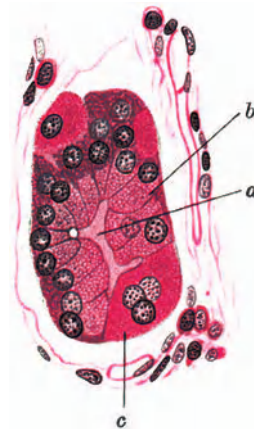


Abb. 587. Drüsengrund (Sch). Freytag gez. 410 $\times$ . Häm. Eos. *a* Lichtung der Drüse mit Nebenlichtungen, *b* Hauptzellen, *c* mehrkernige Belegzellen.

(Abb. 573, 588). Die Krypten sind tief, die Drüsen kurz und führen nur eine Art heller Zellen.

**250. Die Übergangszonen.** Mit scharfer Grenze setzt sich die Magenschleimhaut gegen ihre Nachbarschleimhäute ab, gegen die der Speiseröhre und die des Duodenums.

Am Magenmund, der Kardia, ist die Grenze eine gezackte Linie. Das geschichtete Plattenepithel des Ösophagus grenzt unmittelbar an das Zylinderepithel des Magens (Abb. 589). Eine schmale Zone enthält tiefe Krypten, in die, ohne scharfen Absatz gegen das Kryptenepithel, weite schlauchförmige Drüsen mit Zylinderepithel einmünden (Kardiadrüsen). Zuweilen (Abb. 589)

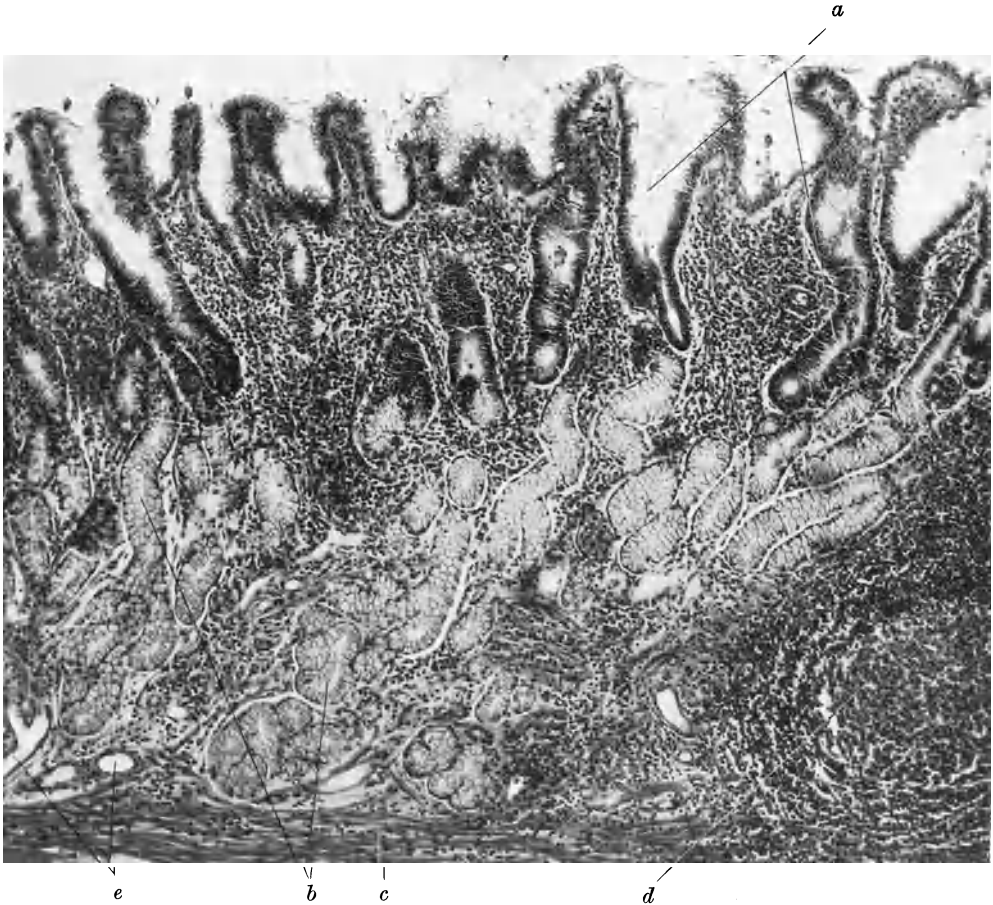


Abb. 588. Schleimhaut, Pylorusteil des Magens (V). Wetzel Präp. Häm. Eos. P. phot. 80×.  
*a* Krypten *b* Drüsen, *c* Muscularis mucosae, *d* Nodulus lymphaticus, *e* Gefäße (durch die Durchspülung erweitert).

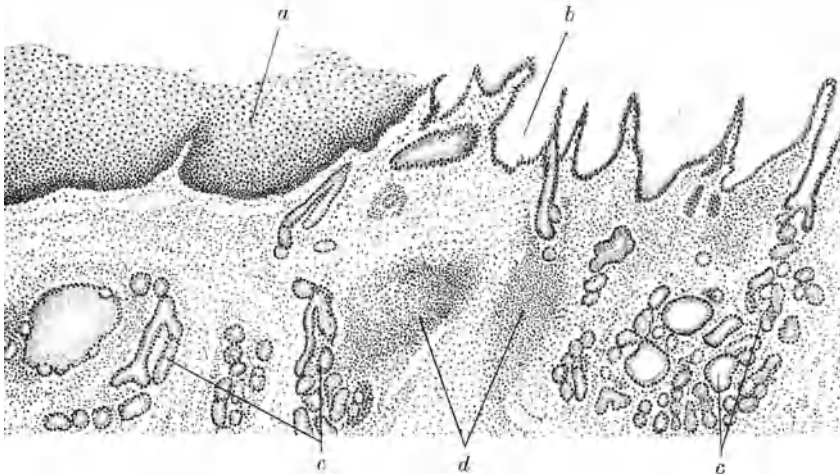


Abb. 589. Kardia, Mensch, Karmin Freytag gez. 60×.  
*a* Ösophagus-Epithel, *b* Magenkrypten, *c* Kardiadrüsen, *d* Noduli lymphatici.

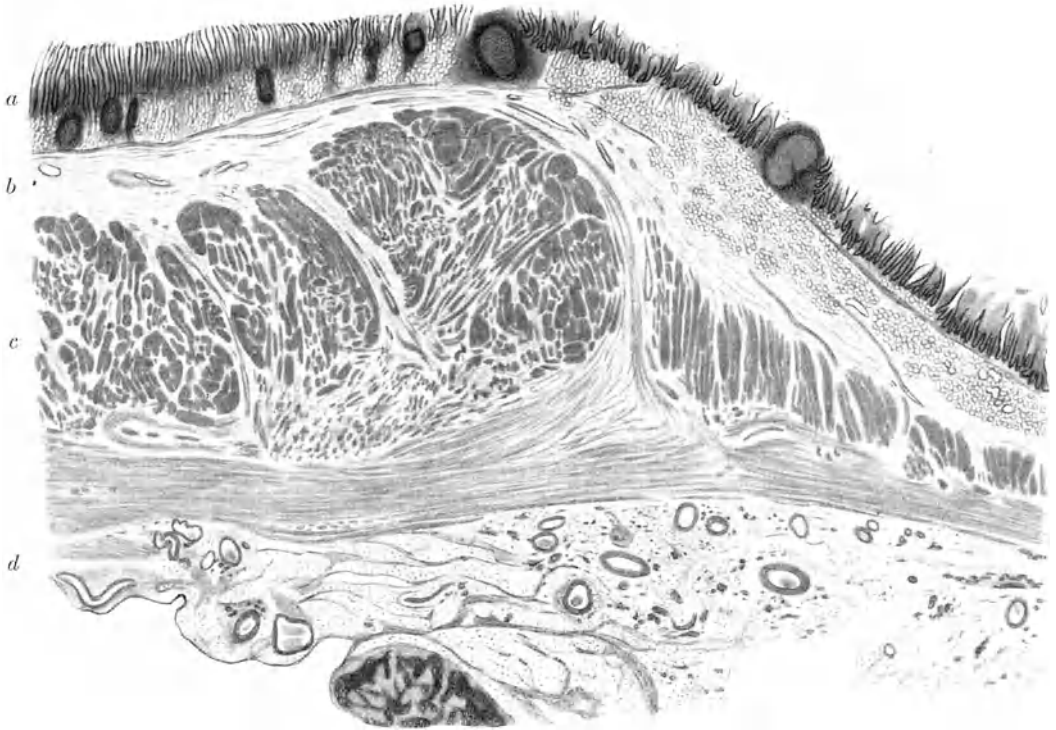


Abb. 590. Pylorus (Sch). Freytag gez.  $10\times$ . *a* Mukosa, *b* Submukosa, *c* Muskularis, die innere Schicht mit dem Sphinkter, *d* Serosa; links Magen, rechts Darm.



Abb. 591. Epithelgrenze am Pylorus (Kaninchen). Häm. P. phot.  $320\times$ . *a* Magen-, *b* Darmepithel, *c* Magen-, *d* Darmkrypte, *e* Schleim.

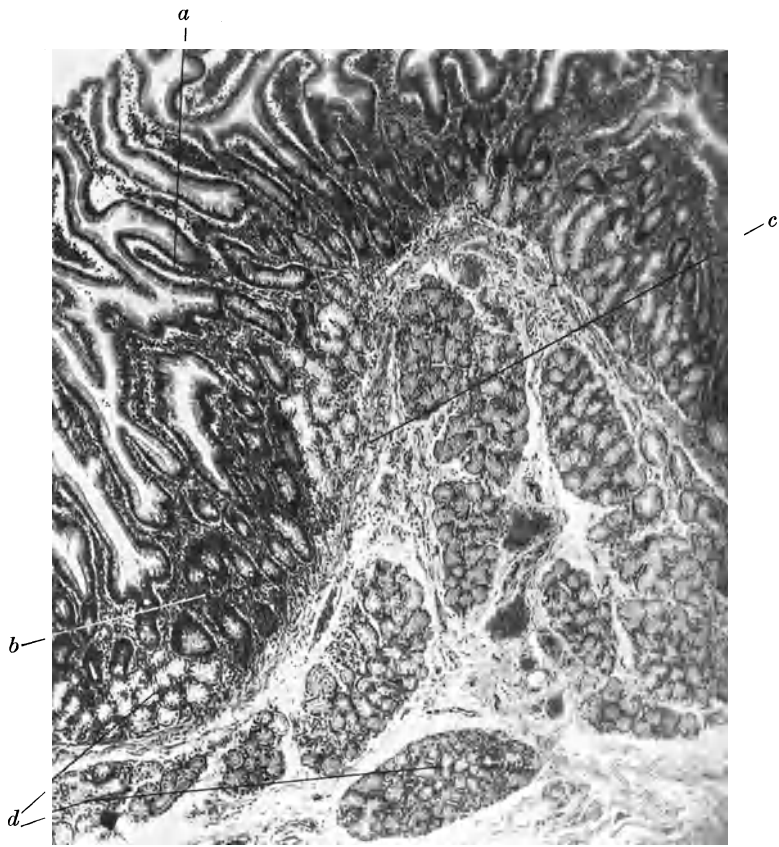


Abb. 592. Duodenum Mensch (Inst. Präp. Würzburg). Häm. Eos. 50×.  
*a* Darmzotten, *b* Krypten, *c* Muscularis mucosae, *d* Brunnersche Drüsen.

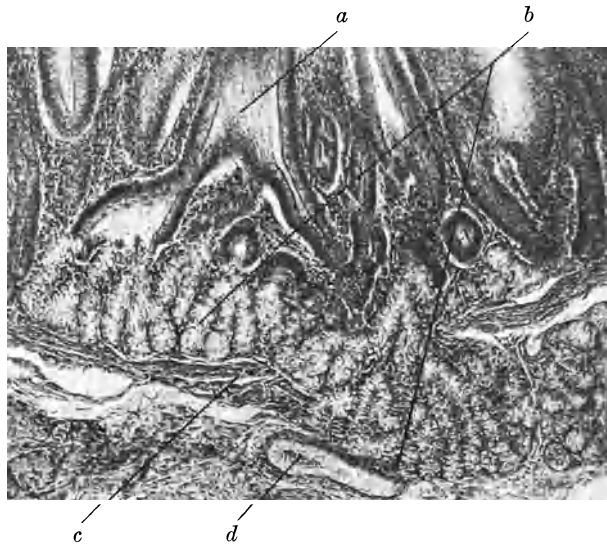


Abb. 593. Einmündung Brunnerscher Drüsen in Darmkrypten.  
*a* Darmkrypten, *b* Brunnersche Drüsen, *c* Muscularis mucosae, *d* Arterie.

sieht eine solche Kardiadrüse wie eine stark vertiefte Krypte aus. Diese Stelle ist sehr variabel und beim Menschen sehr schmal.



Abb. 594. Längsschnitt durch das Jejunum mit den Ringfalten, Gallein P. phot. 4×.

In der Kardiaregion geht gleichzeitig das Bindegewebe des Stratum proprium des Ösophagus in das retikulär-lymphatische Gewebe der Magen-Darmschleimhaut über.

Am Pylorus grenzt Magenepithel an Darmepithel, Magenkrypte an Darmkrypte. Im Stratum proprium bleibt der stark entwickelte lymphatische Apparat der Pylorusregion, der weit in das Duodenum hineinreicht. Auch die Pylorusdrüsen setzen sich fort, sie münden dann nicht mehr in Magenkrypten, sondern in Darmkrypten und heißen Brunnersche Drüsen. In ihrer Form und ihrem

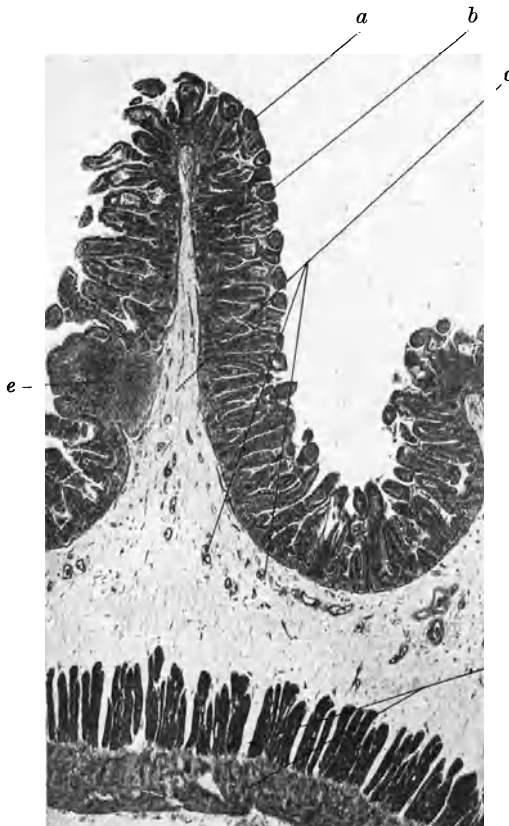


Abb. 595. Ringfalte des Jejunum (V). Wetzel präp. Häm. Eos. P. phot. 20×. *a* Schleimhaut mit Zotten und Krypten, *b* Muscularis mucosae, *c* Submukosa, *d* Muskularis, *e* Nodus lymphaticus.

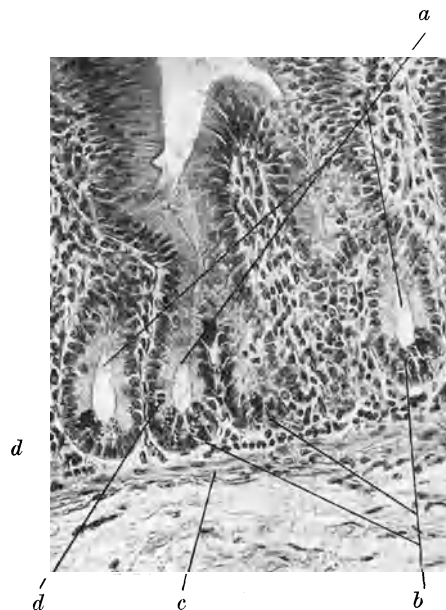


Abb. 596. Darmkrypte mit Panethschen Zellen. Mensch, Sammlung Würzburg. Häm. Eos. P. phot. 200×. *a* Krypten, *b* Panethsche Zellen (mit dunklen Körnchen), *c* Muscularis mucosae, *d* Mitose.



Aussehen ändert sich nichts Wesentliches, sie werden nur größer und durchbrechen die Muscularis mucosae (Abb. 590, 592, 593). Dieser Durchbruch fällt an die Stelle des Wechsels von Epithel und Krypten und jener bezeichnet in der Tiefe die Pylorusstelle genau so deutlich wie dieser. Die Stelle liegt auf dem dicken Ring des Sphincter pylori (Abb. 590).

Die nach Anschauung der meisten einander gleichenden Pylorus- und Brunnerschen Drüsen liefern auch dasselbe, salzsäurefreie, aber ein proteolytisches Ferment (angeblich Pepsin) enthaltendes Sekret. Belegzellen finden sich vereinzelt an den Pylorus-, auch



Abb. 597. Aus dem Jejunum (V) Wetzel präp. Häm. Eos. P. phot. 100 $\times$ . Ein Nodus lymphaticus, der die Schleimhaut vorbuckelt, daneben kontrahierte Zotten, *a* Epithel, *b* Krypten.

an den Brunnerschen Drüsen. Auch den Panethschen Zellen des Darmes (siehe dort) gleichende granulohaltige Zellen kommen bei beiden gelegentlich vor.

An der Übergangsstelle sind besonders viele Noduli vorhanden. Die gute Erhaltung des Epithels ist hier besonders schwierig. Man findet in den Sammlungen wenig guterhaltene Präparate vom Menschen. Das Epithel des Duodenum ist besonders leicht verletzlich. Dies hat viele irrtümliche Meinungen zur Folge gehabt (Fehlen des Epithels im Duodenum und ähnliches).

**251. Der Dünndarm** (Abb. 591—602). Die regelmäßige Schichtung der Wand des Dünndarms haben wir der allgemeinen Schilderung (S. 484) zugrunde gelegt. Auch hier ist die Schleimhaut der kennzeichnende Teil, nämlich durch ihr Epithel, die Krypten und die Zotten. Diese finden sich im ganzen Dünndarm vom Pylorus bis zur Valvula ileocaecalis.

Im Duodenum und Jejunum kommen die Ringfalten (Kerkringsche Falten, *Plicae circulares*) hinzu (Abb. 594 u. 595). An ihrem Aufbau ist die Submukosa beteiligt; jedoch gleichen sich die Falten auch bei stärkster Dehnung nicht völlig aus, wenn sie auch niedriger werden; Muskelzüge von der Ringschicht ausgehend, steigen in ihnen zur Schleimhaut auf.

Das Epithel des ganzen Dünndarms ist ein einschichtiges Zylinderepithel mit Becherzellen, die gegen das Ileum hin zahlreicher werden. Die Zylinder-

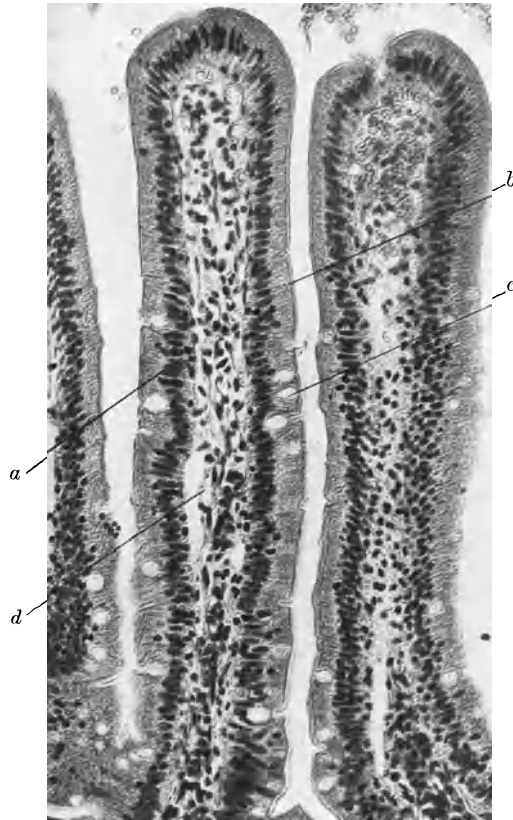


Abb. 598. Längsschnitt durch Zotten, Jejunum, Operationsmaterial, Häm. v. Gieson (ausgeblaßt), P. phot. 190 $\times$ . *a* Epithel, *b* Kutikularsaum, *c* Becherzelle, *d* Stroma der Zotte (am Strich eine Schrumpfung).

zellen dieses Epithels stehen mit Füßen in und auf dem bindegewebigen Basalhütchen und lassen an ihrer Basis Lücken frei, in denen Wanderzellen, Lymphozyten, aber auch Leukozyten stecken. Gegen das Lumen zu ist dieses Lückensystem durch die Schlußleisten (s. Abb. 139) wie beim Magenepithel abgeschlossen. An ihrer freien Oberfläche tragen die Zellen den Kutikularsaum (S. 142). Er besteht aus einer weichen Masse mit feinen Löchern, in die Fortsätze des Zelleibes hineinragen. Durch Essigsäure läßt sich am frischen Epithel die Kutikula abheben; die Zellen sind dann mit Härchen besetzt. Der Saum bildet eine zusammenhängende Schicht über alle Zellen hinweg. Wo die Becherzellen ausmünden, hat er Löcher.

Die Becherzellen liefern typischen Schleim, der die bekannten Reaktionen und Färbungen gibt. Sie bilden sich angeblich aus den Epithelzellen ständig nach. Ihr Schicksal nach der Entleerung ist unsicher.

Die Darmkrypten und Lieberkühnschen Krypten oder Drüsen entsprechen den Magenkrypten. Das sieht man am besten am Pylorus, wo an der Magen-

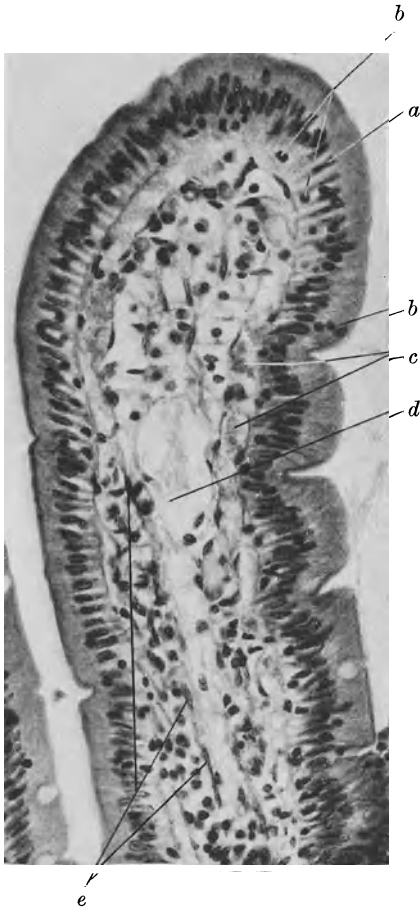


Abb. 599. Längsschnitt genau durch die Mitte einer Zotte, dasselbe Objekt wie Abb. 597. Häm. Eos. P. phot. 290 $\times$ .  
*a* Epithel, *b* Wanderzellen, darin *c* Kapillaren unter dem Epithel, *d* axilares Lymphgefäß, *e* Muskelzellen.

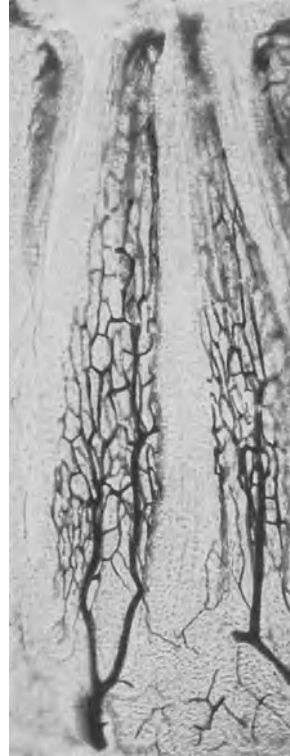


Abb. 600. Vollständige Injektion der Zottengefäße. Ratte, altes Präparat Würzburg. Rasierrmesserschnitt ohne Färbung, P phot. 2 Stufen 130 $\times$ .

und Darmgrenze die Brunnerschen Drüsen statt in Magen-, in Darmkrypten münden (Abb. 593). Sie sind vom Epithel der übrigen Oberfläche ausgekleidet, das an seinem Kutikularsaum und den Becherzellen kenntlich ist. In ihnen vermehrt sich das Epithel durch mitotische Teilung und schiebt sich aus den Krypten heraus und auf die Zotten hinauf (Tangentialwanderung, S. 138).

Am Grunde der Krypten finden sich in der Regel — nicht in jeder Krypte — Zellen mit azidophilen Granulis, Panèthsche Zellen (Abb. 596). Sie sind wohl spezifische Ferment-



drüsenzellen; wie bei diesen liegen die Granula nach der Lichtung der Drüse zu. Daneben gibt es eine andere gekörnte Zellart, mit den Körnern an der Basis der Zelle (basal gekörnte, chromaffine Zellen, Schmidtsche gelbe Zellen). Die Körnchen färben sich mit chromsauren Salzen braun, auch mit sauren Farbstoffen. Sie kommen nicht nur in den Krypten, sondern, wenn auch spärlicher, auf den Zotten vor. Ihre Bedeutung ist ungewiß. Mit den Zellen des „chromaffinen“ Systems (S. 402) haben sie nichts gemeinsam, gehören auch nicht zu diesem System, sondern stammen aus dem Entoderm.

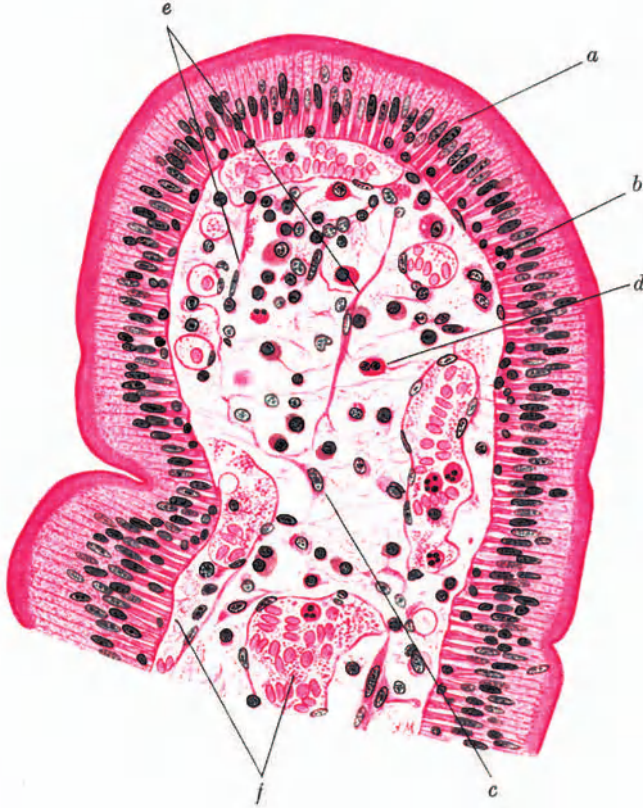


Abb. 601. Dasselbe Objekt wie 597. Schnitt neben der Mitte, Freytag gez. 375 $\times$ . *a* Epithel, *b* Wanderzellen im Epithel, *c* Bindegewebszelle, *d* eosinophiler Leukozyt, *e* Muskelzellen, *f* Kapillaren.

Die Zotten besitzen in den verschiedenen Teilen des Darmes eine verschiedene Form, im Duodenum sind sie kurz und dick, auch breit, mit einem Grat statt der Spitze, im Jejunum fingerförmig, lang, im Ileum spitz. Sie tragen das geschilderte Epithel und sind vom Stratum proprium ausgefüllt. Dieses ist hier meist sehr viel zellärmer als zwischen den Krypten und führt sehr wenige aufsteigende kollagene Fäserchen. Unter dem Epithel sind sie reichlich und zu einer zarten Basalmembran vereinigt.

In der Mitte befindet sich ein blind geschlossenes Lymphgefäß mit zartem Endothel, diesem liegen glatte Muskelzellen unmittelbar an. Diese Gefäße sind blinde Enden des in der Mukosa liegenden Netzes, das die Krypten umzieht und sich mit dem submukösen Netz durch die Muscularis mucosae hindurch vereinigt. Unter der Basalmembran, die man wohl besser Außenhäutchen des Zottenstromas nennt, liegt das Kapillarnetz, sehr wenige Kapillaren

ziehen quer durch die Zotte. Dazwischen spannt sich das Netz der Mesenchymzellen aus, in dessen weiten Maschen Wanderzellen liegen.

Muskelzellen steigen in feinen Bündelchen von der Muscularis mucosae bis zur Zottenspitze in die Höhe und machen die Zotte zu einem kontraktilen Gebilde. Man wird an die Polypen eines Korallenstockes erinnert. Bei der Kontraktion schiebt sich die Zotte zusammen, etwa wie eine zylindrische Papier-

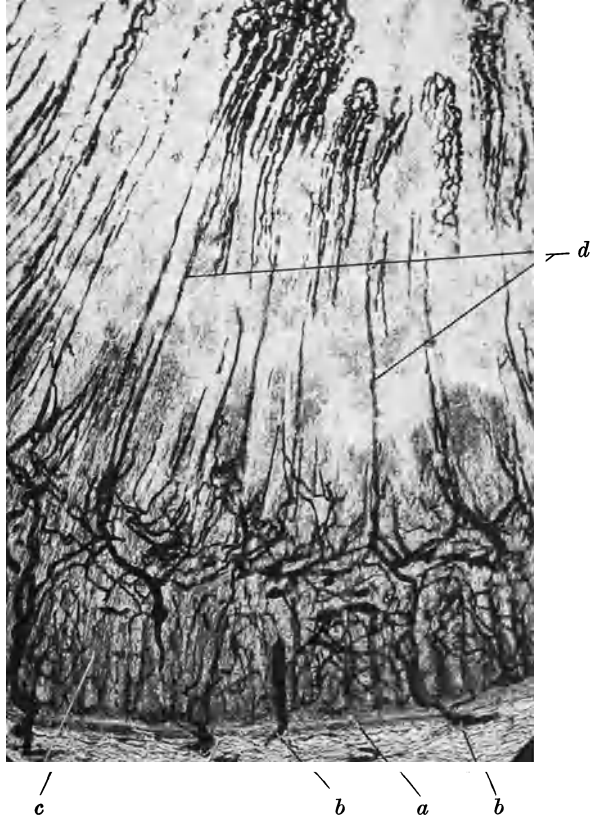


Abb. 602. Dünndarm unvollständig injiziert. Dachs, altes Präparat Würzburg. Karmin, P. phot. 50 $\times$ . *a* Muscularis mucosae, *b* Gefäße, diese durchbrechend, *c* Krypten, *d* direkte Bahn zur Zottenspitze.

laterne (Abb. 597). Dieser Vorgang findet häufig beim Fixieren statt. Gewöhnlich ist dann, wenn der Reiz die Muskelzellen trifft, das Epithel schon fixiert, starr, das Plasma geronnen, und infolgedessen löst sich das Stroma vom Epithel los, allerlei Wanderzellen werden in den entstehenden, mit Gerinnseln und Fetzen der Epithelfüßchen gefüllten Raum gepreßt. Die hohlen Epithelschläuche sind außerordentlich zerbrechlich, und an vielen Präparaten fehlen so die Zottenspitzen oder der Epithelschlauch klafft. Solche Zotten sind das gewöhnliche Bild der fixierten Darmschleimhaut. Es gelingt aber, sie tadellos zu konservieren, und eine harmonikaähnlich zusammengezogene Zotte mit anliegender geschlossener Epitheldecke beweist, daß das geschilderte Bild der leeren Epithelschläuche ein Kunstprodukt ist.

Die Verteilung der Blutgefäße ist auf S. 485 geschildert und dort ein Photogramm vom Magen erläutert. Im Darm ist die Verteilung im ganzen dieselbe. Kleine Arterien durchbrechen die Muscularis mucosae und speisen das Kapillarnetz der Schleimhaut. In diesem Netz gibt es eine direkte Bahn vom durchbrechenden Gefäß zur Zottenspitze, wenn sich auch in dem Netz kein Gefäß durch besonderen Bau abhebt. Es füllt sich bei unvollständiger Injektion stets die Zottenspitze zuerst. Die Venen führen aus den tiefen Teilen des Netzes ab, so daß sich der Blutstrom in der Zotte mit einem Springbrunnen vergleichen läßt (Abb. 602 u. 603). Auch Nerven sind in der Schleimhaut und den Zotten beschrieben; genaueres über Verlauf und Endigungen ist nicht bekannt, die alten Abbildungen nach Golgipräparaten sind nicht beweisend.



Abb. 603. Vollständige Injektion der Zottenspitze, Zotte etwas kontrahiert, Katze, altes Präparat Würzburg. P. phot. 130×.

Über den Lymphapparat vgl. S. 486 und oben.

**252. Der Dickdarm** (Abb. 604—606). An der Ileozökalklappe geht die zottentragende Dünndarmschleimhaut in die glatte zottenlose Dickdarmschleimhaut über. Die Außenseite der Klappe ist noch mit spärlichen kleinen Zotten besetzt. An der Klappe beteiligt sich auch die Ringmuskelschicht des Ileum, so daß außer der Serosa alle Schichten der Darmwand vertreten sind.

Das Epithel des Dickdarms ist dasselbe wie das des Dünndarms, jedoch ist der Kutikularsaum sehr viel feiner. Becherzellen finden sich an der Oberfläche nur vereinzelt, um so mehr in den Krypten oder Drüsen, die den Lieberkühnschen Drüsen des

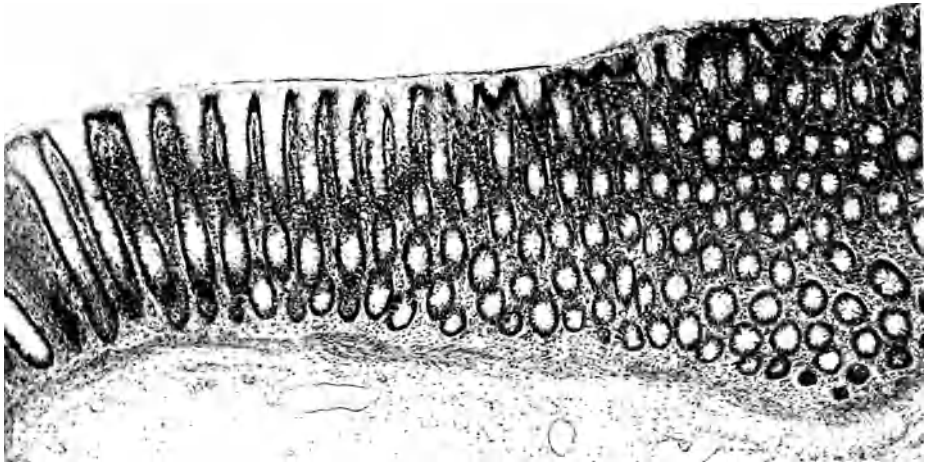


Abb. 604. Schleimhaut des Mastdarms (Rektum). (S) Chromgallein P. phot. 50×.  
Drüsen in verschiedener Schnittrichtung.

Dünndarms gleichen. Sie sind jedoch länger und führen zahlreichere Becherzellen. Zwischen den Schleimzellen sieht man jedoch stets noch Zylinder-

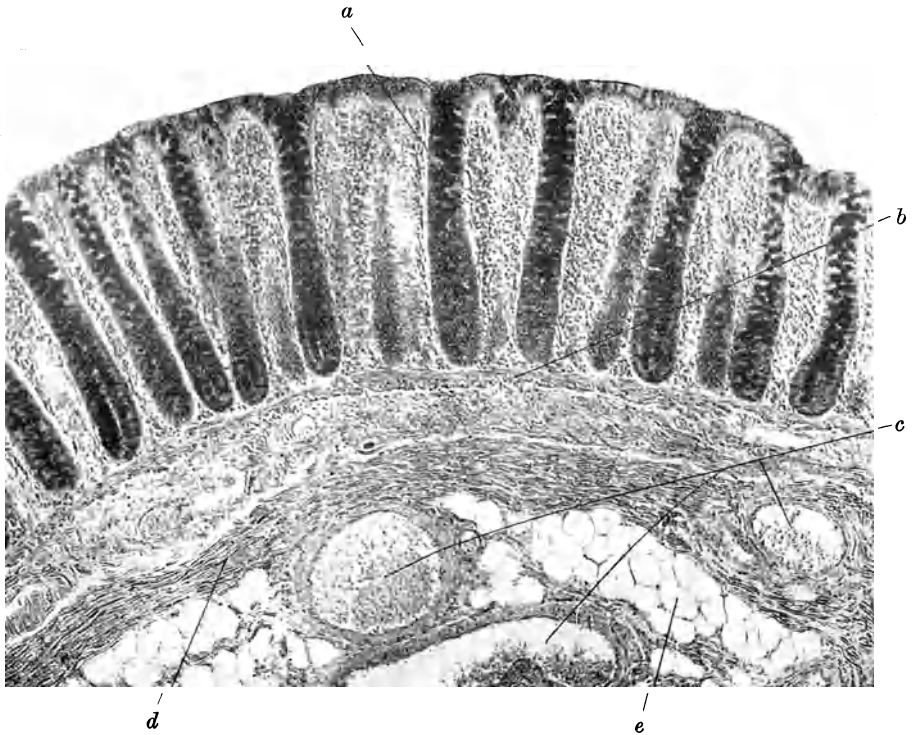


Abb. 605. Kolon, Mukosa und Submukosa. Mensch, älteres Präparat Würzburg. Schleimfärbung. *a* Drüsen, *b* Muscularis mucosae, *c* Gefäße, *d* derbe Bindegewebsbündel der Submukosa, dazwischen Fett (*e*).

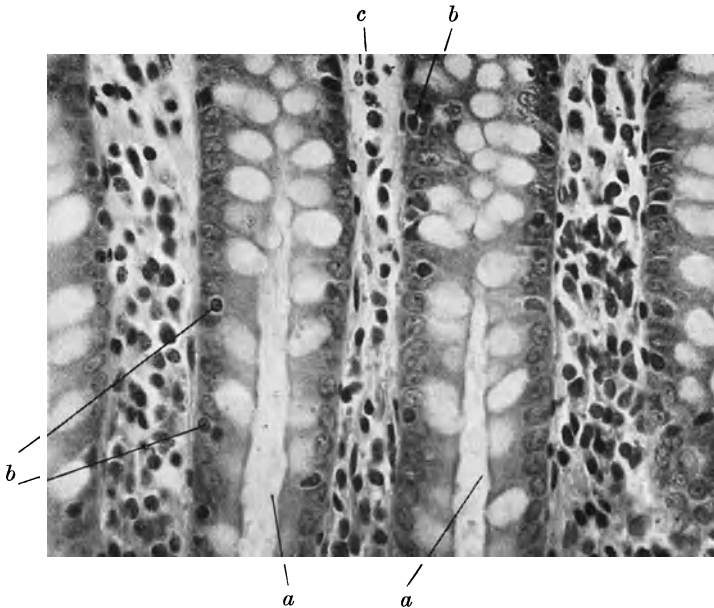


Abb. 606. Aus der Kolonschleimhaut, op. Material, Häm. v. Gieson (ausgebläßt). P. phot. 410 $\times$ . *a* Drüsenlichtung, *b* Wanderzellen im Epithel, *c* Zellen des Strat. prop. mit zahlreichen Plasmazellen.

epithelien. Am Grunde fehlen die Panethschen Zellen. Auch chromaffine Zellen kommen nicht vor.

Das Stratum proprium ist reicher an kollagenen Fasern als das des Dünndarms, die Zellformen sind dieselben. Ein Vergleich einzelner menschlicher

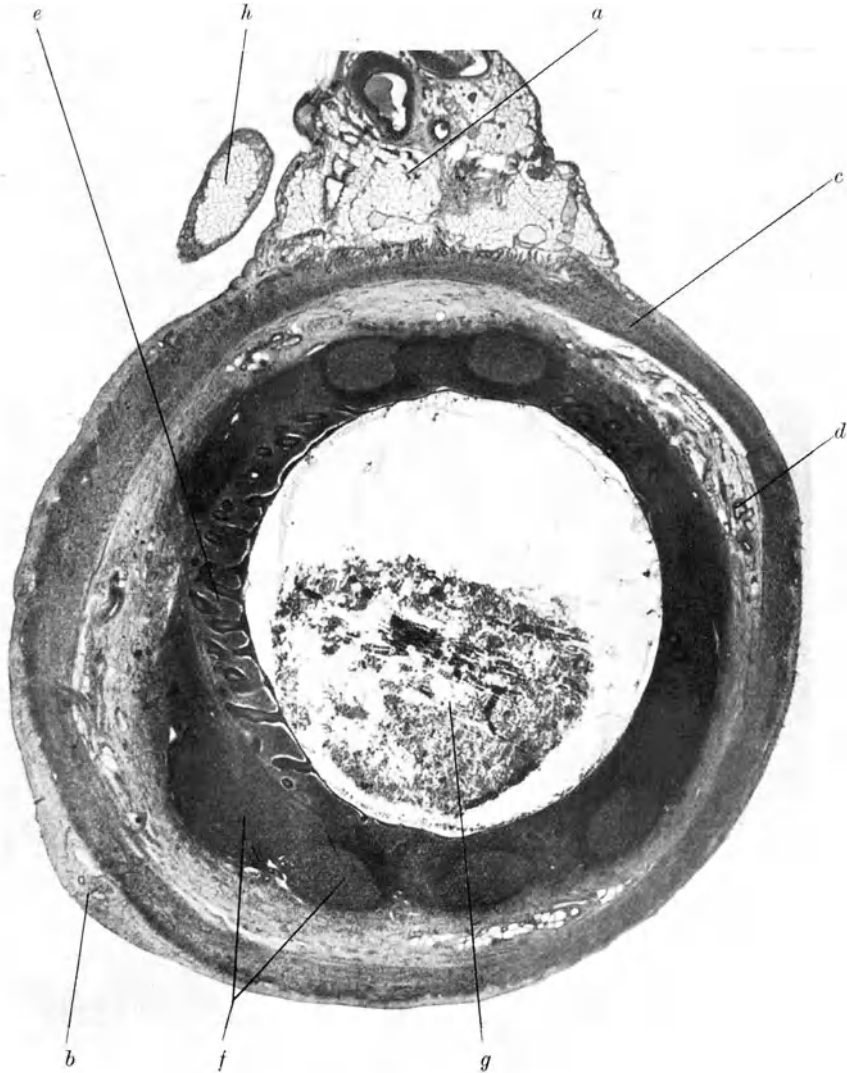


Abb. 607. Querschnitt durch das Ende des Wurmfortsatzes. (Sch.) Häm. P. phot. 10×. *a* Mesenteriolum, *b* Serosa, *c* Muskularis, *d* Submukosa, *e* Mukosa, *f* Noduli lymphatici, *g* Inhalt, *h* Anhang am Mesenteriolum (Appendix epiploica).

Präparate ist schwierig, da die Zellen des Stratum proprium auch mit den Phasen der Verdauung ständigem Wechsel unterworfen sind. Die Noduli sitzen stets in der Tiefe der Schleimhaut und reichen bis in die Submukosa.

Die Muskulatur, Tännien usw. sehe man in den Lehrbüchern der Anatomie nach. Zwischen den Tännien fehlen die Muskelfasern jedoch keineswegs ganz. An den Plicae semicirculares, deren Kommen und Gehen, Wandern und Schieben

der Röntgenschirm zeigt, beteiligt sich nur die Submukosa, sie können auch ganz verschwinden.

**253. Der Wurmfortsatz** (Abb. 607 und 608). Der Wurmfortsatz ist ein lymphatisches Organ und man hat es nicht ganz unpassend mit den Tonsillen verglichen. Eine lympho-epitheliale Symbiose findet sich aber nicht.

Im einzelnen sind die Verhältnisse sehr wechselnd und jeder Fortsatz zeigt seine Besonderheiten, die wahrscheinlich auch nur vorübergehenden Zuständen entsprechen. Die Schleimhaut ist eine dichte Lymphozytenmasse, dicke Noduli sind zuweilen zahlreich und beherrschen das Bild (Abb. 476), so daß etwas den Peyerschen Haufen Ähnliches entsteht. Dann ist das Lumen unter Umständen

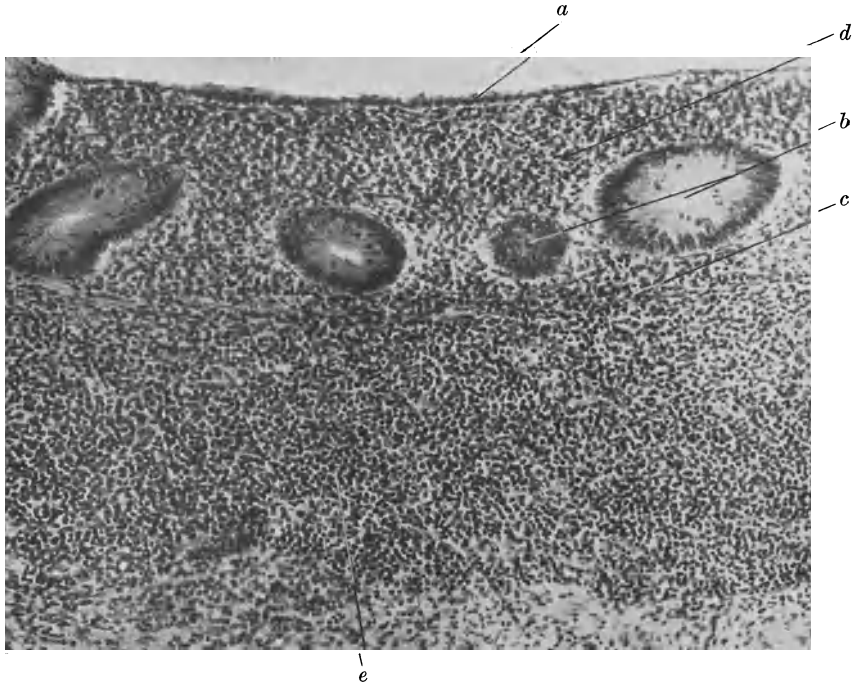


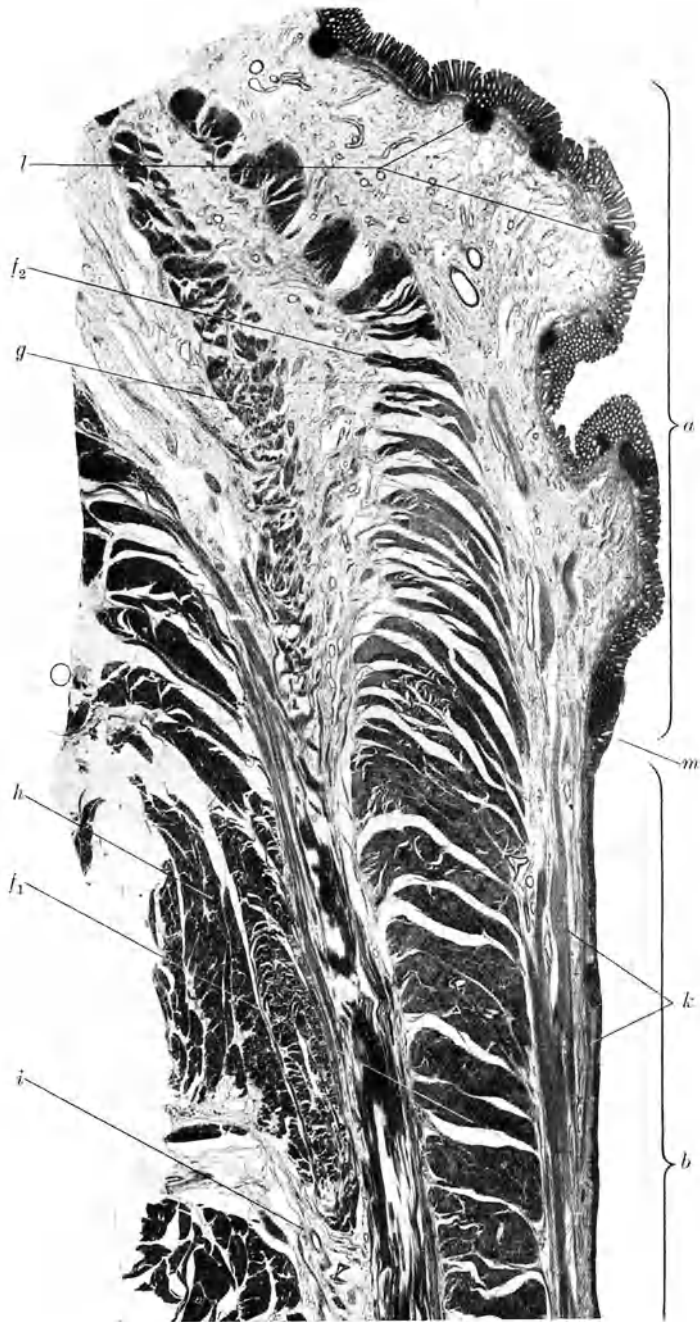
Abb. 608. Dasselbe Objekt wie Abb. 607. Schleimhaut mit Lymphgewebe. Häm. P. phot. 130 $\times$ . *a* Epithel, *b* Drüsen, *c* Muscularis mucosae, *d* Strat. prop., *e* Submukosa.

sehr eng, und, wie eine Tonsillarkrypte zu einem verzweigten Spalt verengt. In anderen Fällen ist das Lumen weit, die Schleimhaut glatt, eine einförmige Lymphozytenmasse mit wenigen Nodulis bildend. Das Epithel kann dann sehr verdünnt sein, die Drüsen stehen schief in der Masse. Stets ist das Epithel, auch das der Drüsen, nur wenig von Lymphozyten durchsetzt; der Inhalt besteht am Anfang aus den bekannten Kotsteinchen, im Grunde findet man zuweilen Dinge, die wieder mit den Inhaltmassen der Tonsillarkrypten große Ähnlichkeit haben: nekrotischer Detritus mit eingewanderten Zellen, meist polymorphkernigen Granulozyten, wenigen Lymphozyten. Auch hier zeigen die Leukozyten sich als die beweglicheren.

### Der Anus.

**254. Übersicht** (Abb. 609—614). Der untere Teil des Rektums ist gleichsam hindurchgesteckt, eingelassen wie ein Rohr in eine Wand, in das Gehäuse, das der Bewegungsapparat um den ganzen Eingeweideraum des Körpers bildet.





*Abbildungserklärung hierzu nebenstehend.*

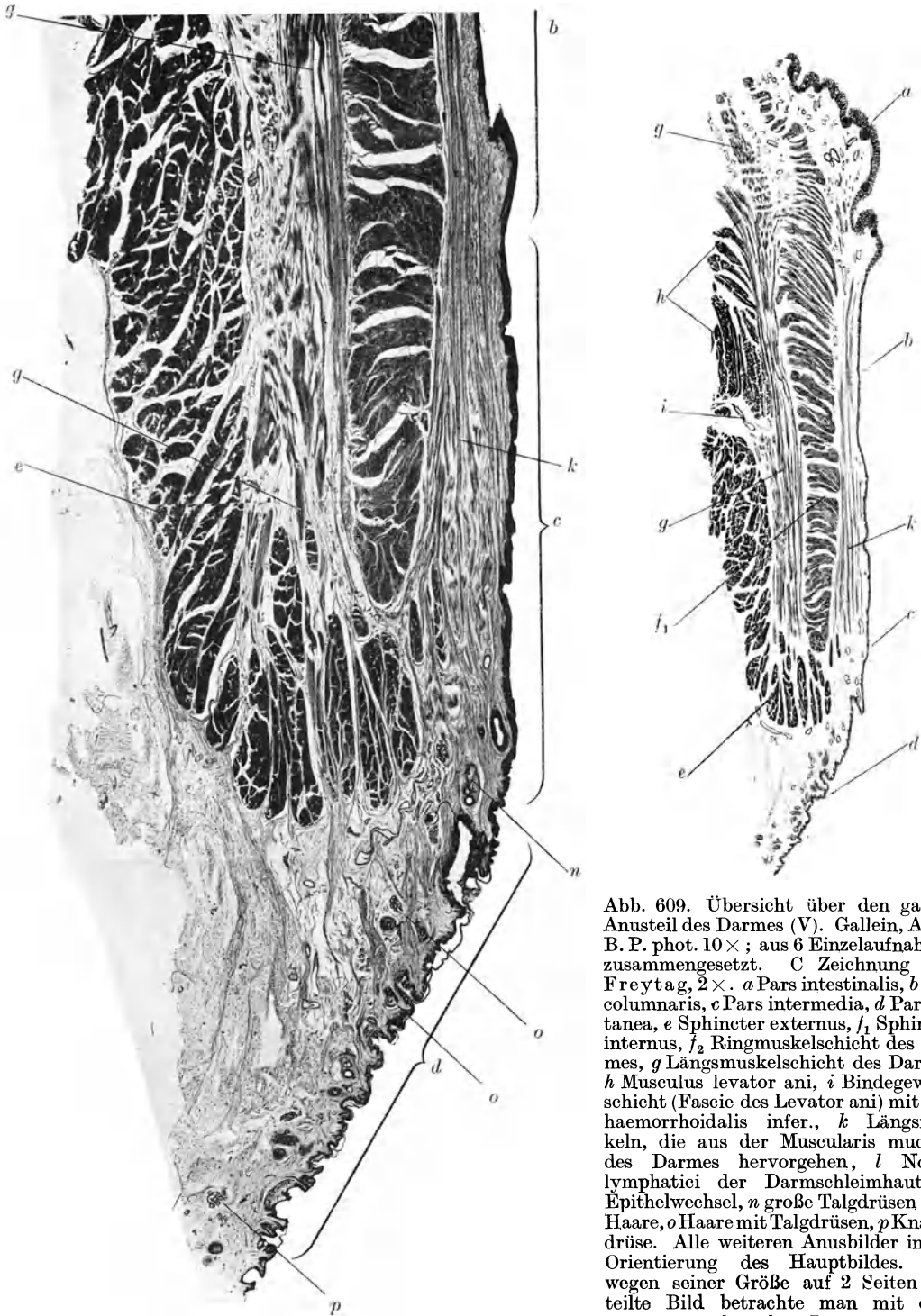


Abb. 609. Übersicht über den ganzen Anusteil des Darmes (V). Gallein, A und B. P. phot.  $10\times$ ; aus 6 Einzelaufnahmen zusammengesetzt. C Zeichnung von Freytag,  $2\times$ . *a* Pars intestinalis, *b* Pars columnaris, *c* Pars intermedia, *d* Pars cutanea, *e* Sphincter externus, *f*<sub>1</sub> Sphincter internus, *f*<sub>2</sub> Ringmuskelschicht des Darmes, *g* Längsmuskelschicht des Darmes, *h* Musculus levator ani, *i* Bindegewebsschicht (Fascie des Levator ani) mit Art. haemorrhoidalis infer., *k* Längsmuskeln, die aus der Muscularis mucosae des Darmes hervorgehen, *l* Noduli lymphatici der Darmschleimhaut, *m* Epithelwechsel, *n* große Talgdrüsen ohne Haare, *o* Haare mit Talgdrüsen, *p* Knäueldrüse. Alle weiteren Anusbilder in der Orientierung des Hauptbildes. Das wegen seiner Größe auf 2 Seiten verteilte Bild betrachte man mit einer schwachen Lupe.



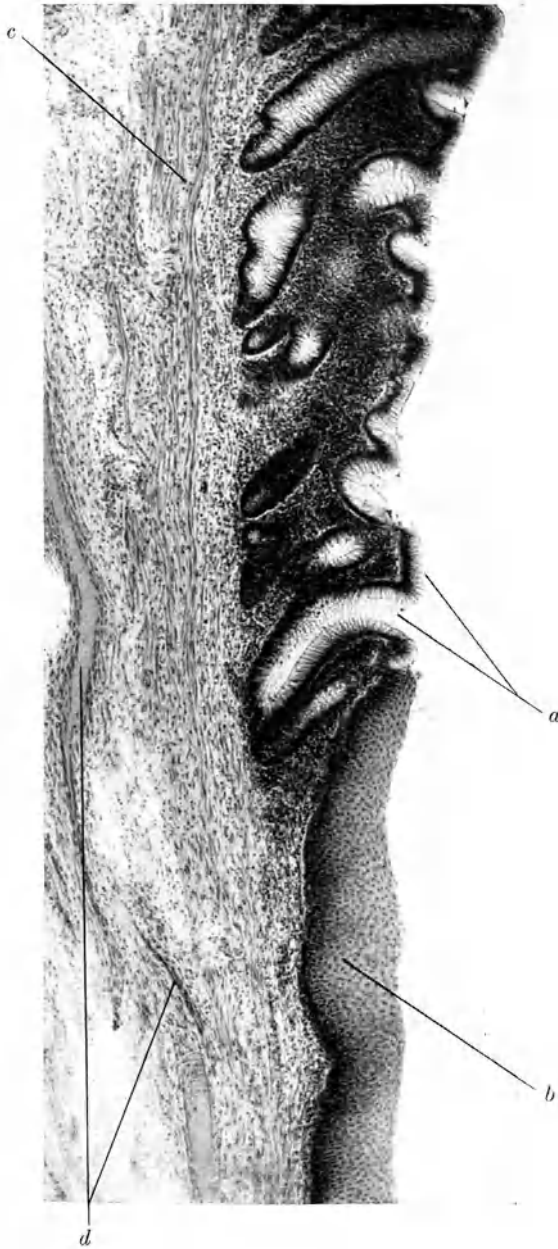


Abb. 610. Anus (V) Epithelgrenze, Alaunkarmin  $80 \mu$ . Schnitt. P. phot.  $50\times$ . *a* Dickdarmschleimhaut der Zona intestinalis, *b* Plattenepithel der Zona columnaris, *c* Muscularis mucosae, *d* Venen des Plexus haemorrhoidarius.

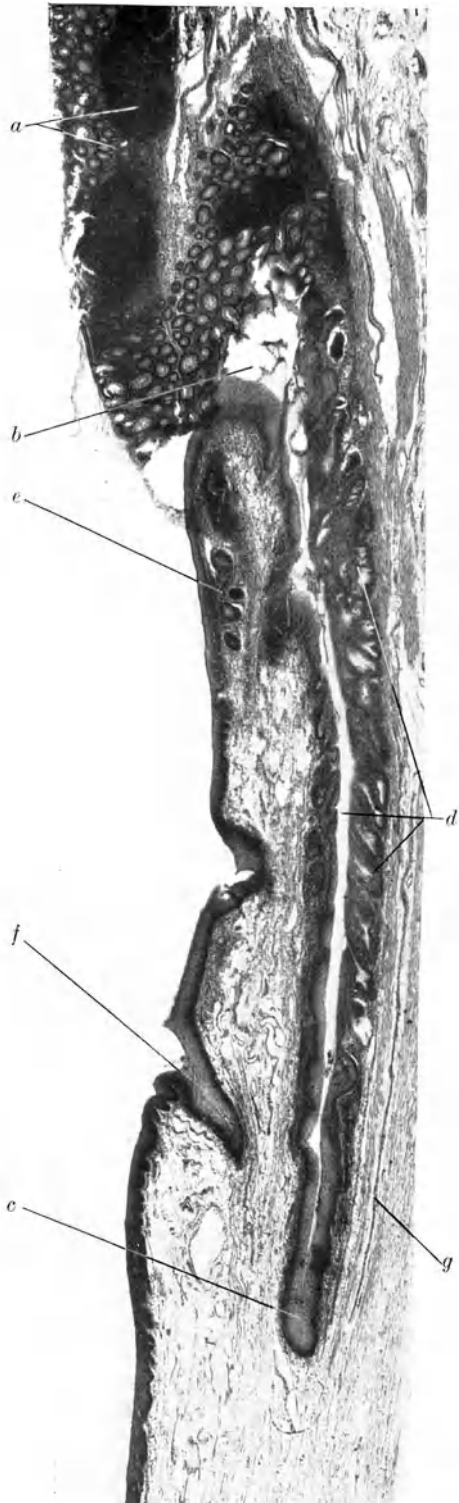


Abb. 611.

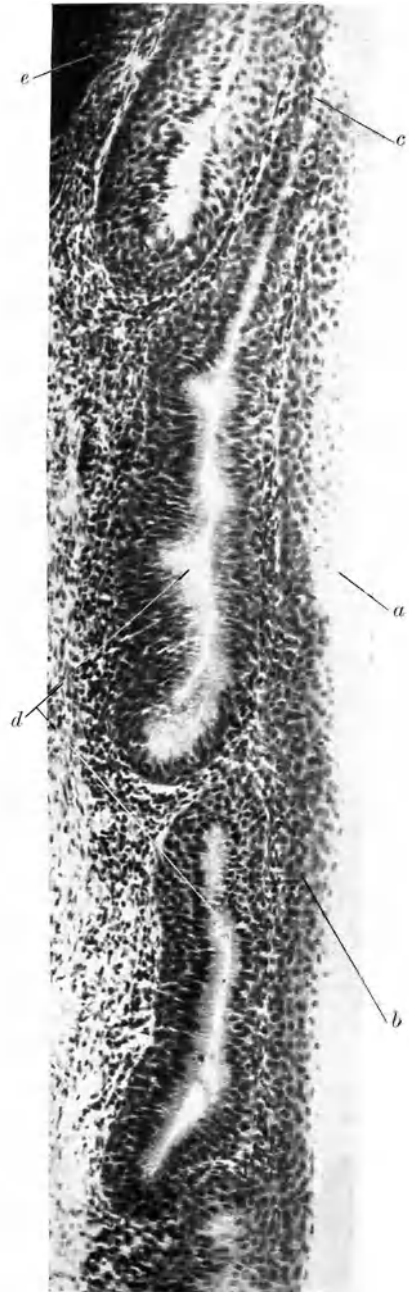


Abb. 612.

*Abbildungserklärung umstehend.*



Abb. 613. Zona columnaris und Ende eines Morgagnischen Schlauches. Häm. P. phot. 50 $\times$ .  
*a* Epithel der Zone columnaris, *b* Eingang in einen kurzen Schlauch, *c* glatte submuköse Muskeln, *d* Ende, *e* Seitenkrypten des Morgagnischen Schlauches, *f* Venen des Plexus.

*Erklärung zu den Abb. 611 und 612.*

Abb. 611. Morgagnischer Schlauch vom Anus (V). Übersicht, Häm. P. phot. 21 $\times$ . *a* Intestinalschleimhaut, *b* Morgagnische Tasche (nicht in der Mitte getroffen) und Eingang des Schlauches, *c* Ende des Schlauches, *d* Mitte des Schlauches mit Seitenkrypten, *e* Intestinalschleimhautzacke mit Krypten, *f* Eingang in einen kurzen, Morgagnischen Schlauch.

Abb. 612. Seitenkrypten des Morgagnischen Schlauches, Häm. P. phot. 100 $\times$ . *a* Lichtung des Schlauches, *b* Epithel des Schlauches, *c* Eingang in eine Seitenkrypte, *d* geschichtetes Zylinderepithel der Krypte, *e* Nodulus lymphaticus.

So ist auch ein Teil der Körperwandmuskulatur, Levator ani und Sphincter ani, in Verbindung mit dem Darmrohr getreten. Dies geschieht aber, ohne daß, wie — im Bereich der Mundhöhle — der glatte Eigenmuskelapparat des Darmes verschwindet, im Gegenteil, dieser ist in besonderer Weise und stark entwickelt.



Abb. 614. Venenplexus der Zona intermedia vom Anus (V). Häm. P. phot. 150 $\times$ . *a, b* offene, *c* zusammengefallene Venen.

Im Bereich dieses Muskelapparates und dieser Einfügungsstelle finden wir auch eine besondere Schleimhaut, die als Pars analis recti von der, die S. 512 beschriebene Dickdarmschleimhaut tragenden, Pars intestinalis recti unterschieden wird.

An der Pars analis unterscheidet man noch einige Unterabschnitte. Sie setzt sich scharf gegen die Schleimhaut der Pars intestinalis ab; das ist auch von

innen her mit bloßem Auge erkennbar. An der Analöffnung geht die Pars analis in die äußere Haut allmählich über. Dieser Übergang fällt in den geschlossenen Teil; der Trichter, der auf diesen von außen her zuführt, ist ganz mit äußerer Haut überkleidet. Diesen Trichter rechnet man als *Zona cutanea* noch zum Anus, die Schlußstelle bildet die *Zona intermedia* — *Annulus haemorrhoidalis* — innen liegt dann die *Zona columnaris*, nach den *Columnae rectalis* benannt, an ihr ist die oben genannte scharfe Grenze.

Die Muskulatur zeigt an der oralen Grenze der Pars analis die Verdickung der Ringschicht zum glatten Sphincter internus. Die Längsschicht wird unter dem Sphincter internus dünner und strahlt in Bündeln zwischen die Fasern des Sphincter externus aus, der gleichsam das Loch der Körperwand bildet, in das der Darm hineingesteckt ist. Der Querschnitt dieses Sphinkter ist flach S-förmig; hinter die obere Krümmung des S greift der Levator ani hinein. Unmittelbar unter der Schleimhaut liegen starke Längszüge glatter Muskulatur, die unter den *Columnae* verdickt sind. Sie sind die Fortsetzung der *Muscularis mucosae* der Pars intestinalis, werden aber durch umbiegende Fasern aus dem Sphincter internus verstärkt.

Die Schleimhaut der Pars analis führt geschichtetes Plattenepithel; das *Stratum proprium* ist lockeres Bindegewebe wie an der Speiseröhre, kein lymphatisches Gewebe.

**255. *Zona cutanea und intermedia.*** Die Haut des Anustrichters zeichnet sich durch besonders starke Talgdrüsen aus (*Glandulae circumanales*). Die dazu gehörenden Haare sind zum Teil sehr fein, und ihre Bälge erscheinen als Anhängsel der Talgdrüsen, nicht wie es der Regel entspricht, umgekehrt. Auch starke Knäueldrüsen (Schweißdrüsen) kommen vor, beide Drüsen liefern ein besonderes, von dem der gewöhnlichen Hautdrüsen verschiedenes Sekret.

An der Verschlusstelle verliert das Epithel seine, schon vorher nicht besonders starke, Hornschicht; die dünne granuliert Schicht, mit wenigen Hornplatten bedeckt, bildet die Oberfläche. Die Unterfläche ist durch sehr verschieden gestaltete Papillen stark zerklüftet. Die Kernschichten führen Pigment. Einzeltalgdrüsen ohne Haare kommen vor (vgl. Mundhöhle).

**256. *Zona columnaris.*** Die durch die *Columnae rectales* ausgezeichnete Zone unterscheidet sich in ihrem Feinbau nicht wesentlich von der *Zona intermedia*. Im Epithel verliert sich das Pigment, die granuliert Schicht und die Hornschicht verschwinden völlig, und das Epithel, mit seinen kurzen und spärlichen Einzelpapillen gleicht durchaus dem der tiefen Teile der Mundhöhle, des Schlundes oder der Speiseröhre. Die Gestalt der *Columnae* wechselt im einzelnen sehr, besonders ihre Grenze gegen den Intestinalteil.

Stets finden sich Vertiefungen, Morgagnische Taschen. Oft ist der Kolumnenteil wie eine Hochfläche gegen den Intestinalteil abgesetzt und am Abfall liegen die Taschen. Die Grenze zwischen dem Zylinderepithel und dem geschichteten Plattenepithel liegt in einer schädelahtähnlichen Zackenlinie auf diesem Abhang, so daß auf Längsschnitten die Grenze bald in den Taschen, bald auf der Hochebene erscheint, bald das eine, bald das andere Epithel Inseln im anderen zu bilden scheint. Die Grenze selbst hat eine erstaunliche Ähnlichkeit mit der Kardiagrenze (vgl. Abb. 610 und 589). Dies rührt auch davon her, daß das ganze Epithel des Intestinalteiles aus Schleimzellen besteht und die Krypten weit und tief sind.

Die Gestalt der Taschen ist außerordentlich wechselnd. Ihr Eingang ist teils mit Intestinal-, teils mit Kolumnalschleimhaut ausgekleidet. Nicht an jedem After münden in diese Taschen die Morgagnischen Kanälchen.

Es handelt sich um epitheliale Schläuche. Das Epithel ist Plattenepithel,

Krypten und Buchten gehen von ihm aus, die mit mehrschichtigem, teils Zylinder-, teils Plattenepithel ausgekleidet sind.

Die Bedeutung dieser merkwürdigen Bildungen ist unbekannt, einen erkennbaren Inhalt besaßen sie bei dem von mir untersuchten erwachsenen Mann (Hingerichteter) nicht, ihr Eingang war mit Schleim- und Kotteilchen verstopft.

**257. Venenplexus und Muskeln der Schleimhaut.** Die Muscularis mucosae der Rektalschleimhaut geht an der Epithelgrenze in eine starke glatte Längsmuskulatur der Schleimhaut über, die in den Kolonnen verdickt ist und diesen zugrunde liegt (sehr wechselnd). Das ganze unter dem Plattenepithel liegende Stratum proprium ist von ihnen erfüllt, sie gehen bis weit in die Zona cutanea hinein. Sie umgehen die Morgagnischen Kanälchen und sind durchsetzt mit großen venösen Bluträumen, dem Plexus haemorrhoidarius. Diese Bluträume reichen von der oben geschilderten Epithelgrenze bis nicht ganz zur Pars cutanea, liegen also normalerweise ganz im After drin. Ihr Bau gleicht stark dem der Hirnhautsinus. Es sind von Endothel ausgekleidete Gewebespalten, deren derbe, bindegewebige Wand in keiner Weise gegen die Umgebung abzugrenzen ist.

Große Nerven und Arterien findet man außen auf der Eigenmuskulatur des Rektums.

### Die Bauchspeicheldrüse.

**258. Allgemeine Gliederung, Ausführungsgänge.** Die Bauchspeicheldrüse (Pankreas) schließt sich in ihrem Aufbau nahe an die großen Speicheldrüsen an. Wie diese, ist sie in Lappen und Läppchen gegliedert, wie dort unterscheiden wir das System des Ausführungsganges von den sezernierenden Endstücken. Neben diesem exokrinen Organ enthält die Bauchspeicheldrüse den endokrinen Inselapparat, der aber sich nicht nur aus jenem entwickelt ist, sondern auch zeitlebens in unmittelbarem Zusammenhang mit ihm bleibt.

Über die Gestalt und den Verlauf der Ausführungsgänge vergleiche man die Lehrbücher der Anatomie.

Im Bau unterscheiden sich die interlobulären Ausführungsgänge von denen der Speicheldrüsen durch ihre enge Lichtung und die starke bindegewebige Hülle um das Epithel (Abb. 615). Dieses ist mit einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleidet, dessen freie Enden Schleimreaktion geben (K. W. Zimmerman).

In den bindegewebigen Hüllen der Gänge stecken kleine verzweigte tubulöse Drüsen, die angeblich ebenfalls Schleimzellen führen, die denen der Gänge gleichen.

Die interlobulären Gänge verzweigen sich beim Eintritt in die Läppchen schnell zu dünnen langen Schaltstücken, nach Art derer der Parotis, so daß in den Läppchen selbst nur solche angetroffen werden. Strecken nach Art der Speichelröhrchen (Streifenstücke) fehlen.

**259. Die sekretorischen Endstücke.** Die Bauchspeicheldrüse enthält nur seröse Endstücke mit Zellen, deren Kern an der Basis liegt, und die je nach dem Funktionszustande mehr oder weniger mit Sekretkörnchen gefüllt sind. Die Form der Endstücke ist die von Beeren, aber sie sitzen in der mannigfachsten Weise ganz oder teilweise verschmolzen an den Stielen (Schaltstücke) und bilden um diese mannigfach gegliederte Klumpen (Dimeren, Trimeren usw.). So kommen oft Gruppen zustande, bei denen das Schaltstückende ins Innere der Endstückgruppe gerät. Solche Schaltstückenden sind früher als zentroazinäre Zellen beschrieben (Abb. 616). Der Name ist überflüssig und irre-

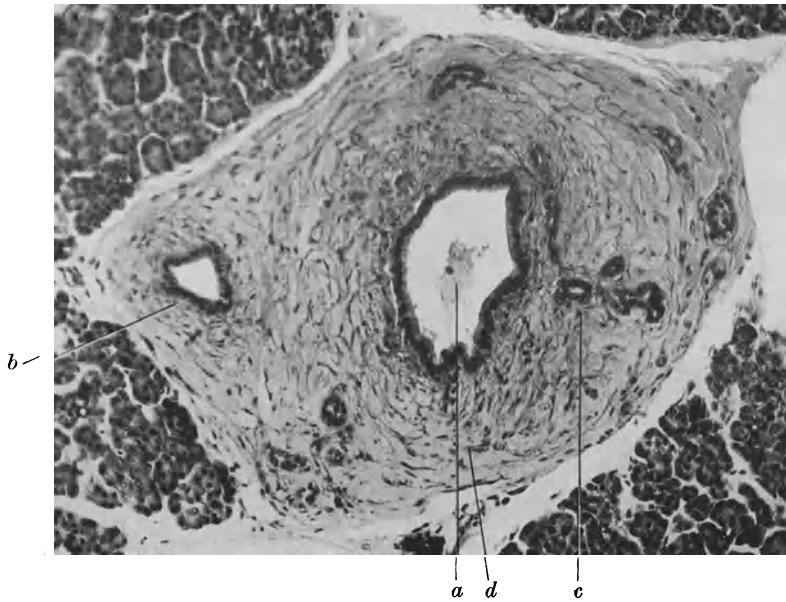


Abb. 615. Kleinerer, interlobulärer Ausführungsgang des Pankreas (Sch); Gallein-Anilinblau; P. phot. 130 $\times$ . *a* Lichtung mit Gerinnsel, aus dem Sekret durch das Fixierungsmittel ausgefällt; *b* Seitenast für das danebenliegende Läppchen; *c* kleine drüsenartige Seitensprossen des Ganges (vgl. Abb. 491); *d* bindegewebige Hülle.

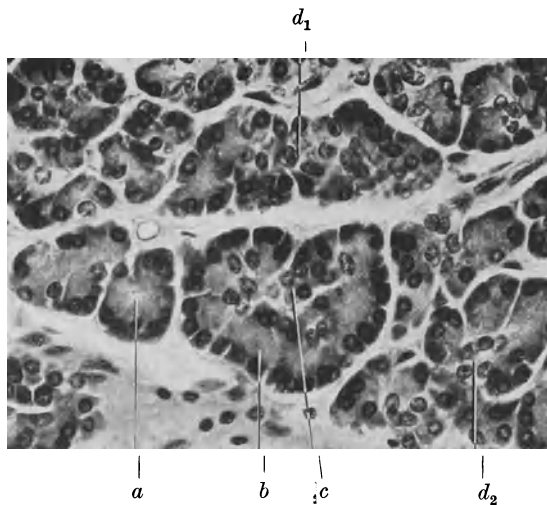


Abb. 616. Pankreas (Sch); Endstücke; Häm. P. phot. 320 $\times$ . *a* Endstück-Ende im Querschnitt; *b* im Längsschnitt mit, *c* Isthmuszellen im Innern; *d*<sub>1</sub>, *d*<sub>2</sub> Isthmuszellen zwischen den Endstücken.

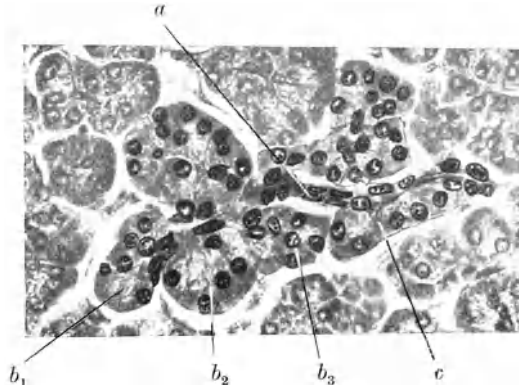


Abb. 617. Pankreas (Sch); Isthmus und Endstücke, Gallein-Anilinblau P. phot. 320 $\times$ ; überzeichnet. *a* Isthmus; *b*<sub>1</sub>—*b*<sub>3</sub> Endstücke einer Polymere (vgl. Abb. 150); *c* ein halbseitig aufsitzendes Endstück.

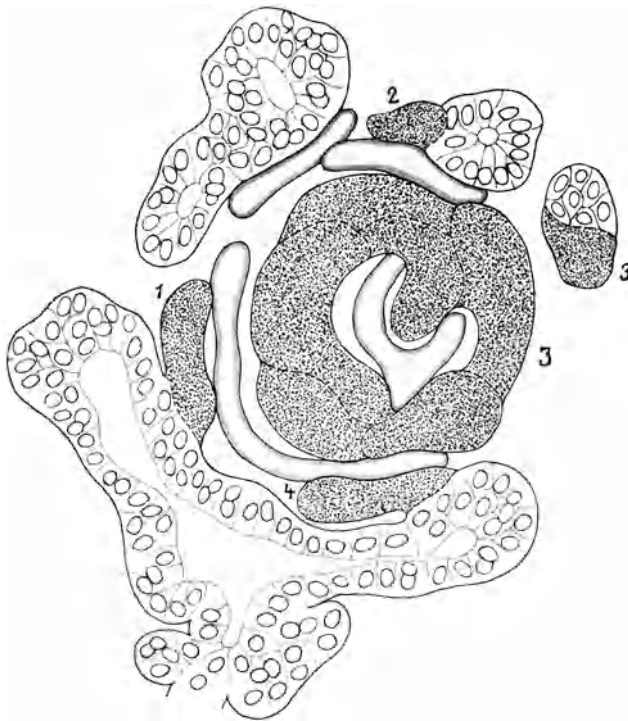


Abb. 618. Pankreas, menschlicher Embryo von 13 cm Länge. Entwicklung der Insel durch Verschmelzung von Zellsträngen. Die gestrichelten Linien zeigen die ungefähren Grenzen der Anteile. 1—4, neue Inselzapfen. (Nach Neubert aus Roux' Arch. mikrosk. Anat. 111 (1927.)



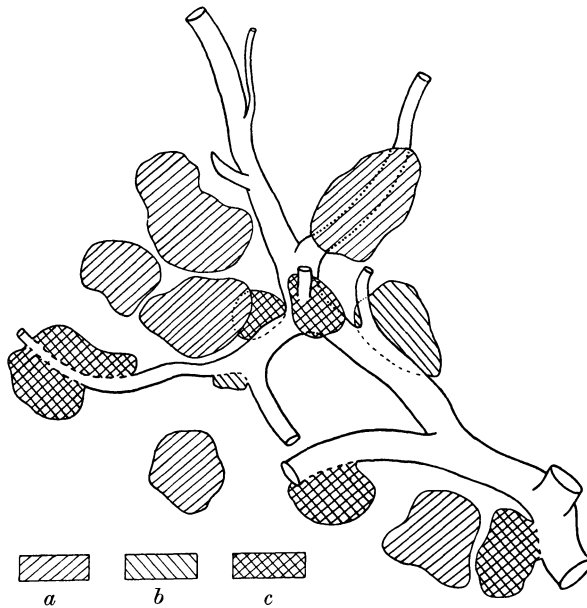


Abb. 619. Pankreas, erwachsener Mensch. Zusammenhang der Inseln mit den Gängen und den Endstücken. Schematisierte Rekonstruktion. Aus Neubert 1927. *a* Inseln nur mit Endstücken im Zusammenhang, *b* Inseln nur mit dem Gang in Zusammenhang, *c* Inseln mit den Endstücken und dem Gang im Zusammenhang.

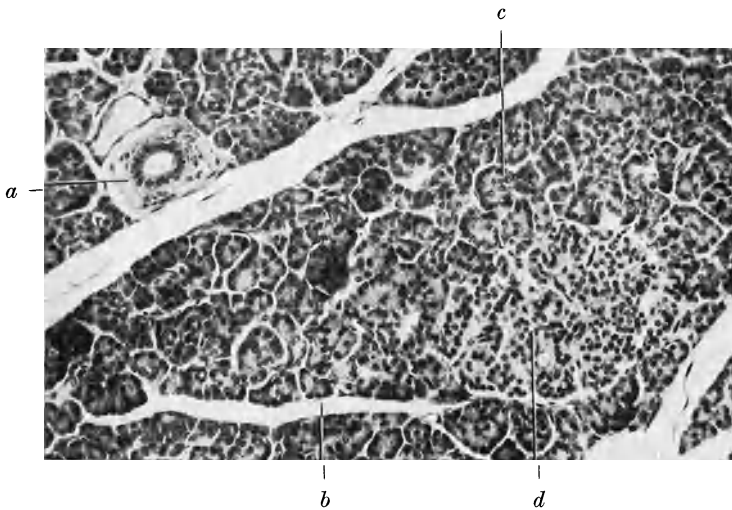


Abb. 620. Pankreas (Sch); Insel innerhalb des Läppchens; Gallein-Anilinblau; P. phot. 130 $\times$ . *a* Ausführungsgang; *b* Septum zwischen den Läppchen; *c* Endstück; *d* Insel.

führend. Die sezernierenden Zellklümpchen sitzen den Schaltstücken oft einseitig an (Abb. 617, i). Die Schnittbilder der Endstücke sind sehr wechselnd und oft nicht ganz leicht zu entwirren.



Abb. 621. Pankreas (Sch); großes Interstitium mit Insel; Gallein-Anilinblau; P. phot. 130  $\times$ .  
*a*<sub>1</sub>—*a*<sub>2</sub> Lappchen, *b* Insel, *c* interstitielles Bindegewebe, gequollen und auseinandergewichen;  
*d* Ausfuhrungsgang; *e* dessen Lichtung mit Gerinnsel; *f* Gefae.

**260. Inselapparat.** Die Inseln sind S. 407 bei den endokrinen Organen behandelt worden. Sie entwickeln sich aus dem Ausfuhrungsgangepithel oder den Endstucken, und ihre Zellstrange bleiben hufig mit diesen Teilen in Verbindung. Auch mehrere Knospen nehmen am Aufbau einer Insel teil. Man findet sie in den Lappchen, hier meist sehr wenig gegen die Endstucke

abgegrenzt und zwischen den Läppchen, hier mehr rundlich und von einer Hülle umgeben (Abb. 618—621).

Die Gefäßversorgung zeigt Abb. 622.



Abb. 622. Injizierte GefäÙe aus dem Pankreas des Kaninchens, nach Kühne; aus Neubert 1927. *a* Glomerulusartige Geflechte der Inselkapillaren; *b* Kapillarnetz des exokrinen Parenchyms.

## Die Leber.

**261. Entwicklung, Läppchenbau.** Die Leber entwickelt sich aus einer Zellknospe des Entoderms, aber während ihr Nachbarorgan, das sich ebenso anlegt, die Bauchspeicheldrüse, einen typischen auswachsenden Drüsenbaum bildet, von dem sich erst nachträglich die endokrinen Inseln als besondere Sprossen abgliedern (Abb. 618), nimmt die Leber von vornherein den Weg des endokrinen Organs. Wir hatten ihren Bau schon als bestes Beispiel eines endokrinen Aufbaus benutzt. Die embryonale Leber (Abb. 623) stellt einen von Blutsinus durchzogenen Zellhaufen dar, bei dem aber die Bluträume an Masse so sehr überwiegen, daß auf einem Schnitt das Organ als ein System großer Sinus erscheint, die von dünnen Zellsträngen durchzogen werden. Im Laufe der Entwicklung verschiebt sich dies Verhältnis immer mehr zugunsten des epithelialen Teiles, aber zeitlebens bleibt sie eine von zusammenhängenden Bluträumen durchzogene zusammenhängende Masse von Zellen, nicht anders wie die Rinde der Nebenniere, mit der ihr feineres Gefüge überhaupt die größte Ähnlichkeit besitzt (vgl. Abb. 469 mit 624 u. 451). Der endokrinische Bau herrscht

also vor, und ihre Rolle als eine, ein Verdauungssekret liefernde exokrine Drüse, tritt im Bau durchaus in den Hintergrund.

Aus den Sinus sondern sich mit fortschreitender Entwicklung konstante Strombahnen heraus, ein zuführendes System (Pfortader) und ein abführendes (Lebervene), deren kleinere Äste einander parallele Verzweigungssysteme bilden. Zwischen diesen liegen dann „Kapillaren“, die aber mit dem, was man im übrigen Körper Kapillaren nennt, sehr wenig Ähnlichkeit haben. Sie entstehen ja auch nicht durch Aussprossen von Kapillarschlingen (Abb. 346), sondern durch Aufteilung weiter Sinus, eines venösen Wundernetzes, und wir werden sie deshalb als kapillare Sinus bezeichnen.

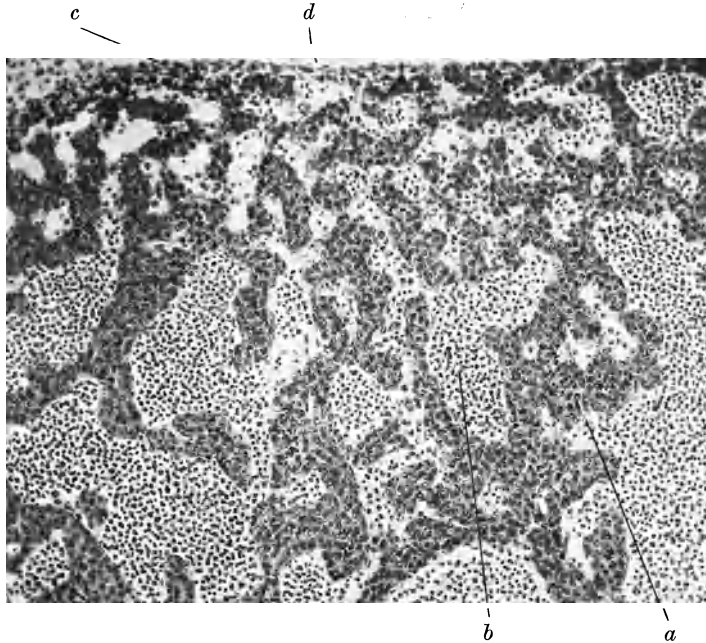


Abb. 623. Leberanlage; Schweineembryo von 20 cm Länge; Karmin; P. phot. 117 $\times$ .  
*a* Leberzellbalken, *b* Sinus, *c* Serosafläche, *d* Bauchhöhle.

Wie Thoma zuerst nachwies, Mall und Pfuhl vor allem gerade für die Leber bestätigten, besitzt in jedem Organ die kapillare Strombahn eine konstante Länge. Dadurch bestimmt sich der Abstand zwischen den zu- und abführenden Gefäßen.

Nach der Geburt gliedert sich das Parenchym entsprechend den abführenden Gefäßen in konzentrisch um diese angeordnete Areale, vielgestaltige Polyeder, meist mit einer längeren Achse, die sog. Leberläppchen. Dieser Name setzt sie in Parallele zu den Läppchen, Lobuli, genannten genetischen Baueinheiten der Speicheldrüsen, der Lunge und der Niere. Es ist auch durchaus vorteilhaft, sich den Bau aller dieser Organe nach dem Läppchenschema klarzumachen (Abb. 625). Ihrer Entstehung nach sind die Leberläppchen aber durchaus von den Läppchen der anderen Organe verschieden. Diese entstehen durch Auswachsen des Drüsenbaumes, fortgesetzten Zerfall und Auswachsen der Endstücke. So werden aus Endverzweigungen Läppchen, aus Läppchen Lappen. In der Leber wird die einheitliche Masse des Parenchyms nach Ab- und Zufuhrbahn gegliedert, und auch das weitere Wachstum zu Läppchenkonglomeraten geht durch Gliederung der ganzen Masse vor sich. Wie die Masse wächst, ist

zur Zeit im einzelnen unbekannt. Im allgemeinen wird es wohl so vor sich gehen, daß der Gefäßbaum auswächst, die Läppchen interstitiell wachsen<sup>1)</sup> und durch die Blutbahnen weiter aufgeteilt werden.

Bei der Gliederung des Leberparenchyms in Läppchenareale (Abb. 626) besitzen die beiden Bahnen, die ab- und die zuführende, an und für sich keinen Vorrang voneinander. Daß die Vena hepatica dabei in Wirklichkeit

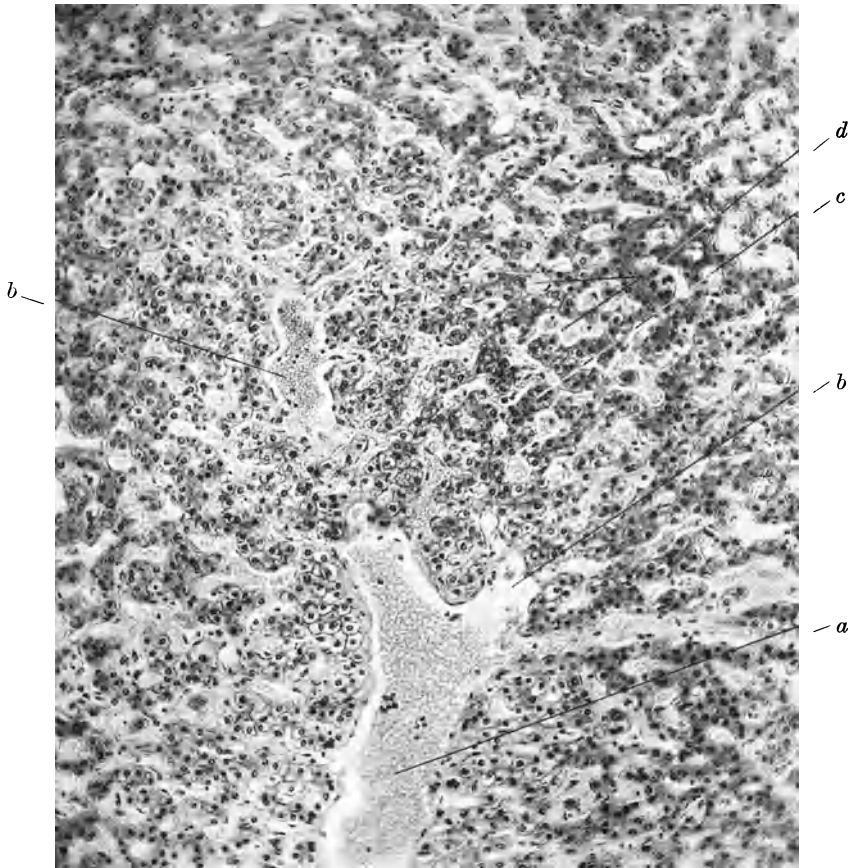


Abb. 624. Leber, reife Totgeburt; Mitte eines Läppchens im Längsschnitt; Häm. Eos.; P. phot. 117 $\times$ . *a* Vena centralis, deren Blutgerinnsel mit roten und weißen Blutzellen, *b* Wurzeln der Vena centralis, *c* Leberzellbalken, *d* kapillare Sinus.

die Gliederung bestimmt, hängt mit der Mechanik des Leberkreislaufs zusammen, die im wesentlichen auf der Zwerchfellatmung beruht. So haben auch nur die zwerchfellatmenden Säugetiere Läppchen (Braus). In jedem anderen Kapillarsystem ist der Motor für das Blut der Blutdruck in der Arterie, bei der Leber ist die Pfortader ein venöses Gefäß, das bereits ein Kapillarnetz hinter sich hat. Der Leberkreislauf wird durch den negativen Druck im Thorax aufrecht-erhalten, die Lebervenen münden im Zwerchfell in die Hohlvene, sie klaffen stets,

<sup>1)</sup> Regenerationen bei pathologischen Zuständen gehen zum Teil von den Gallengängen aus.

da sie in das Lebergewebe fest eingespannt sind. So wird das Blut aus der Leber abgesogen und die Bluträume, die kapillaren Sinus ordnen sich radiär zur Lebervene an, mit ihnen das Balkenwerk des Leberparenchyms. Diese Gliederung wird erst nach der Geburt mit dem neuen Kreislauf ausgebaut (Braus 1896).

Das Leberläppchen zeigt sich auch bei verschiedenen Funktionen der Leber als Einheit. Fett und Glykogen werden in gesetzmäßiger Verteilung darin abgelagert.

Das Wesentliche jedoch für die Läppchengliederung gemäß der Vena hepatica, nicht nach der Vena portae, ist, daß die einzelnen Pfortaderpfeiler (Glissonsche Kapsel) unter-

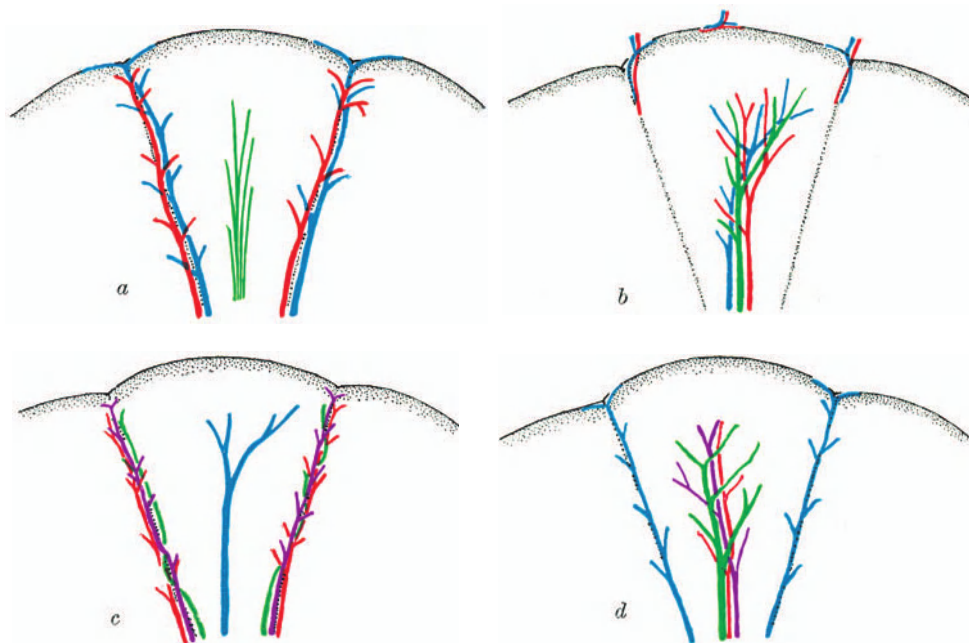


Abb. 625. Schema der Verteilung der zu- und abführenden Bahnen im Läppchen. *a* Niere, *b* Speicheldrüse, *c* Leber, *d* Lunge; grün: epithelialer Ausführungsgang; violett: zuführendes spezifisches Blutgefäß; rot: Arterie, blau: Vene. [Aus *Z. Zellforsch* 10 (1930).]

einander durch ein besonderes Gewebe zusammenhängen, die einzelnen Lebervenen nicht; um von einer Lebervene durch das Parenchym zur nächsten zu gelangen, muß man eine Zone, die zur Pfortader gehört, durchdringen. Bei manchen Tieren sind diese Zonen durch starke Bindegewebsbildung besonders hervorgehoben (Schwein). (Abb. 627 u. 628.)

**262. Parenchym- und Gallengangsystem.** Das Gewebe der Läppchen, des von den Kapillarsinus durchflochtenen Netzes der Leberzellen, ist das Parenchym, die eigentliche Funktionsstätte der Leber, wo unter ständigem Austausch zwischen dem Blut der Sinus und dem Protoplasma der Leberzellen die unendliche Fülle der lebendigen Leistungen der Leber vollbracht wird.

Die Leberzelle ist eine typische Drüsenzelle mit in der Mitte gelegenen runden Kern, oft auch zwei, selten drei Kernen (vgl. die Magenbelegzellen S. 502). Plastosomen sind nachweisbar; meist enthalten sie Pigment in Form gelblicher Körnchen. An Betriebsstoffen werden Fett, Glykogen und Eiweiß gespeichert, alle drei Körper in Form von Granulis oder Klümpchen am fixierten Objekt nachweisbar, die bei Mangel an den Muttersubstanzen in der Nahrung schwinden, bei erneutem Angebot sich wieder bilden (siehe Literatur: Handbuch der Physiologie, Spezialarbeiten). Dabei wird das Fett vorzugsweise in der Peripherie, das Glykogen im Zentrum der Läppchen abgelagert. Die Formen, in der diese Substanzen in den Präparaten erscheinen, sind wohl meist Kunstprodukte. In den lebenden

Zellen befinden sich das Glykogen und das Eiweiß als Körnchen in gequollener kolloidaler Substanz, das Fett in feineren und größeren Tröpfchen.

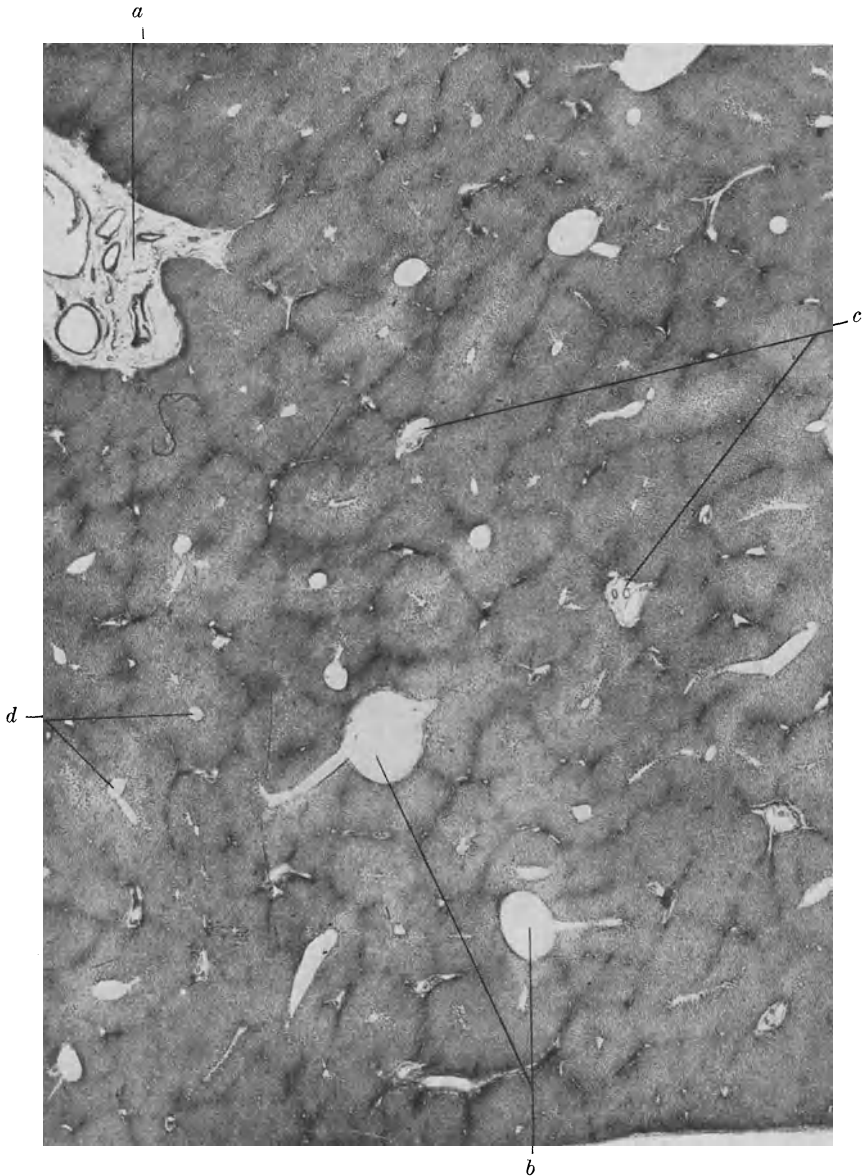


Abb. 626. Leber vom Menschen, Durchspülung von Arterie und Vena cava inferior. Der Hingerichtete (S) hatte ein weit offenes Foramen ovale; so wurde bei der Injektion von den Karotiden aus auch das Venensystem gefüllt. Häm. P. phot.  $20\times$ . *a* Glissonsche Kapsel, *b* Vena hepaticae, *c* Pfortadergruppen, *d* Venae centrales. Aus *Z. Zellforsch* **10** (1930).

Am Durchschnitt eines Leberläppchens erscheinen die Zellen zu verzweigten und anastomosierenden Balken aneinandergesetzt, die bei jeder Schnittrichtung



durch das Läppchen annähernd gleich aussehen. Man macht sich von der Anordnung der Zellen daher die beste Vorstellung, „wenn man sich das Läppchen als eine zusammenhängende Masse von Zellen denkt, in welcher ein dichtes Netz von Blutgefäßen ausgegraben ist“ (v. Ebner 1902). Diese klassische



Abb. 627. Leber, Schwein, 2 Läppchen. Häm. Eos. P. phot.  $50\times$ . *a* Vena centralis, *b* Kapsel des Läppchens, *c* Pfortader und Gallengang, *d* Verunreinigung (Baumwollfaden).

Schilderung ist das, was wir als den typischen endokrinen Bau bezeichnet haben, bei dem 100% der Gefäßwand an 100% der Zellaußenflächen grenzen.

Die Leberzellen bilden also ein Schwammgerüst, wie wir es schon von so vielen Gebilden des Körpers kennen gelernt haben; wir werden es als Zellnetz bezeichnen, die Maschen der Gefäße als Gefäßnetz, und hinzu kommt nun noch ein drittes Netz, das der Gallenkapillaren. Es ist in das Zellnetz eingebettet. Jede Leberzelle ist an ihren nicht an Gefäße grenzenden Flächen mit einer Rinne versehen, die mit einer gleichen Rinne der angrenzenden Zelle



eine zwischenzellige Sekretkapillare bildet, in die das äußere Sekret der Leber, die Galle, abgesondert wird. Diese Kapillaren bilden Netze um einzelne Zellen herum, um Gruppen von Zellen, wobei diese geschlossene Klumpen oder von Maschen des Gefäßnetzes durchbohrt sein können (zytozonale, vazozone

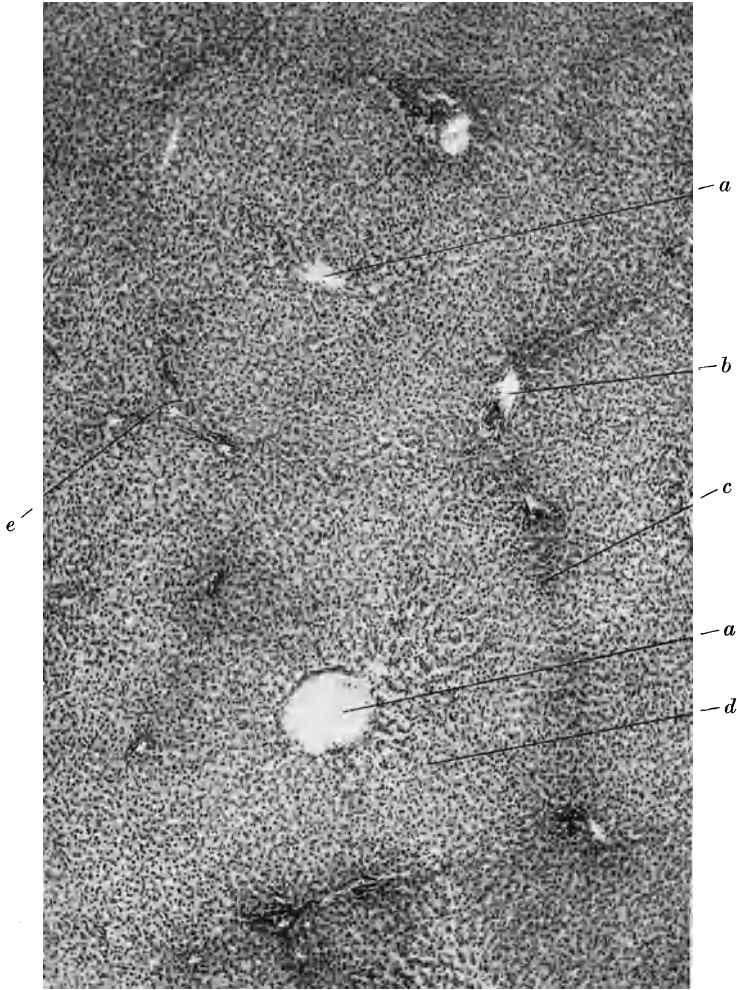


Abb. 628. Leber (S), 2 Läppchen, Häm. P. phot. 50 $\times$ . *a* Vena centralis, *b* Pfortader, *c* Gefäßscheide, *d* Läppchenparenchym, *e* Gallengang.

Ringe, Braus) (Abb. 629 u. 630). An die Zellgrenzflächen, die senkrecht zur Gefäßwand verlaufen, werden Seitensprossen dieser Ringe getrieben. Ob dieses Hohlraumssystem in voller Ausdehnung jederzeit vorhanden ist, ist nicht ganz sicher. Bei Fröschen in Winterruhe sollen Gallenkapillaren fehlen. Das braucht aber für Säugetiere, deren Leber dauernd in Funktion ist, nicht zu gelten. Nach Injektions- und Imprägnationspräparaten scheint es vielmehr, als ob das mögliche Maximum an Kapillaren, nämlich an allen Zellgrenzen, tatsächlich vorhanden ist.

So ist das ganze Läppchen von einem Gallenkapillarnetz durchzogen, das aber an den Läppchengrenzen mit dem Netz benachbarter Läppchen in Verbindung steht.

An den Läppchengrenzen, sowohl an den bindegewebig umhüllten Pfortaderpfeilern wie auch an den Gefäßscheidern (s. unten), verbinden sich die Leberbalken mit den Gallengängen, und die Gallenkapillare geht in die Lichtung eines Gallenganges über.

Die Gallengänge sind epitheliale Schläuche, mit einschichtigem kubischen Epithel, dessen runde Kerne sehr dicht stehen, so daß die Kernreihe des Gallen-

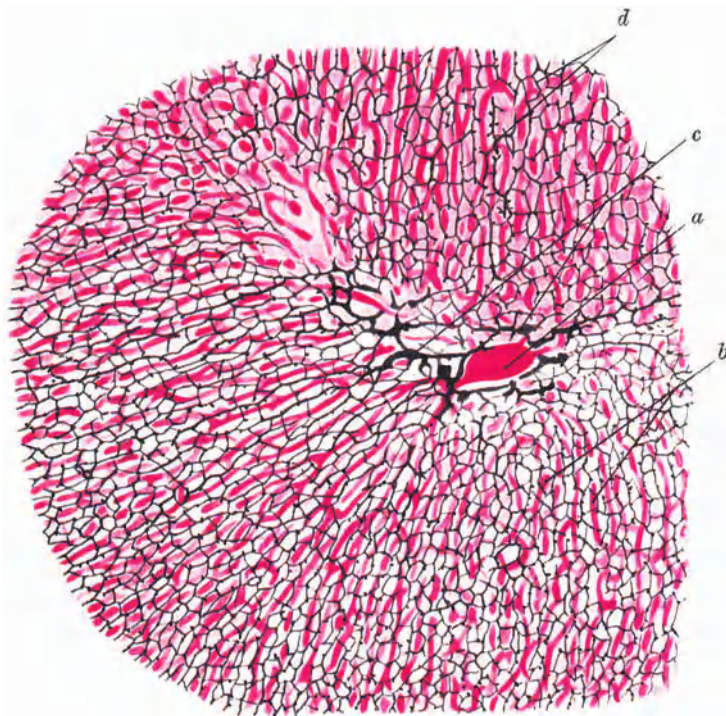


Abb. 629. Leber wahrscheinlich Kaninchen; Rasiermesserschnitt aus der Sammlung Würzburg. Injektion der Pfortader (rot) und der Gallengänge (schwarz). Freytag gez. 150 $\times$ . *a* Pfortader, *b* Parenchym-Blutkapillaren, *c* Gallengänge, *d* Parenchym-Gallenkapillaren.

ganges im Schnittbild wie eine kleine Perlschnur aussieht. Die kleinsten Gallengänge bilden ein Netzwerk (Abb. 629), begleiten die Pfortader und werden gegen den Hilus zu immer weiter, die Anastomosen verschwinden immer mehr, ohne daß aber das Epithel sich zunächst änderte. Weiterhin, bei den großen, wird das Epithel zylindrisch, eine besondere bindegewebige Hülle wird nachweisbar, schließlich sammeln sie sich am Hilus zu den Ductus hepatici.

**263. Das Gefäßsystem der Leber.** Die feineren Verzweigungssysteme des abführenden (Vena hepatica) und des zuführenden (Vena portae) Gefäßbaumes laufen einander annähernd parallel, nur die letzten Stücke verhalten sich entsprechend ihrem verschiedenen Ein- und Austritt aus der Leber verschieden. Dabei ist die Verzweigung der Pfortader etwas schneller und reichlicher, da ein Pfortaderast gewöhnlich 3, seltener 4 Läppchen versorgt, auf jedes Läppchen

aber mindestens 5 Pfortaderäste kommen. Man studiere die Abb. 626, die diese Verhältnisse sehr gut zeigt.

Bei der Vena hepatica bezeichnen wir alle Verzweigungen, die in keine kapillaren Sinus des Parenchyms einmünden, als Venae hepaticae. In diese münden Äste, die entweder nur aus einem Läppchen kommen, Zentralvenen, oder die sowohl in kapillare Sinus wie Zentralvenen einmünden; diese nennen wir mit Pfuhl Schaltvenen. Die kleinsten Venen, die Zentral- und Schaltvenen

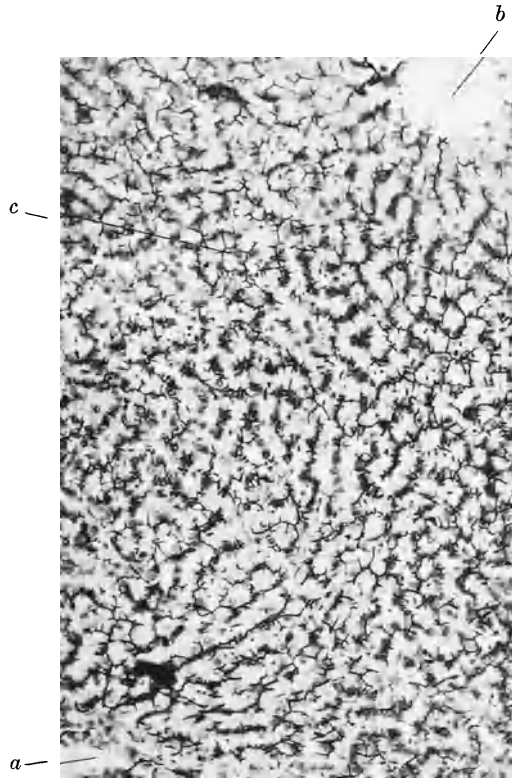


Abb. 630. Leber, Ratte; Imprägnation der Gallenkapillaren mit chromsaurem Silber nach der Golgi-Methode. P. phot. 117 $\times$ . *a* Pfortader, *b* Vena centralis, *c* Gallenkapillarringe um Gefäße.

in sich aufnehmen, aber keine kapillaren Sinus kann man Sammelvenen nennen, doch ist dieser Name nicht unbedingt nötig. Weitere Regeln lassen sich nicht geben, da jedes Läppchen und jede Läppchengruppe ihre Besonderheit hat, vor allem deshalb, weil in der Gefäßverzweigung dasselbe System großer und kleiner Äste durchgeführt ist, das wir z. B. bei den Ausführungsgängen der Drüse fanden, und das den ganzen Raum des Organs mit Parenchym erfüllt und so ein Maximum an spezifisch arbeitendem Gewebe herstellt (siehe Vergleich mit dem Blattmosaik S. 145).

Die Wand der Lebervenen besteht nur aus Bindegewebe, ohne jede Muskulatur (Abb. 631). Sie sind fest in das Lebergewebe eingespannt und klaffen beständig. Die kleinsten Ästchen der Venae centrales zeigen nur hier und da einige kollagene Bündel (Abb. 632), in den Schaltvenen werden sie dichter, feine

elastische Netze stellen sich ein, in den Sammel- und größeren Venen schließen sie sich zu einer vollständigen, mit zarten elastischen Netzen durchzogenen Bindegewebswand, der innen das Endothel aufliegt. Auch die stärksten Leber-

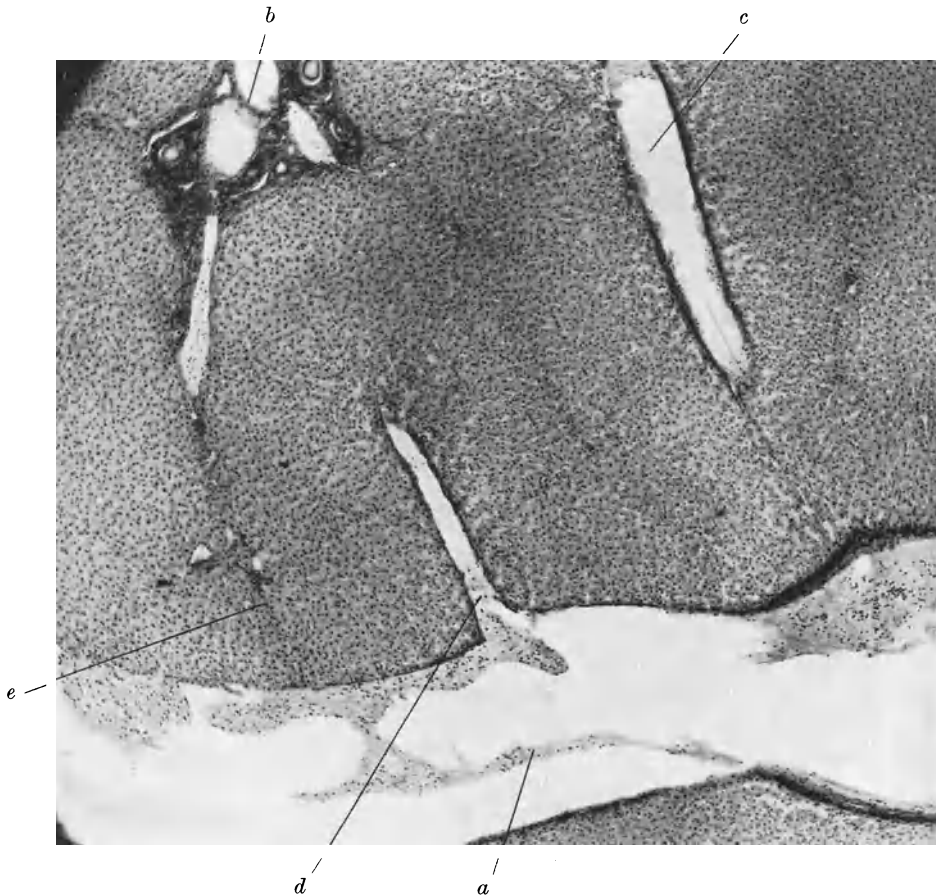


Abb. 631. Leber (S); Einmündung einer Zentral- (oder Schalt-) Vene in eine größere Vena hepatica; Häm. van Gieson; P. phot. 50×. *a* Vena hepatica, *b* Pfortadergruppe, *c* kleinere Vena hepatica, *d* Vena centralis; rundherum das bienenkorbformige Lappchen, auf der Zentralvene wie auf einem, an der Vena hepatica sitzenden Dorn aufgespießt, *d* Pfuhsche Gefäßscheide.

venen besitzen eine dünne Wand, ohne Muskulatur und mit zartem elastischen Gewebe.

Das Blut fließt den Lappchen von der Peripherie zu, die Äste der Pfortadern stehen nicht radiär, sondern tangential und folgen den Lappchengrenzen (Abb. 633). Sie verzweigen sich sehr schnell und bilden ein Netz von kapillaren Bluträumen, die das Lappchen wie eine Scheide umfassen — Gefäßscheide (Pfuhl). Von ihr aus werden die kapillaren Sinus gespeist (Abb. 632).

Die Pfortaderäste liegen mit den Gallengängen und Arterien zusammen in bindegewebserfüllten, zwickelartigen Räumen, die mit der bindegewebigen Kapsel an der Leberpforte zusammenhängen und auch „Glissonsche Kapsel“ genannt werden (Abb. 634). Sie steigen pfeilerartig am Rande der Lappchen

in die Höhe, wobei alles zusammen immer feiner wird, die Pfortader sowohl wie die Gallengänge, die Arterie und der ganze bindegewebserfüllte Raum (Abb. 636). In die Gefäßscheide hinein werden in Begleitung der Gefäße feine Bindegewebssepten geschickt, die sich aber beim Menschen und den meisten Säugetieren sehr schnell verlieren. Der eigentümliche Bau der Schweineleber kommt dadurch zustande, daß die ganze Gefäßscheide des Läppchens, die an

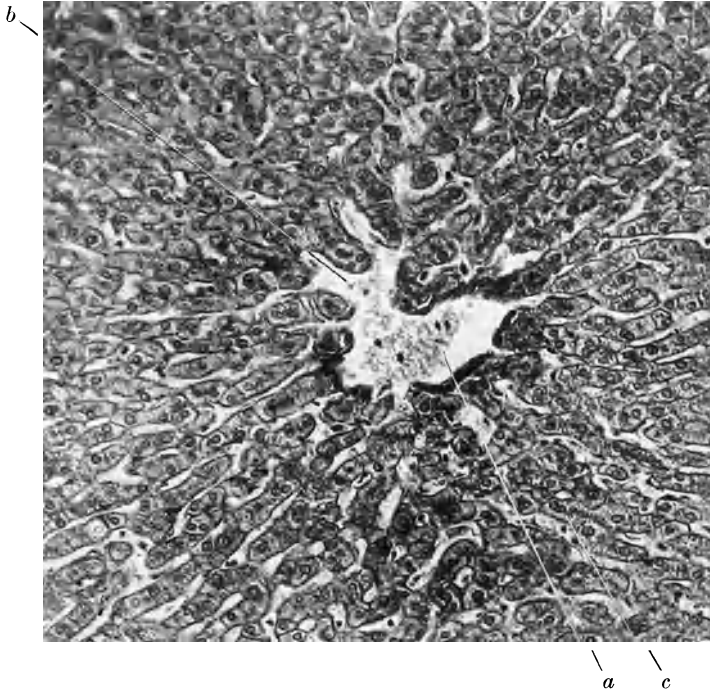


Abb. 632. Leber (V). Querschnitt durch die Läppchenmitte mit Vena centralis. Gallen-Anilinblau; Wetzelspr. P. phot. 170 $\times$ . *a* Vena centralis, *b* Einmündung des kapillaren Sinus, *c* Zellbalken, der Strich zeigt auf eine zweikernige Zelle.

und für sich mit der der übrigen Säuger und des Menschen übereinstimmt, in derbes Bindegewebe eingepackt ist.

Die Pfortaderäste endigen im Innern einer Läppchengruppe und lösen sich in radiär von ihnen ausgehende Sinuskapillaren auf (Knotenpunkte „nodal points“ von Mall).

Die Arteria hepatica bietet in ihrem Verhalten noch manches Rätselhafte. Sie ist, verglichen mit den Arterien anderer Organe, für die große Leber unverhältnismäßig klein, und die O<sub>2</sub>-Versorgung der Leber ist auf jeden Fall außerordentlich gering. Hinzu kommt, daß die Leberarterie einen großen Teil ihres Blutes in Ästen der Glissonschen Kapsel verliert, die vor allem die Gallengänge versorgen und hier dichte Netze bilden, auch an Lymphorgane, Nerven und die Gefäßwände Äste abgibt. Was übrig bleibt, endet wohl sicher in den kapillaren Sinus (Abb. 637). Jedoch ist dies sehr wenig, und die Hauptmenge des arteriellen Blutes verschwindet in den Kapillarnetzen der Glissonschen Scheide. Die letzteren sammeln sich zu kleinen Venen, die in die Pfortader münden, so daß das durch die Arterie zugeführte Blut schließlich doch voll-

ständig in die kapillaren Sinus des Parenchyms gelangt — aber ohne seinen Sauerstoff.

Nach Löffler enden alle Äste der Arteria hepatica in der Glissonschen Kapsel. Ist dies richtig so, wäre das Leberparenchym ein vollständig anaerob lebendes Organ, und

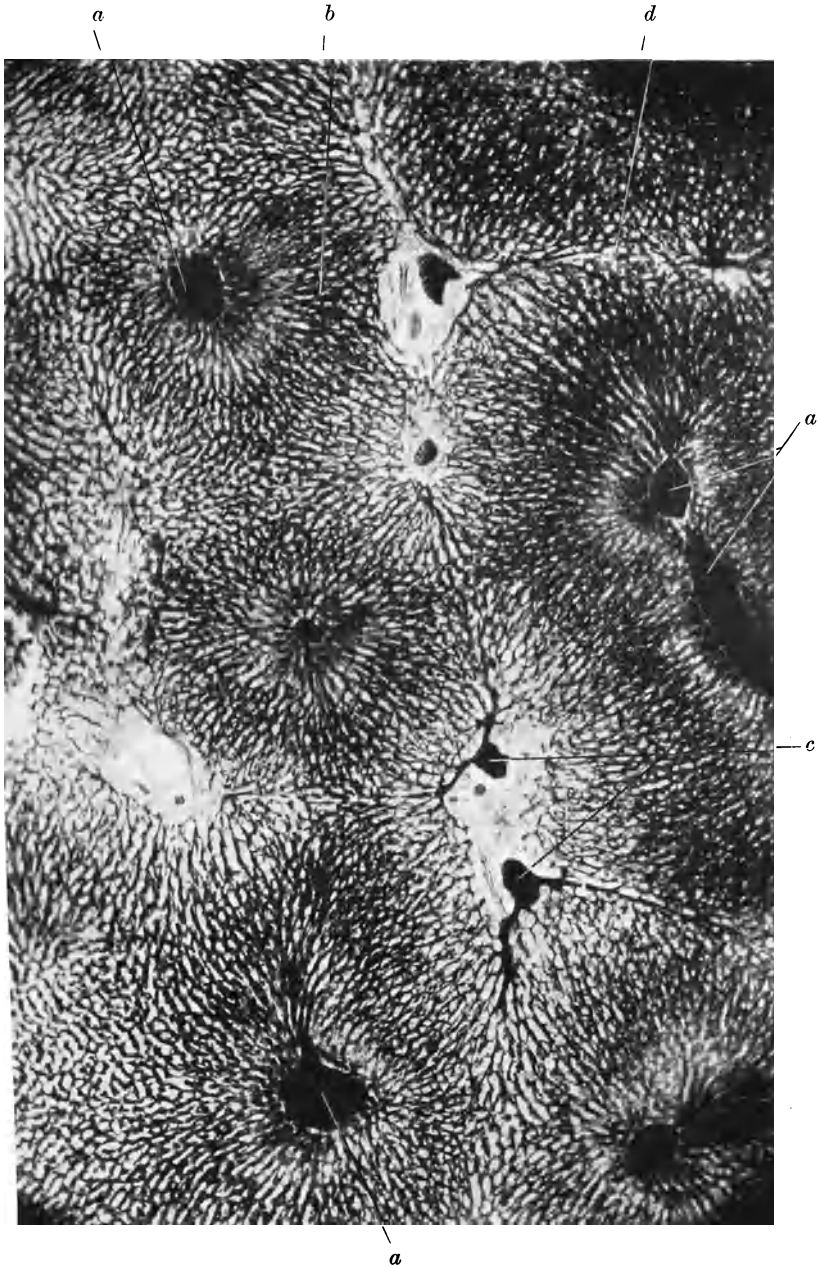


Abb. 633. Leber; Kaninchen vollständige Injektion der Gefäße; alter Rasiermesserschnitt Würzburg. P. phot. 50×. *a* Vena centralis, *b* kapillare Sinus des Parenchyms, *c* Pfortader, *d* Pfuhsche Gefäßscheide.



die Vernichtung der Leber durch Unterbindung der Arteria hepatica wäre dann durch das Zugrundegehen der von der Arterie abhängigen Gallenwege hervorgerufen. Zu den Quellgebieten der Pfortader gehört somit neben den bekannten Organen, dem Hilus und dem Ligamentum hepatoduodenale, auch die ganze Glissonsche Kapsel.

**264. Die Lymphgefäße der Leber.** Die Lymphgefäße der Leber entspringen in der Glissonschen Kapsel, sie begleiten die Pfortader. Hier sieht man sie als ziemlich weite, nur mit einer Endothelwand versehene Räume (Lymphplasmagerinnsel, ohne rote Blutkörperchen). Sie münden dann in die Lymphknoten des Leberhilus und die am Pankreaskopf ein. (Über die sog. Lymphscheiden der kapillaren Sinus s. S. 543.)

Ob in den großen Teilen der inneren Glissonschen Kapsel regelmäßig Lymphknötchen vorkommen, scheint mir nicht ganz sicher. Man müßte pathologische Veränderungen

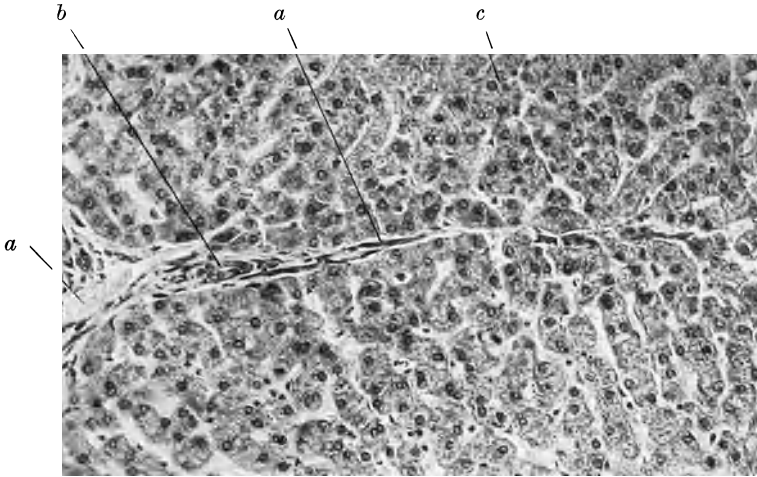


Abb. 634. Leber (S). Giemsa-färbung; Pfuhsche Gefäßscheide. P. phot. 170 $\times$ .  
a Pfortaderäste, b Gallengang, d Parenchym des Lämpchens.

ausschließen. Die Lymphzellanhäufungen in den feinen Teilen der Kapsel und im Parenchym sind wohl immer krankhafte Veränderungen<sup>1)</sup>.

**265. Die Nerven der Leber.** In Begleitung der Pfortader treten auch Nerven in die Leber ein. In den großen Balken der Glissonschen Kapsel (Abb. 633) findet man dann Nervenstränge, auch kleine Ganglien. Die Nerven verteilen sich mit den Ästen der Pfortader; ihre letzten Enden (terminale Netze) findet man im Parenchym. Hier treten sie zu den Leberzellen in Beziehung, aber auch zur Wand der Sinus (Abb. 638).

**266. Der feinere Bau der kapillaren Sinus des Parenchyms und die Kupferschen Sternzellen.** Der Ort der Leberfunktion ist das Parenchym. Im Stoffverkehr zwischen Blut und Leberzelle vollziehen sich alle die zahlreichen Umsetzungen, die die Leber zu einem der wichtigsten Organe des intermediären Stoffwechsels machen. Zwischen diesen beiden Hauptbeteiligten schiebt sich aber noch ein lebendiges System ein, die Wand der kapillaren Sinus, und deren feineres Gefüge gehört zu den umstrittenen Dingen in der Histologie.

<sup>1)</sup> Bei einem Untersuchten, anscheinend leidlich gesunden Hingerichteten, bei dem sich zahlreiche solche Lymphhäufungen und auch Noduli in den großen Bindegewebsräumen fanden, lag an einer Stelle im Lebergewebe ein Tuberkel (eine Lunge war mit der Pleura verwachsen). Ohne diesen Befund würde man geneigt sein, das lymphatische Gewebe in dieser Leber für normal zu halten.

Zunächst lassen sich am Endothel der Sinus mit den üblichen Versilberungsmethoden keine Zellgrenzen darstellen, so daß man dieses Endothel als Plasmodium aufzufassen pflegt. Zu ihm gehören die Kupfferschen Sternzellen, die S. 377 besprochen wurden.

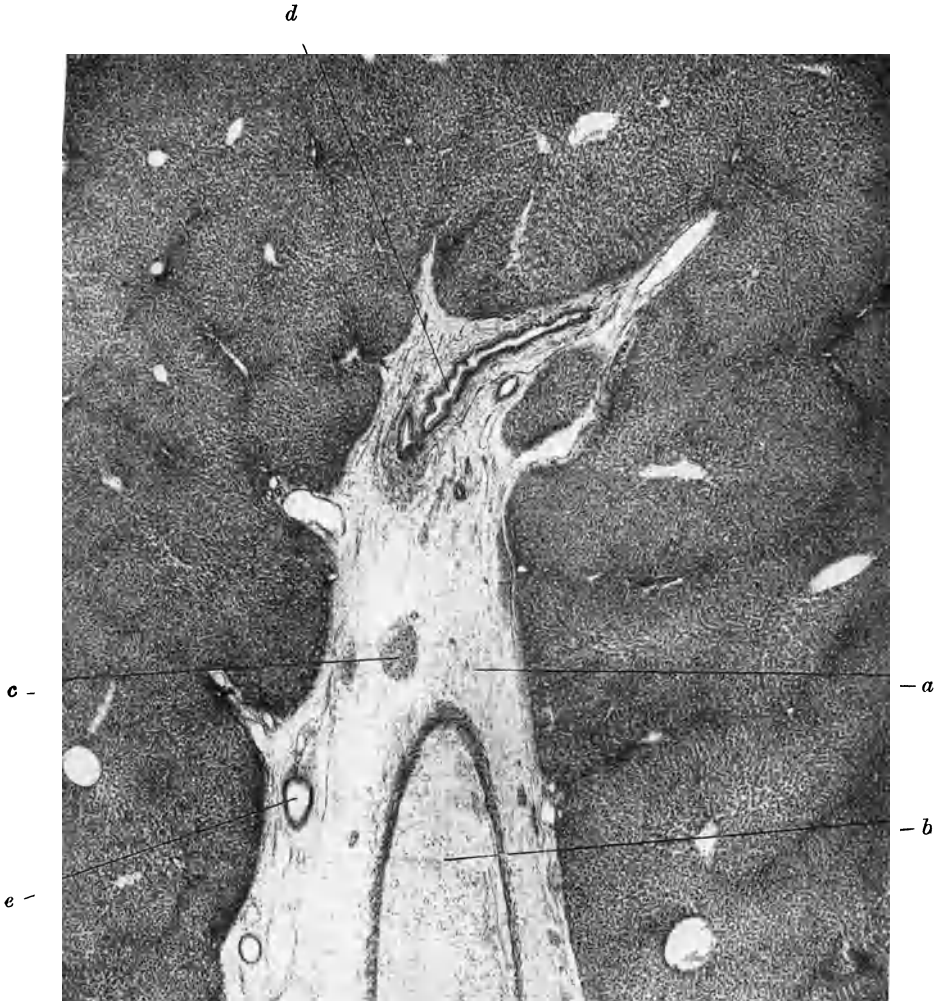


Abb. 635. Leber (S); Glissonsche Kapsel und Läppchengrenzen; Häm. P. phot. 30 $\times$ .  
*a* Bindegewebe der Glissonschen Kapsel, *b* Pfortader, *c* Nerv, *d* Gallengang, *e* Arteria hepatica.

Auf S. 377 wurde die Ansicht von K. W. Zimmermann vorgetragen, wonach es sich um Endozyten, der Endothelwand von innen aufliegende Zellen handle. Diese Ansicht ist bestritten worden, es handle sich bei den scheinbar durch das Sinuslumen gespannten Zellen um Täuschungen, hervorgerufen durch Flachschnitte von Verzweigungsstellen, die Kupfferschen Zellen seien lediglich Verdickungen der Endothelwand. Bei diesem Problem ist folgendes nicht beachtet worden: Wie Evans und seine Mitarbeiter nachgewiesen haben, lösen sich die phagozytierenden Endothelien der betreffenden Organe ab (siehe S. 378) und gehen als freie Makrophagen (Endothelphagozyten, Histiozyten) auf die Wanderschaft. Es können also die verschiedensten Bilder auf die verschiedenste Weise



zustande kommen. Einmal durch Ablösen der phagozytierenden Endothelbezirke aus dem Verbands des Plasmodiums. Dann ist aber auch möglich, daß sich unter den Endozyten zum Teil eingeschwemmte Endothelphagozyten aus der Milz befinden. Die Milzvene führt dauernd sehr erhebliche Mengen sehr großer Makrophagen und sie geraten zunächst einmal alle in die Leber. Daß die durch die untere Hohlvene ins Herz mitgeführten großen Makrophagen in der Lunge stecken bleiben, ist bekannt, wie viele schon in der Leber stecken bleiben, ist unausgemacht, denn die kapillaren Sinus der Leber sind keineswegs leichter passierbar als die der Lunge. Auch hier scheint es zuweilen, als ob die Beschreiber histologischer Präparate die vorliegenden Bilder für starre Zustände hielten, die in den drei oder

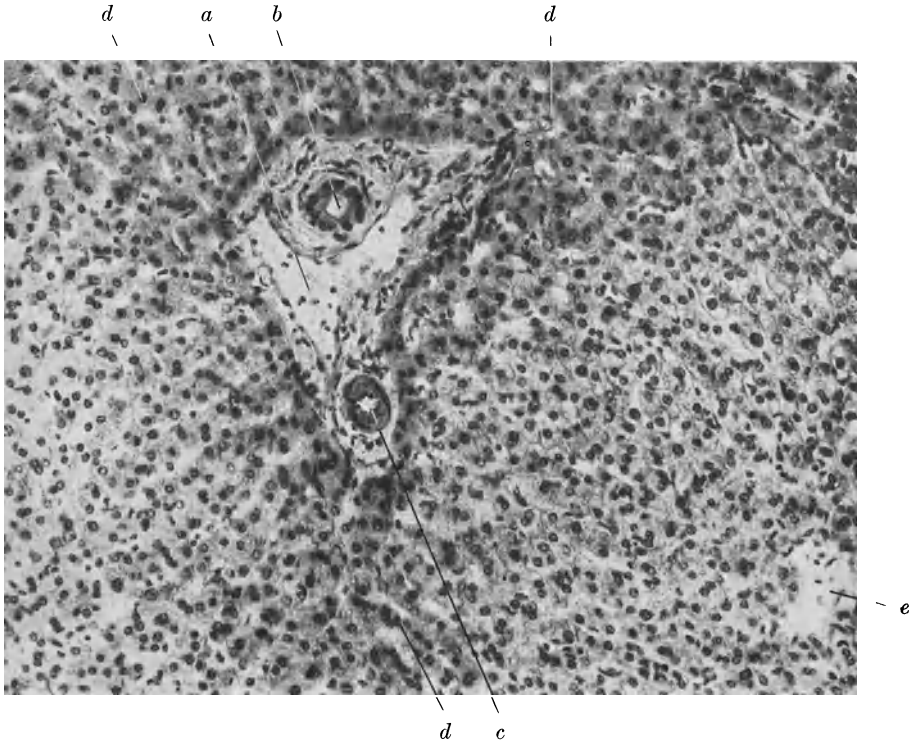


Abb. 636. Leber (S); Pfortadergruppe; Häm. P. phot. 170 $\times$ . *a* Pfortader, *b* Gallengang, *c* Arterie, *d* Pfortalsche Gefäßscheide, *e* Zentralvene.

vier Jahrzehnten, die das Individuum gelebt hatte, sich gleich geblieben wären, wie ein Gipsmodell. Tatsächlich sind alle protoplasmatischen Gebilde des Körpers ständig in Bewegung, und es sind keineswegs nur „pathologische“ Vorgänge, die das Protoplasma in Leben und Bewegung zeigen. Jedenfalls kann die Frage der „Endozyten“ von den wandernden Makrophagen der Leber und vor allem der Milz nicht getrennt werden.

Gewöhnlich findet man die Beschreibung, als sei der kapillare Blutsinus der Leber von einem „Lymphraum“ umgeben. Zunächst ist es gänzlich unzulässig, beliebige Spalten des Gewebes Lymphräume zu nennen und jede Flüssigkeit, oder richtiger jedes kolloidale System unbekannter Konsistenz als Lymphe zu bezeichnen, denn dieses ist der Name für den Inhalt der Lymphgefäße, wie Blut für den der Blutgefäße. Sonst ist eine Definition der Grundsubstanz des Bindegewebes überhaupt nicht möglich.

Jedenfalls sieht man an gut konservierten Lebern von solchen Lymphspalten überhaupt nichts und das Endothel liegt den Leberzellen völlig glatt an. Nur wo die Leberzellen stärkere Zerstörung und Zerfall zeigen, erscheinen unregelmäßige Spalten, die aber sicher Kunstprodukte sind. Von einem ständig

geöffneten Raumsystem um die Blutsinus herum, als einer ständigen Einrichtung, kann also nicht die Rede sein, und man kann höchstens von einer Spalte ultramikroskopischer Größenordnung reden, wie sie zwischen zwei trennbaren, einander berührenden Protoplasmaschichten vorhanden sein mag und woraus sich durch irgendwelche Vorgänge flüssigkeitsgefüllte Spalten entwickeln können. Hin und wieder schieben sich zwischen Leberzellen und Kapillarwand Perizyten (s. S. 291) ein, die denen anderer Kapillaren des Körpers gleichen.

Auch den Gitterfasern der Leber (S. 168) muß man wohl mit Skepsis begegnen. Solche Gitterfasern kann man überall nachweisen, wo man durch Fixierungsmittel kolloidale Eiweißsysteme niedergeschlagen hat, in allen Geweben, am schönsten in Ausstrichen von Schleim der oberen Luftwege (Huzella). Was aber diesen fadenförmigen Niederschlägen kolloidalen Silbers, an deren Stelle man am lebensfrischen Objekt gar nichts nachweisen kann, im Leben entspricht, ob Spalträume, ob feinste Saftbahnen (Huzella), ob Verdichtungen im kolloidalen System, die dann wohl ephemere Gebilde sind, ist gänzlich unausgemacht. Irgendeine „Fibrille“ mechanischer Wirkung ist es jedenfalls nicht.

Bindegewebefasern kommen im Parenchym nur in unmittelbarer Nähe der Zentralvene vor.

**267. Die Gallenblase und die großen Gallenwege.** Das niedrige kubische Epithel der feineren



Abb. 637. Endigung der Leberarterie in Begleitung der Pfortader. Ausdehnung der Kapillarinjektion; von der Arterie aus injiziert. Die Pfortader ist durch grobe Injektionsmassen blockiert. (Nach Mall 1906.)

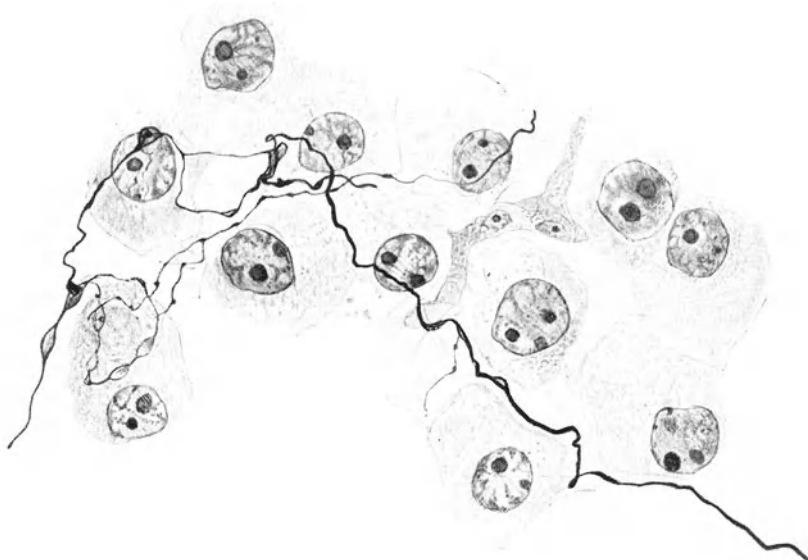


Abb. 638. Nervenfasernetz zwischen den Leberzellen; Mensch; Versilberung nach Bielschowsky. (Nach Riegele aus Stöhr 1929.)

Gallengänge (Abb. 636) wird in den größeren zu einem hohen zylindrischen (Abb. 635). Dieses einschichtige Epithel überzieht auch die Schleimhaut der Ductus hepatici, des Ductus cysticus und choledochus und die der Gallenblase. Ein bindegewebiges — nicht lymphoides — Stratum proprium ist vorhanden, darunter eine Muskelschicht (Abb. 639); die reiche Gliederung des

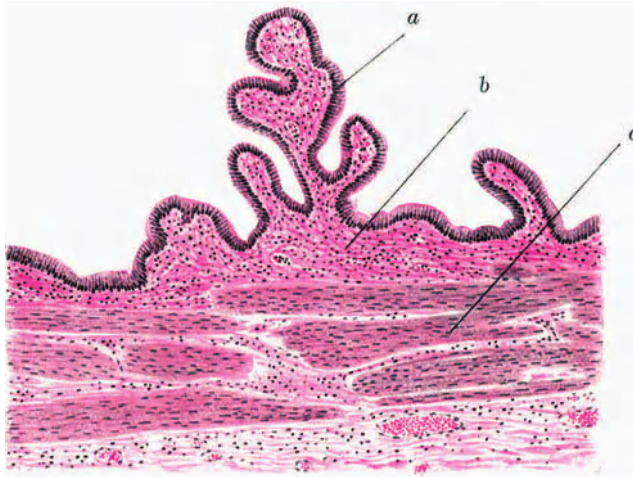


Abb. 639. Gallenblase; Mensch. Häm. Eos. Freytag gez. *a* Epithel, *b* Stratum proprium, *c* Muskulatur.

Darmes fehlt, vor allem auch die Verschiebeschicht zwischen Schleimhaut und Muskulatur, so daß alle Teile fest zusammenhängen. An den Falten und Klappen nimmt die Muskulatur nicht mit teil. Im Ductus choledochus kommen tubulöse Drüsen vor, die neben dem Zylinderepithel der freien Lichtung auch besondere Drüsenzellen führen.

## Die Atmungsorgane.

### Luftwege.

**268. Allgemeine Charakteristik der Luftwege.** Auch die Luftwege sind wie der Darm von Schleimhaut ausgekleidete Hohlorgane. Im Gegensatz zu diesem klappt ihre Lichtung ständig und ebenso fehlt ihnen die peristaltische Bewegung und damit eine besondere Muskelschicht, wenn auch sonst Muskulatur in der Schleimhaut genug vorkommt. Es handelt sich um Wandungen aus Hartgewebe (Knochen, Knorpeln, ausgespanntem Bandgewebe) und einer Schleimhaut, die diesen Teilen fast unverschieblich aufsitzt. Ferner fehlt dem System die Gegenöffnung. Durch den Darm wandert die Nahrung in einer Richtung hindurch, die Luft strömt in den Luftwegen hin und her. Das ist aber nur für das Gas, nicht für den regelmäßig miteingeführten Staub möglich. Zur Entfernung dieser Staubmassen dient ein durch Flimmerbewegung unterhaltener Sekretstrom, eine Schleimmembran, die ständig von innen nach außen bewegt wird und so die kleinen Fremdkörper automatisch herausschafft. Größere Fremdkörper werden durch einen Reflexmechanismus entfernt (Husten, Niesen). Wir teilen die Luftwege ein in die Nase, den Schlund, den Kehlkopf, die Luftröhre mit den großen Bronchen.

**269. Die Schleimhaut der Luftwege.** Die Schleimhaut besitzt ein flimmerndes Zylinderepithel mit Becherzellen. Es ist mehrreihig bis hinab zu den kleinen Bronchen, wo es einreihig wird. Nur an einigen Stellen findet sich ein dem Mundhöhlenepithel gleichendes Plattenepithel.

Die Flimmerhaare sind von einem Schleimüberzug bedeckt, der durch den Flimmerstrom ständig gegen die Eingänge, den Kehlkopf, den Naseneingang hin bewegt wird. Er wird geliefert teils von einzelligen Drüsen des Epithels, den Becherzellen, teils von den tubulo-alveolären Drüsen, die im Stratum proprium, aber auch in entfernteren Schichten liegen.

Diese Drüsen besitzen einen ein- und zweireihig epithelialen Ausführungsgang und ein mehr oder weniger verzweigtes Gangsystem. Ihre Form richtet sich durchaus nach dem zur Verfügung stehenden Platz (Abb. 644, 647, 654). Die Hauptmenge jeder Drüse besteht aus serösen Tubulis, denen ein mehr oder weniger weit gegen das Ende reichendes muköses Stück vorgeschaltet ist. Oft bleiben von den serösen Teilen nur Halbmonde übrig, in anderen Fällen sieht man größere rein seröse Anteile. Diese Drüsen sind für den ganzen Luftweg von der Nase bis zu den Bronchen gleichartig.

Das Stratum proprium ist faseriges Bindegewebe, lymphatische Organe sind spärlich; lymphoepitheliale Organe sind zuweilen an den Drüsenausführungsgängen entwickelt (vgl. Speiseröhre). Zur Schleimhaut gehört vom Kehlkopf abwärts auch glatte Muskulatur und reichlich elastisches Gewebe (s. Luftröhre, Bronchen). Danach kann man zwei Abschnitte des Luftweges unterscheiden, den starren Teil, nämlich die Nasenhöhle und den Nasenrachenraum, mit auf der starren Unterlage unverschieblicher Schleimhaut, und dem halbstarren Teil mit im ganzen beschränkt formbaren Wänden und auf diesen etwas verschieblicher Schleimhaut. Zu einer wirklichen Selbständigkeit der Mukosa durch eine Submukosa nach Art der des Darmes kommt es allerdings nicht (S. 412).

**270. Nasenhöhle.** In der äußeren Nase liegt der Naseneingang. Dessen Wände sind im ganzen beweglich, beim Menschen bekanntlich sehr viel weniger, als bei den meisten Tieren, die z. B. verschließbare Nasenlöcher haben. Der Naseneingang reicht bis zur knöchernen Apertura piriformis. Die Grenze der Beweglichkeit der äußeren Nase und der Beginn der eigentlichen Nasenschleimhaut fallen ungefähr zusammen. Die bewegliche äußere Nase (Abb. 640), d. h. im wesentlichen die Nasenflügel — vom Septum ist nur der vordere knorpelfreie Hautteil stärker beweglich — besteht aus Hyalinknorpelstücken, die im Vergleich mit denen des Kehlkopfes und der Luftröhre, auch denen der knorpeligen Nasenscheidewand bemerkenswert weich und formbar sind. Im Vergleich zu jenen anderen Knorpeln, überwiegt das Perichondrium und die subperichondralen Schichten, zwischen denen die Knorpelkugeln (Chondrone) nur mehr oder weniger gehäufte, voneinander getrennte Einzeldruckkörper bilden. Sie gleichen typischen steifen Hyalinknorpeln, aus denen man den größten Teil des eigentlichen mittleren Knorpels entfernt hat.

Neben diesen formbaren Knorpeln findet sich quergestreifte Muskulatur, die bekannten Anteile der mimischen Gesichtsmuskulatur (s. Lehrbücher der Anatomie), die sich in Bündeln durchflechten und sowohl in der Haut wie in der Schleimhaut endigen. So bildet der Nasenflügel gerade wie die Lippe oder die Wange eine mechanische Einheit.

Die Haut der äußeren Nase ist reich an sehr großen Talgdrüsen, zu denen nur sehr kleine Lanugohärchen gehören. Oft sind besonders gegen die Nasolabialfalte zu ihre Ausführungsgänge erweitert und enthalten Talgpfropfe (Mitesser, Komedonen). Die Haut schlägt sich in den Naseneingang hinein um und kleidet den Nasenvorhof (Vestibulum nasi) aus. In der Tiefe stecken

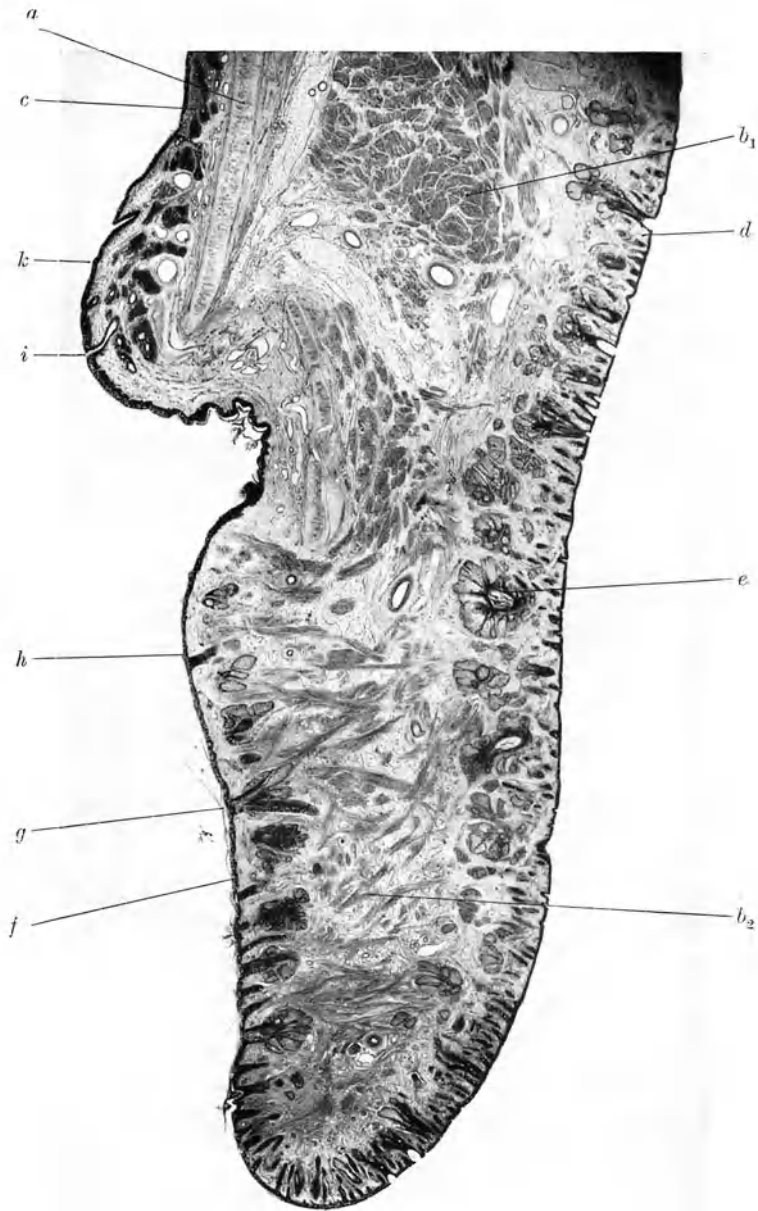


Abb. 640. Nasenflügel (V) senkrecht zum Naseneingang geschnitten. Alaunkarmin  $60 \mu$ . P. phot.  $6,75 \times$ . *a* Knorpel des Nasenflügels, *b* Muskulatur, *b*<sub>1</sub> quergetroffene Fasern des *Musc. nasalis*, *b*<sub>2</sub> gekreuzte Fasern im äußeren Flügel, *c* Schleimhaut, *d* Haut, *e* große Talgdrüse, *f* Haut des Vorhofes, *g* Haarbalg einer Vibrisse mit Talgdrüse, *h* Übergang des Hautepithels in weiches Plattenepithel, *i* Ausführungsgang einer seromukösen Drüse, die Drüsenkörper in der Schleimhaut mit weiten Ausführungsgängen; *k* Wechsel vom Platten- in Zylinderepithel (zunächst ohne Flimmerhaare); die großen Lichtungen sind Gefäßlichtungen, der Kopf wurde durchspült.

größere Haare (Vibrissae) und bilden eine Art Gitter vor dem Übergang zur Nasenhöhle. Auch hier sind die Talgdrüsen sehr groß.

Die Haut geht über in eine Schleimhaut, die zunächst ein weiches Plattenepithel mit dünner Hornschicht trägt. Sie gleicht durchaus der des Lippenrots

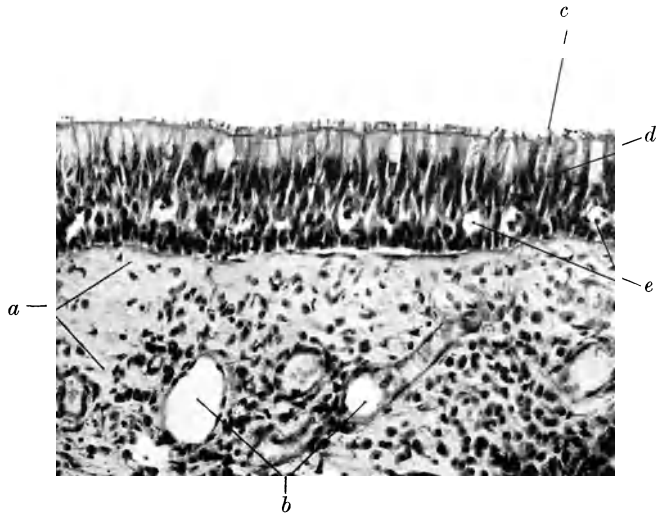


Abb. 641. Respiratorisches Epithel von einer mittleren Muschel (V); Häm. Eos. P. phot. 175×. *a* Stratum prop. der Schleimhaut, *b* Blutgefäße, *c* Flimmerhaare, *d* Epithel mit Becherzellen, *e* Hohlräume im Epithel, mit Wanderzellen.

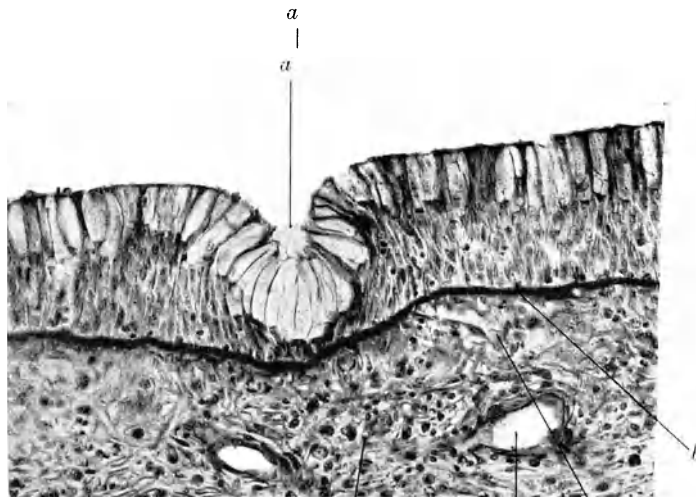


Abb. 642. Sc. 175×. *a* K

*e* Ansammlung von Lymphzellen.

, P. phot. eimhaut;

(S. 433). Schon im Bereich des Plattenepithels finden sich die oben genannten Drüsen. Noch weiter einwärts geht die obere Epithelzellenlage in kubische und Zylinderzellen über (wirklich geschichtetes Zylinderepithel), das dann dem typisch mehrreihigen respiratorischen Epithel der Luftwege Platz macht (Abb. 641).

Nach der Beschaffenheit der Schleimhaut teilt man die Nase ein (s. Lehrb. der Anatomie) in den Luftweg (Pars respiratoria) und in den Riechteil (Pars olfactoria). Der letztere ist das Geruchsorgan und wir behandeln dieses bei den Sinnesorganen. Es ist beim Menschen an Ausdehnung sehr gering, so daß der weitaus größte Teil der Nase zum Luftweg gehört. Wir beschäftigen uns hier mit dem letzteren, dem an Ausdehnung größten Raum der Nase.

In der Nase liegt die Schleimhaut der Wand besonders fest und unverschieblich auf, ihr Stratum proprium hängt fest mit dem Periost zusammen. Neben den oben beschriebenen

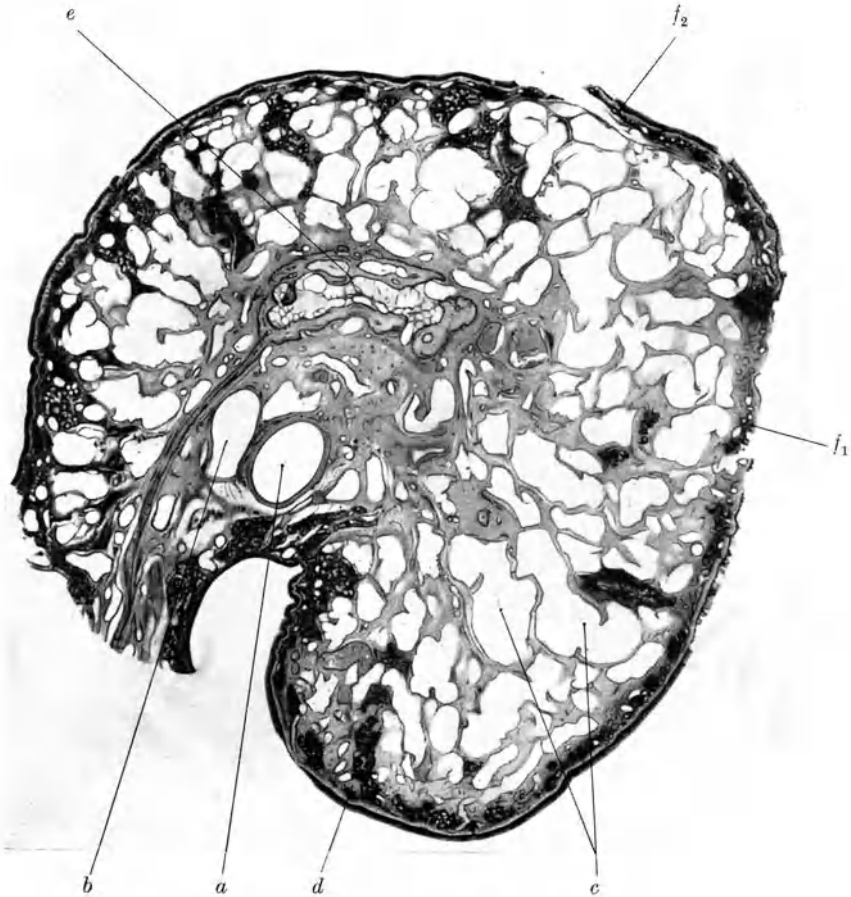


Abb. 643. Querschnitt durch die mittlere Muschel; (S). Alaunkarmin, P. phot. 10×. *a* Arterie, *b* Vene, *c* Venensinus, *d* Epithel, *e* Knochen, *f*<sub>1</sub>*f*<sub>2</sub> Verletzungen der Schleimhaut (beim Durchsägen des Kopfes).

Drüsen kommen Schleimkrypten vor, Anhäufungen von großen Becherzellen in Vertiefungen (Abb. 642). Mit den Ausführungsgängen haben diese Krypten nichts zu tun, obgleich sich auch in diesen zuweilen geschlossene Lagen von Becherzellen finden. Das Stratum proprium verdichtet sich unter dem Epithel zu einem besonders festen Faserfilz, der Basalmembran.

In den Nasenmuscheln schiebt sich zwischen die Schleimhaut und die dünne Knochengrundlage ein Schwellkörper (Abb. 643 u. 644). Es handelt sich um ein Netz weiter Venenräume. Überall in der Nasenschleimhaut (vgl. Zunge Abb. 514) liegt in der sog. Submukosa ein Venenplexus, aus dem die abführenden Venenstämme austreten. Dieser Plexus ist an den Muscheln und an einer kleinen Stelle des Septum (Septumdrüse der Rhinologen) besonders

entwickelt. Die Schwellkörper und ebenso die erwähnten Venenplexus werden gespeist durch die Kapillaren der Schleimhaut, nirgends unmittelbar durch Arterien. Es gelingt, sie durch die Kapillaren hindurch zu größter Ausdehnung aufzuspritzen, was auf eine Erschwerung des Ablaufes aus den Venenräumen hindeutet.

Die Wand des Sinus ist die einer dünnwandigen Vene mit dem Endothel, elastischen Netzen und Muskelzügen, die hier, wo es sich um ein System untereinander verbundener,

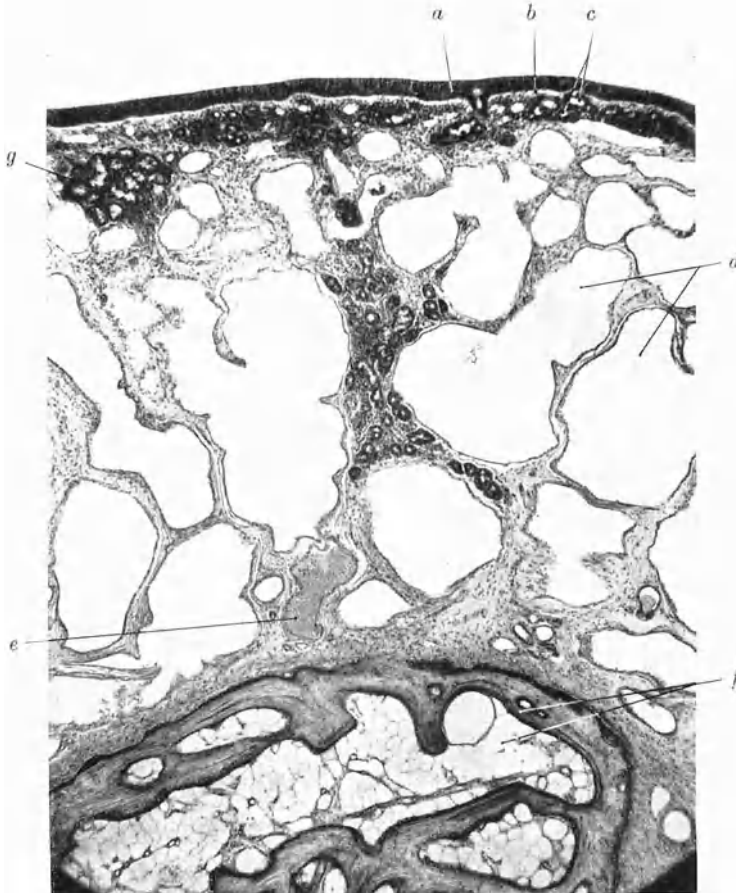


Abb. 644. Völlig erweiterter Schwellkörper der mittleren Muschel; (S). Häm., P. phot.  $33\times$ .  
*a* Epithel, *b* Basalmembran (hell) *c* offene Kapillaren der Schleimhaut, *d* Venensinus (leer), *e* dasselbe mit Blut gefüllt, *f* Knochen mit Markhöhle, *g* Drüsen.

gebuchteter Kammern handelt, noch weniger bestimmten Verlaufsrichtungen zugeordnet sind, als in den gewöhnlichen Strickleitervenen (S. 314). Die vielfach in den Schnitten frei im Gewebe verlaufenden Muskelbündel gehören wahrscheinlich sämtlich zu Flachschnitten von Venenwänden. Elastische Netze sind spärlich, am zahlreichsten in der Nähe des Knochens, mit längsgestellten Maschen. Eine Muschel mit völlig erweitertem Sinusystem macht den vollständigen und plötzlichen Verschluss des gesamten nasalen Luftweges verständlich (sehr charakteristisch bei Rhinitis vasomotorica, „Heuschnupfen“) mit ebenso plötzlicher Abschwellung.

Extra- und intraepitheliale Nervenendigungen sind auch in der Nase reichlich vorhanden.



Die Schleimhaut der Nebenhöhlen gleicht der der Nasenhöhle, nur ist sie sehr viel dünner und demnach präparatorisch vom Periost des Knochens überhaupt nicht zu trennen. Auch das Epithel ist niedriger, die Drüsen sind kleiner, Becherzellen aber sehr reichlich.

**271. Der Nasenteil des Schlundes (Epipharynx).** Den Schlund (Pharynx) haben wir im ganzen (s. Abb. 479) besprochen. In ihm kreuzen sich Luft- und

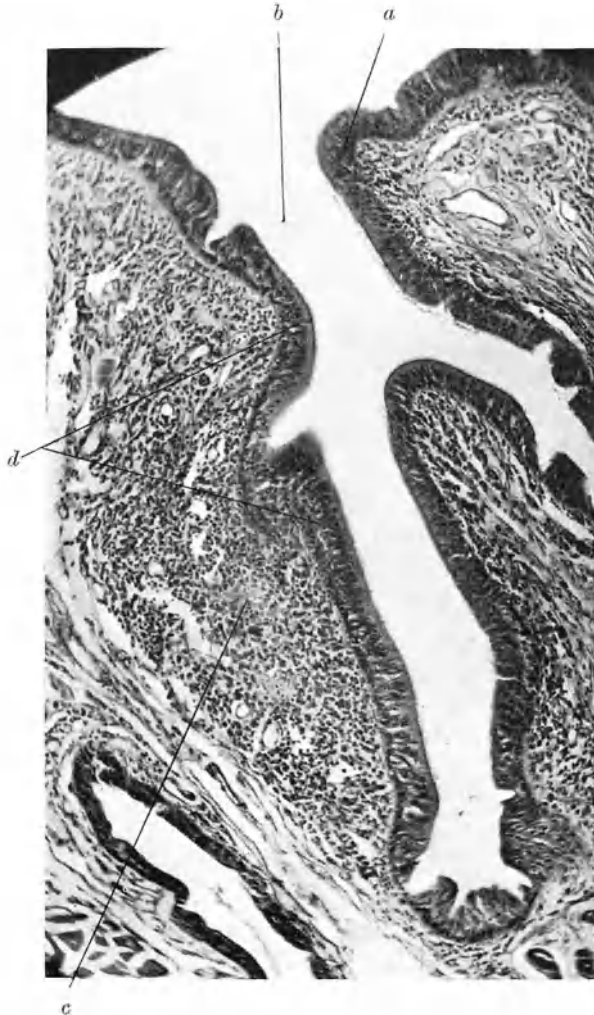


Abb. 645. Nasenrachenraum, Rückseite des Gaumensegels (V); Krypte mit Lymphgewebe, Gallein, P. phot. 80 $\times$ . *a* Mehrschichtiges flimmerndes Zylinderepithel, *b* Krypteneingang, *c* Lymphgewebe; *d* Lymphzellen, im Epithel.

Speiseweg. An den mit den Speisen irgendwie auch nur zeitweilig in Berührung kommenden Teilen besitzt die Schleimhaut ein Plattenepithel, und ebenso gilt dies für die Teile, die beim Schluckakt einander berühren. Es sind dies: die ganze Hinterwand des Schlundes bis zum Gewölbe hinauf und die Hinterfläche des Gaumensegels, soweit sie sich beim Schlucken und Sprechen an die hintere Schluckwand anlegt. Man kann also allgemeingültig den Satz aufstellen,

daß das Flimmerepithel im Luftweg nur da, aber auch genau so weit vorkommt, wie die Wand dauernd frei von einer Berührung mit irgend etwas, seien es andere Wandteile, seien es eingeführte feste oder flüssige Stoffe, gehalten wird und soweit sie keine eigene ausgiebige Bewegung macht. Die Grenze in der Nase ist demnach vorn der Rand der Apertura piriformis, hinten eine Linie, die das Dach des Nasenrachenraumes, den größten Teil der Seitenwand mit der Tubenöffnung und den vorderen Teil des Gaumensegels einschließt. Die Drüsen dieses Teiles sind die gemischten des Luftweges. Im Plattenepithelabschnitt finden sich reichlich Schleimdrüsen, die besonders in der Gegend der Rosenmüllerschen Grube (*Recess. pharyngeus*), die selbst nicht zum Plattenepithelbereich gehört, mächtig entwickelt sind.

**272. Der Kehlkopf.** Am Kehlkopf unterscheiden wir den Bewegungsapparat, die Schleimhaut und den stimmgebenden Apparat, der aus der Stimmlippe mit dem *Conus elasticus* besteht (Abb. 646—651).

Vom Skelett bestehen der Schild-, Ring- und die Stellknorpel aus Hyalinknorpel, der Kehldeckel aus elastischem Knorpel. Bei den Bewegungsorganen hatten wir die Beispiele zum Teil dem Kehlkopfskelett entnommen (S. 190, Abb. 204, 205 und 209). In den Knorpeln, mit Ausnahme des Kehldeckels, treten enchondrale Knochenherde auf. Nach Vollendung des Wachstums (20 Jahre) erscheinen die ersten; sie nehmen bei älteren Männern ausgedehnte Teile der Knorpelteile ein (Abb. 647 u. 649). Die Gelenke und Bänder, die zu dem Skelett gehören, unterscheiden sich nicht grundlegend von anderen gleichartigen Organen. Dasselbe gilt für die Muskulatur. Jedoch habe ich im *Thyreoarytaenoideus* bandförmige Querschnitte gesehen.

Die Schleimhaut zeigt eine Epithelverteilung, die genau der oben aufgestellten Regel entspricht. Teile, die mit anderen Teilen oder Nahrungsstoffen in Berührung kommen, tragen Plattenepithel, die anderen mehrreihiges Flimmerepithel. An der Übergangsstelle finden wir wieder geschichtetes Zylinderepithel (Abb. 650). Zum Bereich des Platten-

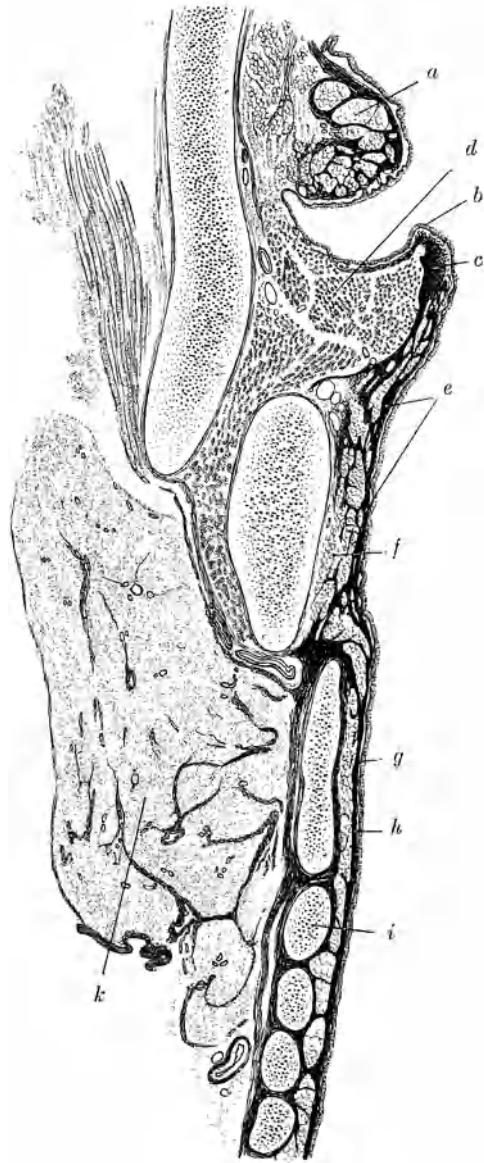


Abb. 646. Frontalschnitt durch den Kehlkopf eines 1jährigen Kindes. Orcein; die elastischen Fasern ganz schwarz gezeichnet. Freytag gez., 7 $\times$ . *a* Taschenband, *b* Stimmlippe, *c* Stimmband, *d* *Musc. vocalis*, *e* *Conus elasticus*, *f* Drüsen, *g* Epithel der Luftröhre, *h* *Elastica interna*, *i* Trachealknorpel, 5 Ringe getroffen, der obere länglich, darüber Ring- und Schildknorpel; *k* Schilddrüse.

epithels gehören also Ober- und Unterseite des Kehldeckels, bis auf das untere innere Drittel, die Stimmlippe, die mediale und hintere Seite der Stellknorpel; die letztere rechnet man richtiger zur Pharynxwand.

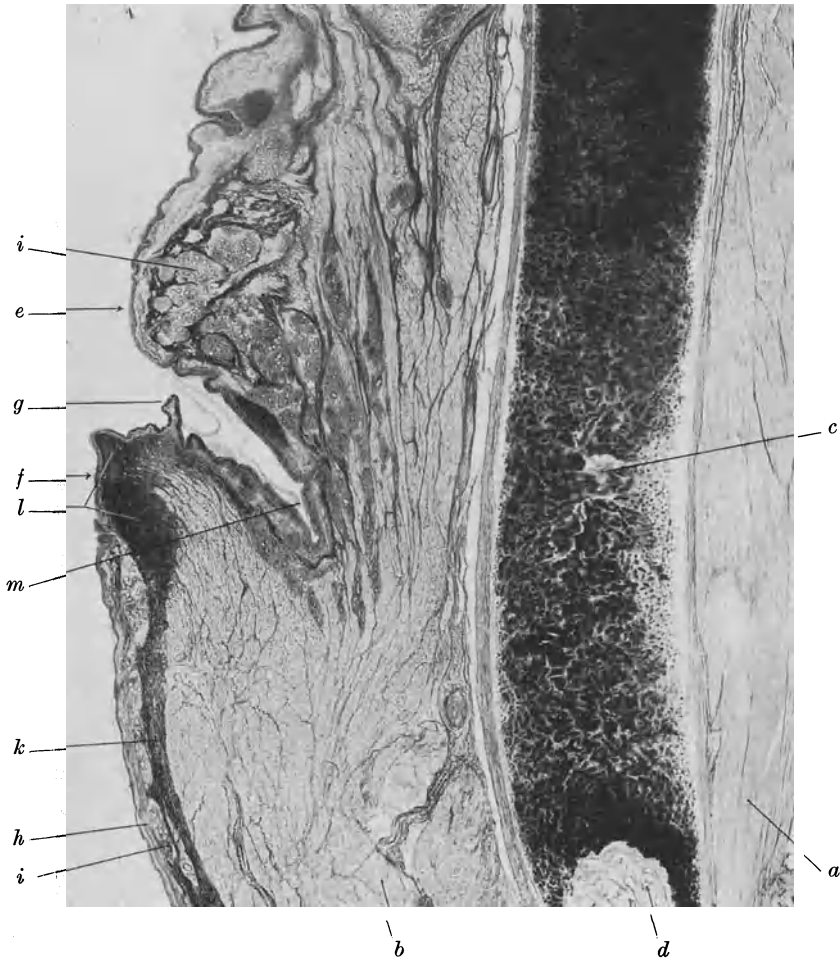


Abb. 647. Kehlkopf vom Erwachsenen (Kb); Frontalschnitt, Übersicht, Alaunkarmin-Orcein, Hervorhebung der elastischen Fasern, P. phot. 10 $\times$ . *a* äußere, *b* innere Kehlkopfmuskeln, *c* Schildknorpel, *d* Verknöcherungsherd darin, *e* Taschenband, *f* Stimmlippe; *g* Schrumpfungsfalte der Schleimhaut, *h* Schleimhaut, *i* Drüsen, *k* Conus elasticus, *l* Stimmband, *m* Grund der Tasche.

Sero-muköse Drüsen sind reichlich vorhanden, besonders am Taschenband (Abb. 647). Sie liegen nicht nur in der unmittelbaren Unterlage des Epithels (Stratum proprium), sondern auch in den tieferen Schichten (sog. Submukosa) und in der Muskulatur.

Das Stratum proprium ist auch im Kehlkopf zu einer Basalmembran von wechselnder Stärke verdichtet. In den darunter gelegenen Schichten können Lymphozyten reichlich sein. Elastische Fasern sind überall zahlreich, glatte Muskulatur fehlt. Nodulli lymphatici und lymphoepitheliale Organe kommen in den Taschen vor.

Blutgefäßnetze liegen im Stratum proprium, da die Papillen fehlen liegen die Maschen flach unter dem Epithel. Die Nervenendigungen liegen sowohl intraepithelial wie subepithelial (Abb. 651).

Die Grundlage des Stimmapparates ist der Conus elasticus, eine Röhre aus Bandgewebe, die kreisförmig am oberen Rande des Ringknorpels und des

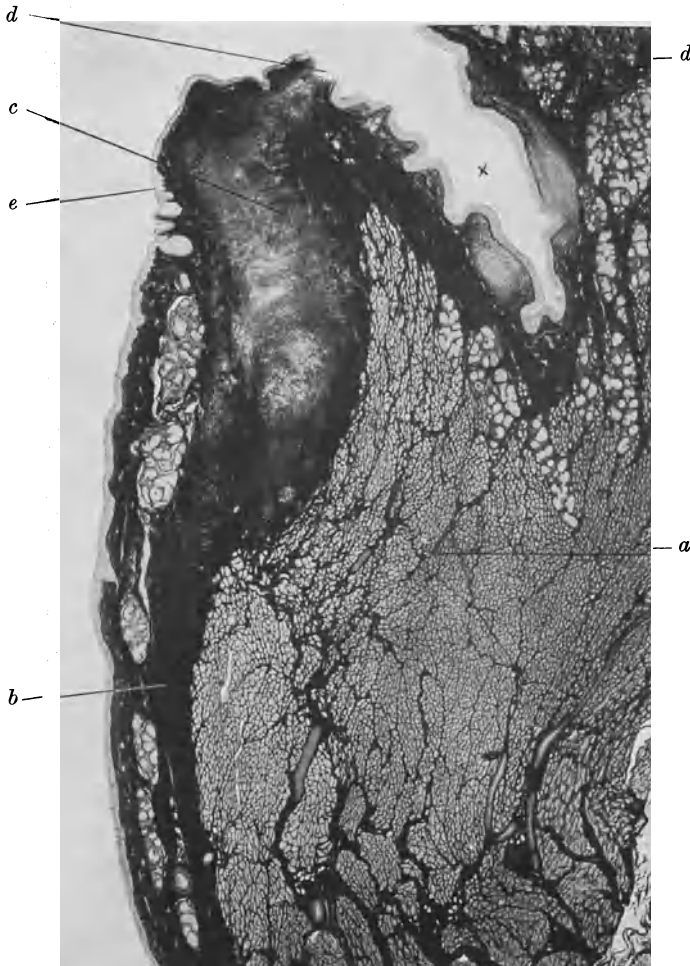


Abb. 648. Kehlkopf (Kb) frontal; Stimmlippe und Tasche; van Gieson-Färbung, Hervorhebung der kollagenen Fasern, P. phot. 17 $\times$ . *a* Musc. vocalis, *b* Conus elasticus, *c* Stimmband; das helle im Innern ist Knorpel, der Schnitt geht durch die Spitze des Proc. vocalis, des Stellknorpels, *d* Drüsen, *e* Epithel, \* Tasche.

oberen Trachealringes festsetzt (Abb. 646) und sich nach oben zu spaltförmig verengt. Die obere Kante ist zum Ligamentum vocale verdickt; es heftet sich hinten am Stimmfortsatz (Processus vocalis) des Stellknorpels, vorn am Schildknorpel an.

Der Conus elasticus und mit ihm das Stimmband bestehen aus kollagenen Fasern und elastischen Netzen. Stellt man die ersteren dar, so scheint das ganze Gebilde aus ihnen zu bestehen (Abb. 648), stellt man die letzteren dar, so erscheinen sie fast allein, das Organ aufzubauen (Abb. 647). Beide Faserarten sind also sehr reichlich vorhanden und dicht



Abb. 649. Hälfte eines Querschnittes durch den Kehlkopf eines älteren Menschen; Häm. Eos. Präp. von Prof. Manasse †. P. phot. 5×. *a* Schildknorpel, *b* Verknöcherungsherd, *c* Ringknorpel mit Verknöcherungsherd, *d* Stellknorpel mit Verknöcherungsherd, das Gelenk zwischen Stell- und Ringknorpel ist getroffen, *e* *Musc. vocales*, *f* Schleimhaut mit Drüsen, *g* Pharynx mit *Musc.*

ineinander geflochten. Vom Stellknorpel her ragt der Stimmfortsatz weit in das Stimmband hinein, so daß man auf Frontalschnitten schon in der Mitte der Stimmritze Knorpel im Innern des Bandes sieht.

Die Schleimhaut mit den Drüsen liegt innen dem Conus elasticus auf. Jenseits des Conus, in der Muskulatur, finden sich hier keine Drüsen mehr, im

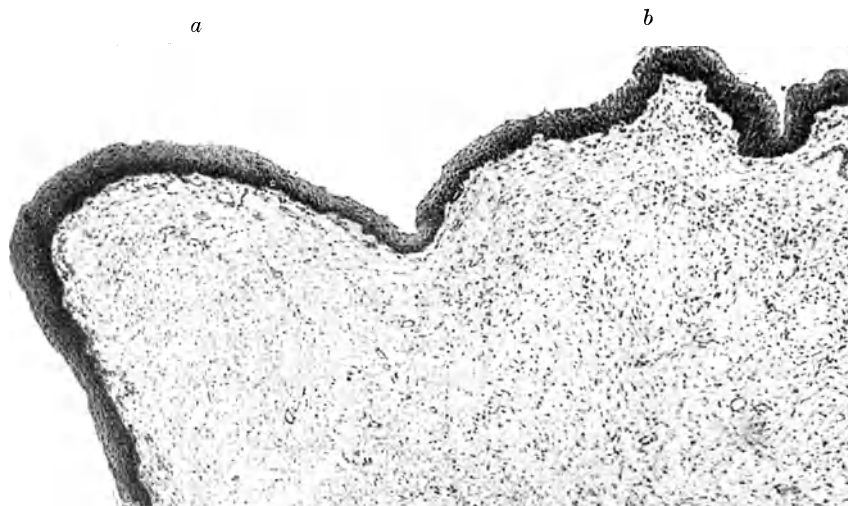


Abb. 650. Kehlkopf (KB) frontal; Epithel der Stimmlippe; Gallein. P. phot. 88 $\times$ . *a* Plattenepithel, *b* Zylinderepithel der Tascheenseite; in der Stimmlippe liegen keine Drüsen.

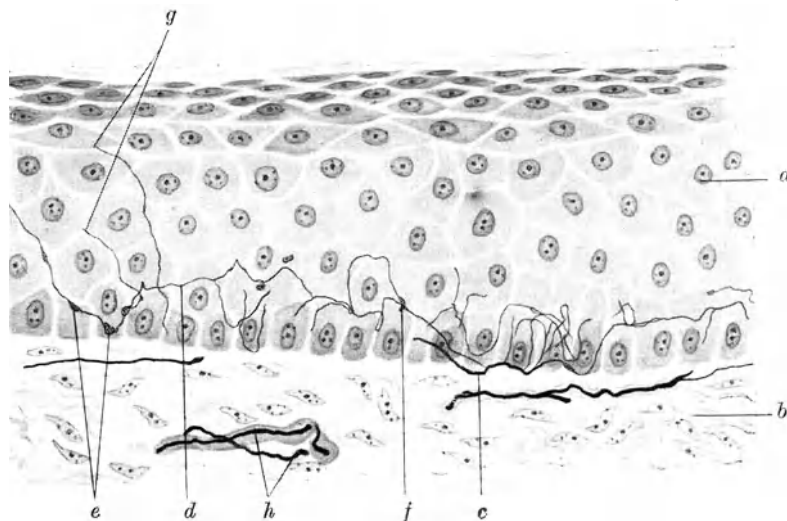


Abb. 651. Die Endigung der intraepithelialen Nerven. Senkrechter Schnitt durch die Epiglottis des Menschen; 30  $\mu$  Pyridin-Silbermethode Bielschowskys, 450 $\times$ . *a* Epithel, *b* Tunica propria, *c* Nervenfaser, die in das Epithel eintritt, *d* intraepitheliale Nervenfaser, *e* Varikositäten, *f* Endknöpfchen, *g* zugespitzte Enden, *h* markhaltige Nervenfaser in der Tunica propria. Die Nervenfaser *c* tritt ins Epithel ein und verästelt sich; in seinen Verlauf sind mehrere neurofibrilläre Netze — Varikositäten eingeschaltet. Ein kurzes Ästchen endigt mit dem Knöpfchen; andere Ästchen endigen zugespitzt.

Gegensatz zur Gegend der Tasche und des Taschenbandes. Im Bereich des Plattenepithels der Stimmritze finden sich keine Drüsen. Das Taschenband ist eine Schleimhautfalte mit wenigen Bündeln quergestreifter Muskulatur und zahlreichen Drüsen.

**273. Die Luftröhre** (Abb. 652). Die mechanische Grundlage der Luftröhre ist ein aus derben kollagenen Faserbündeln bestehendes Rohr, in das in regelmäßigen im Vergleich zur Breite der Ringe kleinen Abständen, Ringe aus Hyalinknorpel eingefügt sind. Hierzu gesellt sich ein kräftiger elastischer Bandapparat. Auch in der sog. Grundmembran, d. h. dem Teil des membranösen Rohres, der außen von den Knorpelringen liegt, findet sich eine zusammenhängende derbe *Elastica externa*, und unmittelbar unter der Schleimhaut eine kräftige

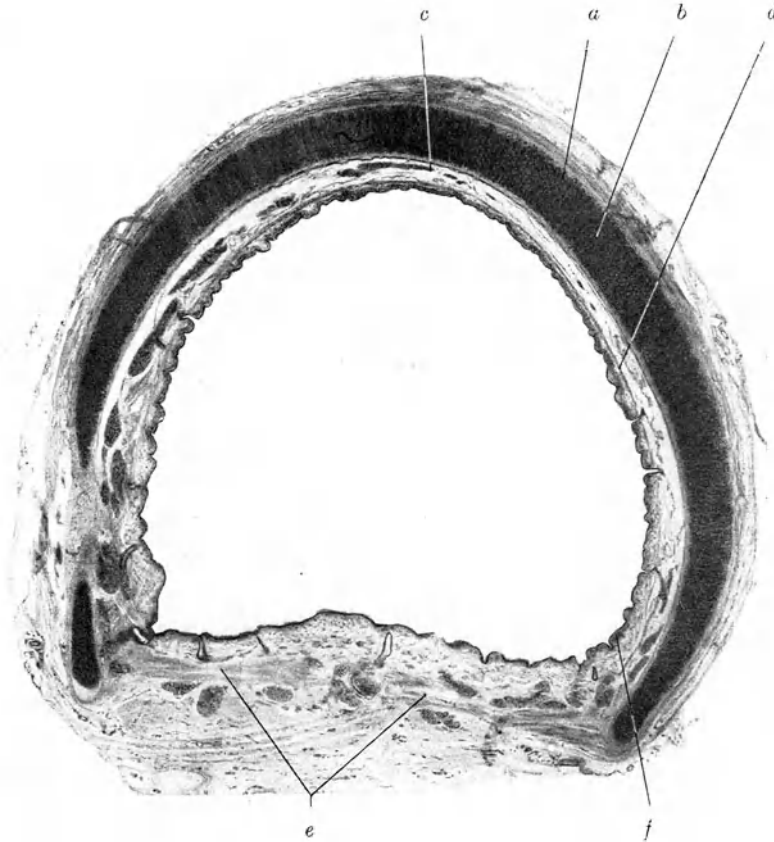


Abb. 652. Luftröhre, Mensch; Häm. P. phot. 6 $\times$ . *a* Grundmembran, *b* Knorpelring, *c* Submukosa mit Drüsen, *d* *Elastica interna*, *e* Quermuskel, *f* Schleimhaut, beachte die Drüsenmündungen.

*Elastica interna*. Das Ganze ist eine Fortsetzung der Konstruktion des Kehlkopfes. Der *Conus elasticus* setzt sich nicht nur am oberen Schildknorpelrand fest, sondern er teilt sich, und seine innere Fasermasse bildet oben die *Elastica interna* der Luftröhre. Gerade an der Teilungsstelle durchbrechen die Drüsen, die an der Unterfläche der Stimmlippe auf dem Konus liegen, die elastische Haut und sie liegen dann im Bereich der Luftröhre außerhalb davon (Abb. 646). Die Perichondrien der Knorpelringe hängen durch die elastischen *Lig. annularia* zusammen und gerade von hier gehen dann die Verbindungen mit der *Elastica externa* und *interna* aus.

Besonderen Bau zeigt die knorpelfreie Hinterfläche. Zwischen den Enden der Knorpelringe liegt ein glatter Quermuskel (*Musc. transversus*), und auch

Längsbündel finden sich (*Musc. longitudinalis*). Die Drüsen durchsetzen hier auch die Muskelbündel und einzelne Läppchen liegen außen auf dem Muskel.

Die Schleimhaut zeigt das respiratorische Epithel und die seromukösen Drüsen, das *Stratum proprium* eine Basalmembran unter dem Epithel. Die Schleimhaut ist weder gegen die *Elastica interna*, noch mit dieser gegen das Knorpelskelett nennenswert verschieblich.

Blutgefäße und Lymphgefäße bilden feine zur Schleimhaut gehörige, derbere submuköse Netze. Die Nerven verhalten sich angeblich wie die des Kehlkopfes. Kleine Gruppen von Ganglienzellen kommen zwischen den Drüsen vor.

Die beiden Hauptbronchen zeigen den Bau der Luftröhre, nur sind die Knorpelringe unregelmäßiger.

### Die Lunge.

**274. Allgemeiner Bau der Lunge.** Die Lunge entsteht nach Art eines auswachsenden epithelialen Drüsenbaumes (Abb. 653), für jede Lungenhälfte je von einem Punkte aus, eben den beiden Endknospen der in die beiden Hauptbronchen aufgeteilten ersten Anlage. Das auswachsende Gangsystem gerät in

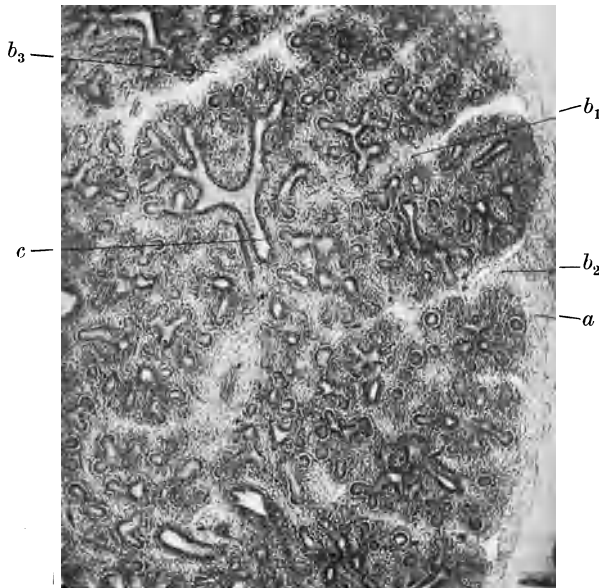


Abb. 653. Verzweigung des epithelialen Gangsystems; entodermale und mesodermale Lungenanlage, menschlicher Föt im 3. Monat; Häm. Eos. P. phot. 35 $\times$ . *a* Pleura, *b*<sub>1</sub>–*b*<sub>3</sub> Septen, *e* Gangsystem.

einen Teil der Leibeshöhle, die späteren Pleurahöhlen, hinein und stülpt deren Wand vor sich heraus. Diese „mesodermale Lungenanlage“ macht nur anfangs die Teilung des Gangsystems in die 2 und 3 Lappen mit. Die weitere Teilung vollzieht sich innerhalb des von der Leibeshöhlenwand gebildeten Sackes, der den ganzen Lappen fest zusammenhält. Dadurch wird die Unterteilung des Verzweigungssystems in kleinere Einheiten (*Lobuli*) außerordentlich viel undeutlicher als bei einer Drüse, und ist bei der Lunge des Erwachsenen meist nur schwierig festzustellen.



Im übrigen sind die Grundsätze des Baues dieselben wie an allen derartigen Organen. Das Verzweigungssystem setzt sich aus Zweigen sehr verschiedener Größe zusammen, so daß auch das ganze Innere des Organs mit den die besondere Leistung vollziehenden Endstücken, hier den Alveolargängen und Alveolen erfüllt ist. Gerade bei der Lunge ist diese Bauaufgabe: Ein Maximum von atmender Oberfläche bei einem Minimum von zuleitenden Röhren zu erzielen

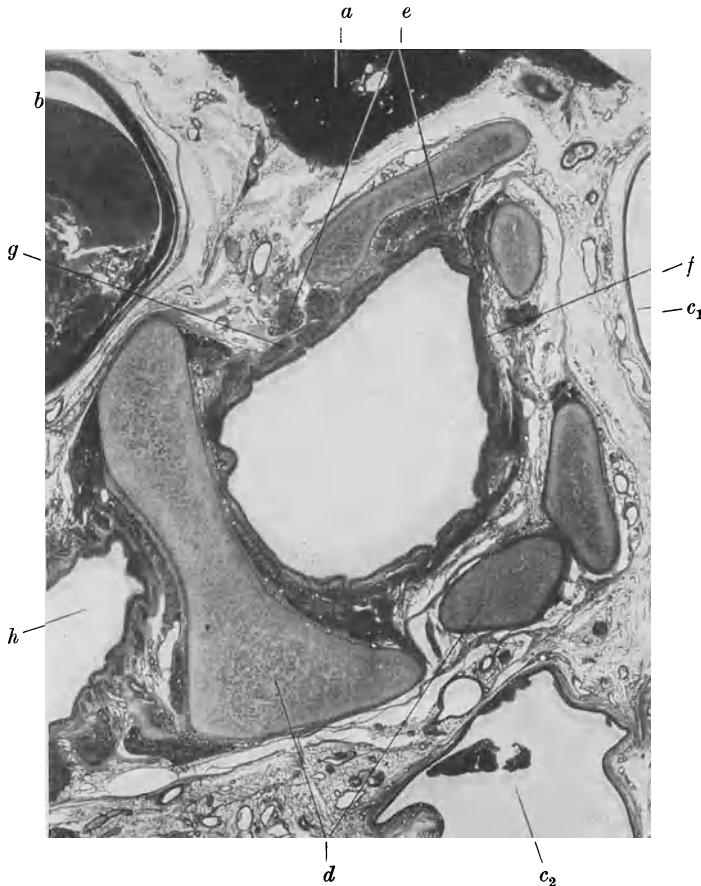


Abb. 654. Großer Bronchus, kurz nach dem Eintritt in die Lunge (S); Gallein, P. phot.  $7,5\times$ . *a* Bronchiallymphdrüse, *b* Arteria pulmonalis, *c*<sub>1</sub>, *c*<sub>2</sub> Vena pulmonalis, *d* Knorpel, *e* Drüsen, *f* Schleimhaut, *g* Muskelbündel, *h* Seitenast des Bronchus.

— anscheinend in besonders weiter Annäherung gelöst. Jeder Schnitt durch Lungengewebe zeigt, wie sich in der Unmenge der Alveolen die anderen Teile gleichsam verlieren.

**275. Die Luftwege innerhalb der Lunge.** Das ganze Hohlraumssystem, in dem die Luft innerhalb der Lunge hin- und herpendelt, wird eingeteilt in die Luftwege und in die atmenden Teile. Die letzteren sind die Alveolargänge mit ihren Endsäckchen und Alveolen, die ersteren die Bronchen und Bronchiolen.

Die innerhalb des Lungengewebes liegenden Bronchen, also die am Hilus eintretenden Abzweigungen der beiden Hauptbronchen (Abb. 654) unterscheiden sich von diesen zunächst in der Gestalt der Knorpelringe, die keine offenen regel-

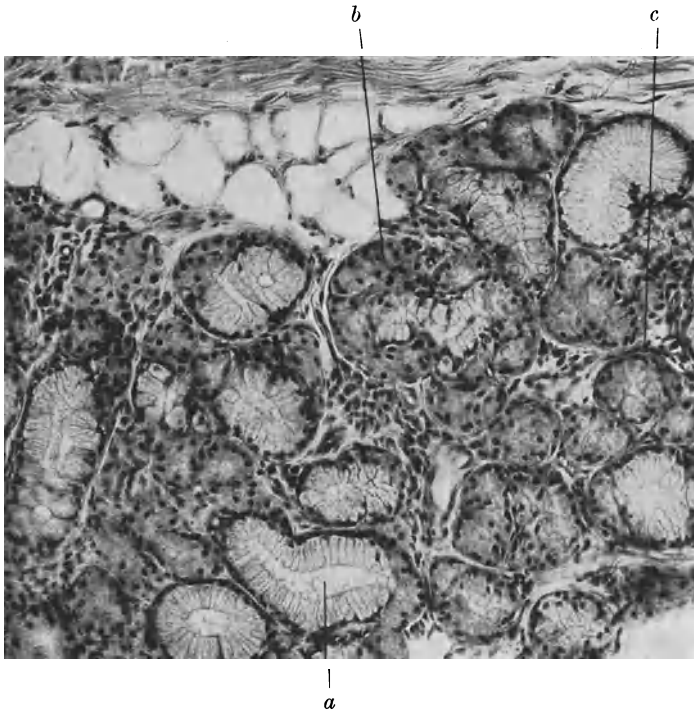


Abb. 655. Seromuköse Bronchialdrüse (von demselben Objekt wie Abb. 654). Häm. Eos. P. phot. 150×. *a* muköser Schlauch, mit Halbmond, *b* seröse Schläuche mit mukösem Schaltstück, *c* seröses Endstück.

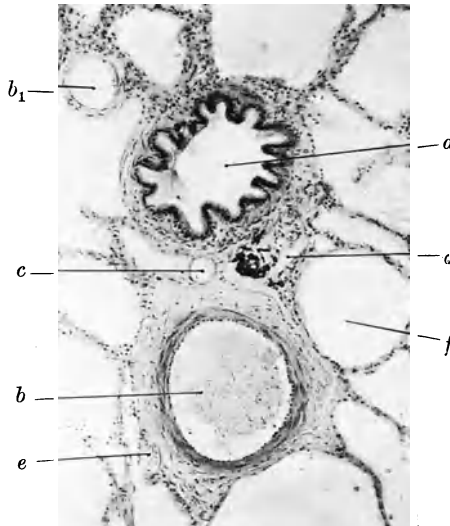


Abb. 656. Lunge (S); Bronchiolus und Arteria pulmonalis; Häm. P. phot. 66×. *a* Bronchiolus, *b* Arteria pulmonalis, *b*<sub>1</sub> kleiner Ast der Art. pulmonalis, *c* Art. bronchialis, *d* Lymphgefäß, daneben im Bindegewebe der Bronchialscheide Kohlezellen, *e* Vena bronchialis, *f* Alveole.

mäßigen Spangen mehr bilden, sondern unregelmäßige verzweigte Stäbe mit teils ringförmig, teils längsgestellten Teilen. Die Muskulatur wird reichlicher und schichtet sich zu einer Lage zwischen Elastika und Knorpel zusammen, so daß man nun außen einen Knorpelfasermantel (Tunica fibro-cartilaginea), innen eine Muskelhaut und zu innerst die Schleimhaut mit der Elastika unterscheiden kann.

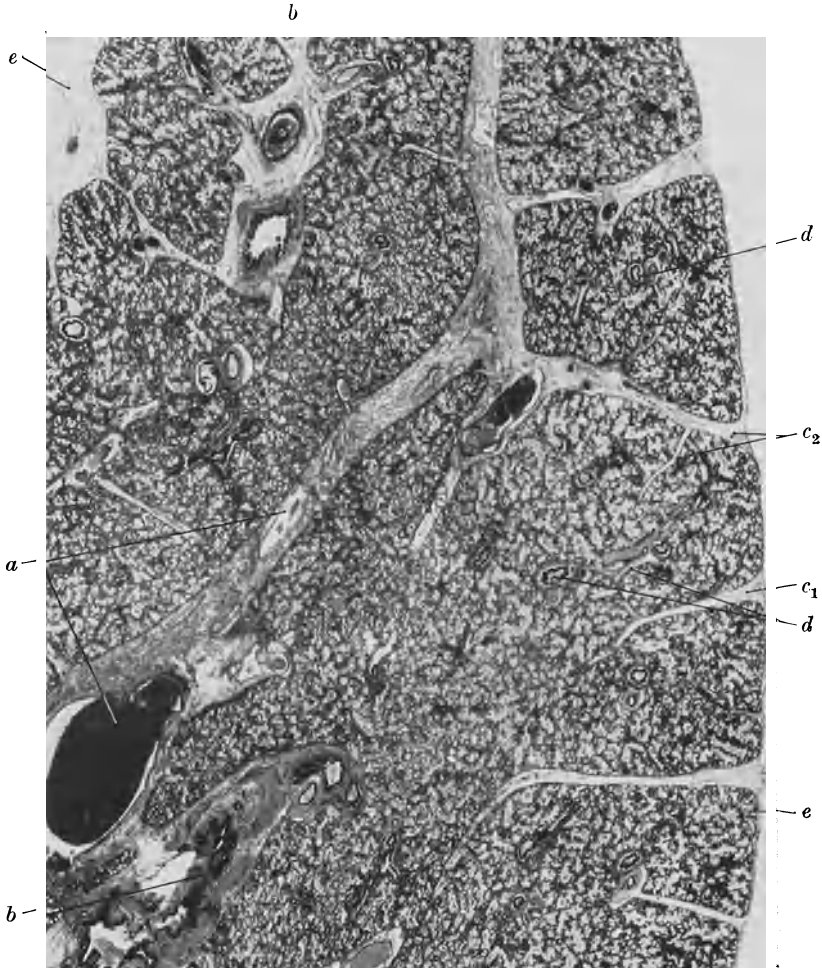


Abb. 657. Lunge von einem reifen, aber totgeborenen Kind; Läppchengliederung; Häm. Eos. P. phot. 13 $\times$ . *a* großes Septum mit Lungenvene, *b* Bronchus und Arterie mit umhüllendem Bindegewebe, *c*<sub>1</sub> und *c*<sub>2</sub> Interlobularsepten verschiedener Ordnung, *d* kleiner Bronchus und Arteria pulmonalis in der Mitte der Läppchen, *e* Pleura.

Die Drüsen verlieren ihre regelmäßige Lage zwischen Schleimhaut und Knorpel und schieben sich in alle Lücken der Knorpelteile ein. Es sind die typischen seromukösen Drüsen der Luftwege (Abb. 655).

Bronchi heißen alle Röhren, die noch Knorpel führen. Dieser Knorpel ist Hyalin-knorpel; weiter abwärts wird ein immer stärkerer Anteil aus elastischem Knorpel gebildet. Dieser Anteil ist bei verschiedenen Individuen anscheinend sehr verschieden groß; rein elastische Knorpel scheint es beim Menschen nicht zu geben. Die Muskeln bilden keine geschlossene Lage, sondern Netze mit schräg verlaufenden Bündeln. An den größeren

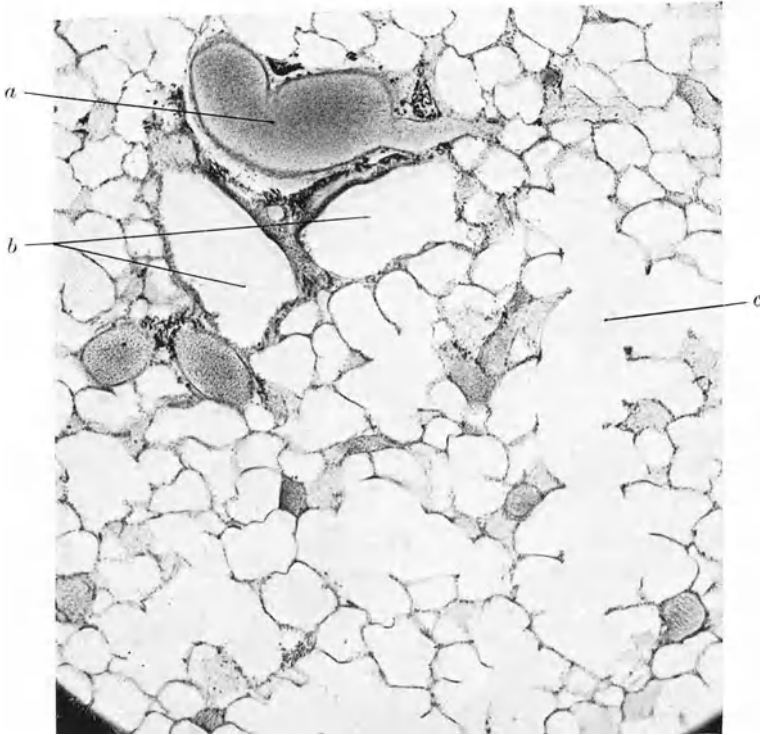


Abb. 658. Lunge (S); Arteria pulmonalis und 2 Bronchioli alveolares, unmittelbar nach der Teilung des Bronchiolus terminans; Gallein P. phot.  $32\times$ . *a* Arteria pulmonalis, *b* Bronchioli alveolares; die kleine Lichtung dazwischen ist die Arterie bronchialis, *c* Alveolargang mit Alveolen.

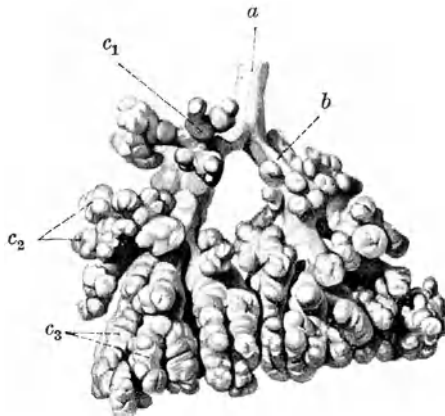


Abb. 659. Azinus der menschlichen Lunge. Ausguß des Arbor bronchialis et alveolaris mit Woodschem Metall. *a* Bronchiolus alveolaris, *c*<sub>1</sub>–*c*<sub>3</sub> Alveolargänge, Sakkuli und Alveolen. (Aus Braus: Anatomie, Bd. 2.)

Bronchen überwiegen meist die Ringe. Die Elastika wird weiter abwärts weniger dicht, in den kleinen Bronchen finden sich Stränge, über denen an der entspannten, d. h. an der bei der Herausnahme aus dem Thorax zusammengeschnurrten Lunge, die Längsfalten liegen.

Diese Längsfalten sind an den Präparaten ein Kennzeichen aller kleinen Bronchen und Bronchiolen. Das Epithel ist flimmerndes Zylinderepithel, erst mehrreihig, schließlich einreihig.

**276. Bronchioli<sup>1)</sup>** heißen die Bronchen ohne Knorpel (Abb. 656). Die letzten Knorpel sind Zwickel an den Teilungsstellen. Diese gehen an den feinen Ästen

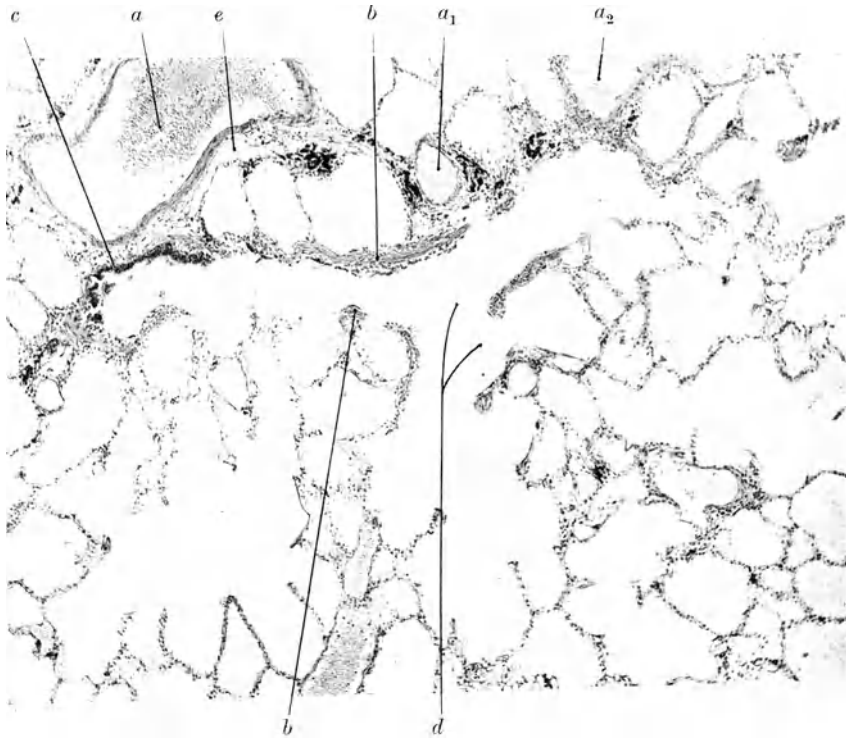


Abb. 660. Lunge (S); Längsschnitt durch den Bronchiolus alveolaris mit Alveolen und abgehenden Alveolargängen. Häm. P. phot. 50 $\times$ . *a* größerer Ast der Arteria pulmonalis; *a*<sub>1</sub>, *a*<sub>2</sub> kleinere Äste, der die Bronchiolus alveolaris begleitenden Art. pulmonalis, diese bestimmt die alveolarfreie „Gefäßseite“ des Bronchiolus alveolaris, *b* Muskelbündel, *c* Zylinderepithel, *d* Ductulus alveolares, Eingang und Seitensakkulus, *e* Lymphgefäß.

von der spitzwinkligen Verzweigungsform zu stumpferen Winkeln über und in diesen Winkeln sitzen die Knorpel. Das Flimmerepithel ist einreihig, jedoch zylindrisch; bei den kleinsten entbehrt es der Becherzellen.

**277. Die Gliederung des Lungengewebes.** Die Aufteilung des Lungengewebes in Einheiten durch derbere bindegewebige Scheidewände ist besonders an der Lunge älterer Feten (z. B. einer Totgeburt s. Abb. 657) deutlich. Bei der Lunge der Erwachsenen sind die Septa interlobularia weniger leicht sichtbar; auf der Pleura ist zuweilen die eingelagerte Kohle (siehe später) deutlich. Ein Lobulus wird durch einen kleinen Bronchus, der also noch Knorpel in seiner Wand enthält, versorgt. Er führt in die Mitte des Läppchens hinein und ist von der

<sup>1)</sup> Sprachlich richtiger wohl Bronchuli.

Arteria pulmonalis, der Arteria bronchialis und der Vena bronchialis begleitet. Diese Gruppe zweigt sich im Lappchen noch mehrfach auf und die einzelnen Teile bleiben nicht völlig beisammen.

Der letzte und kleinste Bronchiolus (terminalis, minimus) teilt sich beim Menschen stets in zwei Äste (Abb. 658 und 659). Diese Äste besitzen

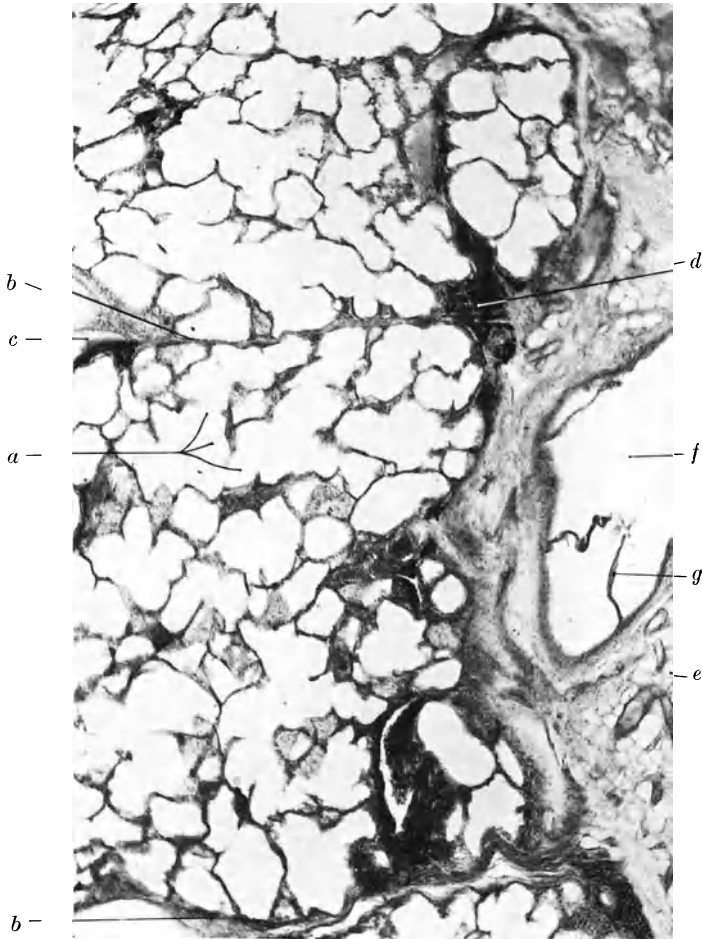


Abb. 661. Lunge (S); Lungengewebe neben dem großen Bronchus (Abb. 654), Interlobularsepten; Häm. Eos. P. phot. 48 $\times$ . *a* Ductulus alveolares, *b* Interlobularsepten, *c* kleine Vena pulmonalis im Septum, *d* Kohle am Ansatz des Septums am Bronchialbindegewebe, die Stelle entspricht dem Ansatz des Lappchens an der Pleura, *e* Bindegewebe von der Hülle des Bronchus mit Fettzellen, *f* Vena bronchialis, *g* deren Klappen.

höchstens im Anfang noch ein Flimmerepithel, weiterhin kubisches flimmerloses Epithel; sie sind beträchtlich weiter als der Endbronchiolus und mit mehr oder weniger regelmäßigen Ausbuchtungen, Alveolen, besetzt. Sie heißen Bronchioli alveolares (respiratorii). In sie hinein mündet ein ganzes Büschel verhältnismäßig weiter gekammerter Säcke, die Alveolargänge (Ductuli alveolares) (Abb. 660) mit ihren Seiten- und Endzweigen, den Sakkuli und Alveolen, die dieses ganze Gangsystem außen besetzen. Der ganze aus dem Bronchiolus

terminans entstehende Lungenabschnitt ist der Azinus (Abb. 659), die eigentliche Baueinheit der menschlichen Lunge. Interazinäre Septen sind meist nicht vorhanden, wohl aber solche der Lobuli (Abb. 660).

Einen Überblick über einen größeren Teil des Lungengewebes zeigt (Abb. 662).

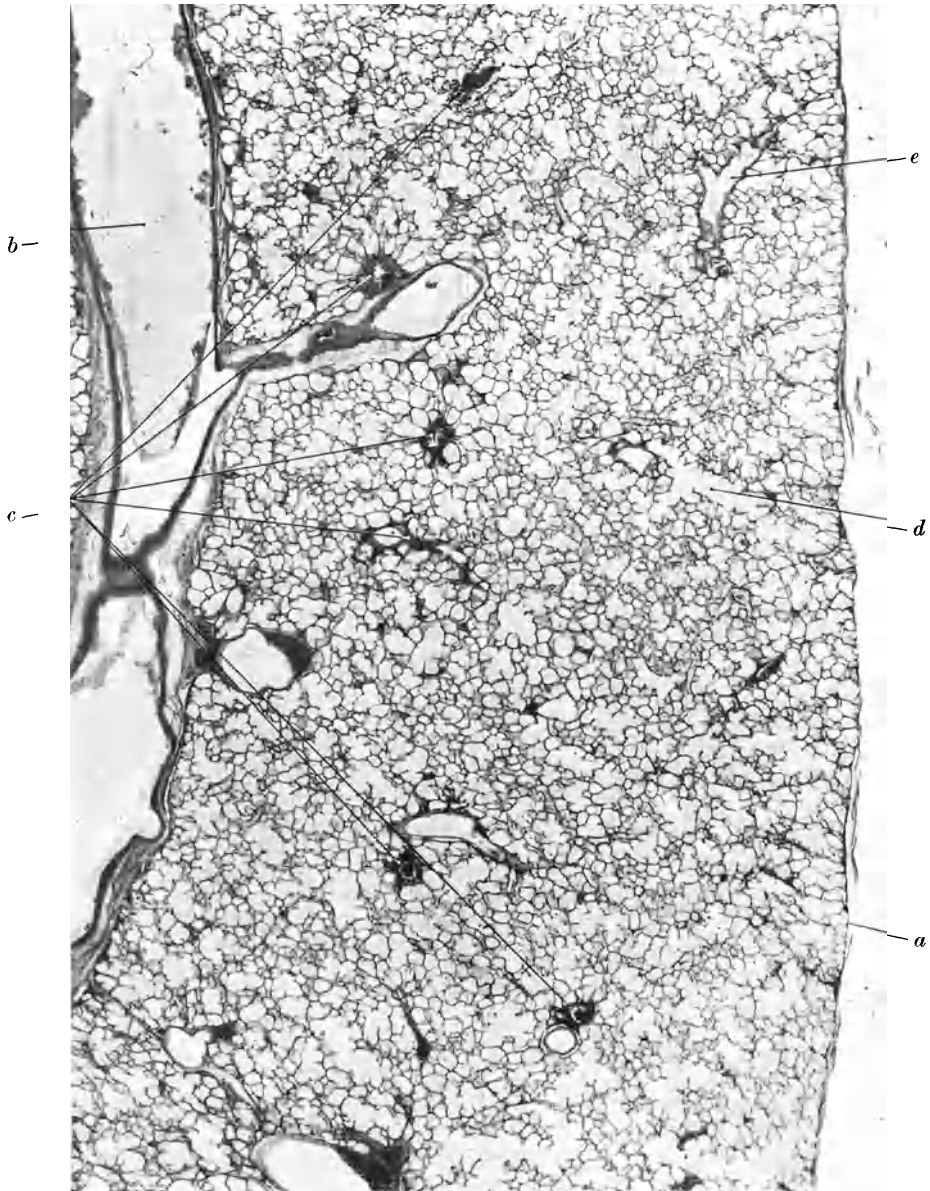


Abb. 662. Übersicht über eine große Strecke des Lungengewebes; Schnitt senkrecht zur Pleura (S); Gallein P. phot., 12 $\times$ . *a* Pleura pulmonalis (sie war mit der Pleura parietalis verwachsen), *b* Arteria pulmonalis, *c* Bronchioli, deren unterster die begleitende Arteria pulmonalis neben sich zeigt, sie haben annähernd gleichen Abstand voneinander, *d* Alveolargang, *e* Vena pulmonalis.

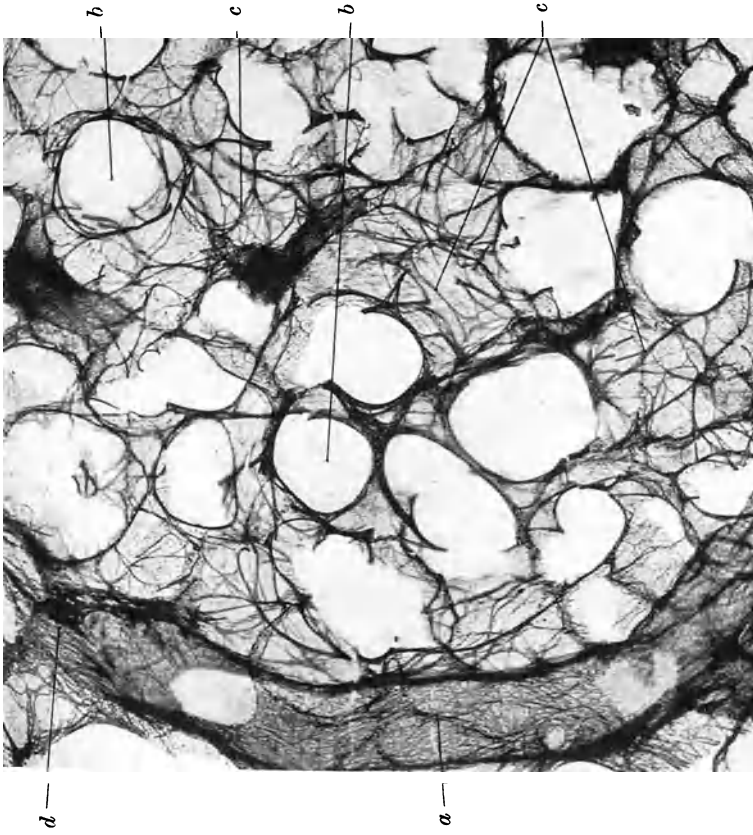


Abb. 664. Lunge (S); elastisches Gerüst, 100  $\mu$  Schnitt. Orcein P. phot. 70  $\times$ . a Arterie bronchialis, b Alveoleneingang mit „Ring“, c Alveolenwand von der Fläche, d Kohle in der Arterienwand.

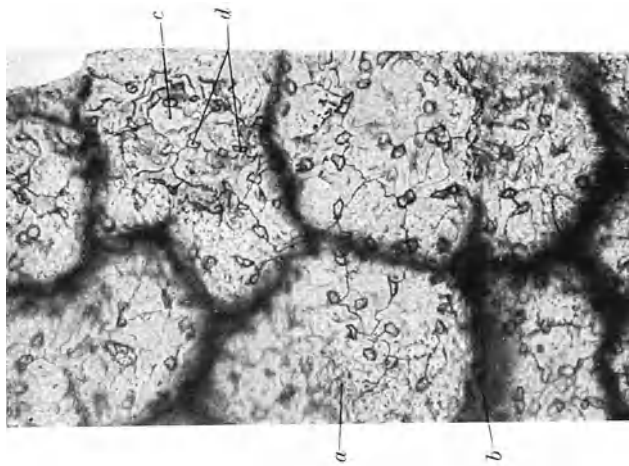


Abb. 663. Lunge (Katze); versilbert. Altes Würzburger Inst. Präp. Kasirmesserschnitt; P. phot. in 2 Stufen 66  $\times$ . a Alveolenboden, von der Fläche, b Alveolenwand von der Kante, c Platte, d Zellen.



Die Gefäßversorgung des Lobulus und des Azinus zeigt Abb. 625. Das Blut wird in der Mitte zu-, am Rande abgeführt, die Venae pulmonales liegen in den Interlobularsepten.

**278. Feinerer Bau der atmenden Teile.** Der Bronchiolus terminans besitzt noch den typischen Bau des Luftweges, d. h. das flimmernde Zylinderepithel, wenn es auch niedrig ist und keine Becherzellen enthält. Im Bronchiolus alveolaris ist es kubisch und hat keine Flimmerhaare mehr. Gegen dieses kubische Epithel setzt sich in scharfer Grenze mit höchstens 1–2 Übergangszellen das Alveolarepithel ab. Im Bronchiolus alveolaris überkleidet es den größten Teil der Wand und von da ab alle Alveolen.

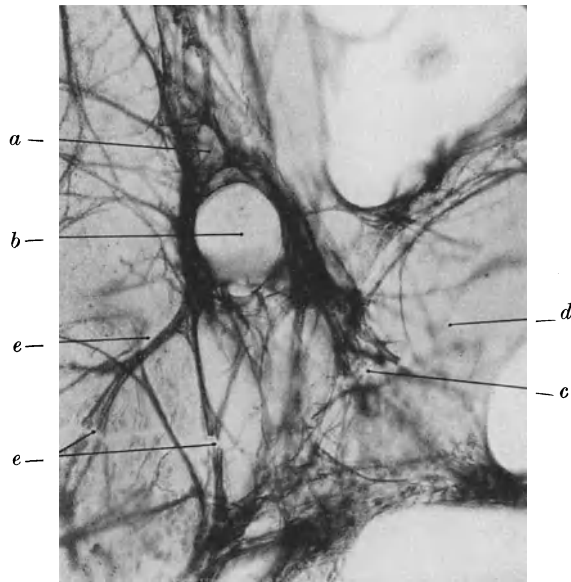


Abb. 665. Lunge (S); Zusammenhang des elastischen Gerüstes, der Gefäß- und Alveolenwand; 100  $\mu$  Schnitt; Orcein P. phot. in 2 Stufen 80 $\times$ . *a* Gefäßwand, *b* Lichtung des Gefäßes, *c* Zusammenhang der elastischen Netze, der Gefäß- und Alveolenwandung, *d* Alveolenwand von der Fläche, *e* Bruchstellen elastischer Fasern, beim Glattpressen des Schnittes entstanden.

Eine von den Alveolen unterscheidbare Wand der Ductuli alveolares und Sakkuli ist nicht vorhanden. Einen Vergleich gibt ein langer Saal, z. B. einer Gaststätte, der durch von der Wand vorspringende Nebenwände in Nischen aufgeteilt ist. Die Wände der Nischen sind eben die Wände des Saales. Der Duktulus ist somit eigentlich nur der mittlere Verkehrsweg zwischen den Alveolarnischen (Abb. 666).

Das Alveolarepithel besteht aus sehr flachen Elementen, von denen ein Teil groß und kernlos ist, „Platten“, der andere kleiner und auch etwas dicker ist und Kerne enthält, „Zellen“. Die Platten entstehen aus den Zellen, die auch den Nachschub der verbrauchten Platten liefern (Abb. 663).

Bis zum ersten Atemzug ist das Epithel kubisch. Setzt die Atmung ein, so erweitern sich Thorax und Lunge, und zwar für die Dauer, plötzlich, das Epithel flacht sich ab und bleibt so. Angeblich ist schon vor der Atmung ein Teil der Zellen kernlos.

Die Alveolarepithelien (Zellen und Platten) liegen den Lungenkapillaren dicht an. Zwischen Blut und Luft befinden sich also zwei protoplasmatische Schichten von allerdings sehr geringer Dicke, unter  $0,1 \mu$  (Vergleich mit den roten Blutkörperchen in der Kapillare). Diese Schicht aber ist lebendes Protoplasma und durch diese geht der Austausch zwischen Alveolarluft und Blut vor sich.

**279. Der mechanische Apparat des atmenden Gewebes.** Die Luftbewegung innerhalb der Lunge beruht letzten Endes auf der elastischen Formbarkeit

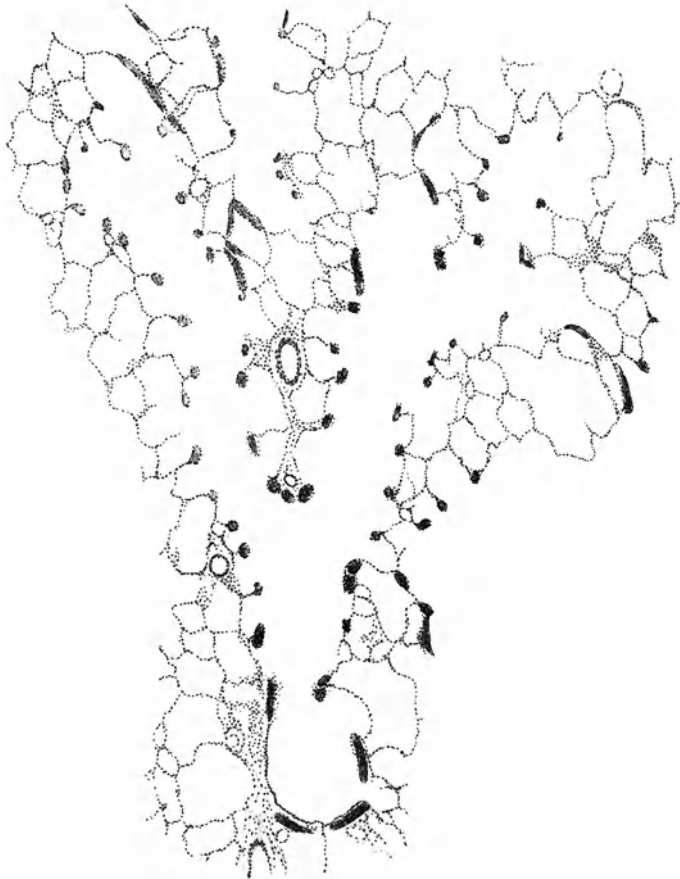


Abb. 666. Übersicht über die Verzweigung des Bronchiolus alveolaris mit der zugehörigen Muskulatur (dunkel);  $35\times$ . (Aus Baltisberger 1921, von Freytag umgez.)

(s. S. 162f.) des Lungengewebes. Der aktiven Erweiterung des Brustraumes, der die Lunge, gebläht durch den Luftdruck, folgt, schließt sich die elastische Zusammenziehung beim Nachlassen der erweiternden Kräfte an. Das mechanische Grundsystem ist ein elastisches Netzwerk, das in der ganzen Lunge vollständig zusammenhängend ist (Abb. 664). Da alle Teile der Lunge an der elastischen Formänderung harmonisch teilnehmen müssen, ist dieser Zusammenhang verständlich. Das elastische System der Bronchen und Bronchiolen wurde S. 558 geschildert. Es geht in das des eigentlichen atmenden Gewebes über. Die Alveolen besitzen einen Faserkorb, der sich am Eingang in diese zu einem Ringe

verdichtet. Der Ring besteht stets aus mehreren Fasern. Wie die Alveolenwand stets zwei Alveolen begrenzt, so gehört der Faserkorb einer Alveole stets auch anderen Alveolen mit an.

Die Wand der Gefäße, Arterien und Venen, besteht ebenfalls aus dichten elastischen Netzen, die überall mit dem elastischen System der Alveolen zusammenhängen. Die Unterscheidung mehrerer getrennter Fasersysteme ist unrichtig (Abb. 665). Zu dem elastischen System gesellt sich ein zwar spärliches, aber immerhin wichtiges System aus glatter Muskulatur. Es beginnt in

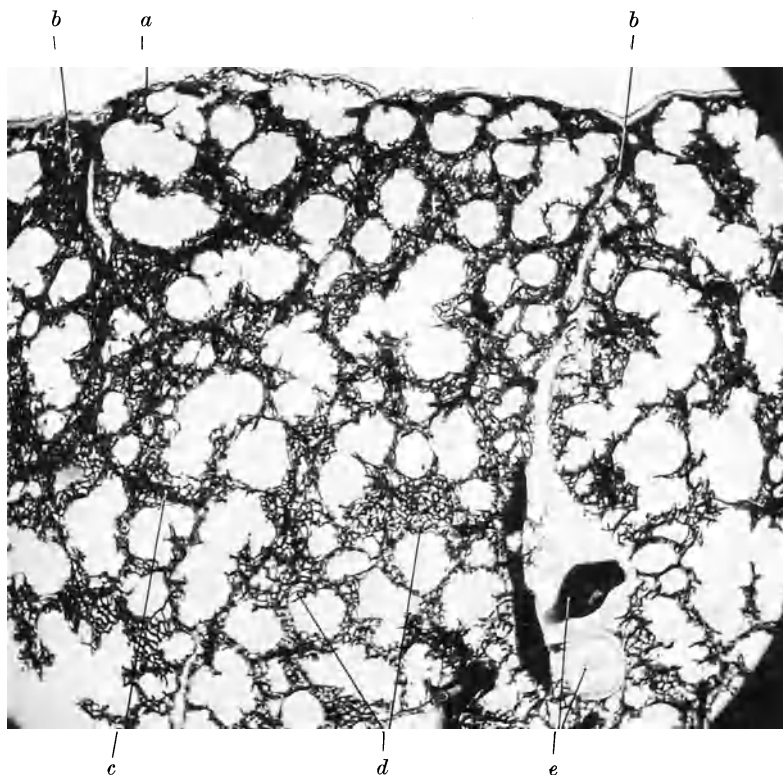


Abb. 667. Lunge, Mensch; vollständige Injektion der Kapillaren von der Arterie pulmonalis aus, auch die Venen sind gefüllt. Berlinerblau inj. ungefärbt. P. phot. 30×. *a* Pleura, *b* Interlobularsepten, *c* kleine Arterie, *d* Kapillaren der Alveolarwand, *e* Vene im Septum.

den Bronchen und setzt sich auf die Bronchiolen fort (S. 560), die Spiralmuskeln dieser Röhren verhindern durch ihre elastische Sperrfunktion die fortschreitende Längsdehnung und die damit einhergehende Verengung ihrer lichten Weite (Braus). Sie setzen sich auf die Bronchioli alveolares und die Alveolargänge fort, hier liegen sie an den Alveolareingängen. Die eigentliche Wand der Alveolen enthält beim Menschen keine Muskeln (Abb. 666).

Die kollagenen Fasern der Lunge sind spärlich, sie finden sich in sehr geringer Anzahl innerhalb des Azini, etwas reichlicher in den interlobulären Septen.

**280. Blutgefäße und Nerven.** Die Arteria pulmonalis verläßt den Bronchiolus alveolaris bald nach der Teilung (S. 563) und löst sich in kleinere Zweige auf, die den Alveolengang begleiten. Von diesen aus wird das Kapillarnetz der

Alveolenwände gespeist, das außerordentlich dicht ist und den Hauptmengenanteil der Alveolenwand ausmacht (Abb. 664). Die Wurzeln der Lungenvenen beginnen am Boden der Alveolen, die kleinen Stämmchen verlaufen innerhalb der Azini (wohl meist quer zur Achse des Azinus) und münden in die Venen der interazinären, später der interlobulären Septen ein. Da die ersteren nicht deutlich ausgebildet sind, so bezeichnen die kleinen Venen die Grenze der Azini.

Die Bronchialarterien versorgen die Bronchen und die großen Gefäße mit Kapillaren, ihre letzten Enden münden in das Alveolenkapillarnetz. Die Bronchialkapillaren führen in kleine Venae bronchiales, die sich zu größeren Stämmen

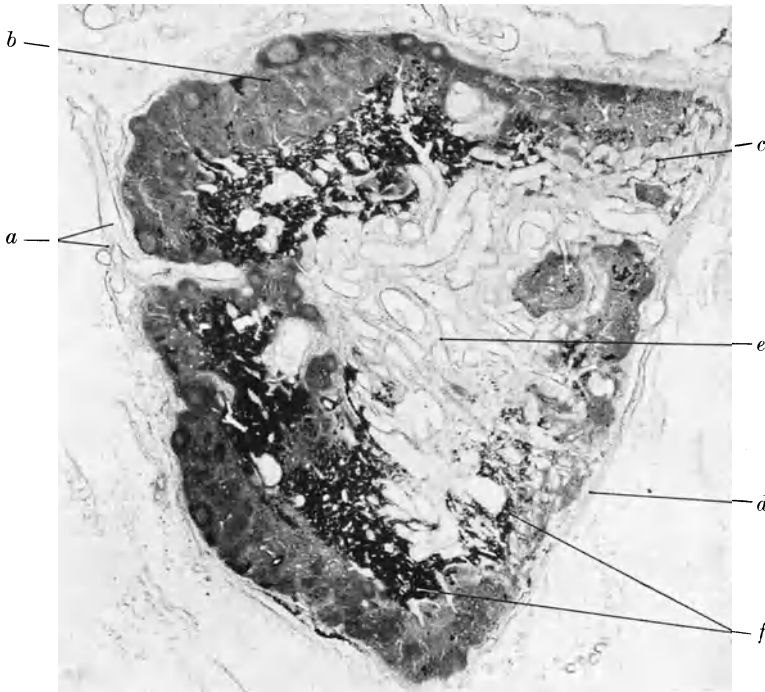


Abb. 668. Bronchiallymphknoten, neben dem Bronchus der Abb. 654; Häm. P. phot. 12 $\times$ . *a* Hilus mit eintretendem Ast der Arterie bronchialis, *b* Rinde mit Rindenknotchen, *c* Mark mit Marksträngen, *d* Kapsel, *e* Bindegewebe mit Gefäßen, *f* Kohlenablagerungen.

sammeln. Die größeren Bronchialvenen haben Klappen (Abb. 661), die Lungenvenen haben niemals Klappen.

Die Nerven der Lunge entstammen dem Vagus und Sympathicus. Sie begleiten die Bronchen und endigen an Drüsen, Muskeln und in der Schleimhaut. Kleine Ganglien kommen in der Umgebung der Bronchen vor.

Lymphgefäße finden sich in der Lunge reichlich. Sie sind oft als feine, mit Endothel ausgekleidete Spalten neben den Bronchen nachweisbar (Abb. 656). Sie führen mit den bekannten Lymphknoteneinschaltungen zum Hilus. Lymphatisches Gewebe, nicht zu Knoten mit Lymphplexus usw. organisiert, findet sich in der Umgebung der Bronchiolen, zuweilen auch der Arterien nach der Trennung vom Bronchiolus.

Mit dem Lymphapparat steht das Schicksal der Kohle in enger Beziehung (vgl. S. 380). Die Staubzellen, die innerhalb der Alveolen den Staub aufnehmen, liegen in den Präparaten

der Wand dicht an. Anscheinend gelangen sie von hier auch in die Bronchiolen, denn in der Lunge eines Hingerichteten sind an einigen Stellen Bronchiolen sichtbar, die einen richtigen Zylinder aus Staubzellen im Inneren enthalten. Innerhalb der Lunge liegt dann die Kohle in ortsfesten Zellen von verzweigter und spindelförmiger Form, vor allem in den Scheiden hauptsächlich der Arterien und Bronchiolen, aber auch der Venen. Bei reichlicher Staubeinlagerung findet er sich in den Zwickeln der Interalveolarepten und in den Septen selbst (Abb. 656, 660 u. 661). Später in den die Bronchien begleitenden Lymphknoten (Abb. 668).

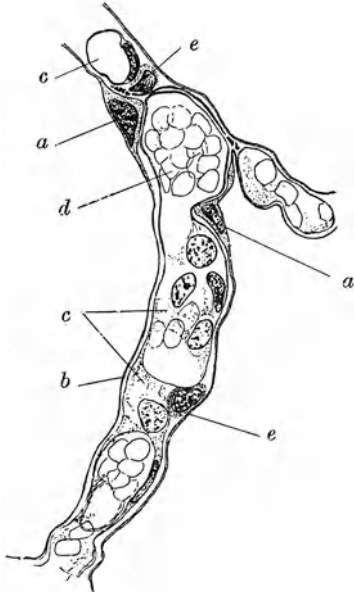


Abb. 669. Lunge (S); Bau der Alveolenwand; P. gez. 470 $\times$ . *a* Alveolarepithel (Zellen), *b* Alveolarepithel (Platten), *c* Kapillarewand im Durchschnitt und Flachschnitt, *d* Blutkörperchen, *e* Bindegewebszellen.

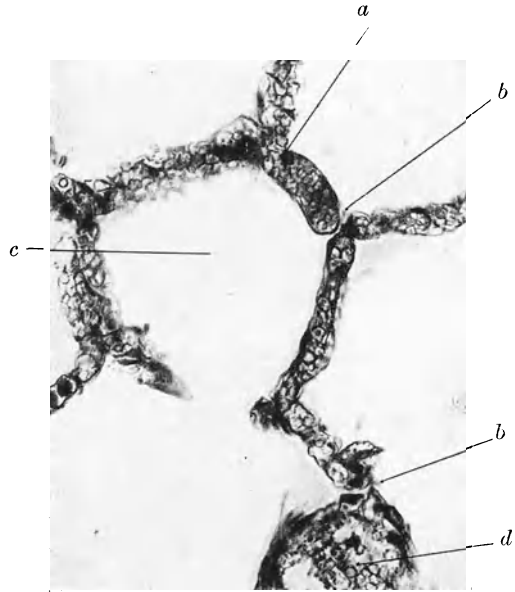


Abb. 670. Lunge (S); Alveole mit Interalveolarpore; Häm. Eos. P. phot. 240 $\times$ . *a* Alveolenwand; *b* Pore, *c* Lichtung der Alveole, darunter deren Eingang, *d* kleine Lungenvene.

**281. Zusammenfassung des Baues der Alveolarwand.** Eine Alveolarwand begrenzt immer 2 Alveolen (Interalveolareseptum). Ihre Grundlage ist das Kapillarnetz mit den dieses durchflechtenden elastischen Fasern. In den noch verbleibenden Lücken liegen Bindegewebszellen. Das Alveolarepithel (s. S. 566) überzieht diese Wand so, daß es überall der Kapillarewand ganz fest aufliegt (Abb. 669).

Die Interalveolarporen sind Verbindungslöcher zwischen den Alveolen desselben und benachbarter Azini. Beim Menschen sind sie spärlich, aber auch an gesunden Azinis sicher vorhanden (Abb. 670), bei manchen Säugetieren sehr reichlich (Fledermäusen).

#### Literatur zu 225—281.

Literatur zu den Organen der Stoffaufnahme: Vgl. die Lehr- und Handbücher dazu jetzt, auch für die vorhergehenden Kapitel, — Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, herausgegeben von v. Moellendorff. Berlin: Julius Springer.

Für Nerven der Eingeweide: 1. Stöhr: Mikroskopische Anatomie des vegetativen Nervensystems. Berlin: Julius Springer 1928. (L!)

Mundhöhle: 2. Zimmermann, K. W.: Beitrag zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. mikrosk. Anat. 52, 552 (1898). — 3. Pischinger, A.: Beitrag zur Kenntnis der Speicheldrüsen usw. des Menschen. Ztschr. mikrosk.-anat. Forschg 1 (1924). — 4. Mollier: Die lymphoepithelialen Organe. Sitzgsber. Ges. Morph. u. Physiol. München 29, 1 (1914).

Zähne: Die Handbücher und Zeitschriften der Zahnheilkunde bringen Arbeiten und Literaturberichte auch über den mikroskopischen Bau der Zähne. Noch immer grundlegend: 5. v. Ebner: Histologie der Zähne in Scheff. Handbuch der Zahnheilkunde. Wien 1908. — 6. Port-Euler: Lehrbuch der Zahnheilkunde. 1929. — 7. Walkoff: Normale Histologie menschlicher Zähne. Leipzig 1901. — 8. Euler, H.: Pathologie der Zähne. 1927. Ferner die Zeitschriften der Zahnheilkunde; vor allem Fortschritte der Zahnheilkunde, herausgegeben von Misch mit regelmäßigen Berichten über Histologie und Histogenese. Berlin. — 9. Parodontium: Zeitschrift für die Grenzfragen der Medizin und Odontologie, Berlin ab 1929.

Magen und Darm: 10. Aagard: Lymphgefäße des Dünndarms (Muskelgefäße). Z. Anat. **65**, 301 (1922). — 11. Aschoff: Dreiteilung des Magens mit besonderer Berücksichtigung der Schleimhautverhältnisse. Pflügers Arch. **201**, 67 (1923). — 12. Babkin: Die sekretorische Tätigkeit der Verdauungsdrüsen. Handbuch der Physiologie, herausgeg. von Bethe, Bd. 3, S. 698. — Carleus: St. über das lymph. Gew. des Darmkanals bei einigen Haustieren. Z. Anat. **86**, 393 (1928) (L!). — 14. Chlopkow: Einige neue Daten zur Frage von der Struktur der Schlupfleisten und Becherzellen des Darmepithels der Säugetiere. Z. Zellforschg **7**, 502 (1928). — 15. Hamperl: Über die gelben (chromaffinen) Zellen im Epithel der Verdauungstraktur. Z. mikrosk.-anat. Forschg **2**, 506 (1925). — 16. Küll: Die chromaffinen Zellen d. Verdauungstraktus. Z. mikrosk.-anat. Forschg **2**, 163 (1925). — 17. Landau: Über Zusammenhänge zwischen beiden Schichten der Tunica musculus des Darmes. Z. mikrosk.-anat. Forschg **14**, 441 (1928). — 18. Ooppel: Vgl. mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere, Magen, Darm. Jena ab 1896. — 19. Ooppel: Über einige Zellarten der Brunnerschen Drüsen des Menschen. Arch. mikrosk. Anat. **72**, 525 (1911). — 20. Schaeppi: Über die Anheftungsweise der Darmepithelien. Arch. mikrosk. Anat. **87**, 341 (1916). — 21. Tschassownikow: Brunnersche und Pylorusdrüsen. Anat. Anz. **61**, 341 (1926). — 22. Tschassownikow: Über den Gang des Sekretionsprozesses in den Zellen des Magendeckepithels, der Amphibien und Säuger. Z. f. Zellforschg **5**, 680 (1927). — 23. Weiner: Fettablagerung und Fettresorption im Darm. Z. mikrosk.-anat. Forschg **13**, 196 (1928). — 24. Zimmermann, W.: Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Fundusdrüsen im menschlichen Magen. Erg. Physiol. **24**, 281 (1925) (L!). — 25. Petersen: Feinbau verschiedener menschlicher Organe. Z. Zellforschg **10** (1930).

Anus: 26. Lubosch u. Schaller: Über die Form des menschlichen Rektums. Z. Anat. **85**, 400 (1928) (L!). — 27. Scent-Györgyi, v.: Anatomie und Histologie des Teguments der Analöffnung und des Rektums. Anat. H. **49**, 303 (1913) (L!).

Pankreas: 28. Clara, Max: Eine Studie zur Kenntnis der Langerhansschen Inseln. Z. mikrosk.-anat. Forschg **1**, 513—515 (1924). — 29. Hett, I.: Histologische Beobachtungen am Pankreas der Maus. Z. mikrosk.-anat. Forschg **1**, 310—315 (1924). — 30. Karadasewitsch, B. I.: Embryologie der Langerhansschen Inseln des Pankreas. Z. Anat. **83**, 792—803 (1927). — 31. Keyl: Über Lappenbildung menschlicher Bauchspeicheldrüsen. Z. mikrosk.-anat. Forschg **5**, 185—196 (1926). — 32. Kolossoff: Über die morphologische Bedeutung der Langerhansschen Inseln. Z. mikrosk.-anat. Forschg **11**, 43—65 (1927). — 33. Neubert: Bau und Entwicklung des menschlichen Pankreas. Arch. mikrosk. Anat. **111**, 29—118 (1927).

Leber, ältere: 34. Braus: Untersuchungen zur vgl. Histologie der Leber der Wirbeltiere. Semon: Zoologische Forschungsreisen, Bd. 2, 303. Jena 1896. — 35. Mall: A Study of the Structural Unit of the liver. Amer. J. Anat. **1906**, 227. — 36. Berg, W.: Über funktionelle Leberzellstrukturen I. Arch. mikrosk. Anat. **94 II**, 519—567 (1920) u. Arch. mikrosk. Anat. **96**, 54—76 (1922). — 37. Berg, W.: Über funktionelle Leberzellstrukturen III. Z. mikrosk.-anat. Forschg **1**, 245—296 (1924). — 38. Riegele: Über das feinere Verhalten der Nerven in der Leber von Mensch und Säugetier. Z. mikrosk.-anat. Forschg **14**, 73 (1928). — 39. Hammer, Aug.: Über die erste Entstehung der nicht kapillaren intrahepatischen Gallengänge beim Menschen. Z. mikrosk.-anat. Forschg **5**, 59—89 (1926). — 40. Forsgreen: Mikroskopische Untersuchungen über die Gallenbildung in den Leberzellen. Z. Zellforschg **6**, 645 (1928). — 41. Loeffler: Der Bau des Leberläppchens. Z. Anat. **84**, 511—523 (1927). — 42. Loeffler: Leberstudien IV. Virchows Arch. **272** (1929). — 43. Loeffler: Folgen der Unterbindung der Leberarterie. Arch. klin. Chir. **149** (1928). — 44. Mollier: Entwicklung der intrahepatischen Gallengänge. — 45. Münzer: Über die Zweikernigkeit der Leberzellen. Arch. mikrosk. Anat. **98**, 249—282 (1923). — 46. Experimentelle Studien über die Zweikernigkeit der Leberzellen. Arch. mikrosk. Anat. **104**, 139—184 (1925). — 47. Neumann: Neuer Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Leber. Arch. mikrosk. Anat. **85**, 480—520 (1924). — 48. Pfuhl, Wilh.: Form und Lage der Sternzellen in der Leber eines 22jährigen gesunden Mannes. Z. mikrosk.-anat. Forschg **10**, 207—224 (1927). — 49. Pfuhl, Wilh.: Experimentelle Untersuchungen über die Kupfferschen Sternzellen der Leber I. Z. Anat. **81**, 90—114 (1926). — 50. Pfuhl, Wilh.: Form und Gefäßbeziehungen der Leberläppchen beim Menschen. Z. Anat. **66**,

361—384 (1922). — 51. Pfuhl, Wilh.: Über die Form der Gefäßbeziehungen der Leberläppchen beim Schweine. *Z. Anat.* **62**, 153—170 (1921). — 52. Pfuhl, Wilh.: Strukturelle Eigentümlichkeiten der Maulwurfsleber und ihre kausale Abhängigkeit von den besonderen physiologischen Bedingungen des Leberkreislaufes bei diesen Tieren. *Z. Anat.* **72**, 545—555 (1924). — 53. Pfuhl: Läppchengröße und Kapillarlänge in der menschlichen Leber. *Z. Zellforschg* **4**, 216 (1926). — 54. Ders.: Beiträge zur physiologischen Anatomie der Gallenblase. *Arch. klin. Chir.* **147**, 490 (1927). — 55. Raigorodsky: Die Nerven der Leberpforte des Menschen. *Z. Anat.* **86**, 698—729 (1928). — 56. Rumjanzew, N.N.: Zur Frage über den mikroskopischen Bau der peripheren Schicht der Leberläppchen des Schweines. *Z. mikrosk.-anat. Forschg* **9**, 303—316 (1927). — 57. Zimmermann, K. W.: Der feinere Bau der Blutkapillaren. *Z. Anat.* **68**, 29 (1923). — 58. Zimmermann, K. W.: Über das Verhältnis der Kupfferschen Sternzellen zum Endothel der Leberkapillaren beim Menschen. *Z. mikrosk.-anat. Forschg* **14**, 528 (1928).

Luftwege: 59. Schuhmacher: Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde. herausgeg. von Deucker und Kahler. Berlin: Julius Springer 1925 (L.).

Lunge: 60. Miller, William Snow: The air spaces of the lung of the cat. *J. of Morph.* **24**, 459 (1913). — 61. Oppel, A.: Atmungsapparat. *Erg. Anat.* **16**, 292 (1906) (L.). — 62. Heiß, R.: Bau und Entwicklung der Wirbeltierlunge. *Erg. Anat.* **24**, 244 (1922) (L.). — 63. Loeschke: Beitr. path. Anat. **1921**. — 64. Müller, Joseph: Zur vergleichenden Histologie der Lungen unserer Haussäugetiere. *Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.gesch.* **69**, 1 (1906).

## Die serösen Häute.

**282. Allgemeine Übersicht.** Seröse Höhlen sind die Teile der Leibeshöhle (Zölon), die sich bekanntlich in den Herzbeutel, die Pleurahöhlen, die Bauchhöhle und die beiden Skrotalhöhlen gliedert. Die Wandbekleidung dieser Höhlen sind die serösen Häute, die grundsätzlich überall gleich gebaut, sich auch biologisch, z. B. bei krankhaften Veränderungen und Reaktionen auf Schädlichkeiten gleichartig verhalten.

Was ihre Leistung anbetrifft, so gehören die Teile der Leibeshöhle zu den Beweglichkeitseinrichtungen. Sie trennen als Spalten die meist selbständig beweglichen Eingeweideteile (Darm, Herz) vom Bewegungsapparat der Körperwand, so beiden Teilen ihre Bewegungsfreiheit zueinander gewährleistend. Sie gleichen also den Gelenken und man kann geradezu die Leibeshöhlen als Gelenkspalten zwischen Körperwand und Eingeweiden bezeichnen. Wie bei den Gelenken ist das wichtigste die gewebliche Trennung, der Spalt — eine „Höhle“ im eigentlichen Sinne ist ja ebensowenig vorhanden wie bei einer Rocktasche — und die besondere Ausgestaltung der Oberflächen als Gleitflächen, die nur durch eine dünne Flüssigkeitsschicht voneinander getrennt werden, wie Welle und Lager durch die Ölschicht in einer Maschine.

Auch im feineren Verhalten der beteiligten Gewebe gehören Gelenke und Leibeshöhle eng zusammen. Sie sind außerordentlich empfindlich gegen Infektionen; betrachtete man doch im Zeitalter vor der Einführung der Asepsis und Antiseptika die Eröffnung der Bauchhöhle ebenso wie die z. B. des Kniegelenkes als eine unmittelbare Bedrohung des Lebens.

Die Leibeshöhle entsteht als Spalt in der Seitenplatte des Mesoderms, die sich so in ein parietales Blatt (Somatopleura) und in ein viszerales Blatt (Splanchnopleura) sondert. Diese Blätter sind zunächst noch der Mutterboden für weitere Organe und Gewebe; Quellen des Mesenchyms, das den größten Teil der Darmwand (alles bis aufs Epithel und dessen Abkömmlinge), die Herzwand bis auf das Endothel („myoepikardialer Mantel“) aufbaut.

Nach allen diesen Abspaltungen und Sonderungen der alten Mesodermzellschicht bleibt dann ein einschichtiger epithelialer Zellverband übrig. Dies ist das Mesothel. Es sitzt einer Bindegewebsschicht auf, die mit ihr die biologische Einheit einer „Haut“ (s. S. 141), nämlich die seröse Haut bildet. Blutgefäße, Nerven, elastische Netze sind in wechselnder Weise darin ausgebildet.

Eine darunterliegende lockere Schicht, eine Subserosa, ist nicht immer abgrenzbar. Sie trennt die Serosa von der eigentlichen Körperwand, deren mechanisches System von innen her mit einer Faszie (F. endothoracica, transversa abdominis) beginnt. In und unmittelbar unter den serösen Häuten wird

ein Hauptteil des Speicherfettes abgelagert, so daß bei fetten Personen hier ungeheurere Fettmassen aufgestapelt werden können. Bei gemästeten Schlachttieren gilt dieses Fett als besonders wertvoll (Gänse, Schweine, Kalb).

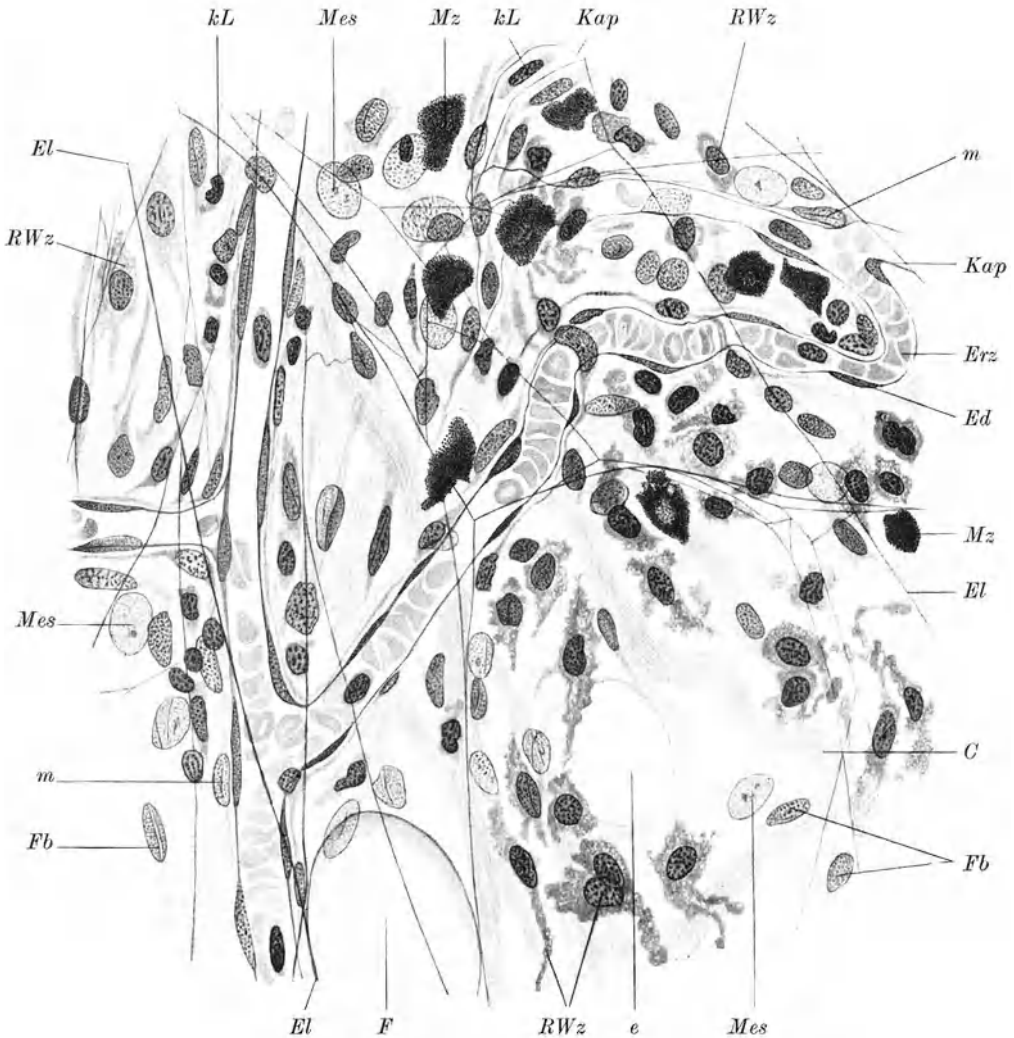


Abb. 670a. Netz vom erwachsenen Menschen (Hingerichteter). Flächenpräparat eines dünnen Abschnittes. *Mes* Deckzellenkerne, *Fb* Fibrozyten, *RWz* ruhende Wanderzellen (Histiozyten, Klasmatozyten), *Mz* Mastzellen, *F* Fettzelle, *e* Lücke in der Membran, *C* Kollagen, *EL* elastische Fasern, *Kap* Kapillare, *Erz* Erythrozyten, *Ed* Endothel, *m* undifferenzierte, perivaskuläre Mesenchymzellen. Zeiß Achr. Hom. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Komp. Ok. 4. (Aus Maximow: Bindegewebe und blutbildende Gewebe in Handbuch der mikrosk. Anat. Bd. 2/1.)

Die Zellformen der Subserosa sind im übrigen die des lockeren Bindegewebes (S. 172) und wir haben diese Organe benutzt, um uns diese Zellen zur Anschauung zu bringen. Die Abb. 670a zeigt diese Zellformen noch einmal beieinander.

In den serösen Höhlen finden sich beim gesunden Organismus sehr geringe Mengen einer eiweißhaltigen Flüssigkeit, die aber unter pathologischen Bedingungen sehr reichlich



werden kann. (Daher „seröse“ Höhlen und Häute.) In dieser Flüssigkeit finden sich stets Zellen, die den Makrophagen (Histiozyten, Abb. 174 S. 173) gleichen. Es ist eine alte Frage, ob die serösen Höhlen unmittelbar durch Öffnungen mit den Lymphgefäßen in Verbindung stehen (S. 322). Das wird neuerdings bestritten.

„Es ist bekannt, daß bei Einführung fein verteilter Substanzen in die Bauchhöhle diese in überraschend kurzer Zeit nach wenigen Minuten ihren Weg in die Lymphgefäße des Diaphragmas und weiter in die Lymphknoten des Mediastinum anterius nehmen. Sie legen diesen Weg vorerst nicht als in Zellen eingeschlossene, phagozytierte, sondern als freie Teilchen zurück; erst später allerdings auch relativ sehr rasch, nach 30 Minuten werden sie dann in den Lymphknoten zumeist schon im Inneren von Zellen liegend vorgefunden. Während man früher zumeist annahm, daß die korpuskulären Teile zwischen den Deckzellen und zwischen den Lymphgefäßendothelien hindurch in das Lumen der Lymphgefäße des Diaphragmas gelangen, hat Cunningham gezeigt, daß die Teilchen durch die Zellen hindurchtreten und daß es sich dabei also gewissermaßen um eine Art Phagozytose handelt. Die

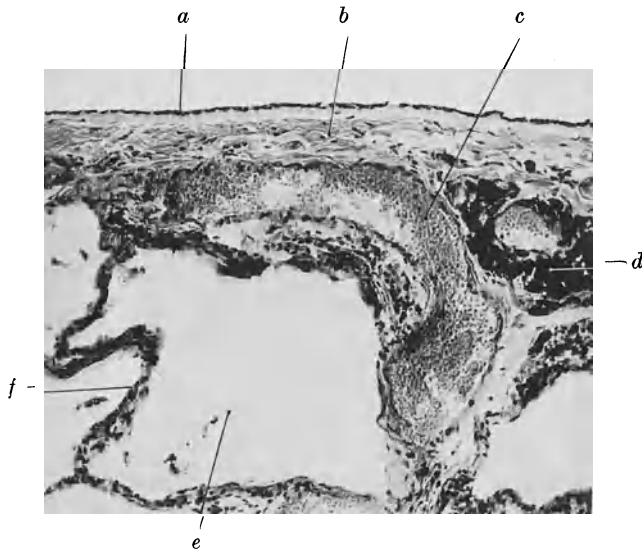


Abb. 671. Pleura pulmonalis (S), Häm. P. phot. 100  $\times$ . *a* Mesothel, *b* Bindegewebe der Pleura, *c* Vene, *d* Septum interlobulare mit Kohleeinlagerung am Ansatz an der Pleura, *e* Alveole, *f* Alveolarwand.

Deckzellen liegen im Diaphragma dem Lymphgefäßendothel eng an und auch durch dies letztere scheinen die Teilchen anstandslos hindurchtreten zu können. Was dabei für Kräfte tätig sind, bleibt unbekannt (Maximow 1927).“

**283. Das Mesothel.** Für das einschichtige Plattenepithel der serösen Häute ist die Bezeichnung „Mesothel“ jetzt allgemein üblich.

Die alte Bezeichnung „Endothel“ von His umfaßte das Zölomepithel mit. Wir trennen es jetzt als „Mesothel“ ab und behalten den Namen Endothel für die Zellauskleidung der Gefäße.

Das Mesothel bildet einen Belag platter Zellen (einschichtiges Plattenepithel, Abb. 124), deren Grenzen durch Silber als Zackenlinie darstellbar sind. Die Kerne sind flach, linsenförmig, mit fein verteiltem Chromatin. An den meisten Organen wechselt die Form der Mesothelzellen des viszeralen Blattes beträchtlich. Auf dem Herzen, der Milz, der Leber findet man kubische, zuweilen mehrreihige Zellbeläge.

Das Mesothel steht in seiner ganzen Biologie vielleicht am meisten nach seinen form- und gewebebildenden Fähigkeiten (Potenzen S. 109) dem Mesenchym und dessen unmittelbaren Nachkommen, den Fibroblasten nahe; vor allem aber den sog. „Endothelien“ der Gelenke, die in Wirklichkeit mehr oder weniger zusammenhängende Schichten von Bindegewebszellen (Fibroblasten) sind. Mesothel und Mesenchym sondern sich als getrennte

Zellstämme nach Ausgestaltung des Mesoderms in seine Primitivorgane, Ursegment, Stiel und Seitenplatte. Jetzt trennt sich das Material der Seitenplatten in Mesothel und

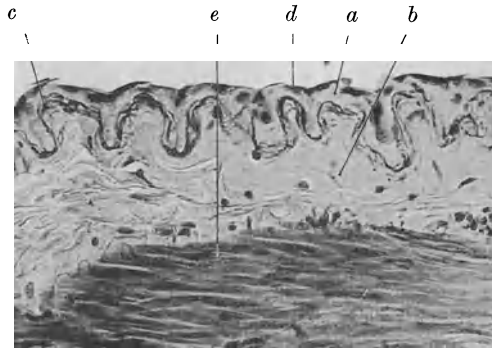


Abb. 672. Viszerales Blatt des Bauchfells vom Ileum (*Sch*). Chromgallein. P. phot. 210  $\times$ .  
a Serosa, b Subserosa, c Elastika, d Mesothel, e Muskulatur des Darmes.

Mesenchym, aber es ist durchaus fraglich wie weit Mesothel noch später aus Fibroblasten oder Fibroblasten aus Mesothel hervorgehen können.

In der Kultur (S. 136) embryonalen Materials ist dies möglich (Lewis). Jedoch steht das Ausgangsmaterial der Kultur dem Zeitpunkt der Sonderung noch nahe. Die Art der

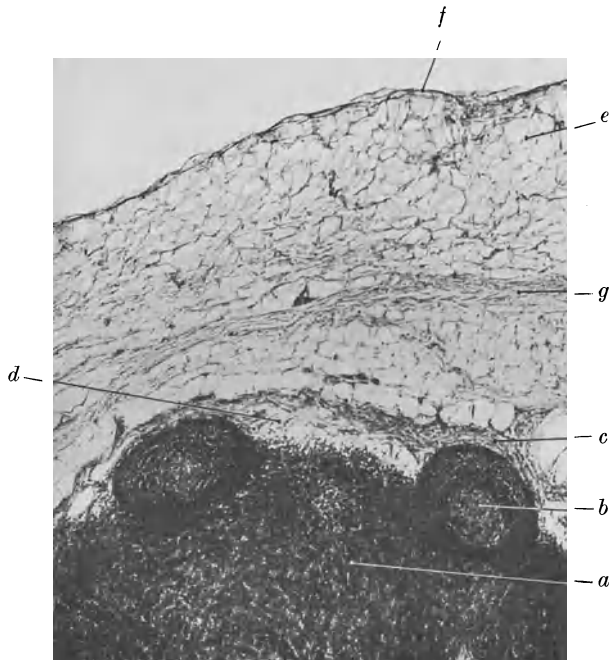


Abb. 673. Mesenterium des Dünndarms mit Lymphknoten (*V*). Häm. P. phot. 80  $\times$ .  
a Lymphknoten, b dessen Rindenknotchen, c Kapsel, d Randsinus, e Serosafett, f Mesothel, g Subserosa.

Regeneration des Mesothels am Erwachsenen ist ungewiß. Es wird sowohl angegeben, daß es sich nach Art eines Epithels durch Hinüberwachsen vom Rande der des Mesothels beraubten Fläche her regeneriere, wie auch, daß neue Mesothellagen aus Fibroblasten entstünden. Der letzteren Ansicht steht entgegen, daß einander berührende mesothelfreie

Serosaflächen sehr leicht bindegewebig verwachsen. Jedoch bedarf das Mesothel überhaupt zu seiner Erhaltung einer gewissen Bewegung mesothelbekleideter Flächen aufeinander. Werden zwei Mesothelflächen aufeinander gelegt und durch Naht vereinigt, so verschwindet das Mesothel und die Flächen verwachsen. Da dieser Vorgang sehr schnell vor sich geht, so ist er eine der wichtigsten Grundlagen operativer Maßnahmen innerhalb der serösen Höhlen. Epithelflächen können auf diese Weise niemals vereinigt werden; das geht nur durch Aneinanderfügen von Schnittträgern.

Das Mesothel kann Fasern, zum mindesten kollagene Fasern bilden. Es gibt Teile des Omentum majus, die nur aus mesothelbekleideten Bindegewebsbündeln bestehen.

**284. Die einzelnen serösen Häute.** Wir besprechen jetzt die einzelnen serösen Höhlen und die Besonderheiten ihrer Wandbekleidung.

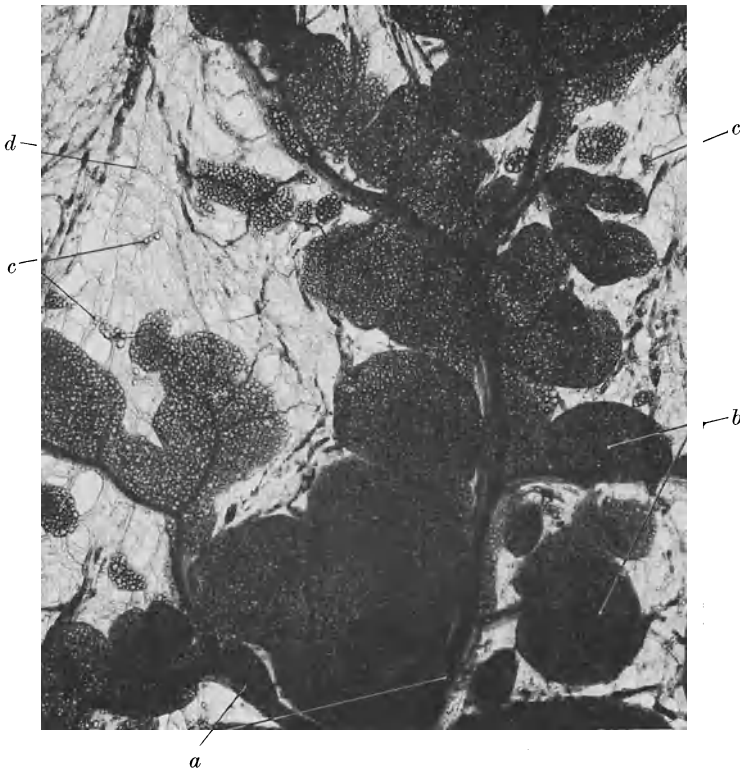


Abb. 674. Omentum majus vom Erwachsenen (Sektion), Totalpräparat ungefärbt in Glycerin. P. phot. 13  $\times$ . *a* Gefäßbaum, *b* große Fettläppchen, *c* zerstreute Fettzellen, *d* Netzgewebe.

Vom Herzbeutel ist das viszerale Blatt, das Epikard beschrieben und abgebildet worden (S. 333). Die Herzbeutelwand besteht aus einer derben fasziartigen Membran mit Mesothel, ohne zartere Gewebsschicht unter dem letzteren.

Die Pleura parietalis ist an den Rippen ebenfalls sehr derb und enthält zahlreiche elastische Fasern. Für das Mediastinum gilt an manchen Stellen über den größeren Organen ähnliches. Wo sie ein einem Mesenterium entsprechendes Doppelblatt bildet, ist sie anscheinend beim Menschen ähnlich wie dieses gebaut. Bei Säugetieren kommen an solchen Stellen Durchbrechungen vor, so daß Luft und Flüssigkeit von der einen Pleurahöhle in die andere durchtreten kann. Solche Stellen gleichen dem großen Netz der Bauchhöhle. Beim Menschen

ist derartiges niemals der Fall. Die Luftfüllung eines Pleuraraumes („Pneumothorax“ bei Verletzungen, Krankheiten, auch künstlich als Heilmittel bei Lungentuberkulose) beschränkt sich also auf die eine Seite. Darauf beruht die Erträglichkeit des Zustandes. Bei vielen Tierarten wandert die Luft alsbald auf die andere Seite, worauf die Atmung stillgelegt wird und der Tod eintritt.

Die Pleura pulmonalis besitzt eine Grundlage aus elastischen Netzen. Sie macht die Ausdehnung und Zusammenziehung der Lunge bei der Atmung mit und bleibt dabei stets ein glatter faltenloser Überzug der Lunge (vgl. Abb. 671). Das Mesothel wechselt dabei also ständig seine Form von ausgedehnten platten zu annähernd kubischen Zellen (vgl. Epikard).

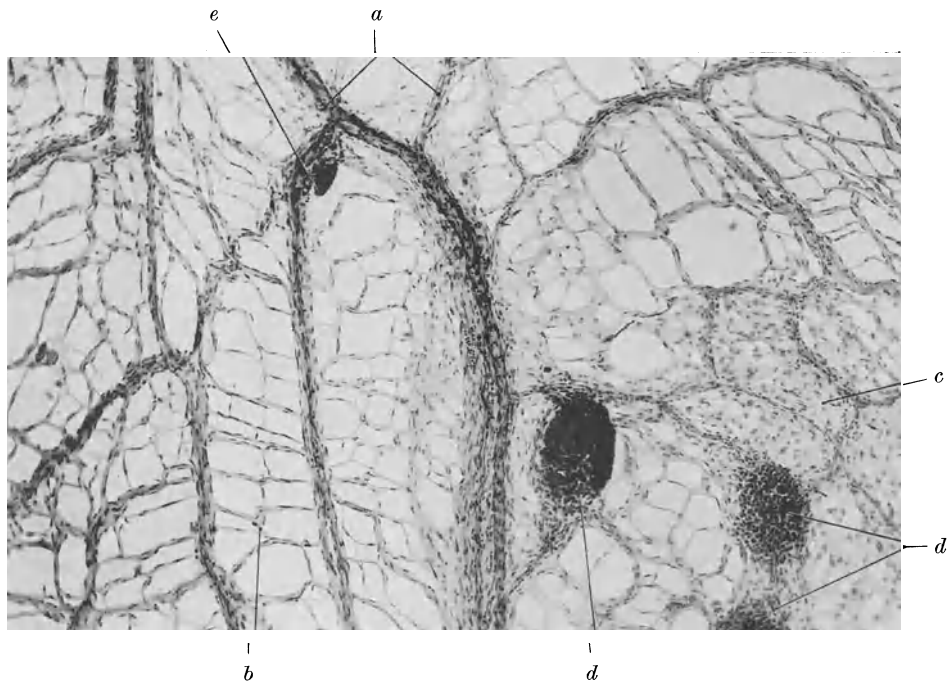


Abb. 675. Omentum majus (V.), Totalpräparat, Chromgallein, P. phot. 52  $\times$ . *a* Netzbalken mit Gefäßen, *b* gefäßlose Maschen, *c* geschlossene Mesotheldecke, *d* Milchflecken, *e* zapfenförmiger Milchfleck.

In der Bauchhöhle entspricht das parietale Blatt der oben gegebenen allgemeinen Kennzeichnung. Vom viszeralen Blatt wurden Teile bei Leber und Milz erwähnt. Hier handelt es sich um derbe Kapseln mit Mesothelüberzügen. Am Darm ist die Serosa verschieblich; bei kontrahierter Muskelschicht entstehen Falten (Abb. 672); sie enthält hier reichlich elastische Fasern.

Die Mesenterien bestehen aus zwei Serosablättern mit einer die Gefäße, Nerven, Lymphgefäße und Lymphknoten enthaltenden Gewebsschicht dazwischen, die wir (s. S. 176) als Beispiel für ungeformtes lockeres Bindegewebe benutzt haben. In diese wird reichlich Fett abgelagert. Dies kann aber auch zwischen Mesothel und das eigentliche Serosabindgewebe eindringen. Dann liegt das Mesothel unmittelbar auf dem Fett (Abb. 673) wie die Deckzellschicht bei den Fettfalten der Gelenke.

Eine gesonderte Besprechung erfordert das große Netz. Es entwickelt sich bekanntlich als beutelförmiger Auswuchs aus dem Mesogastrium dorsale,

so daß ursprünglich vier Serosaflächen vorhanden sind, zwei außen und zwei als Wand des Beutels. Der Beutel bleibt nur stellenweise erhalten, so daß an den meisten Stellen eine einheitliche Membran vorliegt. Diese besteht beim Erwachsenen aus einem Netzwerk von Bindegewebsbündeln (sog. „areoläres“ Bindegewebe, der Begriff ist gänzlich überflüssig). In den derbereren Netzmaschen verlaufen Gefäße. Die Maschen des Netzes sind vom Mesothel überzogen, zwischen den Maschen also richtige Löcher vorhanden. Diese Löcher entstehen erst im fetalen und kindlichen Leben und der Vorgang wird niemals vollständig durchgeführt, so daß man noch am Netz Erwachsener mehr oder weniger zarte Mesothelschleier zwischen den Netzmaschen finden kann (Abb. 674—676).

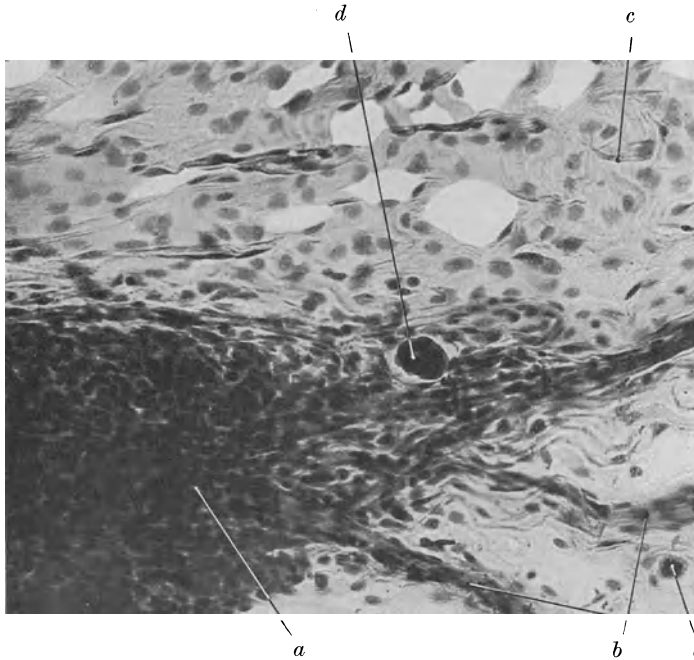


Abb. 676. Dasselbe Objekt wie Abb. 675. Häm. Eos. P. phot. 190  $\times$ . *a* Milchfleck, *b* Netzbalken, *c* geschlossene Mesotheldecke, darüber Löcher, *d* Riesenzellen.

In das Netz wird nun reichlich Fett abgelagert, das sich bei geringen Fettmengen längs der Gefäße findet (Abb. 674), bei fetten Personen aber das Netz in eine Fettplatte mit traubigen Auswüchsen und klunkerartigen Fettanhängen verwandelt, in der nur kleine Teile die ursprüngliche „Netz“beschaffenheit bewahrt haben. Das Fett entsteht zum Teil wie an anderen Orten, indem sich Reihen von Fettzellen in lockerem Gewebe bilden. Gerade im Netz sind aber besondere Organe vorhanden, aus denen die Mehrzahl der Fettkörper entstehen. Es sind Ansammlungen von Zellen, die den Namen „Milchflecken“ führen.

Die Zellen dieser Flecken sind nach Maximow richtige Lymphozyten, die irgendwo in lymphatischem Gewebe entstanden, mit dem Blutstrom hierher gelangt sind und nun aus den Gefäßen auswanderten, sich ansammelten und vermehrten. Nach anderen entstehen die Zellen an Ort und Stelle.

Diese Zellhaufen bilden teils mehr oder weniger lockere Häufchen, teils mantelartige Anschwellungen um die Gefäße, teils bilden sie kleine Zapfen, die über die Fläche des Netzes hervorragten. Sie besitzen ein eigenes Kapillarnetz,

das mit der Ausbildung zum Fettkörper heranwächst (S. 180). Die Milchflecken bilden den Ausgang und das Ende der Fettablagerung. Nach Verbrauch des Fettes bilden sie sich wieder zu Milchflecken zurück (Seifert).

Die Frage der Milchflecken ist ein Teilproblem der Zellschicksale im Bindegewebe und in den hämopoetischen Geweben. Nach Wassermann findet sich im Embryonalkörper an Stelle der späteren Fettläppchen zunächst myeloisches Gewebe. Hämoetisches Gewebe und Fett stehen überhaupt in besonderem engen genetischen Zusammenhang (Wassermann, Seifert). In den Milchflecken eines gesunden (nicht nachweisbar tuberkulösen) Hingerichteten finde ich Riesenzellen, die Knochenmarksriesenzellen gleichen (Abb. 676). Das ganze Problem der Binde- und hämopoetischen Gewebe ist neuerdings von seinem besten Kenner Maximow (gest. 1928) umfassend behandelt worden. Auf diese wichtige Schrift muß hier verwiesen werden.

Die seröse Höhle im Skrotum gleicht angeblich der Bauchhöhle. Das viszerale Blatt, das den Hoden überkleidet, ist als Albuginea testis besonders ausgebildet und gleicht dem Überzug des Eierstockes (s. dort).

#### Literatur zu 282—284.

1. Seiffert: Peritoneum usw. Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. 5, S. 337. 1927. — 2. Seiffert: Feinerer Bau des Mediastinums. Arch. klin. Chir. 151, 237 (1928). — 3. Seiffert: Versuche und Untersuchungen am Peritoneum viscerales. Z. exper. Med. 65, 799 (L.) (1928). — 4. Maximow: Bindegewebe und blutbildende Gewebe. Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. 2, S. 232. 1927. L! — 5. Lewis, W. H.: Mesenchym und Mesenterium. J. of exper. Med. 38 (1923).

In Betreff des Vergleiches mit den Gelenken vgl. 6. Petersen: Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. II/2 und Naturwiss. 13, 313 (1925).

## Die Organe der Ausscheidung (Harnorgane).

### Die Niere.

**285. Die Anordnung der Feinbauteile.** Die Niere liefert den Harn, wie eine Drüse ihr besonderes Sekret. Der wichtigste Unterschied ist zunächst der, daß die abgesonderten Stoffe nicht in der Niere und vom Nierengewebe gebildet werden, sondern von diesen nur dem Blute entnommen und ausgeschieden werden. Da es sich um aus dem Körper zu entfernende Substanzen, nicht um Nutstoffe handelt, so stellt man die Exkretion der Niere, der Sekretion der anderen Drüsen gegenüber. Ihrem Feinbau nach ist die Niere eine Drüse aus epithelialen Drüsenschläuchen. Wie dieses „Parenchym“ den Harn produziert, ist umstritten, seitdem der Feinbau der Niere genauer bekannt ist und immer eines der schwierigsten Kapitel der Physiologie gewesen. Jedenfalls sind auch die Leistungen der Niere Leistungen des lebendigen Protoplasmas, die durch die Gesetze des Durchtrittes von Stoffen durch Membranen, Osmose und Ultrafiltration allein nicht erklärt werden.

Ihrer Aufgabe entsprechend, das Blut von den „harnfähigen“ Substanzen zu befreien, entspricht ein außerordentlich dichtes Gefäßnetz. Das Parenchym ist besonders in der Rinde in kapillare Bluträume eingebettet, ähnlich wie dies bei Organen innerer Sekretion der Fall ist (S. 383). Ein Schnitt durch eine gut durchspülte Nierenrinde zeigt alle Lücken und Winkel zwischen den epithelialen Teilen durch Bluträume eingenommen, so daß für ein „interstitielles“ Gewebe wenig Platz ist. Doch fehlt auch ein solches nicht. So gleicht die allgemeine Konsistenz des Nierengewebes eher dem der Leber als dem der anderen Drüsen. Die Niere ist wie vorwiegend auch die Leber ein dem Kreislauf und Stoffverkehr zugeordnetes Organ, die Reinigungsstelle des Blutes.

Die Entwicklung der Niere läßt zweierlei Quellen des Gewebes erkennen. Das „metanephrogene“ Gewebe ist ein Blastem (S. 104), dessen Material den Ursegmentstielen entstammt. Aus dieser Bildungsmasse sondern sich Teilchen

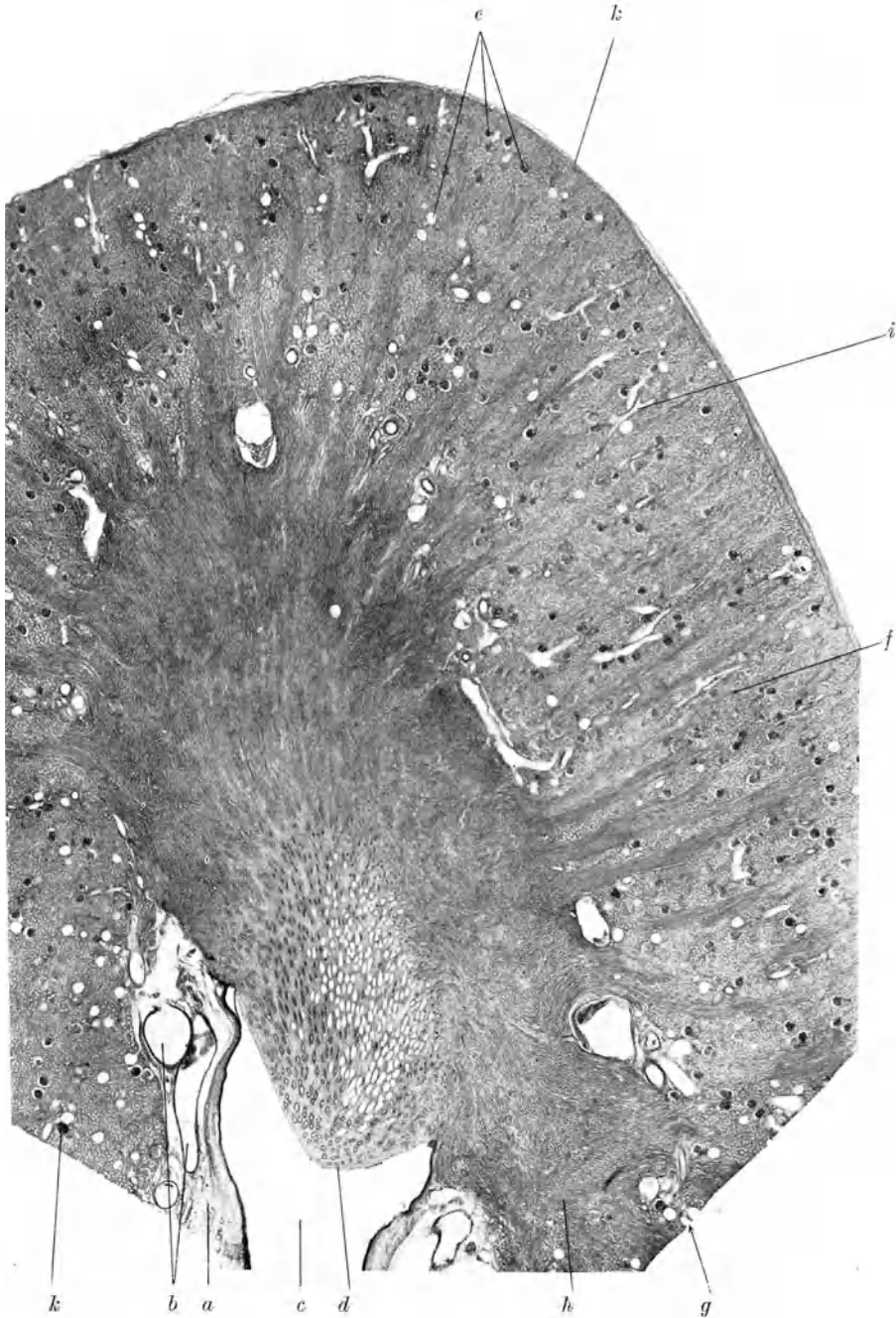


Abb. 677. Niere (S), Übersicht (dicker, loser Paraffinschnitt, daher einzelne Glomeruli und Kanälchen herausgefallen. Häm. P. phot. 7 ×. a Fett und Bindegewebe des Hilus, b Äste der Art. und Vena renalis, c Nierenbecken (Calix minor), d Nierenpapille, Epithel abgefallen (vgl. Abb. 684), e Kapsel, f Rinde mit Markstrahlen, g Gefäßzone, h Außenzone des Marks, die Innenzone steckt in der Papille (d), i Interlobulargefäße, k Glomeruli und leere Bowmansche Kapseln.

heraus, deren jedes ein Harnkanälchen liefert. Das Kanälchen tritt — schon frühzeitig — in Verbindung mit den Sprossen, die aus der Verzweigung des

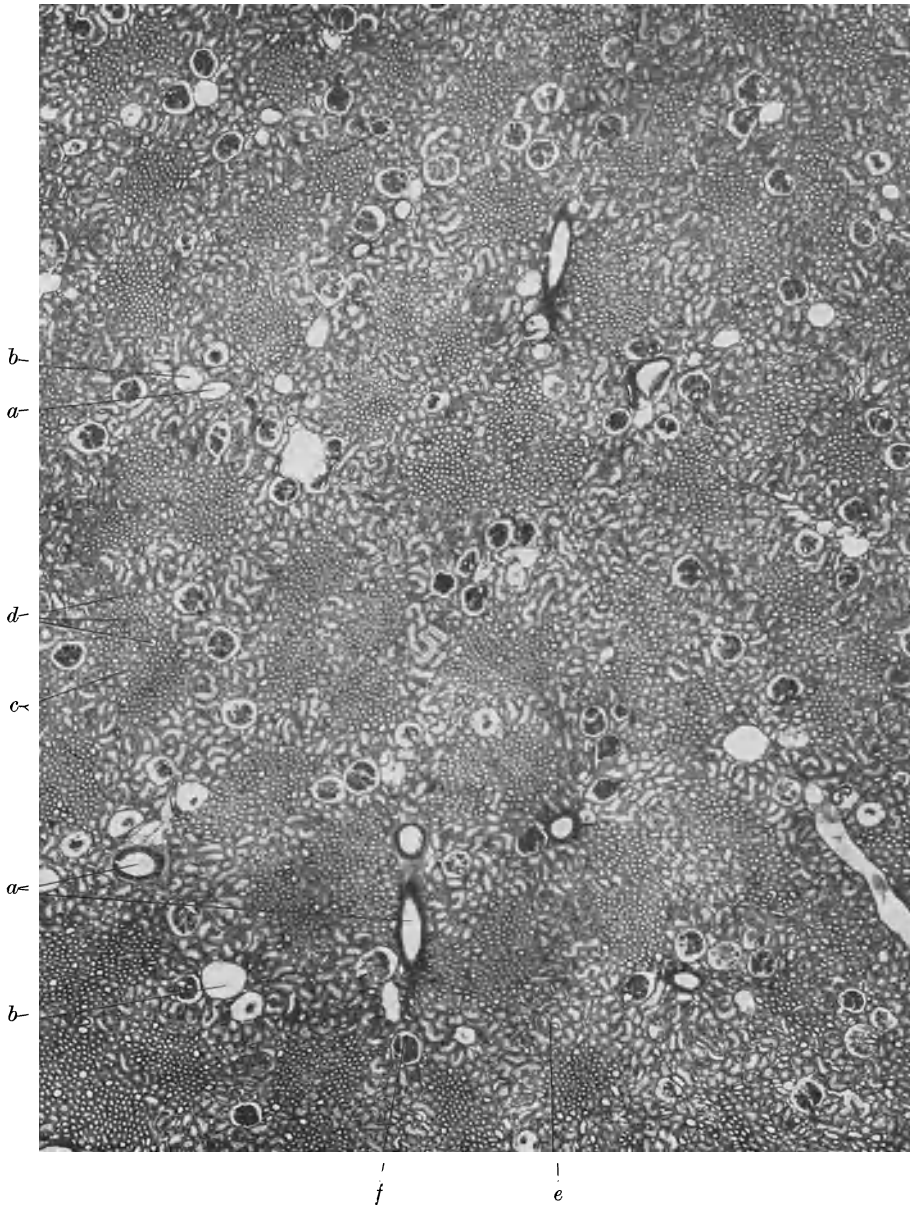
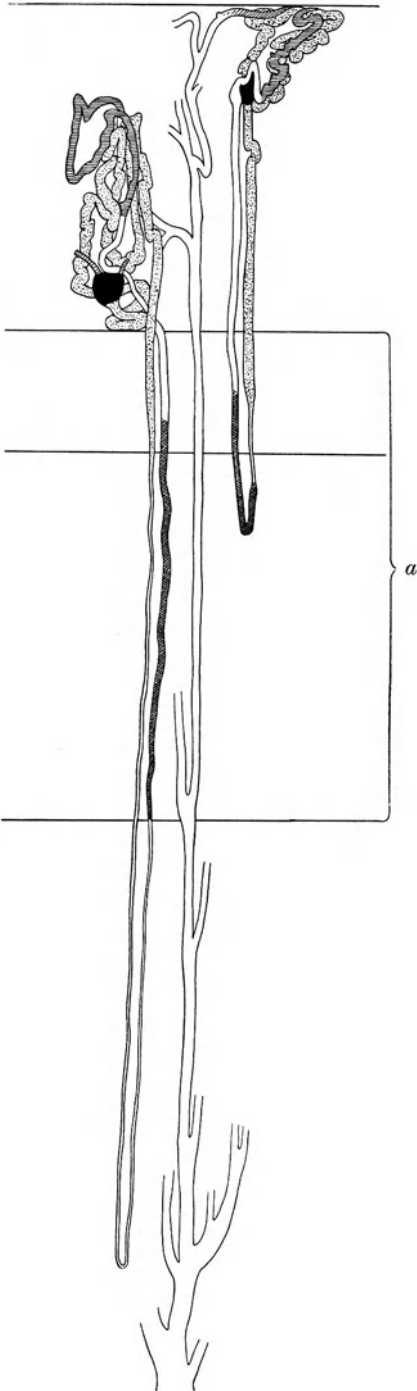


Abb. 678. Niere (*S*) Tangentialschnitt, durch die Rinde, Häm. Läppchengliederung (vgl. mit Abb. 625 u. 626). P. phot. 20  $\times$ . *a* Arteria interlobularis, *b* Vena interlobularis, *c* Markstrahl, *d* Sammelröhrchen an deren Peripherie, *e* Tubuli contorti, *f* Glomerulus.

Ureters entstehen und in das Blastem hineinwachsen. Dieses letztere liegt den schon fertigen inneren Teilen als Mantel auf, die Entwicklung geht außen



weiter, während die inneren schon Harn produzieren. Fertige Kanälchen liegen also innen, in der Entwicklung begriffene weiter draußen, das Blastem ganz außen, unter der noch zarten Kapsel.



Die fibröse Kapsel umgibt die ganze Niere; sie zieht glatt über das Organ hinweg und hängt wenig fest mit dem Parenchym zusammen. Man kann die Kapsel abziehen, und die Niere besitzt vor allem beim Erwachsenen keinerlei den Septen der gelappten Drüsen entsprechende ins Innere hineinragende Fortsätze. Auch bei der gelappten Niere der Feten und der Neugeborenen ist das nur andeutungsweise der Fall, ebenso bei den gelappten Nieren vieler Säugetiere. Die Lappenteilung junger menschlicher Nieren ist vor allem durch noch nicht völlig entwickelte Rindenzonen bezeichnet, daneben durch die äußeren Buckel (Abb. 682).

Die Nierensubstanz wird in Mark und Rinde eingeteilt (Abb. 677). Beim Menschen bildet das Mark kegelförmige Gebilde (Pyramiden), die mit ihrer Spitze (Papille) in der bekannten Weise in die Kelche des Nierenbeckens hineinragen. (Für Einzelheiten der größeren Verhältnisse sei auf die Lehrbücher der Anatomie verwiesen.) Jeder Markkegel ist von einer Kappe von Rindengewebe umgeben, so daß zwischen den einzelnen Markkegeln Rindenzonen eingeschaltet sind (Columnae renales). Diese Anordnung deutet den Lappenbau auch noch beim Erwachsenen an.

Die Rinde enthält die Malpighischen Körperchen (Nierenkörperchen), das Kennzeichen der Niere und gewundene Kanälchen (Tubuli contorti), daher auch die Bezeichnung Nierenlabyrinth. Das Mark enthält gerade gestreckte oder in gestreckten Schrauben verlaufende Kanäle (Tubuli recti). Vom Mark aus ragen Büschel gestreckter Kanäle in die Rinde hinein, die Markstrahlen.

Abb. 679. Rekonstruktion der Form und Lage der menschlichen Harnkanälchen, 9×. *a* Außenzone des Markes, der obere Teil Außenstreifen, der untere Innenstreifen. Vom Malpighischen Körperchen (schwarz) aus abwärts; punktiert: Hauptstück; hell: dünner Schleifen teil; doppelt gestrichelt: dicker Schleifen teil; hell: erster Teil (A) des Schaltstückes; gestrichelt: zweiter Teil (B) des Schaltstückes; hell: Sammelröhrchen. (Nach Peter, aus v. Möllendorff in Handbuch d. Physiol. Bd. 4.)

Die Blutgefäße verlaufen zwischen den Markkegeln in die Höhe (Vasa interlobularia) und verzweigen sich an der Grenze von Mark und Rinde, so daß in dieser Grenze ein Verzweigungssystem von Arterien und Venen liegt. Von diesen Gefäßen gehen weitere Äste in die Rinde und ins Mark hinein (s. weiter unten, Gefäße). Diese Region tritt bei der Zerlegung der Niere in Dünnschnitte immer sehr deutlich zutage, gleichgültig ob man Längsschnitte entsprechend der

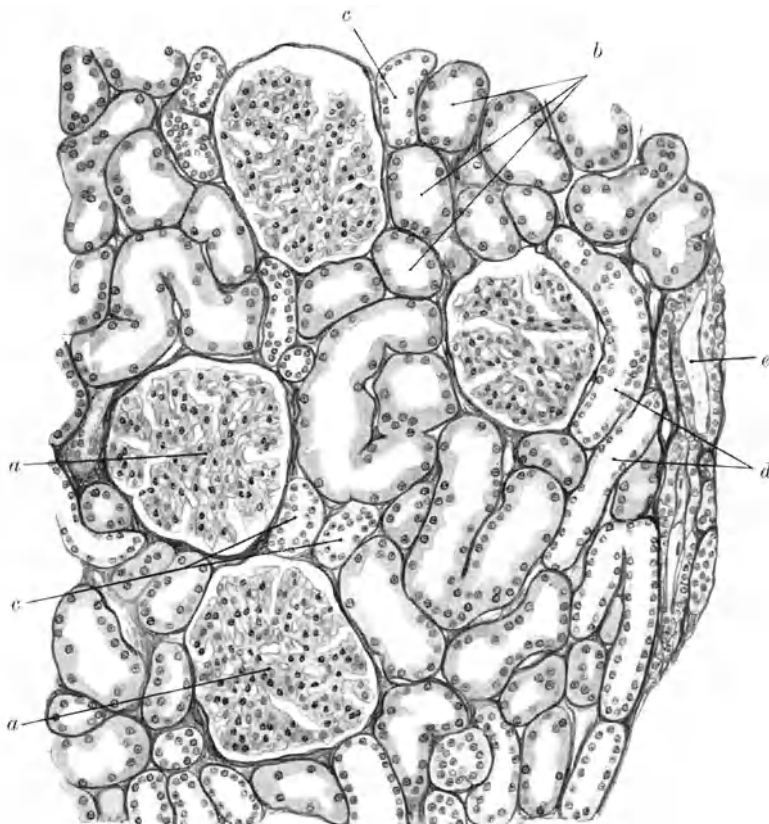


Abb. 680. Übersicht über die Bauteile der Nierenrinde. Niere vom Erwachsenen. (Von Prof. Heidenhain, Tübingen, gestiftet.) Gallein-Mallory, Redenz präp. Freytag gez. 130  $\times$ . *a* Malpighische Körperchen mit Glomeruli, beachte deren Lappung, *b* Tubulus contortus I (Hauptstück), *c* Tubulus contortus II (*b* Teil des Schaltstückes) am zugehörigen Malpighischen Körperchen, *d* aufsteigende Teile der Henleschen Schleife mit Übergang in den Tubulus contortus II (*a* Stück des Schaltstückes), *e* Arteria interlobularis.

Papillenachse oder solche senkrecht dazu anlegt. Stets erscheint das Parenchym hier durch die Gefäße unterbrochen und nur durch die Markstrahlen hängen hier Mark und Rinde zusammen. Dies Verhalten ist für manche Eigentümlichkeiten des Baues der Niere verantwortlich. Ich nenne daher diese Zone, die auf unseren Schnitten immer sehr deutlich hervortritt, „Gefäßzone“.

Auch in dem zu jedem Markkegel gehörigen Rindenbezirk kann man eine Gliederung in Läppchen wahrnehmen. Die Mitte eines Läppchens wird durch die Ausführungsgänge (Markstrahl) bezeichnet. Jedoch verzweigen sich die Markstrahlen gegen die Kapsel zu. Auf dem Querschnitt findet man mehrere

Markstrahlquerschnitte, jede umhüllt von Rindengewebe (Abb. 678). Die eigentliche Läppchengrenze wird durch die aufsteigenden Gefäße (Vasa interlobularia) bezeichnet. Jedoch ist diese Gliederung gerade beim Menschen für das Auge nur angedeutet. Die Anordnung der Kanälchenpakete (Nephrone s. w. u.) hält sich jedoch an diese Gliederung.

Das Mark wird durch das Verhalten der geraden Kanäle eingeteilt in eine Innenzone (Papillenteil) und in eine Außenzone. An der letzteren kann man wieder den Außen- und den Innenstreifen unterscheiden. Die genaue Bezeichnung dieser Entstehung setzt die

Kenntnis des feineren Verhaltens der Kanälchen voraus. Es folgen also aufeinander von innen nach außen: Die Innenzone, die Außenzone mit zwei Teilen, dem Innen- und dem Außenstreifen, darüber die Gefäßzone, die die Grenze von Mark und Rinde bezeichnet.

**286. Übersicht über den Verlauf der Harnkanälchen (Abb. 679).** Die Harnkanälchen sind in der Niere sehr eng gepackt und es ist schwierig, über den Verlauf und den Zusammenhang der einzelnen Abschnitte ein sicheres und vollständiges Bild zu gewinnen. Die Methode, die allein zum Ziel führt und seit längerer Zeit angewendet wird, ist die, Stücke der Niere mit starker Salzsäure zu mazerieren und die Kanälchen in möglichst großem Zusammenhang durch vorsichtiges Zerteilen solcher Stücke zu isolieren (näheres s. Literatur, Peter). Am Kanälchen muß man den Verlauf unterscheiden und die Beschaffenheit der einzelnen Strecken. Beides steht nicht in fester Beziehung zueinander.

Jedes Kanälchen beginnt in der Rinde (Abb. 680) mit einem Malpighischen Körperchen (Abb. 681); und so viele Körperchen, so viele Harnkanälchen sind vorhanden.

Abb. 681. Malpighisches Körperchen, Objekt und Färbung wie 680. Freytag gez. 220 ×. *a* Gefäßpol, *b* Harnpol des Körperchens, *c* Kapselraum, *d* Hauptstück (Tub. cont. I), *e* Schaltstück (Tub. cont. II), am Gefäßpol des Körperchens.

In das runde Körperchen ist der Glomerulus eingestülpt, ein Knäuel von Gefäßschlingen, das einzigartige Kennzeichen der Niere aller Wirbeltiere. Der Glomerulus ist von einem Epithel überzogen („viszerale Blatt“, Vergleich mit dem Bauchfell). An der Wurzel des Glomerulus (Gefäßpol des Körperchens) schlägt es sich in die Bowmansche Kapsel, das „parietale Blatt“ um. Der Raum zwischen den beiden Blättern ist der blinde Anfang des den Harn produzierenden Drüsenschlauches. Aus dem Körperchen geht am Harnpol ein gewundener Kanal hervor, wie der Bach aus dem Quellteich. Dies ist der erste Knäuel, Tubulus contortus I. Aus dem ersten Knäuel hängt eine Schleife durch einen Markstrahl in das Mark hinein, wie ein heruntergefallenes Fadenstück aus einem Garnknäuel, die Henlesche Schleife<sup>1)</sup> (Abb. 682). Ein

<sup>1)</sup> Genannt nach dem Anatomen Henle.

Teil der Schleifen reicht bis in die Papille, andere sind kürzer: „kurze“ und „lange“ Schleifen. Ins Mark führt der absteigende Schenkel, biegt am Scheitel der Schleife um, von wo der aufsteigende Schenkel dann in denselben Markstrahl zurückkehrt, durch den er in das Mark gelangte (Abb. 679), ja er berührt mit seinem letzten Ende stets den Gefäßpol des zugehörigen Körperchens (Abb. 681). Die beiden Schenkel sind gerade oder leicht geschlängelt (Tubuli recti). An den aufsteigenden Schenkel schließt sich ein zweites Knäuel

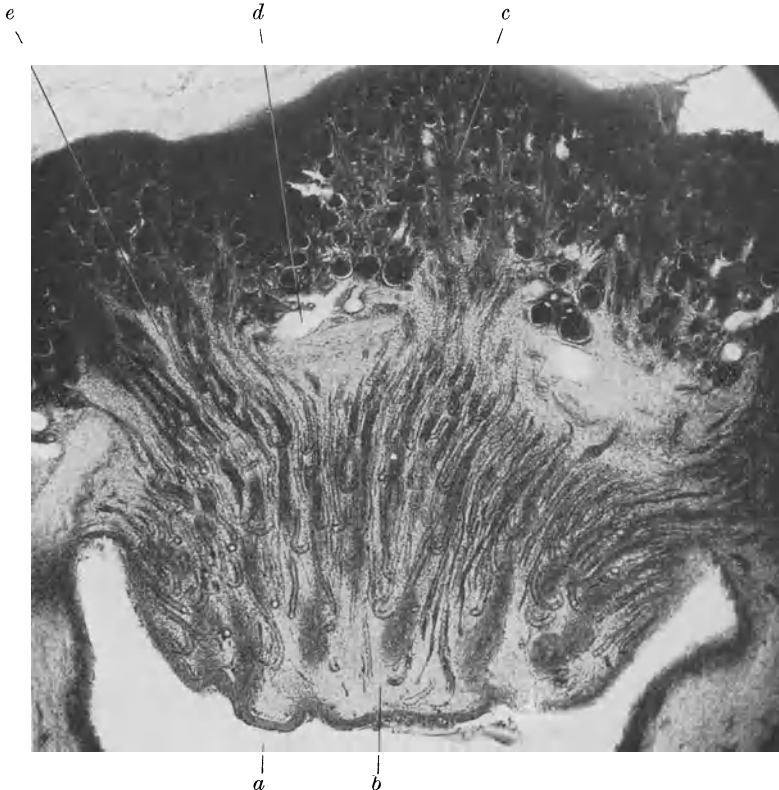


Abb. 682. Niere, Föt im 6. Monat. Gallein, dicker Schnitt, Wetzell präp. P. phot. 26  $\times$ . *a* Calix minor, *b* Papille, darin die hohen und tiefen Schleifen, *c* Rinde, *d* Gefäße der Gefäßzone (Art. und Venae arciformes), *e* zwischen diesen Gefäßen absteigende Harnkanälchen.

(Tubulus contortus II), das Schaltstück, das sich zwischen den Schlingen des ersten Knäuels hindurchwindet und schließlich in einigen letzten flachen Windungen gegen denselben Markstrahl zu verläuft, in dem die zugehörige Schleife sich befand; hier mündet es in das Sammelrohr ein. Dies Sammelrohr nimmt zahlreiche Harnkanälchen auf, läuft durch die Außenzone des Markes in die Innenzone und vereinigt sich hier in rascher Folge mit anderen zu immer weiteren Kanälen, die auf der Papille als Papillengänge (Ductus papillares) ausmünden (Abb. 683 u. 684).

Das Harnkanälchen bis zur Einmündung in das Sammelrohr ist das eigentliche Bauelement der Niere und heißt Nephron. Es besteht also aus einem Rindenteil, den gewundenen Kanälchen mit einem Glomerulus und dem Markteil, der Henleschen Schleife. Die Anordnung in Läppchen ist also derartig, daß die Nephrene die Markstrahlen in dichter Packung umgeben, und mit ihren Schleifen, durch den Markstrahl gleichsam in das Mark hineingespießt sind.

**287. Die feinere Beschaffenheit und ihre Verteilung auf den Verlauf des Harnkanälchens.** Die einzelnen Verlaufsstrecken des Nephrons zeigen erhebliche Unterschiede voneinander, sowohl im äußeren und inneren Durchmesser (Dicke, Lichtung), wie in den Formen des Epithels und in der Anordnung der Kerne; es gibt kernarme und kernreiche Strecken. Das Aussehen der Teile in unseren Präparaten hängt in sehr starkem Maße auch von der Vorbehandlung ab. Mit Salzsäure mazerierte Objekte, die in Wasser oder Glycerin betrachtet werden, zeigen Bilder der Kanälchen, deren Kennzeichen sich am fixierten und gefärbten

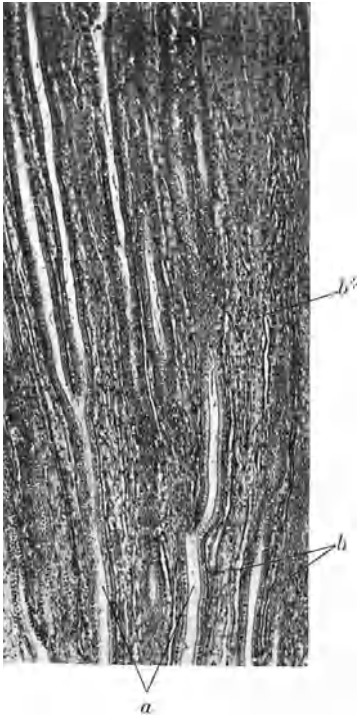


Abb. 683.

Abb. 683. Niere (*Sch*), Sammelröhrchen der Innenzone des Markes. Häm. P. phot. 220 ×. *a* verzweigte Sammelröhrchen, *b* dünne Teile Henlescher Schleifen (der Haken bei *b* ist eine Kreuzung eines Schleifenschenkels mit einer Kapillare).

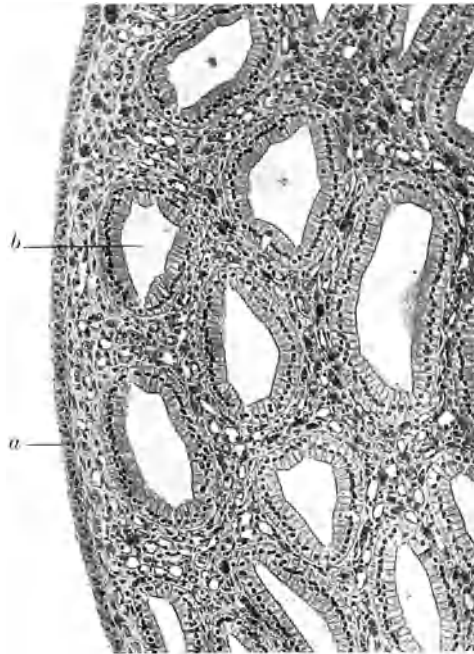


Abb. 684.

Abb. 684. Nierenpapille, Mensch, Querschnitt (*Inst. Wbg.*), Häm. Eos., P. phot. 150 ×. *a* Nierenbeckenepithel, Papillenseite, *b* Ductus papillaris.

in Harz eingeschlossenen Schnittpräparaten nicht stets mit Sicherheit wiederfinden lassen. Im Schnittpräparat sind einige der unterschiedenen Strecken nicht immer zu erkennen. Der Bau des Körperchens wurde früher kurz geschildert. Eine bei den einzelnen Körperchen wechselnde Zahl von Kapillarschlingen ist in das Körperchen eingestülpt. Bei sich entwickelnden Körperchen bilden diese zunächst eine runde glatte Vorwölbung, auch bei älteren Fetten findet man noch eine glatte Epitheldecke über den Schlingen (Abb. 685). Beim Erwachsenen wird das Schlingenknäuel in zahlreiche Lappen zerlegt, die in der Regel bis zur Wurzel voneinander getrennt sind (Abb. 686). Ein Lappen enthält gewöhnlich nur eine Schlinge, ja die Schlinge kann bis auf ihre Wurzel frei wie ein Ring in die Bowmansche Kapsel hineinhängen (Abb. 687).

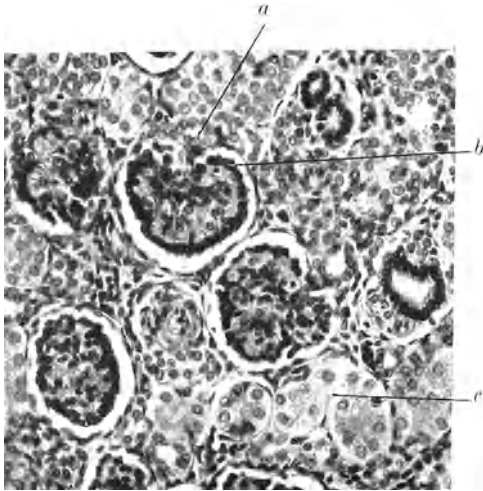


Abb. 685.

Abb. 685. Nierenrinde, Föt im 7. Monat. Häm. Eos. Redenz präp. P. phot. 200 ×.  
*a* Gefäßpol d. Malp. Körper. *b* Epithel des Glomerulus, *c* Hauptstück.

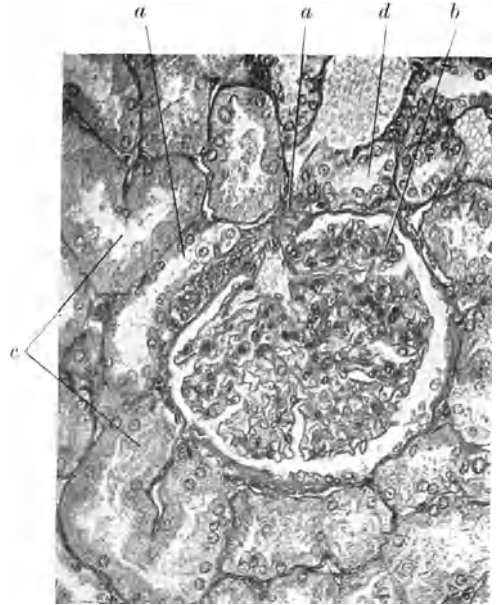


Abb. 686.

Abb. 686. Niere Tbg. Glomerulus. Gallein-Mallory, Redenz präp. P. phot. 200 ×.  
*a* Gefäßpol mit reichlichem Bindegewebe, *b* Lappen des Glomerulus, *c* Hauptstück, *d* Schaltstück.

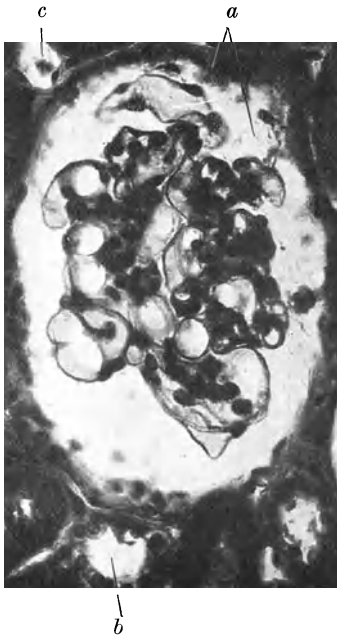


Abb. 687.

Abb. 687. Glomerulusgefäße durch Durchspülung erweitert (*S*). Säurealizarinblau-Phosphorwolframsäure. P. phot. 260 ×. *a* Kapselraum, *b* Schaltstück, *c* Blutgefäß.

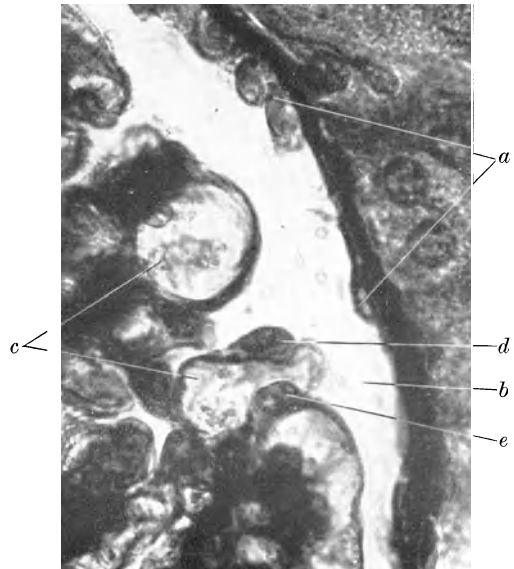


Abb. 688.

Abb. 688. Glomerulusschlingen (*S*). Gallein-Mallory. P. phot. 720 ×. *a* Bowmannsche Kapsel mit Kapsel epithel, *b* Kapselraum, *c* Gefäßschlingen, *d* Deckzelle, *e* Kapillarkern derselben Schlinge, zu der *d* gehört.

Die Deckzellen des Glomerulus bilden beim Erwachsenen keinen geschlossenen Belag, sondern sie gleichen den Kapillarperizyten (S. 291). Vom Kern, der von dünner Protoplasmaschicht umgeben, buckelartig vorspringt, greifen verzweigte Protoplasmastränge rund um die Kapillare herum. Ob sich nicht zwischen diesen dickeren Teilen feinste Häutchen ausspannen und so doch eine geschlossene Protoplasmahaut außen auf der Kapillare liegt, ist aus den gefärbten Schnittpräparaten nicht zu entscheiden (Abb. 688 u. 689).

Die Zahl der Glomeruli nimmt nach Verbrauch des Blastems (metanephrogenes Gewebe) nicht mehr zu (s. oben), wohl aber die Größe und die Aufspaltung in Lappen und Einzelschlingen; so nimmt die Oberfläche im Laufe des Wachstums also doch erheblich zu.

Die Bowmansche Kapsel besitzt einen völlig geschlossenen Belag mit platten Zellen. Am Markpol werden sie höher und gehen in die des Tubulus contortus über. Schon innerhalb der Kapsel können die Zellen denen des Tubulus gleichen.



Abb. 689. Deckzelle einer Glomeruluskapillare (Mensch). (Aus v. Möllendorff in Handbuch d. mikrosk. Anatomie Bd. 7. 1930.)

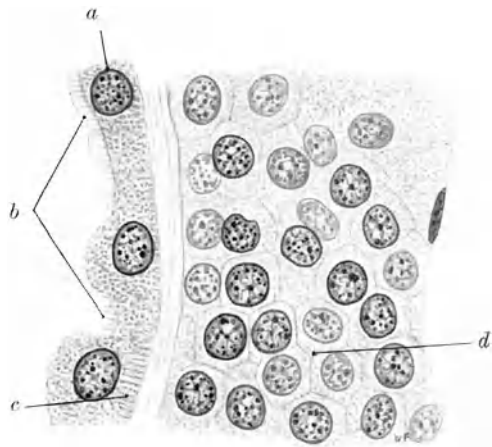


Abb. 690. Niere (Sch.), Häm. Freytag gez. 800  $\times$ . *a* Epithelkern des Hauptstückes (Tub. cont. I), *b* Bürstenbesatz, *c* Stäbchen, *d* Epithel eines Sammelrohrs im Flachschnitt.

Der Glomerulus wird als eigentlicher Ort der Abscheidung des Harnes betrachtet. Auf jeden Fall wird hier eine Flüssigkeit aus dem Blute abgeschieden, die dann beim Durchströmen des Kanälchens weiter verändert wird und als fertiger Harn in das Sammelrohr eintritt.

Der größere Teil des absteigenden Schenkels der Henleschen Schleife gleicht dem Tubulus contortus I. Das ganze so gebaute Stück heißt Hauptstück, das also aus einem gewundenem Teil und einem geraden besteht. Der erste liegt in der Rinde, der zweite im Markstrahl und in der Außenzone des Markes.

Die Zellen des Hauptstückes sind große, trübe, in den Präparaten lebhaft mit sauren Farben färbbare Drüsenzellen, die buckelförmig in die Lichtung vorspringen. Auf Querschnitten ist diese sternförmig. An der Seite der Lichtung tragen die Zellen den Bürstensaum, dessen eigentliche Natur zweifelhaft ist. Der Zelleib zeigt die „Stäbchenstruktur“ (Abb. 690). Die Stäbchen sind Plastosomen, die bei Schädigung der Zellen in Körnchenreihen zerfallen. Die Stäbchen lassen einem Raum unter dem Bürstenbesatz an der freien Oberfläche, sowie um den Kern herum frei. An vielen Präparaten ist von diesen

Stäbchen nicht viel zu sehen. Dies beruht wohl auf einem mangelhaften Erhaltungszustand des Zytoplasmas.

An den geraden oder Schleifenteil des Hauptstückes schließt sich der dünne Teil der Henleschen Schleife. Bei den kurzen Schleifen ist er nur kurz und erreicht den Scheitel nicht, bei den langen Schleifen nimmt er einen beträchtlichen Teil des absteigenden und des aufsteigenden Teils, sowie den Scheitel ein. Die lange Schleife entsteht also durch Vergrößerung des dünnen Teiles.

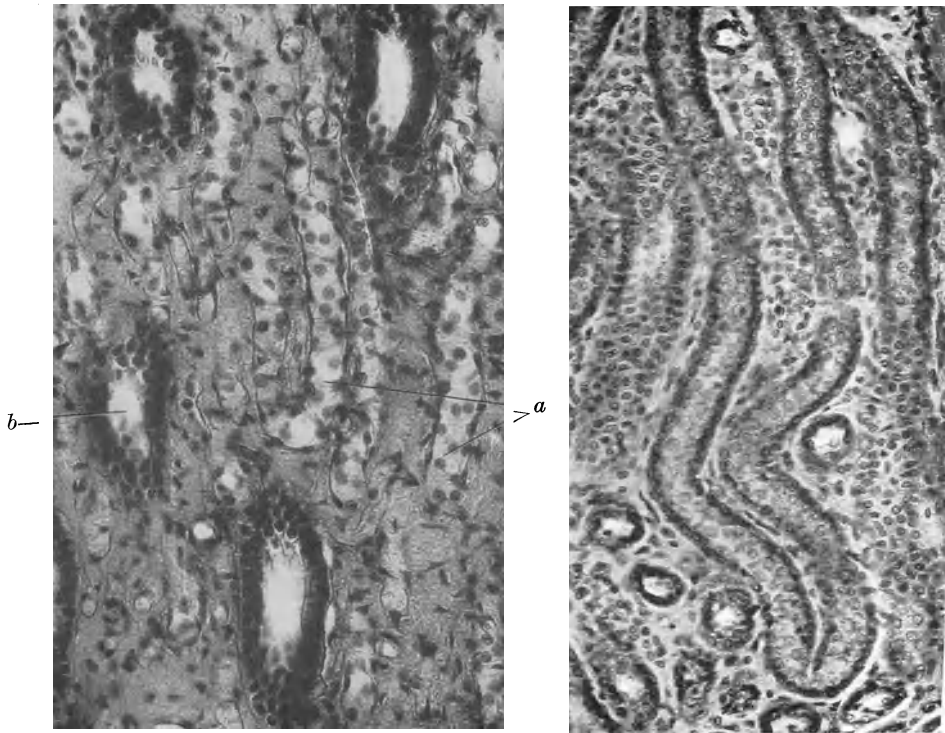


Abb. 691.

Abb. 692.

Abb. 691. Henlesche Schleife aus der Niere (*S*), Längsschnitt des Markkegels, Toluidinblau. P. phot. 200 ×. *a* dünner Teil der Schleife mit Schleifenscheitel, *b* Sammelrohr.

Abb. 692. Henlesche Schleife aus der Niere (*Sch.*). Chromgallein. P. phot. 200 ×. Dicker Teil der Schleife mit Schleifenscheitel.

Der dünne Teil (Abb. 691) zeigt eine weite Lichtung, also niedriges bis plattes Epithel; die Unterscheidung von Blutkapillaren kann schwierig sein. Jedoch läßt die größere Zahl der Kerne auf dem Längs- und Querschnitt das Harnkanälchen erkennen. Der Zelleib ist hell.

Der dicke Teil (Abb. 692) der Schleife nimmt an den kurzen Schleifen bereits den Scheitel ein, bei den langen den distalen Teil des aufsteigenden Schenkels <sup>1)</sup>. Die Lichtung ist mäßig weit, die Kerne stehen dicht. Die Unterscheidung vom Hauptstück ist nicht schwierig, da immer die vorspringenden Buckel und der Bürstensaum fehlen, es sei denn, daß das Präparat so schlecht fixiert ist, daß man genaueres überhaupt nicht unterscheiden kann. Am Isolationspräparat

<sup>1)</sup> Proximal und distal wird im Sinne des Harnstromes vom Glomerulus aus gebraucht.



ist am dicken Teil ein proximaler trüber Teil von einem helleren distalen Teil zu unterscheiden. An den Schnittpräparaten ist dieser Unterschied nicht wahrnehmbar.

Das zweite Knäuel (Tubulus contortus II) wird auch als Schaltstück bezeichnet. Es beginnt dort, wo der aufsteigende Schenkel der Schleife den Gefäßpol des zugehörigen Glomerulus erreicht.

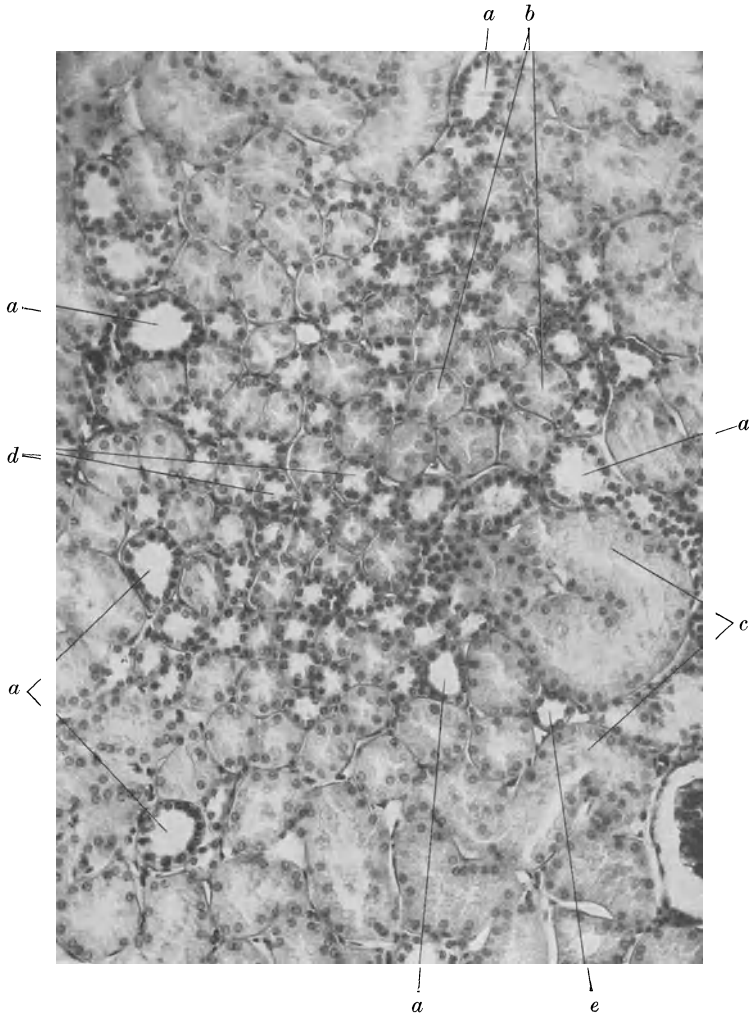


Abb. 693. Querschnitt eines Markstrahls, Tangentialschnitt der Niere (*S*). Toluidinblau. P. phot. 150  $\times$ . *a* Sammelrohr, *b* gerader Teil des Hauptstückes, *c* gewundener Teil des Hauptstückes, *d* aufsteigender (dicker) Teil der Henleschen Schleife, *e* Schaltstück.

Auch an ihm können wieder Teile nach der Beschaffenheit des Epithels unterschieden werden, von denen das Schnittbild wenig zeigt. Er ist stark gewunden, ja geknickt und eingefaltet. Wirkliche Aussackungen kommen indessen an gut konservierten Präparaten (nach Durchspülung) nicht vor.

Auch der Übergang ins Sammelrohr ist nicht sehr deutlich. Das Sammelrohr beginnt in der Rinde und läuft zum Markstrahl. Hier unterscheidet es sich

durch die meist erhebliche Weite, den klaren Zelleib und den Kernreichtum von allen übrigen Stücken, vor allem auch von dem ihm ähnlichen dicken Schleifenteil (Abb. 693). Die weiteren Strecken des Ausführungsgangsystems besprechen wir im Zusammenhang beim Mark.

Die Funktion der einzelnen Teile und die Bedeutung ihres verschiedenen Aussehens und die Ursache davon ist unbekannt, ja nicht einmal über die Frage,

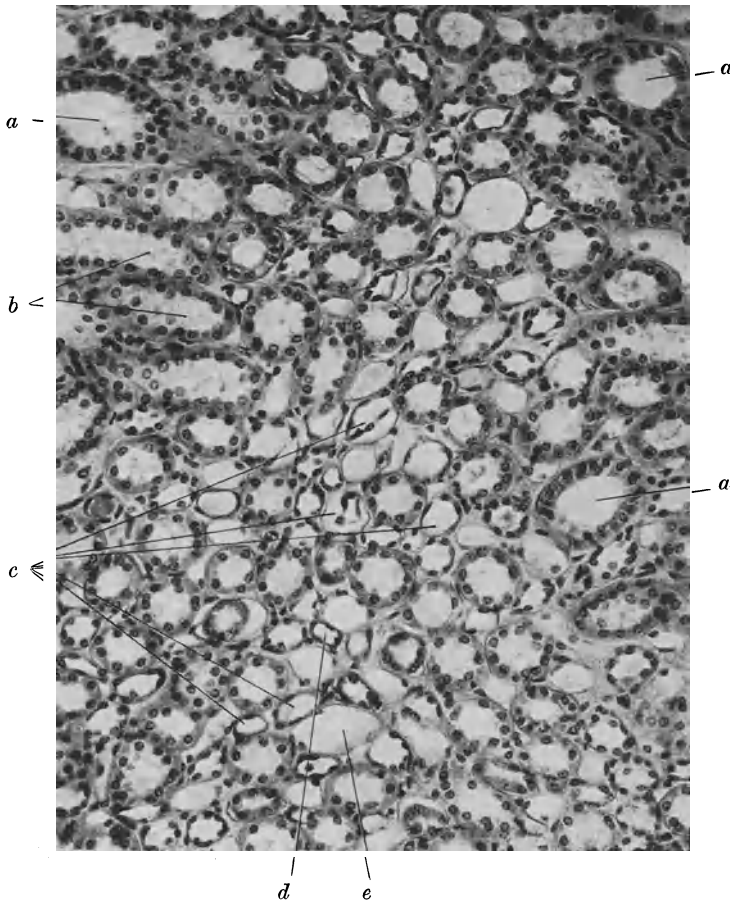


Abb. 694. Querschnitt der Außenzone des Markkegels der Niere (S.). Häm. P. phot. 200  $\times$ . *a* Sammelröhrchen, *b* hoher Henlescher Schleifenseitel, *c* dünne Teile der Henleschen Schleifen, *d* Arterie, *e* Vene.

ob Ausscheidung oder Aufsaugung die Aufgabe des betreffenden Abschnittes sei, ist vollständige Einigung erzielt. Wahrscheinlich ist heute die Annahme, daß allein oder hauptsächlich der Glomerulus ausscheidet und daß das Ausscheidungsprodukt, wenigstens größtenteils, durch Rückresorption in fertigen Harn umgewandelt wird; dies geht vor allem aus dem Verhalten von Farbstoffen hervor, die ins Körperchen ausgeschieden, vom Hauptstück wieder aufgenommen und zeitweise gespeichert werden. In die Zellen des Hauptstückes gelangen sie also von der Lichtung aus. Über die Aufgabe der einzelnen Abschnitte der Schleife hat man nicht einmal begründete Vermutungen. Von besonderer Bedeutung ist,

daß sich verschiedene Zustände der Tätigkeit an verschiedenen Kanälchen nicht erkennen lassen. In einer gut konservierten Niere sehen alle Nephrone genau gleich aus. Die Unterschiede der einzelnen Teile des Nephrons sind auf dauernde histologische Strukturbesonderheiten zu beziehen.

**288. Der feinere Bau des Markes.** Wir betrachten jetzt im Zusammenhang die Bestandteile des Markes und der Markstrahlen.

Im Markstrahl finden sich die beiden Schenkel der Henleschen Schleife und die Sammelrohre. Der absteigende Schenkel ist mit dem geraden Teil

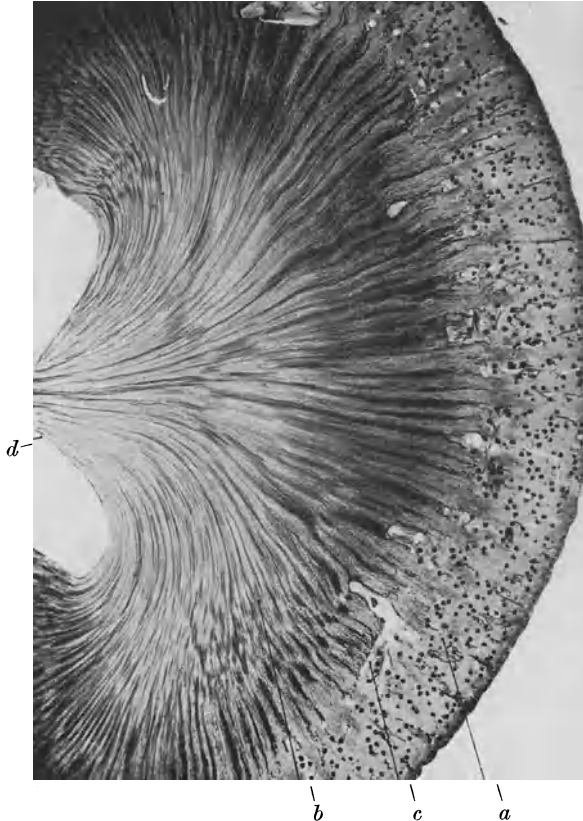


Abb. 695. Niere vom Kaninchen, Injektion von der Arterie aus, Übersicht. Präparat Wbg. P. phot. 9 ×. *a* Rinde, *b* Mark, *c* Gefäßzone, *d* Papille.

des Hauptstückes vertreten. Dünne Teile der Schleife kommen im Markstrahl nicht vor. Vom aufsteigenden Schenkel ist der dicke Teil vorhanden.

Die Teile liegen so, daß die Schleifenanteile in der Mitte, die Sammelrohre am Rande liegen. Dies sieht man am besten auf dem Querschnitt (Abb. 693).

Die Kanälchenanordnung des Markstrahles reicht durch das Gefäßgitter der Gefäßzone hindurch in den Außenstreifen des Markes. In dessen tieferen (inneren) Teilen werden die Hauptstücke zum Teil durch dünne Schleifenteile ersetzt. Ein kennzeichnender Bestandteil sind die Markbüschel (Vasa recta, s. später).

Im Innenstreifen der Außenzone sind die Hauptstücke gänzlich verschwunden und durch dünne Schleifenteile ersetzt. Hier finden sich die Scheitel der

kurzen Schleifen, die vom dicken Schleifenteil gebildet werden. Die Markbündel halten weniger zusammen, einige Harnkanälchen münden hinein. Die Harnkanälchen beider Abschnitte der Außenzone sind stark geschlängelt, der Querschnitt des Markkegels zeigt Kanälchenschrägschnitte, auch Längsschnitte durch die Schleifenscheitel (Abb. 694).

Die Innenzone zeigt dann die Sammelröhren in Papillengänge umgewandelt (Ductus papillares). Dazwischen liegen die dünnen Teile der langen Schleifen mit ihren Scheiteln; wir haben hier also nur zwei Arten von Kanälchen.

Die Sammelröhren sind im Markstrahl stark verzweigt, solange sie eben die Sammelröhrenanfänge aus der Rinde aufnehmen. Durch die Außenzone laufen sie ohne sich weiter zu größeren Stämmen zu vereinigen. Das geschieht in reichem Maße dann in der Innenzone, wo sich die immer noch große Zahl der Sammel-

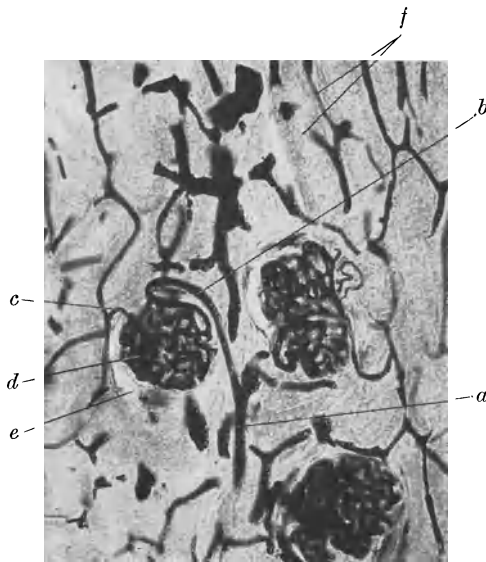


Abb. 696.

Abb. 696. Niere, Katze, Injektion der Blutgefäße, alter Rasiermesserschnitt. Wbg. ohne Nachfärbung. P. phot. in 2 Stufen. *a* Arteria interlobularis, *b* Vas afferens, *c* Vas efferens, *d* Glomerulus, *e* Kapselraum, *f* Tubuli contorti und Rindenskapillaren.

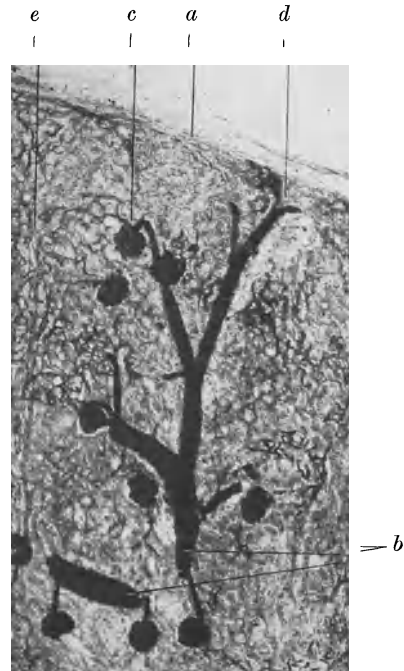


Abb. 697.

Abb. 697. Ende der Arteria interlobularis im Kapillarnetz der Rinde Frl. Dehoff inj. mit Berlinerblau, Karminfärbung. P. phot. 48 ×. *a* Kapsel, *b* Interlobulararterie, *c* Glomerulus, *d* Endverzweigung, *e* Rindenskapillaren.

rohre auf wenige Dutzend Papillargänge verringert. Das Epithel dieser Gänge ist niedrig-zylindrisch, im übrigen von dem der Sammelröhren nicht sehr unterschieden. Die Zellgrenzen sind meist sehr deutlich, der Querschnitt ist eiförmig.

**289. Das interstitielle Gewebe in der Niere.** Die Nierenkapsel ist ein derbes Bindegewebe. Von ihr gehen wenige Fasern ab, die sich dem interstitiellen Gewebe zugesellen. Dieses ist daher unmittelbar unter der Kapsel ein wenig reicher an Fasern als in den tieferen Schichten.

In den tieferen Schichten der Rinde und in den Markstrahlen besteht das Gewebe in überwiegendem Maße aus den Kapillaren. Jedoch findet man hier und da auch Kerne von Bindegewebszellen.

Jedes Kanälchen ist von einer dichten Hülle feiner kollagener Fasern umgeben, die aber überall mit den spärlichen derberen Fasern des Zwischengewebes zusammenhängen.

Das Malpighische Körperchen besitzt eine sehr viel dickere Kapsel (Abb. 688). Am Gefäßpol ist das Bindegewebe reichlicher und enthält auch elastische Fasern. In diesem Gewebe steckt der Anfang des Schaltstückes. Die Vasa interlobularia bringen reichlichere Mengen interstitiellen Gewebes mit sich.

Hin und wieder findet man in der Mitte der Markstrahlen kleine Bindegewebssäulen mit einem feinem Blutgefäß darin.

In der Außenzone des Markes ist das Bindegewebe noch spärlich, wird dann gegen die Innenzone reichlicher, um in dieser schließlich an Menge den von den Kanälchen eingenommenen Raum etwa zur Hälfte zu erreichen. Die Gefäße sind hier spärlicher.

Die großen sog. interlobularen Gefäße und die der Gefäßzone sind von derberem Bindegewebe begleitet. Von dort aus geht auch das die Markbüschel begleitende Bindegewebe aus.

Außen ist die Kapsel von Fett umgeben (Capsula adiposa). Es dringt in den Hilus ein und umhüllt hier (im Sinus renalis) Gefäße und Kelche oft recht reichlich. Auch die Interlobulargefäße sind zuweilen noch von etwas Fettgewebe begleitet. Im Nierengewebe selbst fehlt Fettgewebe stets.

Auch hierin gleicht die Niere der Leber und den endokrinen Drüsen (z. B. Nebenniere, vgl. die Bilder der Nebenniere mit denen der Niere; man wird in der Anordnung des Gewebes manche Übereinstimmung finden), nicht mit den sonstigen großen Drüsen des Körpers (Speicheldrüse, Pankreas).

**290. Die Blutversorgung der Niere.** Nierenarterie und Vene treten am Hilus ein und aus. Die erste ausgiebige Verzweigung liegt zwischen den Kelchen des Nierenbeckens. Die hier entstehenden Äste treten in die Nierensubstanz zwischen den Markkegeln ein und steigen in der Bertinsche Säule in die Grenzschicht zwischen Mark und Rinde (Arteriae interlobares), von hier aus wird die Nierensubstanz mit den Ästen versorgt, die die Kapillaren speisen. Dabei

ist die Verteilungsart in Mark und Rinde sehr verschieden, so daß auch am injizierten Objekt beide Teile sehr deutlich hervortreten (Abb. 695).

Beim Menschen verlaufen die Grenzschichtgefäße ziemlich unregelmäßig, der Name Bogenarterie (Arteriae ariformes) paßt nur auf wenige. Jedoch hält sich die erste gröbere Verzweigung innerhalb der Niere an diese Schicht, so daß hier ein verschränktes Werk größerer Äste entsteht. Arterien und Venen liegen zusammen und sind von mäßig reichlichem Bindegewebe, zuweilen von etwas Fett begleitet, umgeben. In dieser Zone nehmen die Gefäße etwa  $\frac{1}{2}$  des Platzes ein. Sie liegt zwischen dem äußeren Teil des Außenstreifens und der Rinde und reicht in beide hinein. Wir haben sie als Gefäßzone unterschieden.

Aus der Gefäßzone steigen die Arteriae und Venae interlobulares in die Rinde auf. Beim Menschen ist der Verlauf recht unregelmäßig. Schräge Äste sind reichlich, viele unregelmäßige Verzweigungen bilden die Regel. Jedoch sieht man auf Tangentialschnitten durch die Rinde, die senkrecht zur Achse der Pyramide geführt sind, annähernd regelmäßig verteilte Gefäßquerschnitte

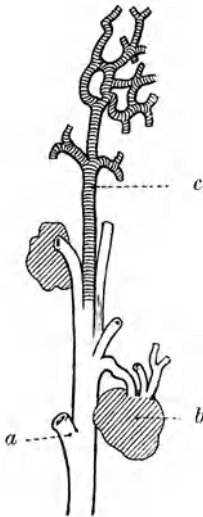


Abb. 698. Endverzweigung der Interlobulararterie, Rekonstruktion aus einer Schnittserie, nach Dehoff: Virchows Arch. 228 (1920). a Arteria interlobularis, b Glomerulus, c Endarterie.

(vgl. Abb. 678). Diese Gefäße sind noch ziemlich stark und die Arterien besitzen kräftige Muskulatur und *Elasticae internae*. Die *Elasticae externae* sind sehr zart. Die Wand der Venen ist sehr dünn.

Von diesen Arterien gehen die Äste zu den Glomeruli, *Vasa afferentia*. Man sieht am Tangentialschnitt die Nierenkörperchen um die Gefäßquerschnitte

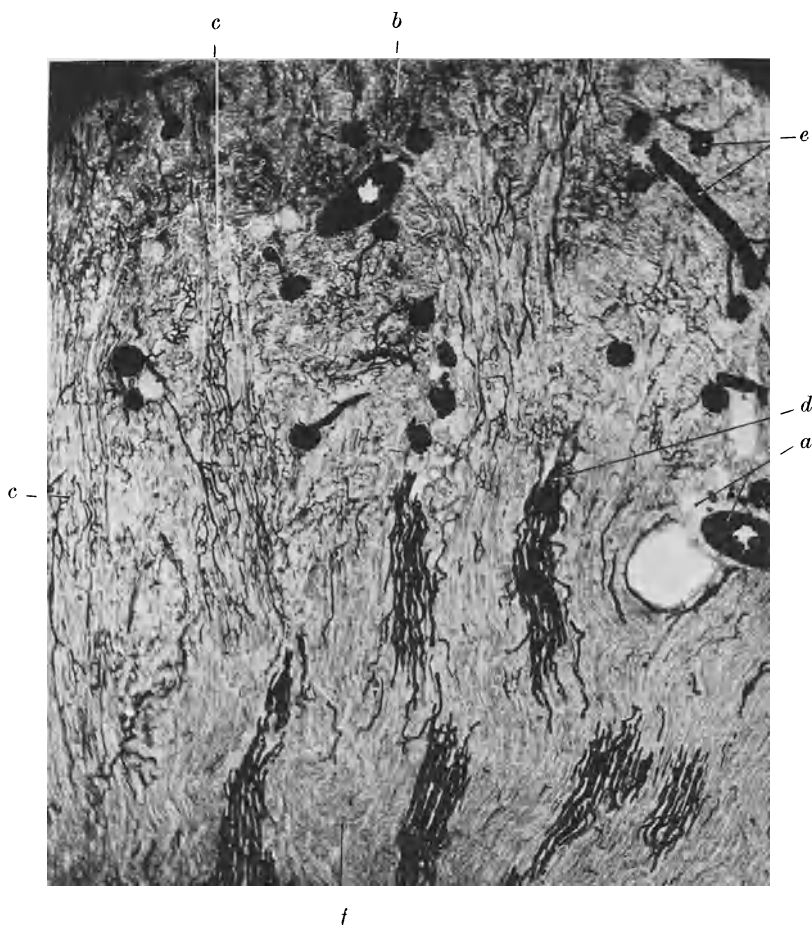


Abb. 699. Niere, Mensch, unvollständige Injektion. Dehoff inj. Mark-Rindengrenze, Markbüschel; wie Abb. 697. P. phot. 40  $\times$ . *a* Arteria und Vena arciformis der Gefäßzone, *b* Rinde, *c* Markstrahl und Markstrahlkapillaren, *d* Markbüschel, *e* Arteria interlobularis und Glomerulus, *f* Mark.

herum angeordnet. Im Überblick über den ganzen Verlauf ist auch hier das Bild recht unregelmäßig (Abb. 696) und nur entfernt mit einem traubigen Frucht- oder Blütenstand vergleichbar.

Das *Vas afferens* besitzt noch Muskeln und eine *Elastica interna*. Dies löst sich am Gefäßpol in feine Netze auf und die Muskelzellen verschwinden.

Regelmäßig hat jeder Glomerulus ein zuführendes Gefäß, jedoch besitze ich ein Präparat vom Menschen mit einem Glomerulus, der zwei lange *Vasa afferentia* besitzt, ein anderes, wo zwei Glomeruli hintereinander geschaltet sind, das *Vas efferens* des einen also *Vas afferens* des anderen ist.

Die Glomerulusschlingen stehen nur an der Wurzel des Glomerulus miteinander in Verbindung. Sie sind richtige Kapillaren, das Endothel zeigt bei der Silberreaktion keine Zellgrenzen.

Das Vas efferens mündet in das Kapillarnetz der Rinde (Labyrinth) ein. Es besteht aus sehr dichten und engen Maschen, die die Rindenkanälchen

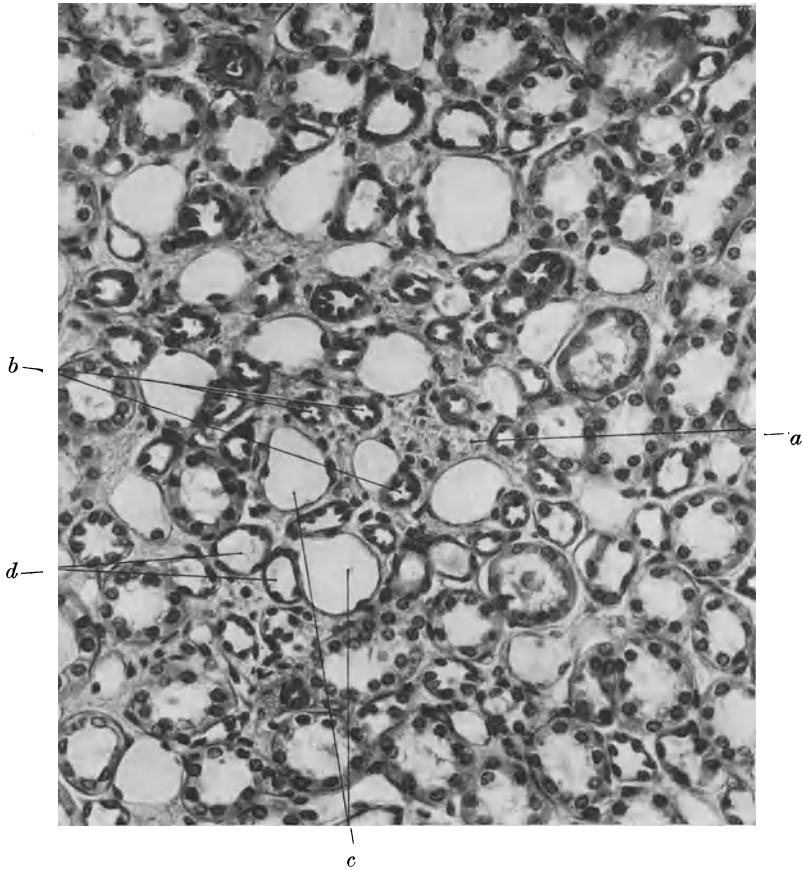


Abb. 700. Niere (*S*). Schnitt senkrecht zur Markpyramide durch die Außenzone, Markbüschel. Häm. P. phot. 255  $\times$ . *a* Bindegewebe des Markbüschels, *b* Arterien, *c* Venen des Büschels, *d* dünne Schleifenenteile.

eng umspinnen. Den Vergleich mit den Bluträumen einer endokrinen Drüse haben wir schon oben gemacht.

In das Labyrinthnetz münden noch zwei weitere Zuflußbahnen ein, die die Glomeruli umgehen. Nicht von jedem, aber wahrscheinlich von ziemlich vielen Vasa afferentia gehen kleine Äste ab, die in das Labyrinthnetz münden (Ludwigsches Gefäß). Der wichtigste Nebenschluß findet sich am Ende der Arteriae interlobulares unter der Rinde. Jede dieser Arterien endet in mehreren Ästen, die unmittelbar in das Labyrinthnetz münden (Elze-Dehoffsches Gefäß) (Abb. 697 u. 698). Zuweilen geht ein kleiner Ast in die Kapsel (Köllikers Kapselgefäß).

Die Venae interlobulares nehmen mit meist sehr kurzen Wurzeln die Labyrinthkapillaren auf. Ferner befinden sich unmittelbar über der Gefäßzone kleine Venae corticales profundae, die aus den tiefen Rindenschichten das Blut unmittelbar in die sog. Venae arciformes führen.

Die Markstrahlen besitzen weniger dichte, dabei längere gestreckte Kapillarmaschen als das Labyrinth. Sie werden vom Labyrinthnetz aus gespeist.

Mit den Markstrahlen steigt das Markstrahlennetz durch die Lücken zwischen den Gefäßästen der Gefäßzone in das Mark herunter, und zwar bis zum Beginn der Innenzone. Von den Ästen der Gefäßschicht und den Vasa afferentia der tiefen Markschichten gehen nun Büschel von Arterien und Venen ab (Arteriolae et Venulae rectae), die sich nur mehr wenig verzweigen und gerade in die Innenzone des Markes heruntersteigen: Markbüschel. Sie geben Schnitten unvollständig injizierter Nieren ein bezeichnendes Aussehen (Abb. 699). Mit kleinen senkrecht abgehenden Ästen speisen sie auch die durch das Gitter der Gefäßzone herabsteigenden Markstrahlennetze, die jedoch im wesentlichen Fortsetzungen der Rindennetze sind. Gerade durch die zusammenbleibenden Markstrahlen und ihre eigenen Kapillaren kommt das Bild der Büschel zustande. Die Arterien der Büschel besitzen Muskelzellen, aber keine elastischen Fasern. Sie liegen in reichlich Bindegewebe eingebettet und bilden einen bezeichnenden Bestandteil des Tangentialschnittes durch die äußere Markzone. In den Büscheln liegen keinerlei Harnkanälchen, was sich aus dem Zusammenhang der Teile ohne weiteres ergibt (Abb. 700).

Die verschiedenen Markbüschel treffen dann in der Innenzone entsprechend dem sich verkleinernden Durchmesser des Markkegels zusammen und bilden das bis in die Spitze der Papille reichende Marknetz mit langgestreckten weiten Maschen. Aus diesem Netz fließt das Blut also durch die Venen der Markbüschel ab. An der Papillenspitze biegen die Markkapillaren in langen spitzen Schleifen um. An einer vollständig injizierten Niere sieht man dann lange dünne Schleifen in die Pyramide herunterhängen. Das Bild ist dem der Henleschen Schleifen sehr ähnlich und an Präparaten mit injizierten Harnkanälchen ist das Bild fast dasselbe.

Die Kapsel wird durch einige Gefäße von außen, aber auch von der Niere aus versorgt (s. oben). In ihr liegen oberflächliche sternförmige Venenwurzeln (Venae stellatae).

**291. Die Lymphgefäße und Nerven.** Lymphgefäße gehen vom Hilus der Kapsel aus und münden in die retroperitonealen Drüsen der hinteren Bauchwand. Die Ursprünge dieser Gefäße in der Niere sind dunkel. Hier gilt das (S. 540) von den Lymphbahnen der Leber Gesagte. Mit Endothel ausgekleidete Lymphgefäße — nur solche sind als Lymphgefäße zu bezeichnen — sind im Nierengewebe nicht nachzuweisen. Sie haben in diesem außerordentlich dichten System auch noch weniger Platz als in der Leber. Auch Gewebsspalten zwischen Gefäßendothel und Tubulis sind an Schnittpräparaten nicht wahrzunehmen. Solche Spalten lassen sich durch Einstichinjektion mehr oder weniger gewaltsam füllen. Solche Darstellungen von Spalträumen in Geweben sind wie überall so auch hier, aber mit Unrecht, als Lymphkapillaren beschrieben (Kumita). In den Bindegewebsscheiden der größeren Gefäße der Gefäßzone finden sich anscheinend echte Lymphbahnen.

Die Niere ist außerordentlich reich mit Nerven versorgt. Sie sammeln sich zu einem Geflecht im Sinus renalis, wo sich auch Ganglien finden. An den in die Niere eintretenden Nerven sind Gefäßnerven und Parenchymnerven nicht zu trennen. Endigungen in den Tubuli contorti sind beschrieben, die unmittelbar mit den Gefäßnerven zusammenhängen. Von den Malpighischen Körperchen und ihren Glomeruli sind Nervenfasern bis jetzt nicht bekannt.



## Die Harnwege.

**292. Abschnitte, allgemeiner Bau.** Das Nierenbecken mit den Kelchen und der Harnleiter (Ureter) führen den von der Niere gelieferten und auf der Nierenpapille auf den Papillargängen austretenden Harn fort und die Blase nimmt ihn auf. Diese Organe sind typische Hohlorane und bestehen aus muskulösen Hohlkörpern, die innen von einer Schleimhaut ausgekleidet sind. Im Gegensatz zum Darm (S. 411) fehlt eine scharfe Gliederung in zwei physiologische Hauptschichten. Das Stratum proprium der Schleimhaut ist ein fibrilläres, ziemlich derbes Bindegewebe, das ohne scharfe Grenze (es fehlt also *Musc. mucosae* und *Submucosae*) in das zartere Bindegewebe zwischen den Muskeln übergeht.

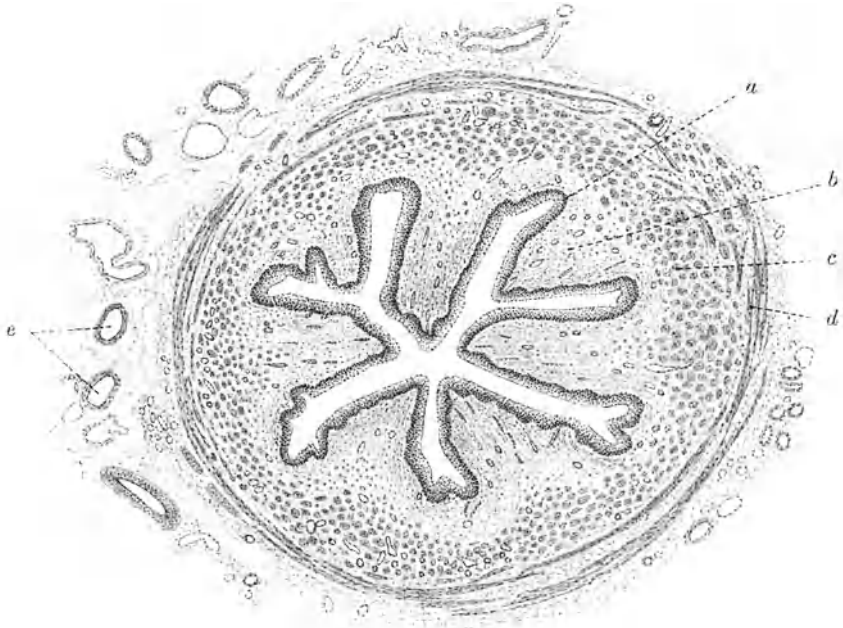


Abb. 701. Ureter, Querschnitt, Mensch. Häm. Eos. Redenz präp. Freytag gez. 20 ×. *a* Epithel, *b* Stratum proprium, *c* innere Längs-, *d* äußere Ringmuskeln, *e* Blutgefäße.

Diese glatte Muskulatur ist deutlich in Bündel, undeutlich in Schichten gesondert. Bei der Kontraktion der Muskulatur legt sich die Schleimhaut in Falten. Die Abb. 701 und 703 zeigen, daß sich auch hier mehr die Wand im ganzen formt, als daß sich die Schleimhaut auf der Muskelschicht hin und her bewegt. Zwischen den kollagenen Fasermaschen sind ziemlich derbe elastische Netze enthalten. Das Epithel ist schon S. 137 erwähnt worden. Es ist ein mehrschichtiges Deckepithel, das in den Nierenkelchen am dünnsten, in der Blase am dicksten ist und mit dem Füllungszustand der Organe seine Form ändert. Es besteht aus zwei Schichten. Die Basalschicht kann sich hier sehr stark zusammenschieben, es liegen dann viele Reihen von Kernen übereinander (scheinbar viele Schichten). Die Deckschicht besteht aus großen Zellen. Das Schleimhautepithel hat niemals Papillen, Drüsen kommen beim Menschen nur in der Blase vor. An den Blutgefäßen ist das Muskelnetz von dem Schleimhautnetz zu unterscheiden, auch

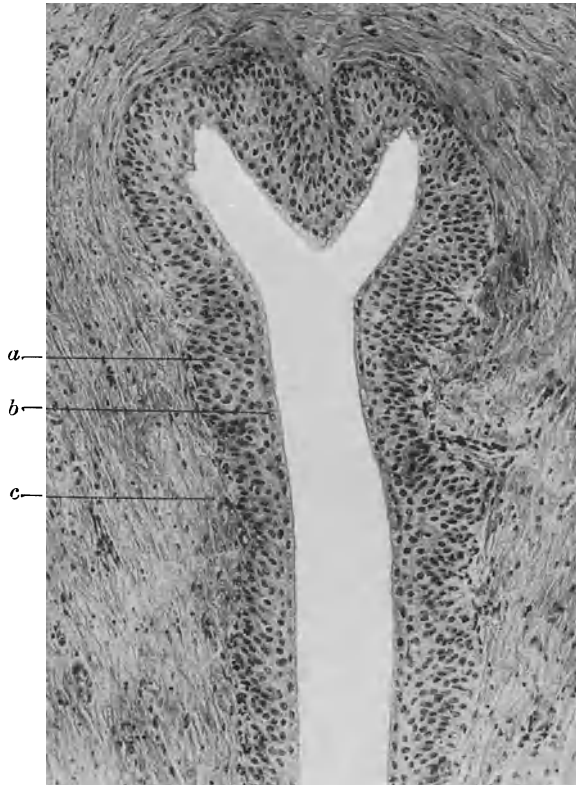


Abb. 702. Ureter, Mensch, Epithel. Präp. Wbg. Häm. Eos. P. phot. 170 ×.  
*a* Basalschicht, *b* Deckschicht des Epithels, *c* Stratum proprium.

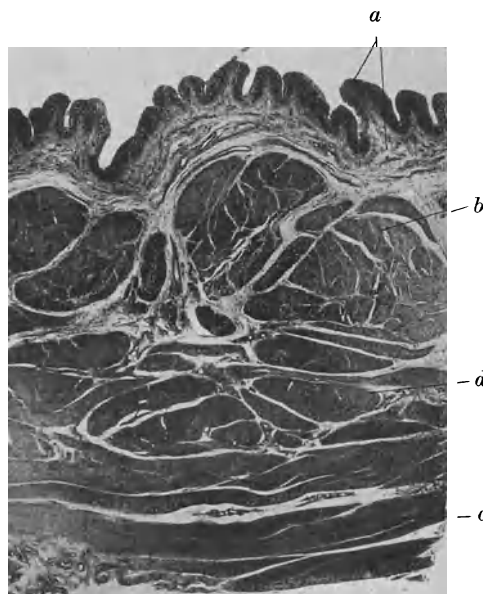


Abb. 703. Übersicht über die Blasenwand (V). Gallein. P. phot. 10 ×. *a* Schleimhaut mit Epithel und Stratum proprium, *b* innere, *c* äußere Muskelschicht, *d* Zwischenschicht.

Nerven, wahrscheinlich hauptsächlich solche für die Muskulatur sind reichlich vorhanden (Abb. 706).

**293. Die einzelnen Abschnitte.** Im Nierenbecken überzieht ein niedriges zweischichtiges Epithel die Papille und geht an den Harnröhrchenmündungen in das Epithel dieser über, am Ansatz der kleinen Kelche hängt es mit dem Epithel

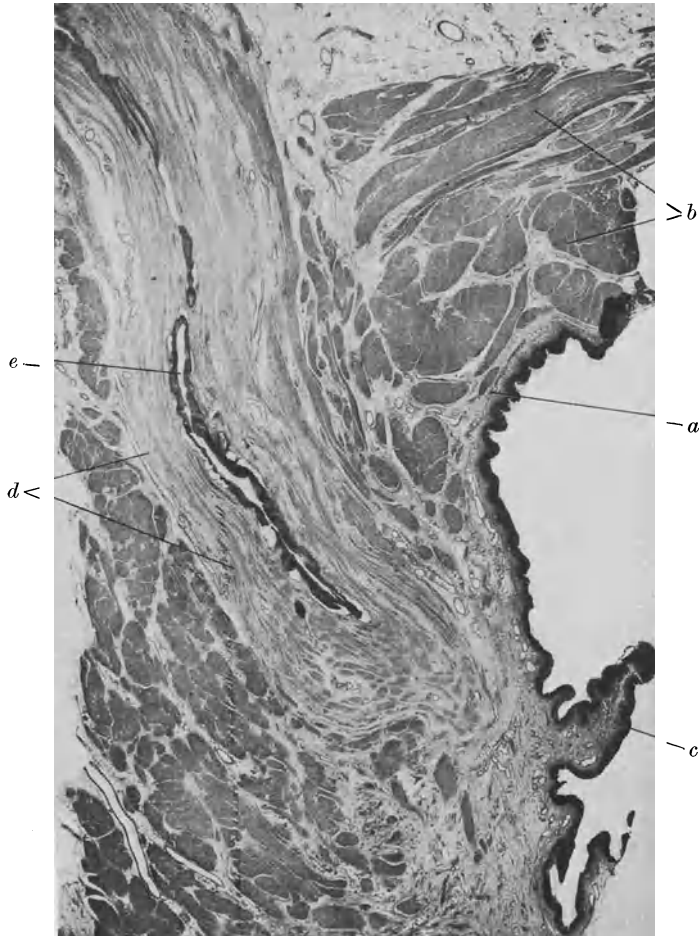


Abb. 704. Einmündung des Ureters in die Blase (V), Häm. P. phot. 75  $\times$ . *a* Blasen-schleimhaut, *b* Blasenmuskeln, *c* Falte der Schleimhaut, *d* Uretermuskeln, *e* Lichtung des Ureters, das Epithel ist etwas zerfallen, die kleinen Lichtungen sind Blutgefäße (Durchspülung).

dieser zusammen. An der Umschlagsstelle ist die dünne Muskelschicht in Form eines Ringmuskels ein wenig stärker.

Der Ureter (Abb. 701 u. 702) zeigt für gewöhnlich eine sternförmige Lichtung, die nur im Leben beim stoßweisen Durchtritt einer Harnsäule sich zu einer runden Höhlung erweitert. Die Muskulatur ist in eine innere Längs- und eine äußere Ringmuskelschicht gegliedert. Außen liegen dann noch einmal zerstreute Längsmuskelbündel.

Die Blase (Abb. 703—706) zeigt ein sehr verschiedenes Aussehen der Wand je nachdem sie in leerem zusammengezogenen und stark gedehntem Zustand untersucht wird. Auch sehr starke Dehnungen kommen im Leben gelegentlich vor (beim Erwachsenen 5—6 l Inhalt) und werden anscheinend ohne Schaden für das Organ ertragen. Die mechanische Grundlage der Wand sind zwei Teile: ein innerer derber fibröser Teil, der auch reichlich elastische Fasernetze führt und dem das Epithel unmittelbar aufsitzt; dies Stratum proprium ist also hier ein wichtiger mechanischer Teil der Wand. Nach außen liegt die Muskelschicht bei zusammengezogener Wand mit vielen übereinandergeschobenen Bündeln verschiedener Dicke, bei stark gedehnter Blase als Netzwerk sich kreuzender Bündel in einer Fläche ausgebreitet. Das Gewebe zwischen den Bündeln ist viel zarter als das Stratum proprium.

Im Blasengrund kommen Epithelkrypten und Drüsen vor, die Übergänge zu den Drüsen der Prostata bilden.

Der Ureter mündet schräg durch die Blasenwand (Abb. 704). Bis zum Stratum proprium hält die Wand des Ureters zusammen und führt reichlich Muskeln. Die Blasenmuskeln greifen um ihn herum und bilden außer einen Ringmuskelschicht, der auf den Ureter über die eigentliche Blasenwand hinaufreicht. Die Anordnung der Teile an dieser Stelle gleicht stark der Einfügung der Venen in die Wand des Vorhofes am Herzen. Vor dem Stratum proprium der Blase verschwindet die Muskulatur und die Ureterwand ist mit Schichten elastischer Fasern an diesem Stratum proprium befestigt. Am Umschlag des Epithels ist keine Besonderheit wahrnehmbar.

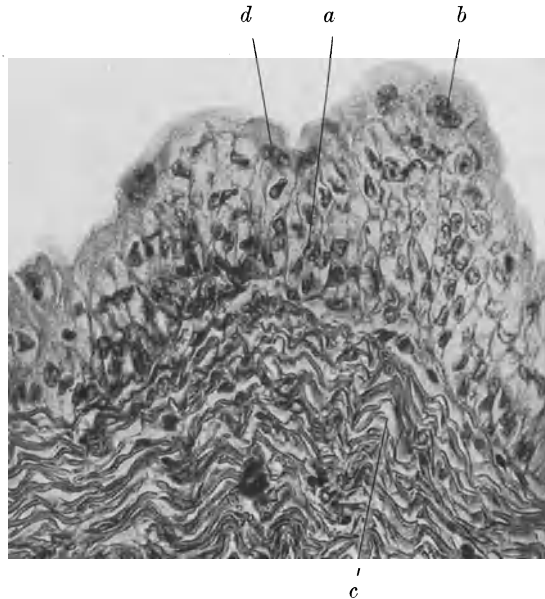


Abb. 705. Blaseschleimhaut (V). Wetzel präp., Säurealizarinblau-Mallory. *a* Basalschicht, *b* Deckschicht, *c* Stratum proprium, *d* Deckzelle mit zwei Kernen.

#### Literatur zu 285—293.

Neben den früher genannten Werken. 1. Moellendorff: Exkretionsapparat in v. Moellendorffs Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. 1, S. 7. Berlin 1930. Dort sehr reichliche Literaturangaben. Ferner 2. Moellendorff: In Bethe-Bergmann, Bd. 4, S. 183. 1929. — 3. Peter: Die Niere als harnabsonderndes Organ. Handbuch der Ernährung und des Stoffwechsels der landwirtschaftlichen Nutztiere. Herausgegeben von E. Mangold, Bd. 2. Berlin 1929.

An einzelnen Schriften: 3. Peter: Übersicht über Bau und Entwicklung der Niere. Jena: Gustav Fischer 1909 u. 1927. Sep. (L!) (grundlegend). — Ferner noch 4. Bargmann: Morphologie des Nierenglomerulus. Z. Zellforschg 8, 765 (1929). — 5. Moellendorff, v.: Beobachtungen, Aufbau des Nierenglomerulus. Z. Zellforschg 6, 441 (1927).

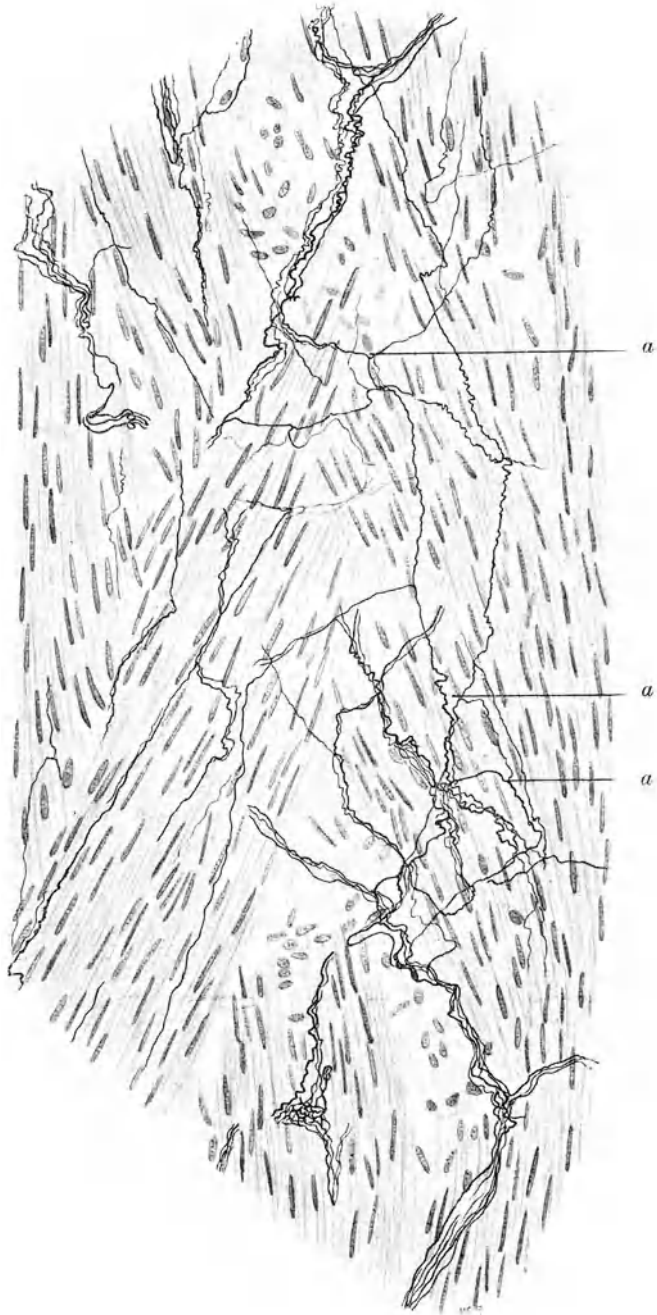


Abb. 706. Nervengeflecht in der Muskulatur der Harnblase, Mensch. 400 ×. Bielschowsky-  
sche Silberfärbung. Aus Stöhr: Veget. Nervensystem, 1928. *a* Verbindungsstellen einzelner  
Nervenfasern, man sieht die sich kreuzenden Muskelbündel.

## Fünfter Abschnitt.

## Fortpflanzungsorgane.

## Die männlichen Fortpflanzungsorgane.

## Der Hoden.

294. Allgemeiner Bau, Stützgerüst, Zwischenzellen, Nerven und Gefäße. Der Hoden, die männliche Keimdrüse (Gonade), hat den Bau einer tubulösen Drüse (Abb. 707 u. 723). Der die Spermien liefernde Hauptteil besteht aus

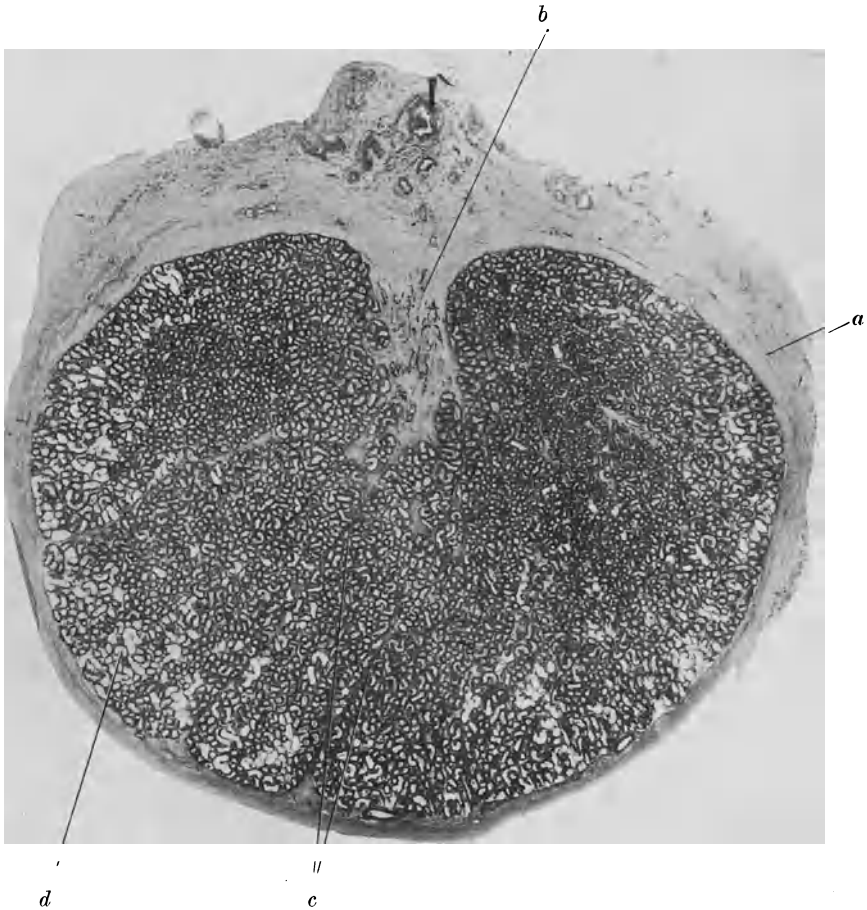


Abb. 707. Querschnitt durch den Hoden des Erwachsenen (*Sch.*). Häm. P. phot. 5  $\times$ .  
*a* Albuginea, *b* Mediastinum, *c* Septula, dazwischen die Tubuli, *d* Kanälchenschnitte  
 herausgefallen, nur das Zwischengewebe.

gewundenen Kanälchen (Hodenkanälchen, Tubuli contorti, Tubuli seminiferi), an die sich ein die Spermien abführendes Ausführungsgangsystem anschließt. Von der derben bindegewebigen Außenhülle des Organs Tunica albuginea testis) laufen gerade in die Tiefe (Septula testis), die aber gerade am Ansatz an der Albuginea vielfach unterbrochen sind, so daß die von den Septula abgeteilten

Läppchen (Lobuli testis) unter der Albuginea miteinander verbunden sind. Jeder Hoden besteht aus etwa 200 Lobuli. Hinten oben schließen die Septen zu einer Platte, dem Mediastinum testis, zusammen, in dem der Anfang des ausführenden Gangsystem liegt. Jeder Lobulus enthält wenige (2—4) Kanälchen, die mäßig verzweigt, aber verhältnismäßig sehr lang (30—40 cm) und stark aufgeknäult sind. Unter der Albuginea hängen die Kanälchen untereinander zusammen; ob derartige Zusammenhänge regelmäßig zwischen allen Läppchen sich finden, wird verschieden angegeben. Die meisten Kanälchenäste endigen wohl blind nach Art echter sekretorischer Endstücke.

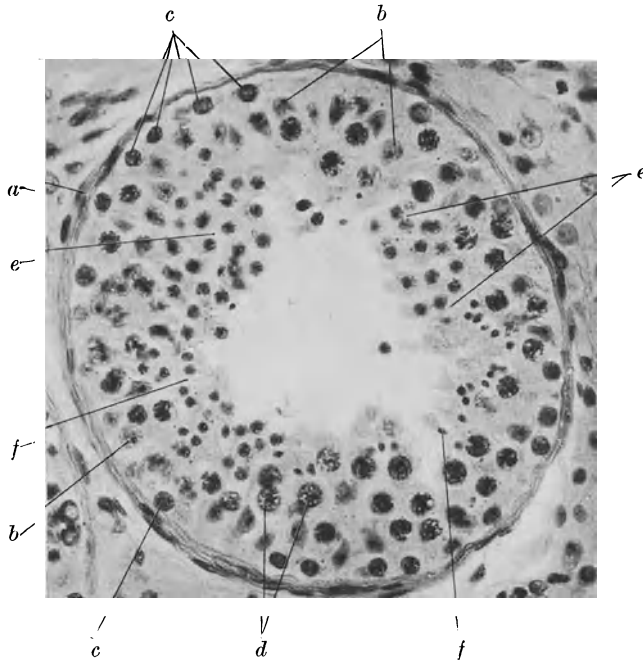


Abb. 708. Hoden, Mensch, Querschnitt eines Tubulus. H'bger Kurspräparat. Häm. Eos. P. phot. 320  $\times$ . *a* elastisch-bindegewebige Hülle, *b* Hilfszellen (Sertolizellen), *c* Spermatogonien, *d* Spermatozyten, *e* Prä spermatozoen, *f* Spermatozoen in verschiedenen Stadien der Umbildung zum Spermium.

Die Tubuli contorti eines Läppchens treten zu einem meist kurzen Tubulus rectus zusammen, der in das Rete testis einmündet.

Die Wand des Tubulus contortus besteht aus in 3—8 Lagen übereinander geschichteten Zellen; diese epithelartige Schicht kann man das samenbildende Epithel nennen (Abb. 708). In ihr sind die Samenbildungszellen von den Hilfszellen (Sertolische Zellen) zu unterscheiden. Aus den ersteren gehen die Samenfäden (Spermien, Spermatozoen) hervor.

In den meisten menschlichen Hoden findet man „leere“ Tubuli, d. h. solche, deren Wand nur aus einer Schicht von Sertolizellen besteht (Abb. 709). Alle Tubuli besitzen eine Lichtung, die mit Flüssigkeit gefüllt ist und in der beim Menschen meist nur wenige reife Spermien sichtbar sind.

Die Hülle des Hodens (Albuginea) ist außen mit dem Keimepithel bedeckt, sie besteht aus derbem kollagenem Bindegewebe mit zarten elastischen Netzen und ist eigentümlich steif, d. h. wenig formbar und fast gar nicht dehnbar.

Die Septula testis sind reicher an elastischen Netzen, die wiederum im Mediastinum spärlich werden. Am Ansatz des Mediastinum, an der Albuginea kommt glatte Muskulatur vor.

Jeder Tubulus ist von einer elastischen Hülle umgeben, die mit den Septulis zusammenhängt. Der kollagene Anteil dieser Hülle ist nur schwach entwickelt. In dem Bindegewebe zwischen den Tubulis sind sowohl die elastischen Netze wie auch die kollagenen Fasern nur spärlich vorhanden.

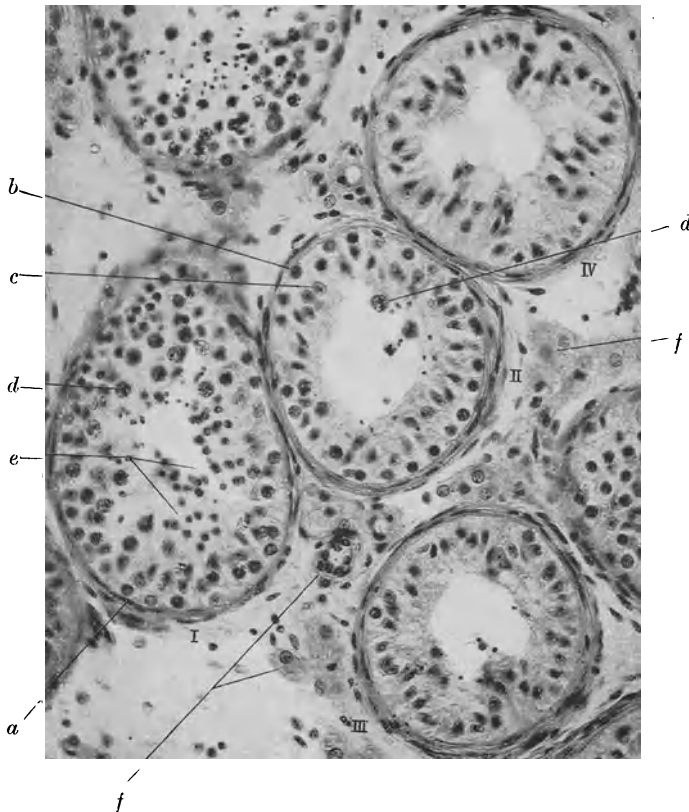


Abb. 709. Hoden, Mensch, dasselbe Präparat wie Abb. 708. P. phot. 225  $\times$ . Mehrere Tubuli in verschiedenen Stadien der Entleerung von samenbildenden Zellen. *I* Tubulus mit allen Stufen der Samenbildung, *II* Sertolizellen und Spermatogonien, *III* und *IV* fast nur Sertolizellen, die zu einer Art Zylinderepithel zusammengetreten sind. *a* Hülle, *b* Spermatogonien, *c* Sertolizelle, *d* Spermatozyten, *e* Spermatiden, *f* Zwischenzellen.

Die Zwischenzellen (Leydigsche Zellen) liegen in größeren oder kleineren Gruppen zwischen den Tubulis, oft diesen an, zuweilen um kleinere Arterien herum (Abb. 709f.). Eine eigentliche Scheide um Arterien kommt jedoch bestimmt nicht vor. Die Lage der Zellgruppen ist vielmehr sehr wechselnd. Im Inneren der Zellen liegen häufig Kristalle (nur beim Menschen), meistens Fett-tropfen. Sie entwickeln sich aus Bindegewebszellen.

Ihre Funktion ist nur unsicher bekannt. Eine vermittelnde Aufgabe bei der Ernährung der Tubuluszellen, „trophische Funktion“ bleibt solange eine reine Phrase, als nicht gezeigt wird, wieso eine solche stoffwechselphysiologische Rolle besteht und wovon sich die Stoffwechselphysiologie des Hodens von der anderer Organe mit ähnlicher Blutversorgung



unterscheidet. Warum es den Gonaden nicht ausreichen soll, daß das Organ seinen Stoffbedarf aus den Kapillaren und der Grundsubstanz des Bindegewebes bezieht und seine Stoffwechselprodukte über Venen und Lymphsystem abgibt und welche Rolle die Zwischenzellen dabei spielen, bleibt einstweilen völlig ungeklärt. Vielleicht haben sie doch eine bisher unbekannte Sonderfunktion. Ein Anteil bei den innersekretorischen Leistungen der Gonaden hat sich als sehr unwahrscheinlich herausgestellt, diese wird vielmehr von den Tubuluszellen selbst vollzogen.

Die Blutgefäße erreichen das Hodengewebe, teils vom Mediastinum testis, teils von der Albuginea aus. Die Venen verhalten sich wie die Arterien. Die zahlreichen Lymphgefäße nehmen denselben Weg unter Bevorzugung der Albuginea. Nerven treten mit den Arterien zum Hoden (auch Gefäßnerven) und gelangen mit diesen in das Parenchym. Ihre Beziehungen zu den Tubulis sind unbekannt, physiologisch wahrscheinlich unbedeutend. Die Gonaden hängen mit dem Gesamtleben des Körpers über den Säftestrom (innere Sekretion in zahlreichen Beziehungen, hinüber und herüber) zusammen.

Der Hoden ist in einem abgegliederten Teil der Bauchhöhle eingelagert. Das parietale Blatt entspricht dem Peritoneum, auch der auf dem Nebenhoden liegende viszerale Teil gleicht dem Peritoneum. Der viszerale Teil des Hodens selbst ist anders gestaltet. Die vergleichsweise unbildsame und auf dem Hoden selbst nicht verschiebliche Albuginea ist S. 604 erwähnt. Sie ist ohne besondere Zwischenlage von dem Keimepithel bedeckt (fehlt in der Abb. 707). Dies ist ein kubisches Epithel; sein Name stammt von seiner Rolle bei der Entwicklung der Geschlechtsstränge, aus der sich die Tubuli entwickeln (näheres die Lehr- und Handbücher der Entwicklungsgeschichte).

**295. Die Spermatogenese.** Die Spermien sind Zellen, aber nur das Studium ihrer Umbildung aus einer Zelle des samenbildenden Epithels weist die Hauptbestandteile der Zelle in ihnen nach. So sind zwei Abschnitte in der Entwicklungsgeschichte der Spermien zu unterscheiden, der Endabschnitt, d. h. die Umbildung der Samenzelle zum Samenfaden, die Spermatohistogenese, und die Geschichte dieser Samenzelle, ihr Stammbaum, die Spermatozytogenese.

Auch in der Geschichte der Samenzelle ist wieder eine Vorgeschichte abzusondern. Sie bezieht sich auf die Zeit vor der Ausbildung der geschlechtsreifen Keimdrüse, vor allem auf den Teil des Stammbaumes von der befruchteten Eizelle bis zu dem Zeitpunkt, an dem die Bildung reifer befruchtungsfähiger Spermien beginnt. Wie viele Vorgeschichten, ist auch diese in vielfaches Dunkel gehüllt. Wahrscheinlich ist, daß auch bei den Menschen und Säugetieren sich ein Sonderweg der Entwicklung der Geschlechtszellen aus einer Furchungszelle feststellen läßt, eine sichtbare „Keimbahn“, auf der die fraglichen Zellen „Urgeschlechtszellen“, zunächst ins Entoderm geraten, später ins Mesoderm hinüberwandern, sich entweder in dem Zölomepithel der Nierenleiste sammeln oder an anderen Stellen zugrunde gehen, um dann von diesem Keimepithel aus mit den strangförmigen Anlagen der Tubuli in den Hoden hineinzugelangen. Bei älteren Feten findet man dann in den noch keine Lichtung zeigenden strangförmigen Kanälchenanlagen, die Nachkommen der Urgeschlechtszellen jetzt als „Ursamenzellen“ von den Hilfszellen deutlich unterschieden (Abb. 710). Diese Hilfszellen sind Nachkommen des Zölomepithels, die Ursamenzellen „Archispermatozyten“, die der Urgeschlechtszellen der Keimbahn. (Die Einzelheiten studiere man in den Lehr- und Handbüchern der Entwicklungsgeschichte.)

Die Geschichte der männlichen Geschlechtsprodukte, der Spermien, zeichnet sich dadurch aus, daß während der beim Menschen bis zur 50jährigen Geschlechtsperiode fortlaufend sehr große Mengen von Spermien gebildet werden. (Die Gesamtzahl der Spermien geht in die Billionen [10, <sup>12</sup>], die der Eier in die

Hunderte [10, 2].) Das setzt ein Lager von Ersatzzellen in den Kanälchen voraus, die durch ihre Teilungen<sup>1)</sup> den nötigen Nachwuchs an, zur Umbildung in Spermien reifen, Samenzellen liefert. Diese Zellen sind die Spermatogonien (Abb. 709 u. 711 auch für die folgende Darstellung).

Diese Zellform stellt also während der geschlechtsreifen Zeit des Lebens jenes Vorratslager teilungsfähiger stets nachwachsender Zellen dar, die die Bildung von Spermien während einer so langen Zeit möglich machen. Sie liegen am weitesten außen in der Wand des Kanälchens.

Weiter nach innen zu findet man regelmäßig in allen Kanälchen die Spermatozyten I (1. Ordnung). Sie entstehen aus Spermatogonien durch Wachstum, die damit aufhören durch Teilung ihresgleichen zu liefern und Vorratsmaterial zu sein. Das Kennzeichnende der Spermatozyten ist neben der Größe die Struktur des Kernes, der eine Reihe von Umwandlungen durchmacht. Im allgemeinen findet man eine gröbere Struktur des chromatischen Apparates als bei den Spermatogonien. Die Mitosen der Spermatogonien zeigen das typische Bild der schleifenförmigen Chromosomen, und zwar in der diploiden Zahl (s. weiter unten). Die nun folgenden Mitosen der Spermatozyten zeigen ein anderes Bild (heterotypische Mitose) mit anders geformten chromatischen Elementen, die nun in der haploiden Zahl auftreten. Beim Menschen sind es unregelmäßige Ringfiguren. Die heterotypischen Teilungen sind die Reifungsteilungen. Zwei Teilungen folgen dicht aufeinander. Bei den Säugetieren und anscheinend auch beim Menschen liegt zwischen den beiden Teilungen eine, wenn auch kurze Pause, in der eine Kernmembran und ein chromatisches Gerüst wieder erscheinen. Diese Zwischenzelle, die in den Präparaten vom menschlichen Hoden, wie auch vieler anderer Säugetiere, nur schwierig nachzuweisen ist, wird als Spermatozyte II oder Prä spermatide bezeichnet. Sie teilt sich abermals heterotypisch. Das Teilungsprodukt ist die Samenzelle oder Spermatide. So sind aus einer Spermatozyte vier Spermatiden entstanden.

In den Reifungsteilungen wird die diploide (volle) Chromosomenzahl ( $n$ ) auf die haploide (halbe) Zahl ( $n/2$ ) „reduziert“ (Reduktionsteilungen).

<sup>1)</sup> Es ist gut, sich diese Dinge zahlenmäßig vorzustellen. Eine Teilung liefert eine Verdoppelung, 40 Verdoppelungen (Generationen) also etwa 10, 12 Teilungsprodukte. Man sieht, daß nicht gar so viele Teilungsschritte und Ausgangszellen im Laufe der Jahre nötig sind, um den Bedarf an Zellennachwuchs in den Kanälchen zu decken und die Zahl der Spermatogonien braucht im kindlichen Hoden keinesfalls größer zu sein als die der Oogonien im kindlichen Ovarium.

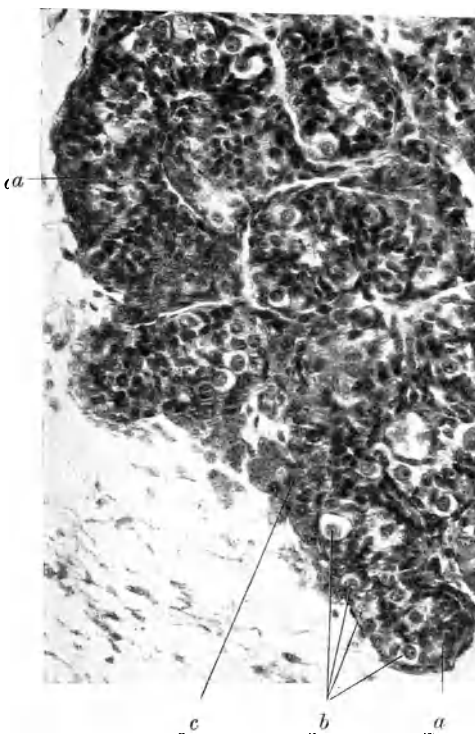


Abb. 710.  
Hoden eines älteren Föts (7.—8. Monat).  
Präp. Wbg. P. phot. 250 $\times$ . a Tubulus, b primordiale Keimzellen (hell), c Zwischenzellen.

Eine kurze Darstellung dieser in der Entwicklungs- und Vererbungslehre ausführlich behandelten Vorgänge mag hier eingeschaltet werden: Das wichtigste ist, daß schon gleich in der 1. Reifungsteilung  $n/2$  heterotypische Chromatin-elemente eintreten, doppelt spiegelbildliche Figuren die Tetraden oder Vierergruppen. Bei den einander folgenden Reifungsteilungen wird nun auf jedes der vier Teilungsprodukte von jeder Tetrade ein Element verteilt. Wie die weiteren Schicksale der haploiden Geschlechtszellkerne zeigen, entspricht jedes der vier Tetradenelemente einem Chromosom. So wird die in der letzten Spermatogonienteilung noch sicher nachweisbare diploide Chromosomenzahl

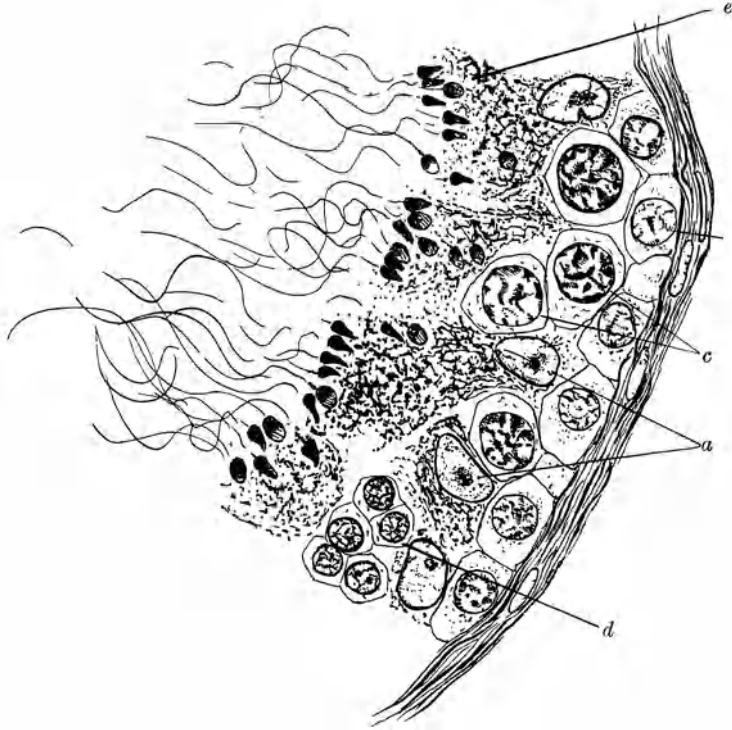


Abb. 711. Hoden (*Sch.*). Spermatogenese, Federzeichnung (*P.*).  $810 \times$ . *a* Sertolizellen, *b* Spermatogonie, *c* Spermatozyte, *d* Präspmatiden (sie haften paarweise aneinander), *e* Spermien in dem gegen die Kanallichtung ausgebreiteten Zytoplasma der Sertolizellen steckend.

auf die haploide der Spermatide reduziert. Die haploide Zahl erscheint also von vornherein in der Zahl der Tetraden.

Das ganze Problem spitzt sich also zu auf die Frage, wie diese Tetraden zustande kommen. Darüber hat man folgende durch zahlreiche Tatsachen gut begründete Theorie: Im diploiden Kern ist jede Chromosomenart doppelt vorhanden: Chromosomenpaare. Der eine Paarling ist mit der männlichen, der andere mit der weiblichen Keimzelle in den Kern des befruchteten Eies hineingelangt. In den, den 1. Reifungsteilungen vorausgehenden Umlagerungen im Kern der Spermatozyten finden sich diese beiden Paarlinge und lagern sich zusammen, dies ist die „Kopulation“ der zusammengehörigen gleichwertigen (homologen) Chromosomen. Jedes der beiden Paarlinge teilt sich, die Teilungsprodukte bleiben jedoch aneinander haften, so daß die zusammenhängende

Tetrade entsteht. Nennt man den einen Paarling p, den anderen m, so besteht die Tetrade aus den Stücken p, p, m, m; enthält nun jede der vier Spermatiden, die aus einer Spermatozyte I entstehen, ein Stück, so werden diese Stücke eben auf vier verschiedene Zellen verteilt, wobei jede der vier Zellen ein Stück p

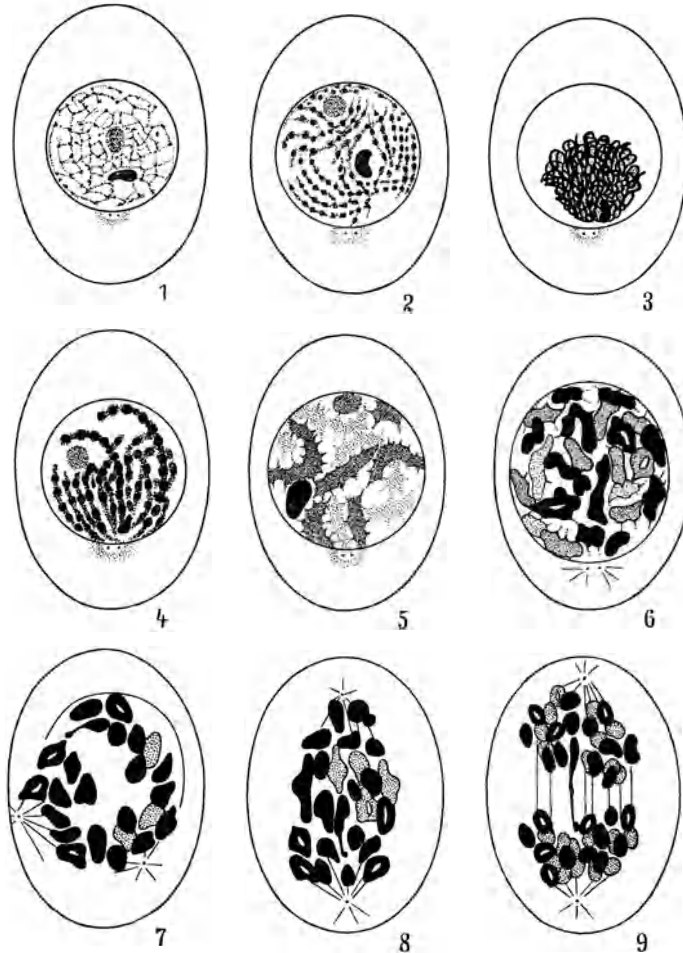


Abb. 712. Halbschematische Darstellung der Kopulation der Chromosomen und der Reifungsteilung vom Menschen, in aufeinanderfolgenden Stadien. 1. Ruhender Kern, nach der letzten Spermatogonienteilung, 2. feinfädiges Stadium der Chromosomen (Leptonema), 3. und 4. Kopulationsstadien (Synapsis), 5. Bildung der Tetraden, 6. vollendete Tetraden, 7.—9. 1. Reifungsteilung (von der Spermatozyte zur Prä-spermatide).

(Aus Evans und Sweezy: l. c.; L.)

oder m erhält. Dieser Vorgang ist die stoffliche Grundlage der Spaltungserscheinungen bei der Vererbung.

Diese Vorgänge bei den Reifungsteilungen, die Zahl der chromatischen Einheiten (Chromosomen und Tetraden) beim Menschen sind durch Evans (1930) einer wohl ziemlich endgültigen Klärung zugeführt worden, wobei ältere Untersuchungen von Winikwarter, Painter, Oguma im wesentlichen bestätigt werden. Die in den Spermatogonienteilungen auftretende diploide Zahl ist 48, und zwar in 23 Paaren homologer gleichartiger Chromosomen und einem ungleichen Paar, xy-Chromosomen, den Geschlechtschromosomen. Der große Parling heißt x, der kleine y. In der 1. Reifungsteilung, der der Spermatozyten,

erscheinen 23 Tetraden und das xy-Paar. Das letztere wird bei dieser Teilung getrennt. In der 2. Reifungsteilung erscheinen nur schwer, als Doppelstücke, Dyaden, erkennbare Elemente, deren Hälften auf jedes der Teilungsprodukte völlig gleich verteilt werden. Die Spermatogonien führen als  $46 + xy$  Chromosomen. Dasselbe hat sich für die Äquatorialplatte der somatischen Mitose beim Manne nachweisen lassen. Die somatische Mitose der Frau hat dagegen kein ungleiches Paar, also  $46 + xx$ , Chromosomen.

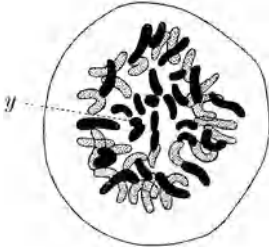


Abb. 713. Äquatorialplatte der Spermatogonienteilung *y* das Y-Chromosom. (Nach Evans und Sweezy.)

Beim Manne werden zweierlei Spermien und damit Spermien gebildet, solche mit  $23+x$  und solche mit  $23+y$  Chromosomen. Voraussichtlich wird jedoch wahrscheinlich nur eine Art von Eiern gebildet mit  $23+x$  Chromosomen. Diese verschiedenen Geschlechtszellen können zusammen-treten und dadurch befruchtete Eier mit  $46 + xy$  (Knaben) und solche mit  $46+xx$  (Mädchen) entstehen.

Der unsicherste Punkt bei den geschilderten Vorgängen ist der wichtigste, nämlich die Vereinigung, Kopulation, der gleichartigen, homologen Chromosomen (Synapsis). Die histologischen Bilder sind unsicher, ein Vergleich mit am Lebenden zu beobachtenden Erscheinungen unmöglich. Die Tatsache der Kopulation selbst kann aber wohl nicht bezweifelt werden (vgl. die Literatur bei Wassermann). Abb. 712—716 zeigt die chromatischen Figuren beim Menschen.

Merkwürdigerweise stellt die übliche Darstellung der Reifungsteilungen ein gänzlich nebensächliches Problem in den Vordergrund. Es handelt sich um die Frage der sog. Post- und Präreduktion, nämlich ob die 1. Reifungsteilung die Tetrade in  $m m$  und  $p p$  oder in

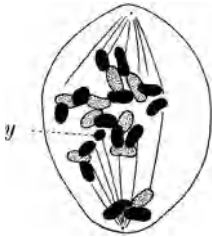


Abb. 714.

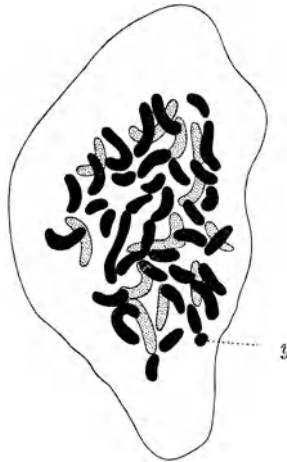


Abb. 715.



Abb. 716.

Abb. 714. Spindel der 2. Reifungsteilung. *y*-Chromosom.

Abb. 715. Äquatorialplatte von einem menschl. männlichen Embryo. 48 Chromosomen, eines davon das *y*-Chromosom.

Abb. 716. Äquatorialplatte aus dem Uterus des Menschen, 48 Chromosomen, nur gleiche Paare. (Nach Evans und Sweezy.)

$m p$  und  $m p$  trennt. Da bei der 2. Teilung auf jeden Fall die Tetrade vollständig in  $m$ ,  $m$ ,  $p$ , und  $p$  zerlegt wird, so ist die Frage für den ganzen Vorgang und sein Verständnis höchst gleichgültig. Wahrscheinlich ist die Lage der 1. und 2. Teilung zu den ursprünglichen Chromosomen in den einzelnen Tetraden verschieden (Wassermann).

Während beim Menschen und den meisten anderen Säugern, auch bei den Haustieren, die einzelnen Phasen der Spermatogenese auf den Schnittbildern durcheinander erscheinen, gibt es andere, wo diese Stadien regelmäßig über den Tubulus verteilt sind. Aufeinander-

folgende Stadien sind der Länge nach untereinander in leichter Spiraldrehung an der Wand des Tubulus verteilt. Alle Stellen schreiten dabei in gleichem Tempo vor. Querschnitte ergeben deshalb regelmäßige Bilder. Der ganze Querschnitt zeigt den gleichen Zustand (Abb. 717).

In der Spermatohistogenese treten nun auch die Hilfszellen oder Sertolizellen in Tätigkeit. Sie liegen im geschlechtsreifen Hoden an der Basis der die Spermien liefernden Epithellage, ragen jedoch bis zur Lichtung vor und bilden anscheinend ein Synzytium, in dessen Lücken die eigentlichen Geschlechtszellen liegen. Ihr Kern hat ein kennzeichnendes Aussehen mit einem Pseudonukleolus. Gegen die Lichtung zu treiben sie flaschenförmige Fort-

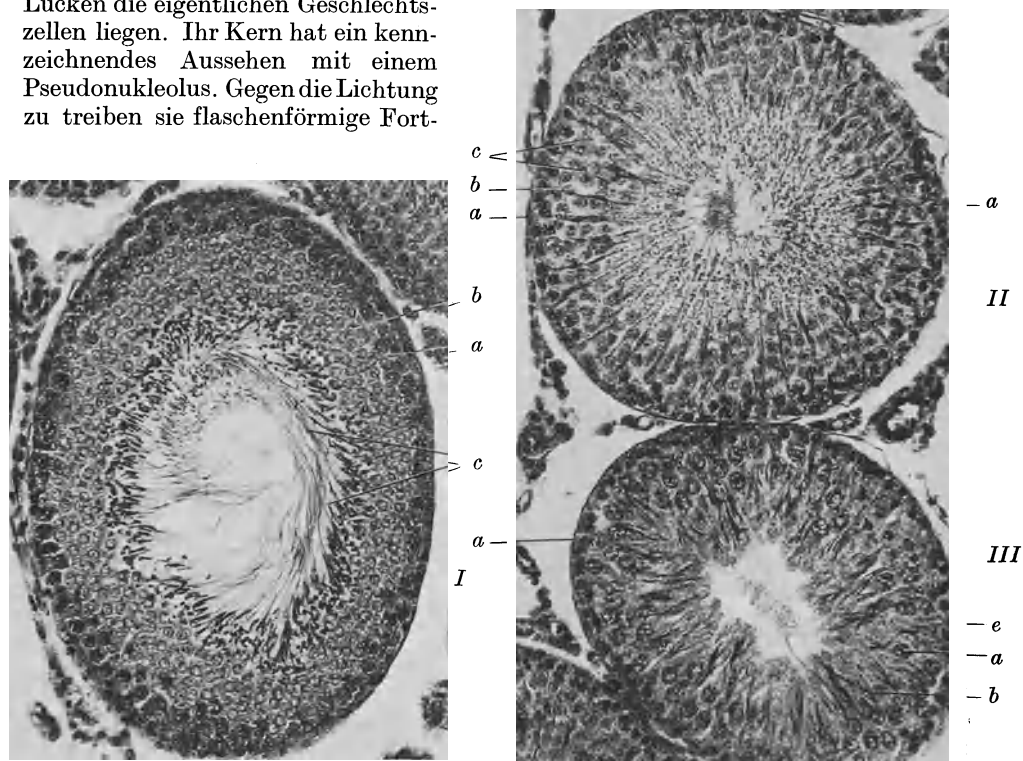


Abb. 717. Hoden der Ratte. Häm.-Fuchsin. P. phot. 200  $\times$ . Drei Kanälchen mit im ganzen gleichmäßig fortgeschrittener Spermatogenese. *I*, *a* Spermatogonien, meist auf dem Wege zur Umbildung in Spermatozyten, *b* Spermatiden, *c* fertige Spermien, aus den Sertolizellen entlassen; *II*, *a* Spermatogonien, *b* Spermatozyten, *c* Spermatiden in Umbildung zu Spermien, büschelförmig in Sertolizellen eingedrungen; *III*, *a* Spermatogonien, *b* Prä-spermatiden, *c* fast reife Spermien, die aber noch in den Sertolizellen stecken.

sätze. Mit diesen verbinden sich die Spermatiden und machen nun ihre ganze Umwandlung zu den Spermien in dieser Lage durch (Abb. 711, 717). Diese Umwandlung besteht darin, daß sich der Kern verdichtet und zum Kopf des Spermiums umformt. Da der chromatische Apparat des Kerns nichts von seinen grundlegenden Eigenschaften verliert, wird wahrscheinlich sehr viel Wasser ausgestoßen und dadurch die Masse nicht nur kleiner sondern auch stark lichtbrechend. Der Zelleib zieht sich vom Kern gegen die Lichtung des Kanälchens zurück und streckt sich um den auswachsenden Schwanzfaden in die Länge. Auch der Zelleib wird kleiner; sein letzter Rest wird schließlich abgestoßen. Von ihm ist dann nur das Mittelstück und der Schwanz übrig. Das Mittelstück enthält das Zentrosom und die Plastosomen. Der Schwanz ist eine typische

Geißel mit Achsenfaden und Hülle (Abb. 718). Das reife Spermium verläßt die Hilfszelle; der letzte Rest des anhängenden Zelleibes wird erst beim Eintritt in den Nebenhodengang abgestoßen.

Spermien und Sperma. Die Spermien des Menschen sind sehr klein. Von den 50—60  $\mu$  Länge entfallen etwa je  $\frac{1}{10}$  auf den Kopf und das Mittelstück (Abb. 719). Der Kopf enthält den chromatischen Apparat des Kernes, zu einer gleichmäßigen starken lichtbrechenden und entsprechend stark färbaren Masse verdichtet. Eine hellere Stelle (Vakuole?) ist darin unterscheidbar, sowie ein Überzug von Zytoplasma, der sich an der Basis des Kernes zu einer becherartigen Hülle verdickt. Das Mittelstück enthält das in zwei Teile getrennte Zentrosom, von dem der Achsenfaden des Schwanzes ausgeht. Soweit die Protoplasma-hülle mit den Plastosomen reicht, rechnet man das Mittelstück. Der Achsenfaden des Schwanzes ist von einer Hülle umgeben. Der Schwanz hat so den

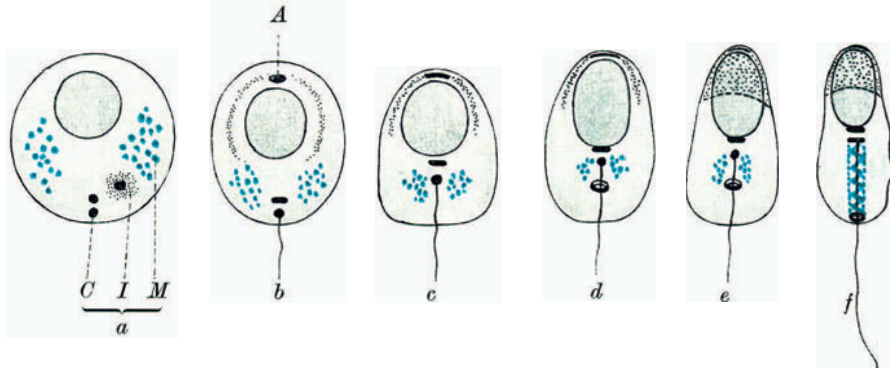


Abb. 718. Schematische Darstellung der Spermatogenese. 1.—6. Umwandlungsstadien, *a* Kopfkörperchen („Akrosom“), *b* Plastosomen, *c* Zentrosom, *d* Zentrosomenhülle (Idiozom). (Aus Fischel: Entw.-Gesch. 1929.)

typischen Bau einer Geißel. Am Ende ist der Achsenfaden nackt: Schwanzfaden. Der Achsenfaden läßt sich durch Mazeration in Fibrillen zerlegen. Weitere Einzelheiten siehe die Abb. 720.

Die Bewegung des Spermiums geht vom Mittelstück aus, abgebrochene Schwanzstücke bewegen sich nicht. Durch wellenförmige Bewegungen des Schwanzes wird das Spermium in flüssigen Medien fortbewegt. Die Bewegung dauert so lange, bis der dem Spermium mitgegebene Energievorrat erschöpft ist. Von außen her kann das Spermium keine energieliefernden Stoffe oder irgendwelche andere Nahrung aufnehmen, nur Sauerstoff wird aus der Umgebung bezogen. Durch Sauerstoffmangel und verschiedene unbekannte Substanzen wird die Bewegung gehemmt.

Die Spermien sind aufgeschwemmt in einer Flüssigkeit (Spermaserum), die aus dem Hoden, dem Nebenhoden, zum größeren Teil aber aus den Anhangsdrüsen, vor allem der Prostata stammt. Die ganze entleerte Masse heißt Sperma. Geformte Teilchen des Sperma sind: viele Körnchen verschiedener Art, mehr oder minder stark zerfallene Zellen, die angeblich aus dem Hoden stammen, vereinzelt Lymphozyten und Kristalle eines basischen Körpers (Spermin). Diese stammen nicht aus dem Prostatasekret (s. später).

**296. Funktions- und andere Zustände des Hodens.** Bei den meisten freilebenden Tieren ist die Geschlechtstätigkeit auf bestimmte Jahreszeiten beschränkt (Brunstzeiten). Nur zu dieser Zeit werden dann Spermien gebildet. Man findet alle Stadien der Spermatogenese. In der Zwischenzeit ruht diese; im wesentlichen sind nur Spermatogonien neben den Sertolischen Zellen vorhanden. Die Vergrößerung des Organs in der Brunstperiode kommt durch die Vergrößerung der samenbildenden Anteile zustande; das Zwischengewebe

erscheint dann relativ geringer an Menge, hat sich im ganzen auch nur mäßig vermehrt. Im ruhenden Hoden erscheint das Zwischengewebe relativ vermehrt, im ganzen hat es sich nur wenig verringert. Der Hoden ist ein außerordentlich empfindliches Organ, das durch Störungen der Lebensweise der Tiere, Beraubung der Bewegungsmöglichkeit, durch Angstafekte u. a. sehr schnell geschädigt wird. Die gebildeten Spermien sterben ab, die Spermatogenese hört auf, der samenbereitende Anteil geht an Masse zurück.

Beim Menschen findet man, ebenso wie bei den meisten Haustieren, eine dauernde Spermatogenese. Es scheint als ob dabei alle Tubuli in mäßiger aber anscheinend

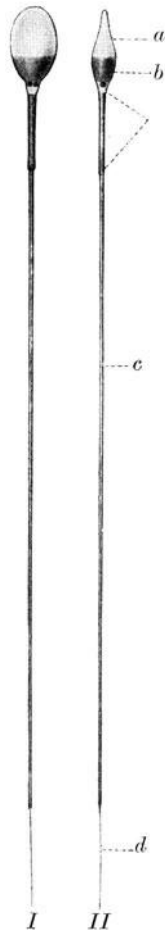


Abb. 719. Reife Spermien des Menschen. *I* von der Fläche, *II* von der Seite gesehen. *a* Vorderteil, *b* Hinterteil des Kopfes, *c* Hauptstück des Schwanzes, *d* Schwanzfaden. (Nach Retzius aus Romeis: Handb. d. Physiol. Bd. 14 I.)

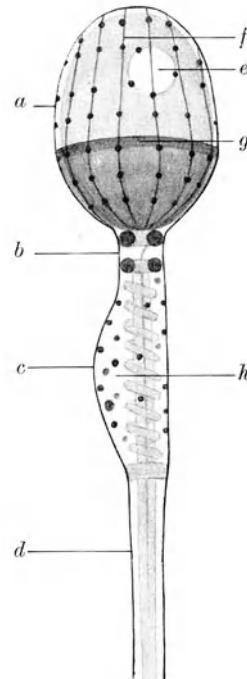


Abb. 720. Schema des Aufbaues eines menschlichen Samenfadens. *a* Kopf, *b* Hals, *c* Verbindungsstück, *d* Schwanz, *e* Kopfvakuoole, *f* Längsfibrillen, *g* Randstreifen, *h* Protoplastatropfen mit Plastosomen und anderen Körnchen. (Aus Romeis: Handb. d. Physiol. Bd. 14 I.)

gleichmäßiger Tätigkeit begriffen seien. Jedenfalls findet man keine ruhenden und tätigen Abschnitte. Im einzelnen Tubulus ist die Spermatogenese weniger lebhaft als im Tubulus eines typischen Brunsthodens, auf die Dauer kommt aber eine ganz gewaltige Produktion von Spermien zustande. Auch der menschliche Hoden reagiert dabei leicht auf mannigfache Einflüsse, die das Individuum im ganzen treffen. Krankheit, auch wenn diese nicht im Hoden sich selbst äußert, verändert ihn leicht, so daß solche Hoden aussehen wie Ruheboden von Tieren mit periodischer Samenbildung. Ungünstige Ernährung, Gefangenschaft bringen gleichfalls die Spermatogenese zum Erlöschen



(Kriegsgefangene, Insassen von Strafanstalten); bei zum Tode Verurteilten trifft dies mit starken Affekten zusammen, so daß man vielfach an Hingerichteten ebenfalls starke Störungen der Spermatogenese findet. So ist es im ganzen schwierig, normale tätige Keimdrüsen vom Menschen zu erlangen. In den meisten Tubuli derartiger Hoden findet man nur wenige Spermien; ob das dem ganz normalen Zustand entspricht, bleibt daher etwas fraglich.

Das Zwischengewebe erscheint an Hoden mit längerer Rückbildung z. B. durch Ernährungsschäden relativ vermehrt. Die auf solchen relativen Vermehrungen aufgebauten Theorien sind daher nicht richtig. Sie kommen durch Schwankungen des generativen Anteils zustande.

### Die Ausführungsgänge.

**297. Ausführungsgänge im Hoden.** Die Tubuli contorti münden in die sog. Tubuli recti, verhältnismäßig kurze, keineswegs gerade, sondern korkzieher-

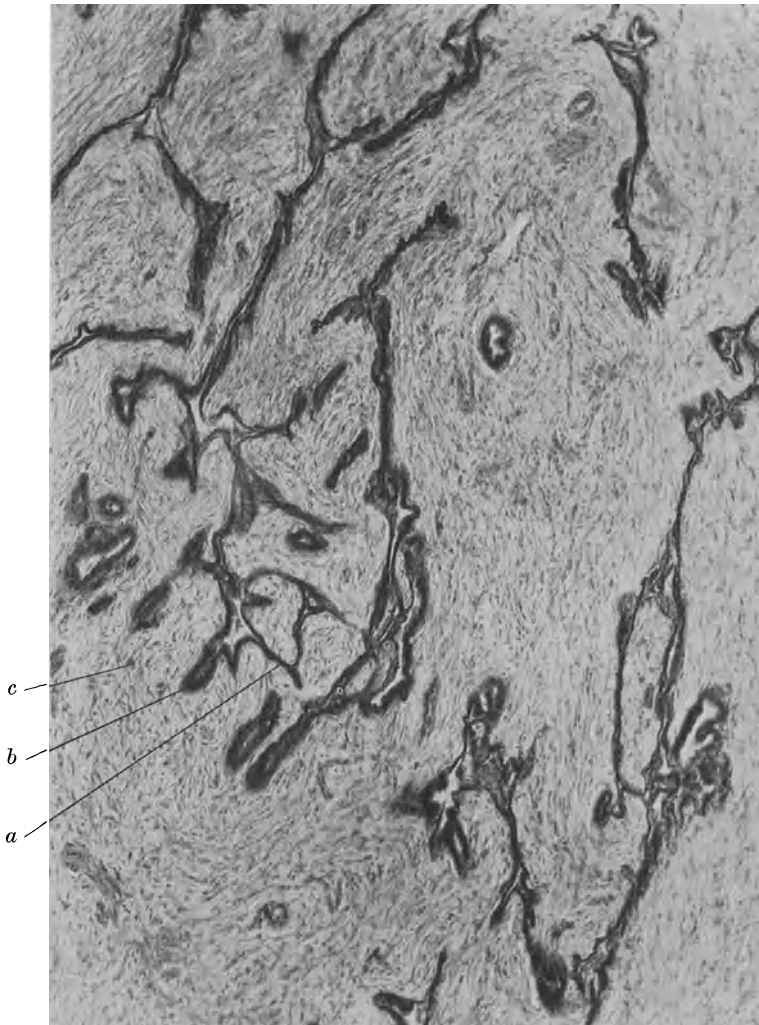


Abb. 721. Rete testis (Sch). Häm. P. phot. 100  $\times$ . *a* Gangteil mit niedrigem, *b* mit hohem Epithel, *c* derbes Bindegewebe des Mediastinum testis.

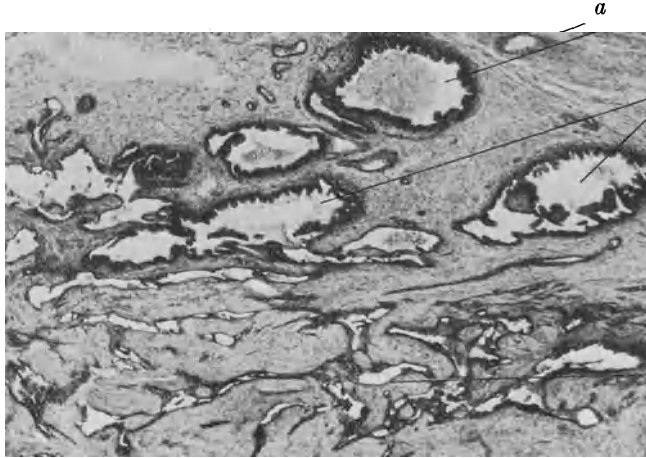


Abb. 722. Nebenhodenkopf, Ansatz am Hoden (*Sch*). Zusammenhang von Rete und Ductuli efferentes. Häm. P. phot. 28  $\times$ . *a* Ductulus efferens, *b* Rete, *c* Zusammenhang beider.

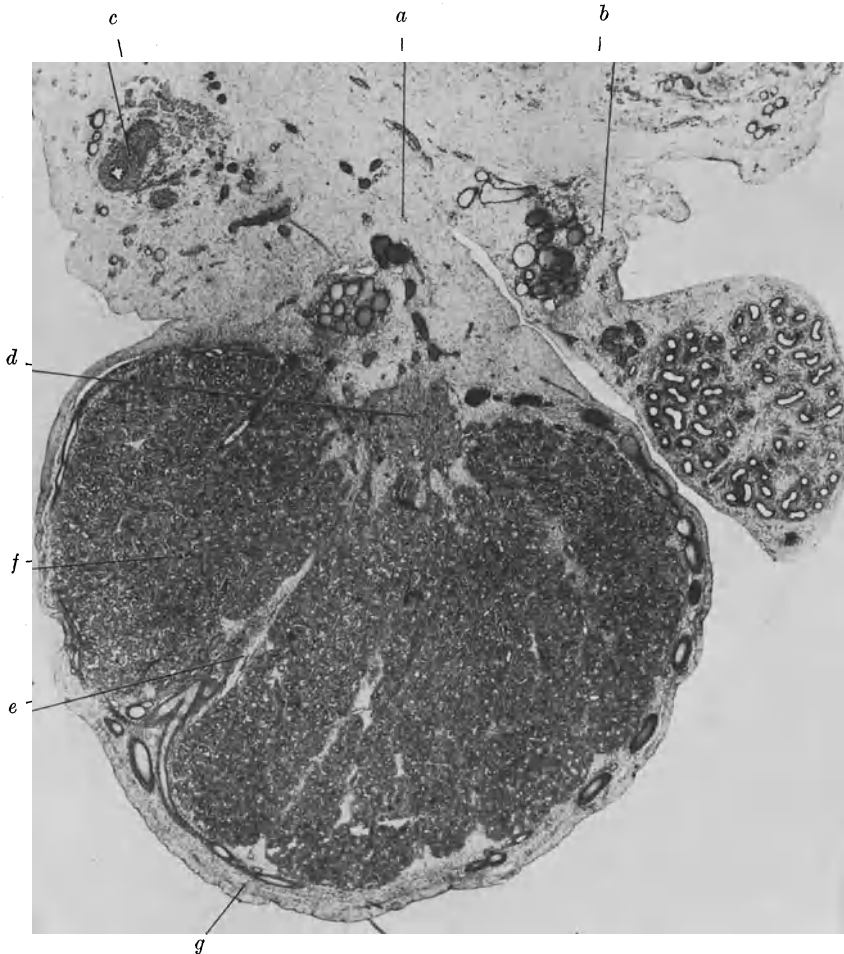


Abb. 723. Hoden und Nebenhoden Neugeborener. Häm. Eos. P. phot. 18  $\times$ . *a, b* Sero-membranöse Aufhängebänder von Hoden und Nebenhoden (*Mesorchium* und *Mesepididimis*), *c* Ductus deferens, *d* Mediastinum, *e* Septulum, *f* Tubuli, *g* Albuginea.

artig gewundene Gänge mit niedrigem Zylinderepithel (Ähnlichkeit mit den Duct. efferentes). Sie münden ein in das Rete testis (Abb. 707, 721 u. 722),

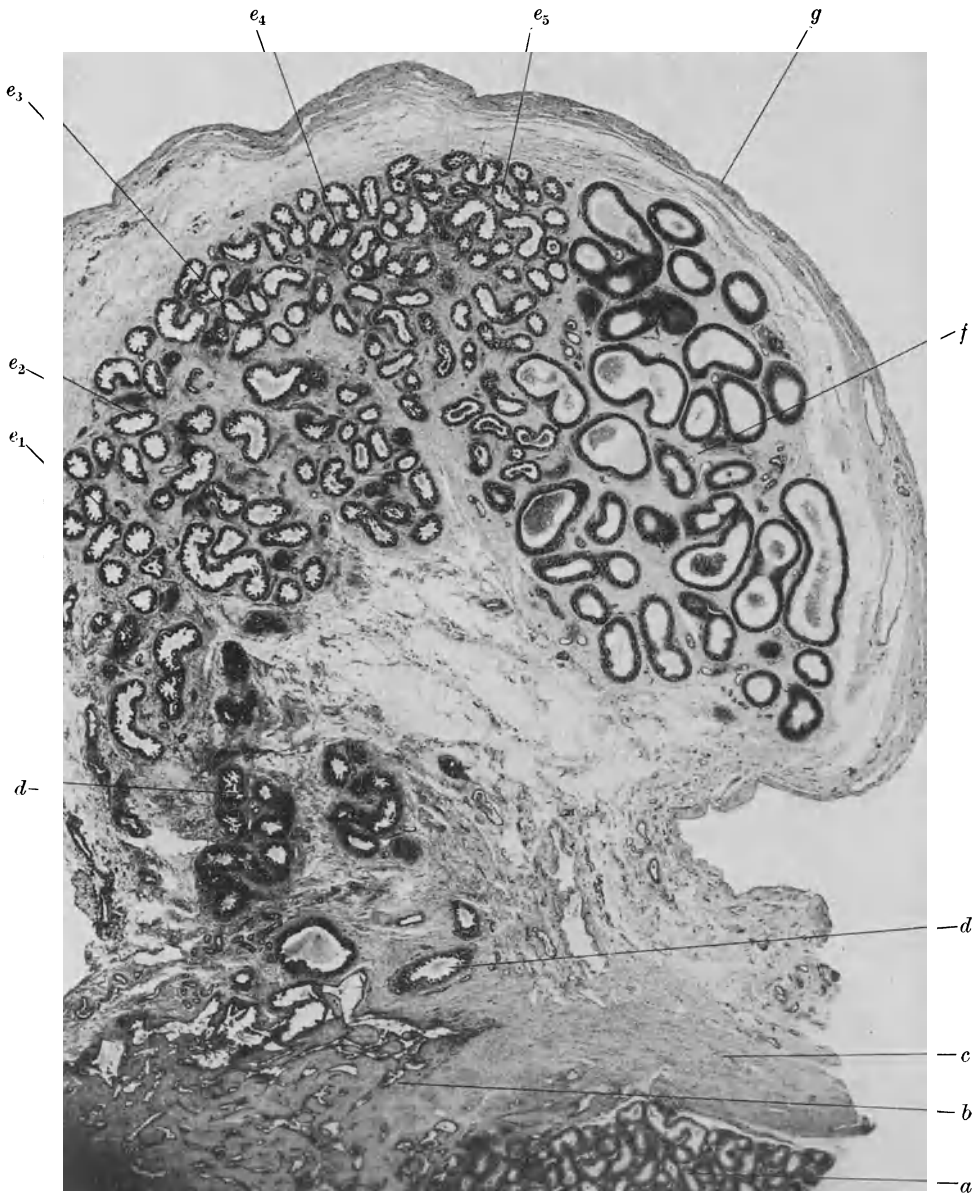


Abb. 724. Nebenhodenkopf (*Sch*). Häm. P. phot. 12  $\times$ . *a* Tubuli testis, *b* Rete, *c* Albuginea, *d* Anfänge der Tubuli efferentes, *e*<sub>1</sub>—*e*<sub>3</sub> Knäuel vom Ductuli efferentes (Coni vasculosi), *f* Ductus epididymidis, *g* Serosa des Nebenhodens.

ein Netzwerk flacher, ziemlich breiter Gänge, die außer ihrem niedrig kubischen Epithel keine eigene Wand besitzen, sondern Spalten im Bindegewebe des

Mediastinum testis darstellen. Wo der Nebenhodenkopf auf dem Hoden aufsitzt durchsetzt das Rete testis die Albuginea und dringt bis ins Bindegewebe des

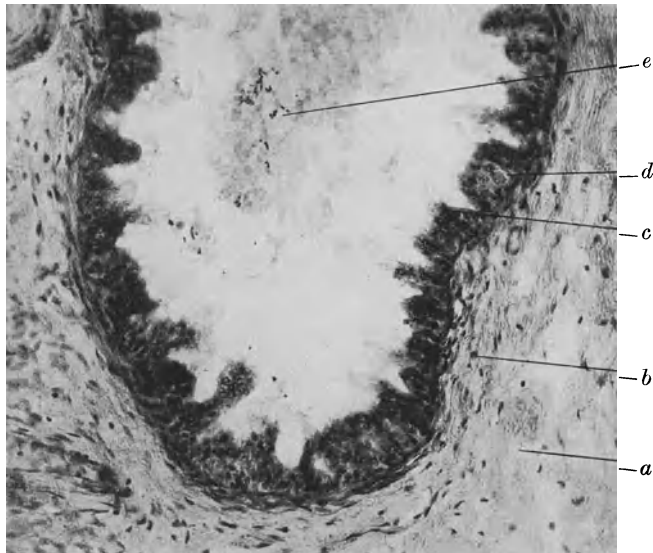


Abb. 725. Ductulus efferens (*Sch*). Häm. P. phot. 190  $\times$ . *a* Zwischenbindegewebe, *b* Hülle des Ductulus, *c* Flimmerepithel, *d* „Drüse“, *e* Sekret und Spermien.

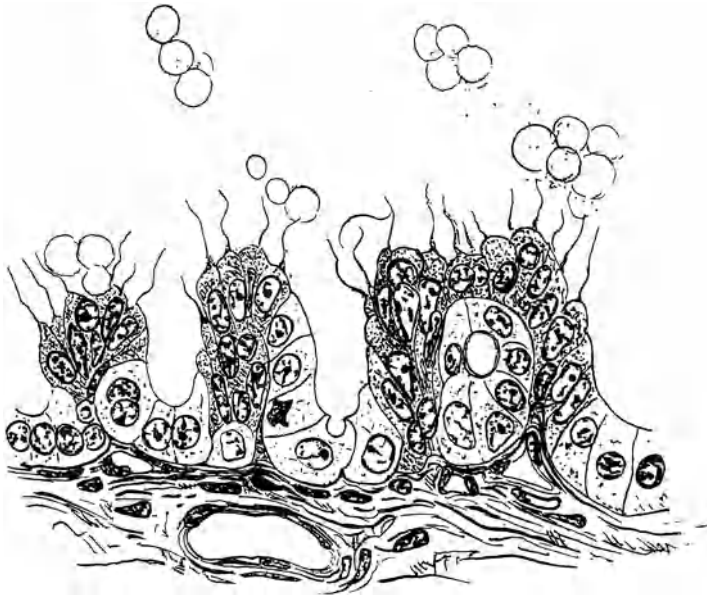


Abb. 726. Epithel und Drüsen des Ductulus efferens (*Sch*), Federzeichnung (*P*). 540  $\times$ .

Nebenhodenkopfes vor (Abb. 722). Hier entspringen aus ihm die Ductuli efferentes. Diese Ursprünge bezeichnen die Stellen, an denen die Abkömmlinge

der Urniere, die Urnierenkanälchen, mit den Abkömmlingen der Keimstränge in Verbindung getreten sind.

298. **Nebenhoden** (Abb. 723—728). Die 12—18 Ductuli efferentes des Nebenhodenkopfes legen sich in zahlreiche Windungen. Jedes bleibt dabei für sich

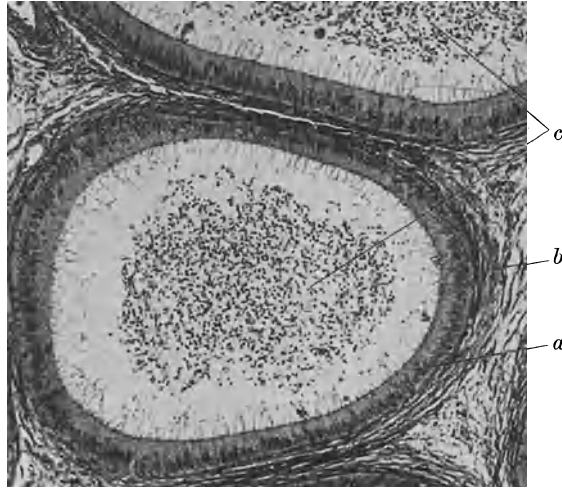


Abb. 727. Ductus epididymidis (Objekt aus Tübingen). Redenz präp. Häm.-Thiazinrot. P. phot. 190  $\times$ . *a* Epithel, *b* Hülle, *c* Inhalt.

und bildet ein kegelförmiges Gebilde (Conus vasculosus). Auf Schnitten durch den Nebenhodenkopf erscheinen dabei getrennte Gruppen von Durchschnitten

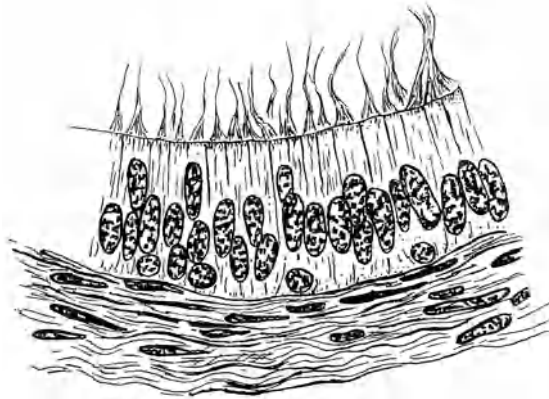


Abb. 728. Epithel des Ductus epididymidis wie Abb. 727, Federzeichnung (*P*). 540  $\times$ .

durch die Kanälchen, jede Gruppe zeigt die Durchschnitte eines Ganges (Abb. 724). Das Epithel des Ductulus ist in Leisten gegen die Lichtung vorgewölbt, wobei sich das Bindegewebe gar nicht oder nur wenig in die Leisten fortsetzt. Das zylindrische Epithel ist hier mehrreihig bis mehrschichtig, an der freien Oberfläche mit Geißeln (je einer Geißel pro Zelle) besetzt. Zwischen den Leisten senken sich napfartige Grübchen oder kurze Schläuche in die Tiefe.

Hier trägt das Epithel keine Geißeln, ist kubisch, großzellig und hell (Abb. 726). Diese Stellen werden als Drüsen aufgefaßt. Das Bild des Epithels wechselt sehr, sowohl im selben Objekt als vor allem bei verschiedenen Objekten, wo man zuweilen vergeblich nach Drüsen sucht. Ein dichtes Gefäßnetz liegt dicht unter dem Epithel, in einer nur undeutlich sich gegen das umgebende Bindegewebe abgrenzenden Hülle; diese besteht aus kollagenen und elastischen Fasern mit zahlreichen Zellen. Muskelzellen fehlen.

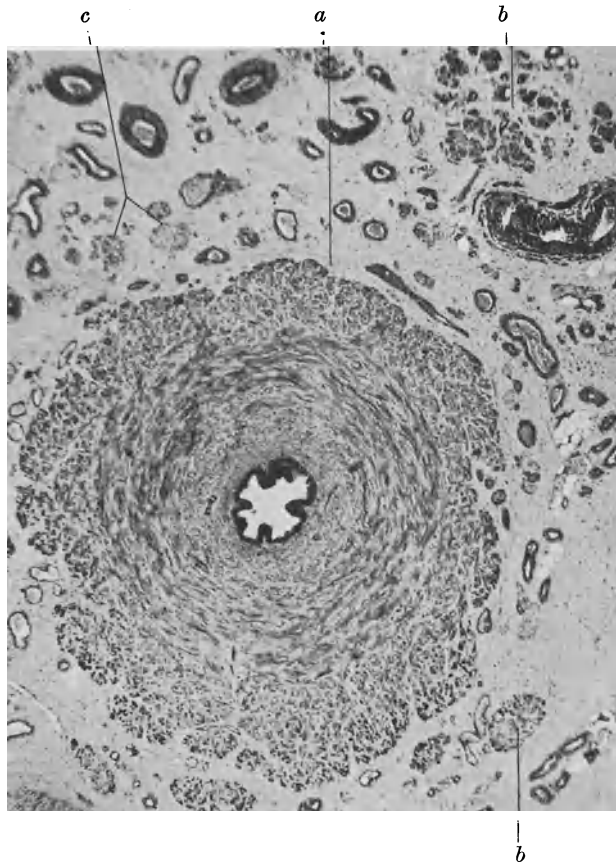


Abb. 729. Vas deferens mit Gefäßen, Muskelbündeln und Nerven des Samenstranges. Mensch, Häm. Eos. P. phot. 28  $\times$ . *a* Vas deferens, *b* isolierte Bündel glatter Muskulatur, *c* Nerven, überall verstreut Gefäßquerschnitte.

Der erste Duktulus biegt an seinem Ende zum Ductus epididymidis, dem Nebenhodengang um. Während die Ductuli efferentes von etwa 20 cm zu 1 cm Länge aufgeknäuel sind, ist der bis zu 6 m lange Nebenhodengang zu etwa 5 cm zusammengefallen. Zu Beginn am Kopf ist der Gang dünner und stärker gefaltet, am Schwanzende dicker und weniger gefaltet. In den Gang münden die übrigen Duktuli ein. Kurz vor der Mündung erscheinen die ersten glatten Muskelzellen, die am Nebenhodengang dann etwas reichlicher werden. Das Epithel ist ein zweireihiges Zylinderepithel mit langen dünnen Oberflächen- und niedrigen Basalzellen. Die letzteren bilden keine völlig geschlossene Reihe. Die freie Oberfläche trägt die „Stereozilien“. Es handelt

sich hier um unbeweglich spitzkegelige Protoplasmafortsätze von fibrillärem Bau (Abb. 728).

Den Inhalt aller Nebenhodengänge bilden Mengen von Spermien, die in ein, teils vom Hoden, teils vom Nebenhoden selbst geliefertes Sekret eingebettet sind. An den nach den üblichen Methoden (Fixation) usw. hergerichteten Schnittpräparaten zeigt diese Masse mannigfache Gerinnungsfiguren; in den Duktuli z. B. runde Bläschen. In diesen sind die Spermien weniger reichlich;

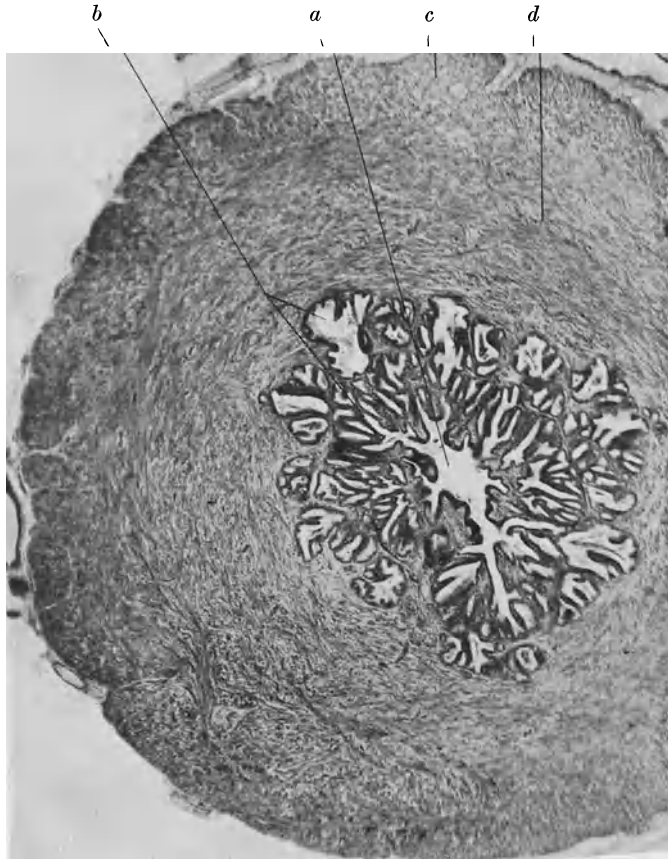


Abb. 730. Ampulle des Vas deferens (V), Chromgallein. P. phot. 28  $\times$ . *a* Lichtung des Ganges, *b* Seitenkrypten oder Drüsen, die bis in die Muskulatur reichen, *c* äußere Längs-, *d* innere Ringmuskeln.

sie werden durch die Flimmerbewegung in den Nebenhoden geschafft, der als Spermienreservoir dient. In ihm rücken sie durch Eigenbewegung langsam und schubweise voran, bis ein- oder mehrere Ejakulationen die ganze Masse durch die Peristaltik der Muskulatur heraustreiben. Erst im Nebenhoden werden die Spermien völlig fertig, sie erlangen erst hier ihre volle Beweglichkeit.

Regelmäßig findet man in den Ductuli efferentes die „Spermiophagen“. Es sind dies Klumpen von Spermien, die in eine Protoplasmamasse eingebettet sind. In manchen Fällen sieht es so aus, als ob eine große Zelle ein oder mehrere Spermien gefressen, phagozytiert hätte. Die Zellen selbst sollen nach Lehner aus dem Tubuli contorti stammen und umgewandelte losgelöste Sertolizellen sein. Man findet gleiche Bilder auch in Hoden-

kanälchen. Nach Stieve soll es sich um Zusammenballungen sehr verschiedener Zellen handeln, an denen alle Zellen des Hodens teilnehmen können. Möglicherweise ist beides richtig, nämlich, daß neben einer beim normalen Hoden vorkommenden Spermiophagie,



Abb. 731. Samenblase und Ampulle des Vas deferens (V), Chromgallein. P. phot. 7,5  $\times$ .  
a Ampulle, b Blutgefäße, c Windungen der Samenblase, d Ganglien.

bei geschädigten Hoden größere Teile des Samenepithels sich lösen und bei weiterer Veränderung ähnliche Bilder wie die Spermatophagen ergeben.

**299. Anhänge des Nebenhodens.** Die verschiedenen mehr oder weniger regelmäßig erhalten bleibenden Reste der Urniere, die beim Aufbau der ableitenden Geschlechtswege keine Verwendung gefunden haben und die des Müllerschen Ganges sind epitheliale Gänge von wechselndem Bau; ihre Differenzierung, Ausbildung von Muskulatur usw. ist sehr verschieden. Man vergleiche die Handbücher.



**300. Vas deferens, Ductus ejaculatorius und Samenblase (Abb. 729—733).**  
Am Ende des Nebenhodenschwanzes biegt der Nebenhodengang um, die Wan-

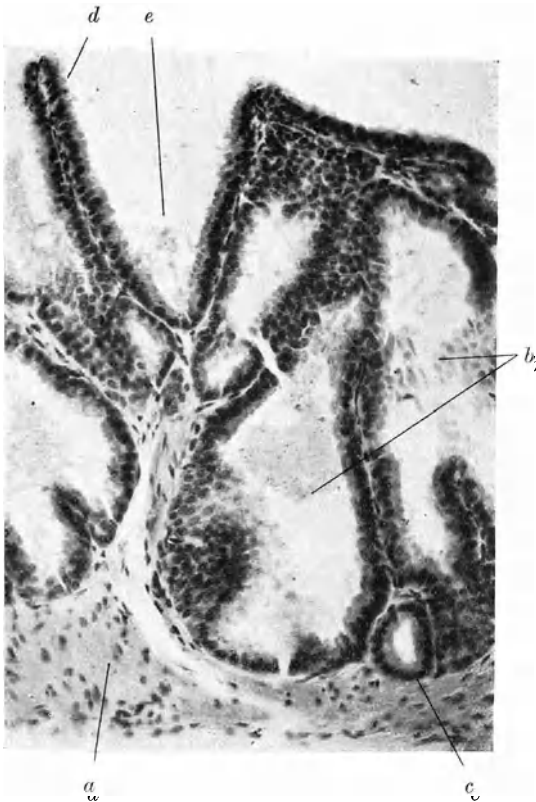


Abb. 732. Schleimhaut der Samenblase (V).  
Häm. P. phot. 170  $\times$ . *a* Muskulatur,  
*b* Schleimhautfalten und Nischen dazwischen,  
*c* drüsenähnliche Nische, *d* Epithel, *e* Sekret.

Eintritt in die Prostata verschwindet die eigene Muskel- und Bindegewebs-

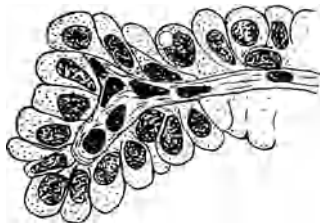


Abb. 733.  
Epithel der Samenblase (V).  
Federzeichnung (P). 540  $\times$ .

aneinanderliegenden Windungen oder Ästen sind nicht immer getrennte Schichten zu erkennen. Die Schleimhaut bildet zahlreiche Falten und Seitenkammern.

dungen werden spärlicher, die Muskulatur stärker. Er heißt dann Samenleiter (Vas deferens) (Abb. 729). Sein Epithel ist ein zweireihiges Zylinderepithel, anfangs noch mit Stereozilien. Ein Stratum proprium ist erkennbar, Schleimhaut und Muskulatur sind somit voneinander abzugrenzen. An den Präparaten ist die letztere immer so weit zusammengezogen, daß die Schleimhaut in Falten gegen die Lichtung vorspringt. An der Muskulatur sind eine innere und eine äußere Längsschicht und eine mittlere Ringschicht zu unterscheiden. In der Ampulle (Abb. 730) erweitert sich die Lichtung, zahlreiche verzweigte Falten treten auf und zerlegen die Lichtung in zahlreiche Buchten und Seitenkammern. Auch richtige Drüenschläuche, die sich schräg in die Muskulatur hinein erstrecken, sind vorhanden.

Dicht unter der Ampulle verengt sich der Gang wieder beträchtlich. An der Einmündung der Samenblase liegt eine Erweiterung (Sinus ejaculatorius), von da an heißt dann der Gang Ductus ejaculatorius (Abb. 734, 737, 739). Bald nach dem

Eintritt in die Prostata verschwindet die eigene Muskel- und Bindegewebswand vollständig, die Gänge sind dann vom Epithel ausgekleidete Spalten im Prostatakörper. Die Lichtung ist durch spiralig verlaufende Falten und Seitennischen verzweigt. Schließlich münden die Duktus auf dem Colliculus seminalis in Form länglicher Schlitzes aus. Das Epithel ist ein zweireihiges Zylinderepithel.

Die Samenblasen sind verzweigte und gewundene Schläuche, die wesentlich als Drüsen arbeiten. Ihr Sekret ist gallertig und gerinnt in den Präparaten zu einer schwammigen Masse. Meist sind Spermien im Lumen nachweisbar. Die Wand besteht aus Muskulatur mit zahlreichen elastischen Netzen. Bei zwei dicht

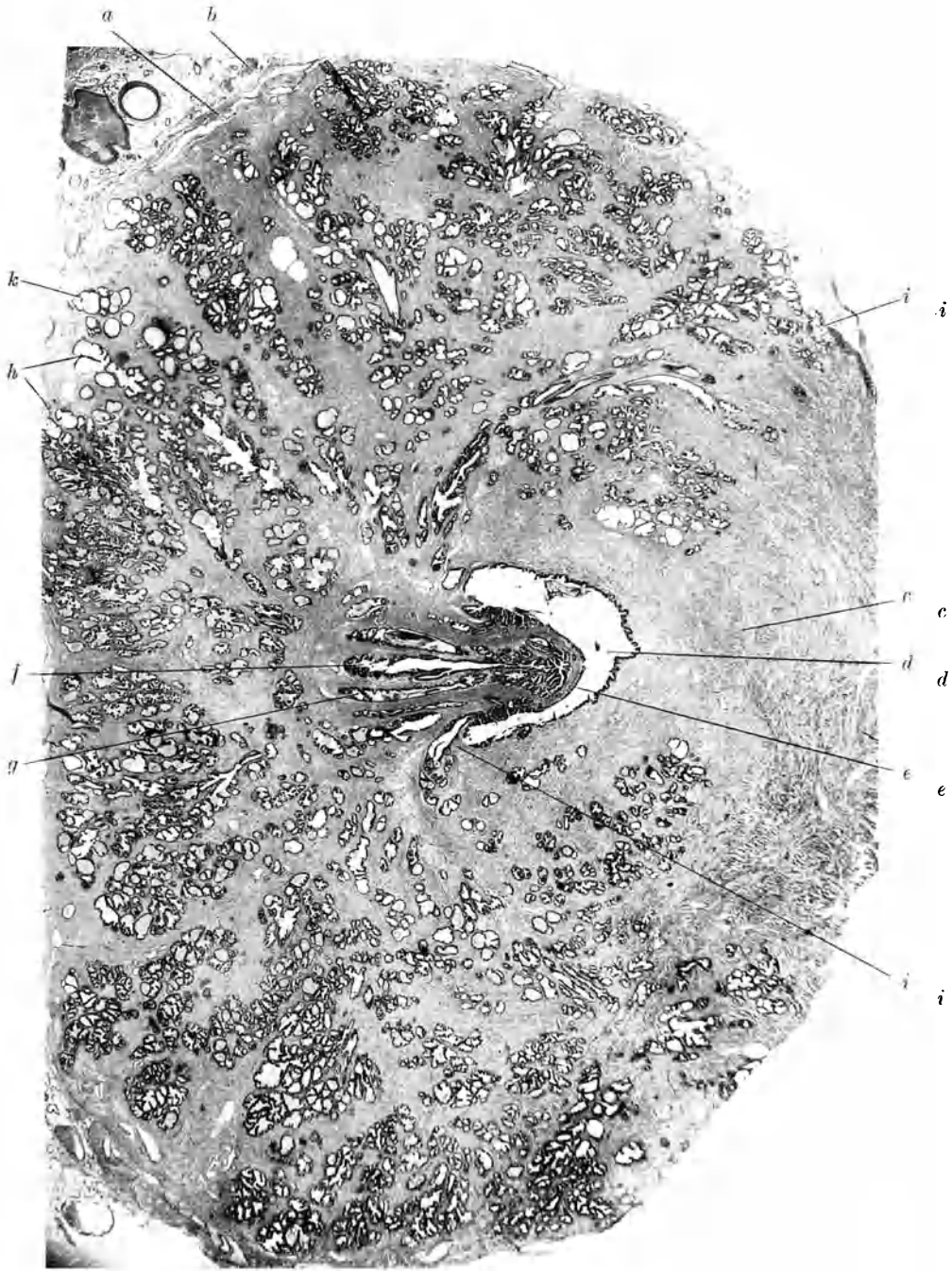


Abb. 734. Querschnitt der Prostata (V). Häm. P. phot. 6,75 ×. *a* Kapsel, *b* Ganglion, *c* drüsenfreie Muskelmasse an der Symphysenseite, *d* Pars prostatica urethrae, *e* Colliculus seminalis, *f* Sinus prostaticus, *g* Ductus ejaculatorius, *h* Drüsenbäumchen, *i* gebogene Drüsenbäumchen, *k* Steinchen.

**301. Die Prostata, Colliculus seminalis (Abb. 734—740).** Die Prostata ist ein großer Muskelkörper, in dem exzentrisch die Harnröhre (Pars prostatica) liegt.

Die glatte Muskulatur durchflieht sich nach vielen Richtungen und ist durchsetzt von bäumchenartigen Drüsenkörpern, die meist als Läppchen bezeichnet werden und die eine sehr verschiedene Ausdehnung haben können, so daß man drüsenreiche, weiche und drüsenarme harte Prostatae unterscheiden kann. (Die abgebildete Prostata ist eine harte.)

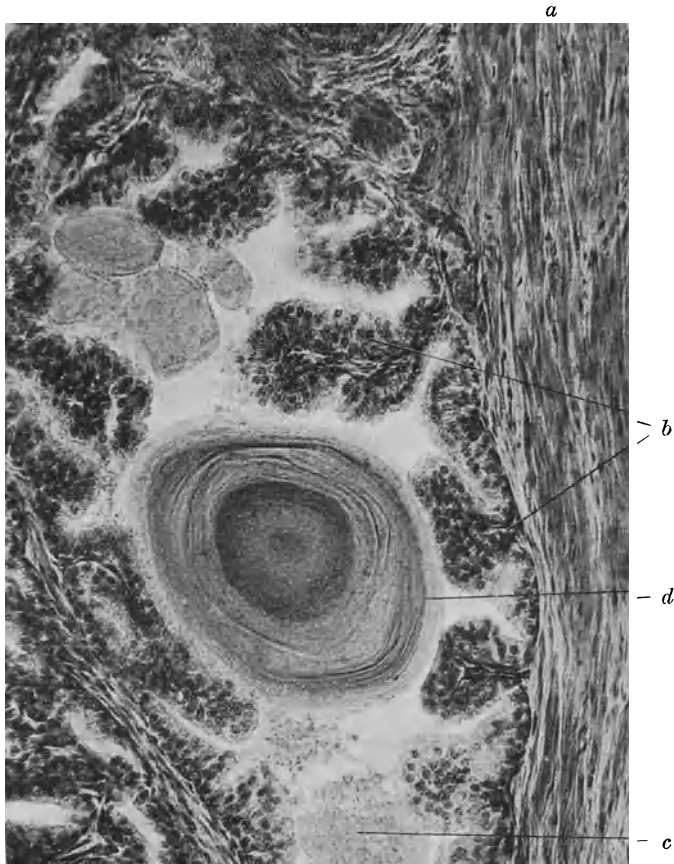


Abb. 735. Prostata (V). Chromgallein. P. phot. 170  $\times$ . *a* glatte Muskulatur, *b* Falten der Wand mit bindegewebigem Mittelseptum, *c* Sekret, *d* Prostatasteinchen (Corpus amylaceum).

Die Form der Drüsenschläuche zeigt die Abb. 734, tubuloalveolare Gänge (S. 143) mit weiter Lichtung, die durch den Inhalt verschieden erweitert sein können. Das Epithel ist niedrig, zylindrisch bis kubisch und gleicht stark dem der Samenblase. Im Inhalt sind die Prostatakörperchen (Corpora amylacea) bemerkenswert; um ein oder mehrere Zentren geschichtete Gebilde, die den Stärkekörnern der Pflanzen äußerlich ähnlich sehen (Abb. 735 u. 736).

Die Drüsenschläuche münden auf und neben dem Colliculus seminalis aus, auch im Sinus (Utriculus) prostaticus, nicht aber in die Ductus ejaculatorii. Die sog. Ausführungsgänge unterscheiden sich nur in der Form etwas von den Endstücken.



Abb. 736. Prostata (V), dicker Schnitt. Häm. Eos. P. phot. 88  $\times$ . Steinchen in den Drüsenkammern, darunter solche mit mehreren Zentren.

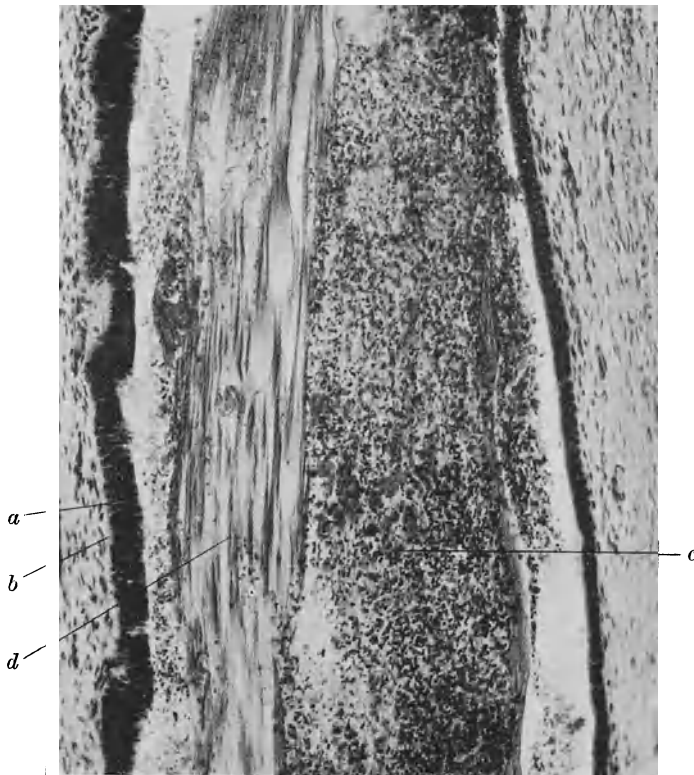


Abb. 737. Längsschnitt durch den Ductulus ejaculatorius. Häm. Eos. P. phot. 170  $\times$ .  
*a* Epithel, *b* Basalmembran, *c* Spermien, *d* Spermakristalle.

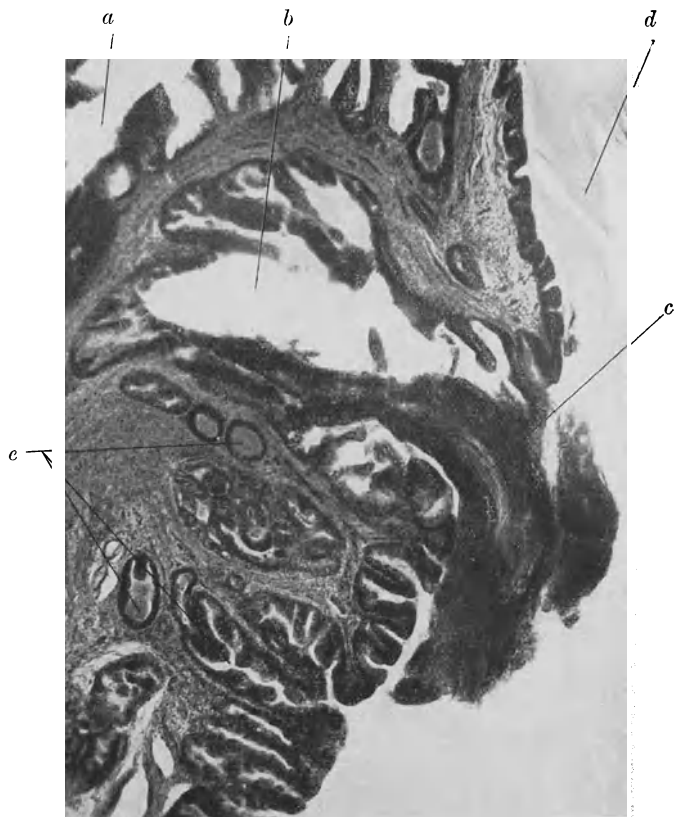


Abb. 738. Ausmündung des Ductus ejaculatorius mit Spermapfropf (V). Gallein (dicker Schnitt  $60 \mu$ ). P. phot.  $44 \times$ . *a* Sinus prostaticus, *b* Ductus ejaculatorius, *c* Spermapfropf, *d* Lichtung der Urethra, *e* kleine Prostatadrüsengänge.

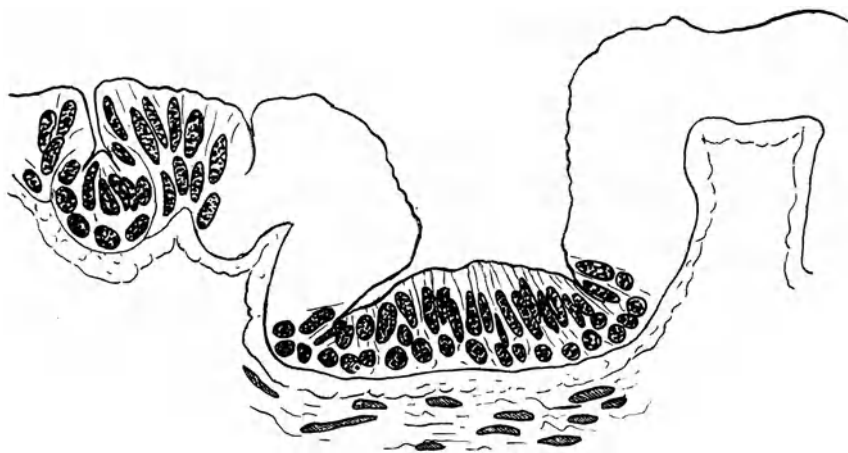


Abb. 739. Epithel des Ductus ejaculatorius, Federzeichnung (P).  $540 \times$ .

Die vorn oben liegenden Schläuche münden an der dem Kollikulus gegenüber liegenden Wand der Harnröhre aus. Ein vorderer mittlerer Teil ist frei von Drüsengewebe; ein um das Harnrohr herumliegender zeigt nur die durchtretenden Ausführungsgänge (Prostatakern).

Der Colliculus seminalis zeigt denselben Bau wie die Prostata, aus Muskel- und Drüsengewebe. Vor allem liegen auch zahlreiche kleine Drüsenalveolen und Duktuli im Kollikulus selbst. Die Ductus ejaculatorii gehen durch ihn

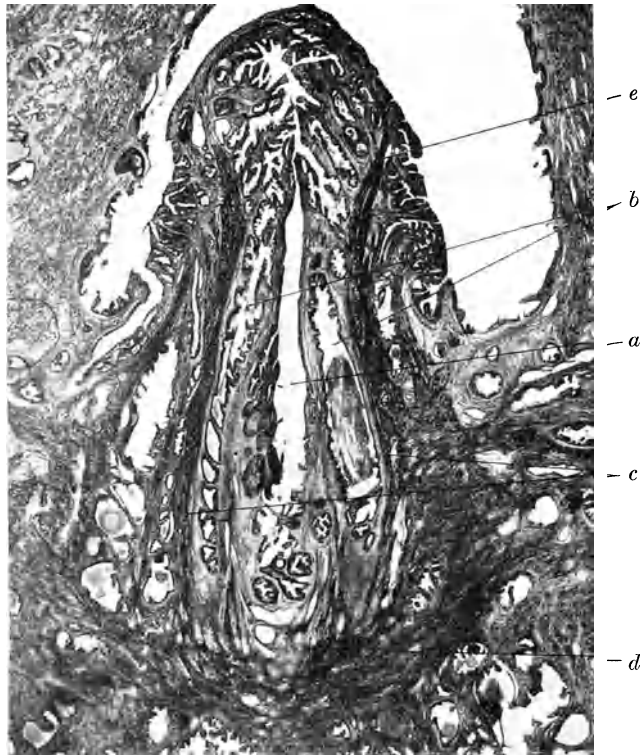


Abb. 740. Muskulatur des Colliculus seminalis (V), dicker Schnitt. Gallein. P. phot. 12  $\times$ . *a* Sinus prostaticus, *b* Ductus ejaculatorius, *c* Muskeln des Kollikulus, *d* dickes Muskelgeflecht, an der Basis des Kollikulus, *e* Ansatz der Muskeln an der Kollikulusspitze.

hindurch und fassen den Sinus prostaticus zwischen sich. Dieser ist ein verhältnismäßig weiter in seinem feineren Bau den Drüsengängen der Prostata gleichenden Hohlraum.

Der Kollikulus ist von kräftigen Muskelbündeln durchzogen, die den Ductus ejaculatorius parallel laufen (Abb. 740), und ihrer Anordnung nach bei der Ejakulation besonders mitwirken können.

Spermakristalle (Abb. 737) finde ich nur im Ductus ejaculatorius und in dem in die Harnröhre entleerten Sperma, Prostatakörperchen nicht in diesem, sonst aber in allen Buchten, Nischen und Gängen des Kollikulus einschließlich des Utrikulus.

### Urethra (Harnröhre) und Penis.

302. Die Urethra (Abb. 741—743). Die Urethra (Harnröhre) des Mannes reicht vom Ostium der Blase bis zum Orificium externum an der Glans penis. Die in dieser Strecke unterschiedenen Abschnitte: der noch innerhalb der Blasenwand gelegene Teil Pars intramuralis (Waldeyer), die Partes prostatica, membranacea und cavernosa, zeigen auch in dem Feinbau Unterschiede. In der Pars cavernosa ist ein im Bulbus gelegener Teil weiter als alle übrigen Teile der Harnröhre (Ampulle), die sich dann allmählich wieder verengt. Die weite Fossa navicularis liegt dann in der Glans penis.

Die Schleimhaut, die wie immer aus Epithel und Stratum proprium besteht, liegt den sehr verschieden gebauten übrigen Wandteilen ohne Zwischenschaltung einer Verschiebeschicht (Submukosa) unmittelbar an.

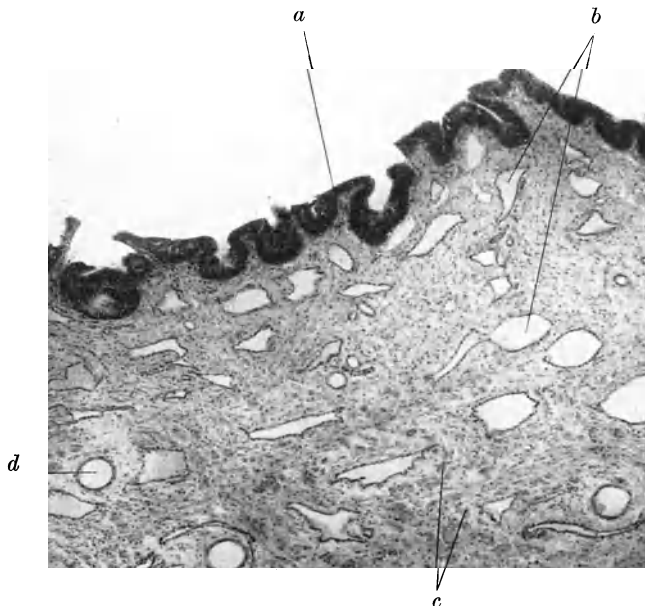


Abb. 741. Pars prostatica urethrae (V). Häm. P. phot. 50  $\times$ . *a* Epithel mit Nischen, *b* venöse Bluträume (Andeutung eines Schwellkörpers), *c* Muskelbündel, *d* Arterie (erweitert, Durchspülung).

Das Epithel ist bis in die Pars prostatica hinein das Blasenepithel. Erst in der Gegend des Kollikulus, also von der Stelle an, wo die Harnröhre zum gemeinsamen Ausführungsweg des Harns und der Geschlechtsprodukte wird (Sinus urogenitalis), tritt mehrreihiges oder mehrschichtiges Zylinderepithel auf. Vorher finden sich Übergangsformen. Ein solches Epithel findet sich mit gelegentlichen Abänderungen bis zur Fossa navicularis. Innerhalb der Fossa geht das Zylinderepithel in geschichtetes Plattenepithel von der weichen Form (etwa wie an der Zungenunterseite) über. Außerhalb des Orifizium treten dann stärkere Hornschichten auf, erst gänzlich außerhalb des Umschlages ist der Hauttypus des Epithels vorhanden. Die Öffnung verhält sich also ähnlich wie die Mundöffnung nicht wie Anus oder Nase.

An Drüsen finden sich in der Pars prostatica intraepitheliale Krypten, die den Drüsen der Ductuli efferentes gleichen. Die Pars membranacea führt keine

Drüsen. In der Ampulle der Pars cavernosa münden die schon erwähnten großen Drüsen (*Glandula bulbourethralis*) ein. Kleinere Drüsen vom gleichen Bau (*Littresche Drüsen*) finden sich bei verschiedener Größe und Ausbildung, sowohl der einzelnen Drüsen wie bei verschiedenen Individuen, von da an bis zur *Fossa navicularis*. Sie überschreiten die aus dem Schwellgewebe bestehende Wand nicht. Es handelt sich bei diesen Drüsen wohl um Schleimdrüsen (Abb. 742).

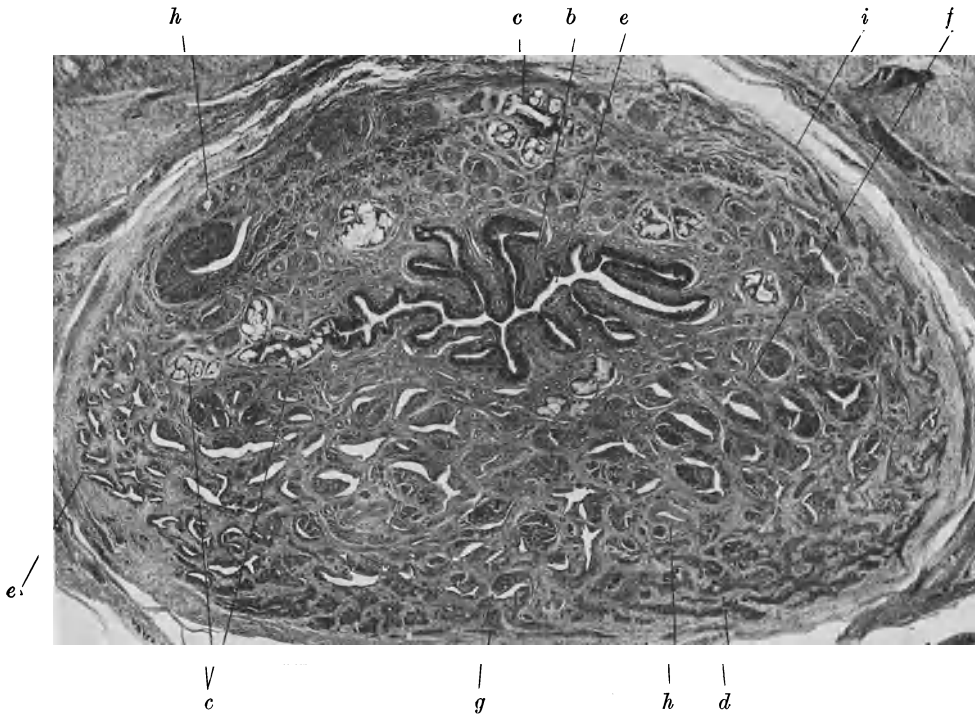


Abb. 742. Kavernöser Teil der Urethrae (V) aus der Mitte des Penisschaftes. Häm. P. phot. 15 ×. *a* Lichtung der Urethrae mit Buchten und Krypten, *b* Stratum proprium der Schleimhaut, *c* Littresche Drüsen, *d* kavernöse Räume der zweiten Art, geschlossen, *e* dasselbe eröffnet, *f* kavernöse Räume der dritten Art (l. oben ein besonders großer), *g* Hülle, *h* Arterie, *i* abführende Vene (geschlossen), schräg die Hülle durchbohrend.

Vom Zylinderepithel des proximalen Teiles der Fossa sind Becherzellen im Zylinderepithel beschrieben (Stieve).

Das Stratum proprium ist ein gefäßreiches faseriges Bindegewebe. Lymphozytenhäufchen unter dem Epithel sind nicht selten.

Die Muskulatur fällt bis zum Freiwerden der Urethra aus der Prostata mit der Muskulatur der umhüllenden Teile zusammen. Die Pars membranacea (so genannt nach ihrem allgemeinen Aussehen und der Zartheit der Wand, die hier leichter verletzlich ist, als anderswo, Katheter, Ruptur) besitzt eine Muskulatur aus verschiedenen verlaufenden Bündeln. In der Pars cavernosa gehört die Muskulatur zum Schwellgewebe.

**303. Die Schwellkörper und die Gefäße** (Abb. 742, 744—752). Von den drei Schwellkörpern sind zwei paarig (*Corpora cavernosa penis*) und einer unpaarig (*Corpus cavernosum urethrae*). Die Urethra mit ihren Schwellkörpern liegt medial in dem unteren Winkel der beiden anderen.



Die Einzelheiten der Form, des Verlaufes, der Befestigung am Becken und der darauf beruhenden Einteilung ist in den Lehrbüchern der Anatomie nachzusehen. Die Anordnung der Teile ist auch für den Feinbau wichtig; ebenso der Verlauf der Gefäße (Abb. 745 zeigt einen Querschnitt durch den freien Teil des Penis; Pars libera).

Die Schwellkörper sind Systeme von Bluträumen mit einer Hülle. Die Füllung der Räume mit Blut bringt die Volum- und Formänderung, sowie die Änderung der mechanischen Beschaffenheit hervor. Während aber das Corpus cavernosum urethrae selbst bei stärkster Füllung aller Bluträume stets weich und elastisch formbar bleibt, werden die paarigen Schwellkörper dabei zu knochenharten zylindrischen, an ihren Enden spitz zulaufenden Stäben. Dies beruht im wesentlichen auf den Hüllen.

Der Schwellkörper der Urethra wechselt seine Beschaffenheit an verschiedenen Stellen. Schwellbares Gewebe umgibt die Urethra schon in der Prostata (Abb. 741). In den tieferen Teilen des Stratum proprium liegen zahlreiche weite Venen, die aus vom Endothel ausgekleideten Spalten bestehen. Solche Räume finden sich, wenn auch kleiner, innerhalb des eigentlichen kavernen Teiles in der gleichen Schicht. Im Schwellkörper der Urethra selbst liegt das Rohr exzentrisch dorsal, beim Eintritt in den Bulbus bildet sie zunächst eine Rinne im Schwellgewebe und wird erst weiter distal völlig vom Schwellgewebe umschlossen (Abb. 742 u. 745).

Am Aufbau des eigentlichen Schwellkörpers beteiligen sich kollagene Fasern, sehr dichte, wenn auch feine elastische Netze, und

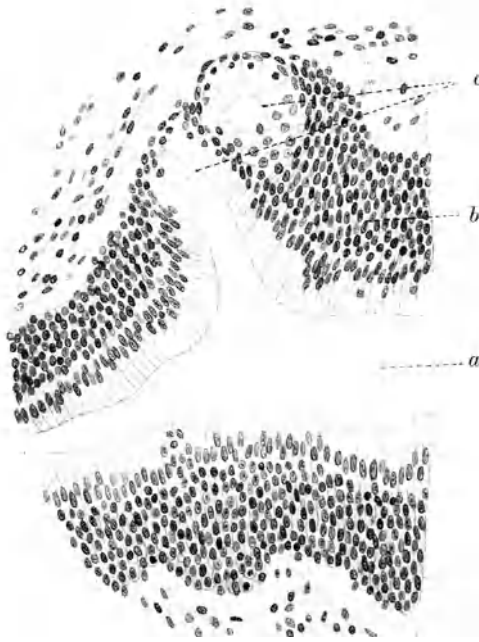


Abb. 743. Epithel und Drüsenkrypte der Urethra aus der Pars cavernosa (V). Häm. Eos. Freytag gez. 270  $\times$ .

a Lichtung der Urethra, b Epithel, c Drüsen.

Muskulatur. Die dünne Hülle ist geschichtet, enthält sehr viele elastische Netze, spärliches, ringförmig angeordnetes Muskelgewebe. Im Bulbus und in den äußeren Schichten, etwa der ersten Hälfte des Organs, besteht der Schwellkörper aus einem schwammartigen Körper von Balken, Platten und Hohlräumen. Die Hohlräume sind von Endothel ausgekleidet, die Balken enthalten viel Muskulatur neben elastischen Netzen und kollagenen Fasern. Die Muskelbündel nehmen den mittleren Teil der Balken und Platten ein, und von einer Anordnung der mechanischen Gewebe, so daß sie die Wand der endothelbekleideten Hohlräume bildeten, kann nicht gesprochen werden. Diese Art von kavernösem Gewebe ist das typische, das auch die Corpora cavernosa penis erfüllt und bei den weiblichen Organen beide Schwellkörper zusammensetzt (s. S. 666). Dies ist das kavernöse Gewebe der ersten Art.

Neben diesem kavernösen Gewebe kommt im Corpus cavernosum urethrae ein zweites vor, das dem der Nasenmuscheln gleicht, allerdings mit dem Unterschied, daß auch hier arterielle Blutgefäße unmittelbar in die betreffenden Blut-

räume einmünden: Kavernöses Gewebe der zweiten Art. Im übrigen gleicht dieses Schwellgewebe einem Venenplexus: Verzweigte gebogene Spalten im Gewebe

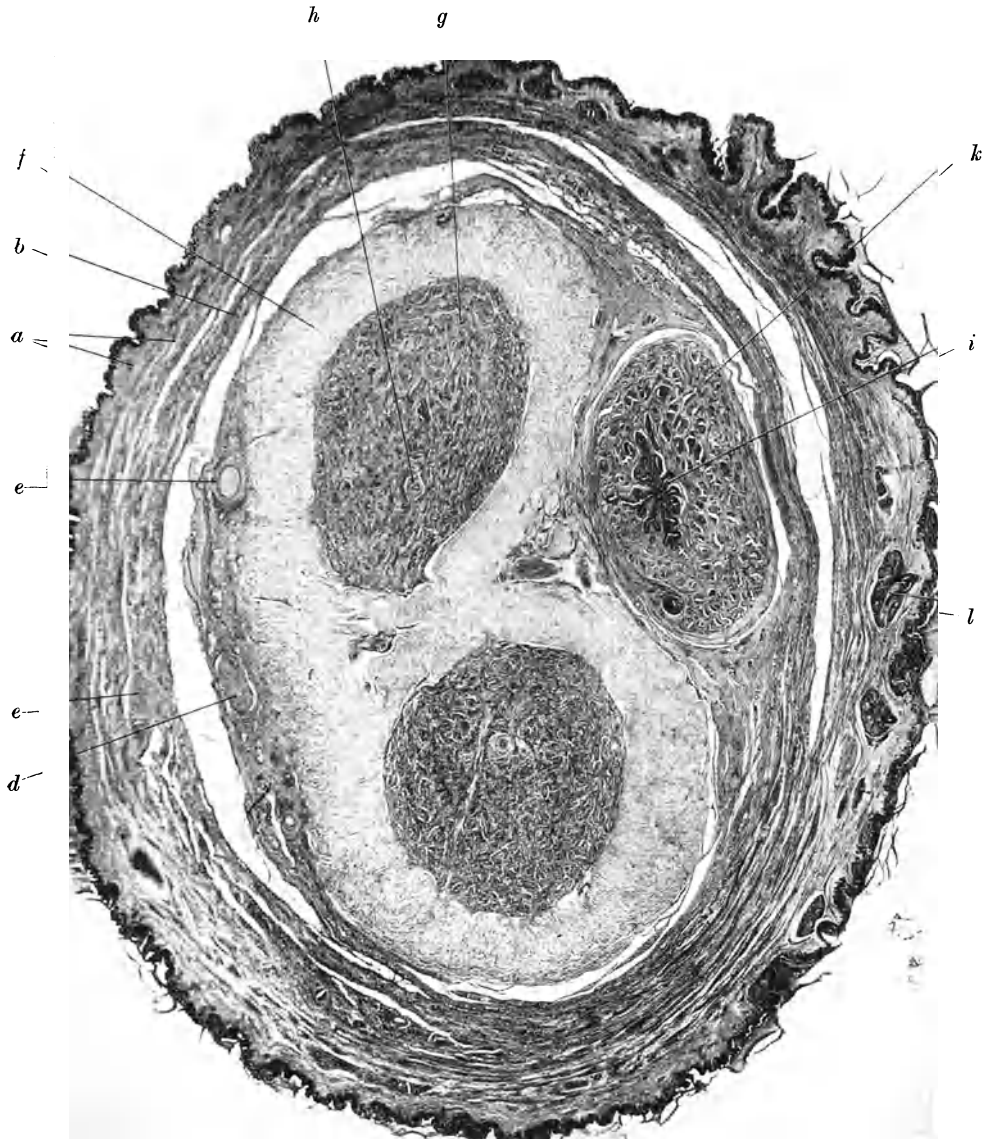


Abb. 744. Querschnitt durch die Mitte des Penisschaftes (V). 80  $\mu$  Schnitt, Alaunkarmin. P. phot. 5,4  $\times$ . *a* Haut und Tunica dartos, *b* Fascia penis, *c* Vena dorsalis penis superficialis, *d* Vena dorsalis profunda, *e* Arteria dorsalis, *f* Albuginea, *g* kavernöses Gewebe des Corpus cavernosum penis, *h* Arteria profunda penis, *i* Urethra, *k* Corpus cavernosum urethrae, *l* Talgdrüse.

mit dünnen Wänden aus elastischem und Muskelgewebe. Auch Spalten ohne besondere Wand, nur mit Endothel ausgekleidet, kommen dazwischen vor. Solche Plexus gleichen denen des Anus und denen um das Orificium urethrae

der Frau. Ein kavernöses Gewebe dritter Art wird gebildet von dicken Muskelsträngen, die innen oft exzentrisch einen geraden oder gebogenen Spalt oder

*h*



Abb. 745. Urethra mit dem Schwellkörper kurz vor dem Bulbus, am freien Teil zwischen den Crura penis (V), Orcein-Häm. P. phot. 13,5  $\times$ . Übersicht, kavernöse Räume entfaltet, aber nicht maximal gedehnt. *a* Lichtung der Urethra, *b* Schleimhaut mit Falten, *c* Littresche Drüsen, *d* kavernöse Räume erster Art, *e* kavernöse Räume dritter Art, *f* durchschnittene Windungen einer Arterie, *g* Arterie mit Intimaverdickung und starker Muskulatur (Abb. 751), *h* Hülle.

einen solchen in Gestalt eines dreistrahligen Sternes zeigen. Die Muskelmassen enthalten sehr viel elastische Netze und hängen nicht untereinander zusammen,

außer längs den Lichtungen. Auch diese Räume werden anscheinend ohne zwischengeschaltete Kapillaren von den Arterien ausgefüllt, wobei sie in eigentümlicher Weise aufklappen (Abb. 747).

Die verschiedenen Arten des Schwellgewebes unterscheiden wir also im folgenden als solches der ersten, der zweiten und der dritten Art.

Je weiter nach distal, um so geringer wird der Anteil der Räume erster Art am Schwellkörper der Urethra, schließlich verschwinden die schwammartigen Gebilde 1. Art ganz und es bleibt nur das Gewebe 2. und 3. Art übrig (Abb. 742).

Die Abbildungen stammen von Präparaten eines Hingerichteten, der von den Karotiden aus mit Formalalkohol injiziert war. Die Injektion ist an diesen von der Injektion entferntesten Teilen ungleichmäßig. Gerade dadurch zeigt sie z. B., daß die Füllung der distalen Räume 3. Art von den proximalen Räumen 1. Art unabhängig ist. Im proximalen Teil sind die Räume 3. Art geschlossen; im distalen geöffnet, während hier die Räume 1. Art geschlossen sind. Die Räume 3. Art sind bei Eberth (1904) als abführende Venen abgebildet. Es ist wahrscheinlich, daß sich aus ihnen unmittelbar die abführenden Venen entwickeln, die Räume 3. Art sind aber keine abführenden Venen der Räume 1. Art. Dies ist durch die Verteilung der geschlossenen und geöffneten Bahnen höchst unwahrscheinlich, auch liegen abführende Venen der Räume 1. Art unter der Hülle und durchbohren diese.

Die paarigen Schwellkörper (*Corpora cavernosa penis*) (Abb. 744 u. 748) bestehen aus dem kavernösen Gewebe und der Hülle (*Tunica albuginea*). Diese letztere besteht aus sehr dichtem grobfaserigen Bindegewebe. Echte Sehnenfäden kommen nicht darin vor. Unähnlich diesen sind die Fasern auch von zarten, mäßig dichten elastischen Netzen durchspannen. Bei der Füllung des kavernösen Gewebes dehnt sich die Albuginea bis zu einem ziemlich erheblichen Grade durch Verschiebung der sie zusammensetzenden Maschensysteme aus, setzt aber als kollagenes System weiterer Dehnung einen sehr großen Widerstand entgegen. Darauf beruht die knochenharte Konsistenz dieser Organe bei vollendeter Erektion. Das kavernöse Gewebe selbst besteht aus schwammartigen Räumen. Unter den Bälkchen kommen auch drehrunde vor. Im zusammengefallenen Zustand stellen die Bluträume nahezu geschlossene, vom Endothel ausgekleidete, Spalten dar. Unter dem Endothel liegen feine elastische Netze. Die Muskulatur entspricht dem Verlauf der Bälkchen und läßt keinerlei Beziehung zu den Gefäßräumen erkennen. Es handelt sich also um ein kavernöses System 1. Art, wie das gleiche des *Corpus cavernosum urethrae*. Von diesem unterscheidet es sich vor allem durch die Armut an elastischem Gewebe, was auf einem entsprechend gefärbten Schnitt durch beide Organe sofort hervortritt.

Die Anordnung der Gefäße des Penis im ganzen kann hier nicht geschildert werden (siehe angegebene Literatur und die Lehr- und Handbücher der Anatomie). Schon die größeren zuleitenden Arterien zeigen eigentümliche Einrichtungen der Intima, meist als sog. Polster ausgebildet, die aber langgestreckte, verhältnismäßig große Strecken des Verlaufs einnehmende Gebilde sind. Es handelt sich um Verdickungen der Intima mit Verdoppelung der *Elastica interna* und zahlreichen Längsmuskelnzügen (Abb. 749 u. 750).

In das *Corpus cavernosum urethrae* treten an vielen Stellen des Verlaufes Arterien ein. Sie finden sich hier in ziemlich wechselnder Anordnung. Im *Corpus cavernosum penis* hat man vor allem eine der Länge nach im Inneren verlaufende Arterie (*Art. profunda penis*), die ziemlich weit hinten an den *Crura* jederseits eintritt; weiter vorne treten dann noch unregelmäßig vorkommende Äste hinzu. Von diesen Arterien gehen Äste aus, oft büschelförmig und im erschlafften Zustand des Organs, stark geschlängelt (*Art. helicinae*). Fast stets trifft man mehrere oder viele Schnitte der Äste beieinander.

Diese Arterien, sowohl im *Corpus cavernosum urethrae*, wie im Penis, öffnen sich in die kavernösen Räume mit kleineren Ästen, die aber immer noch stärker sind als die eigentlichen präkapillaren Arteriolen, und eine geschlossene

Muskellage besitzen. Beim Corpus cavernosum penis liegen diese Mündungen im Inneren um die Arteria profunda herum, so daß die Füllung vom Inneren ausgeht.

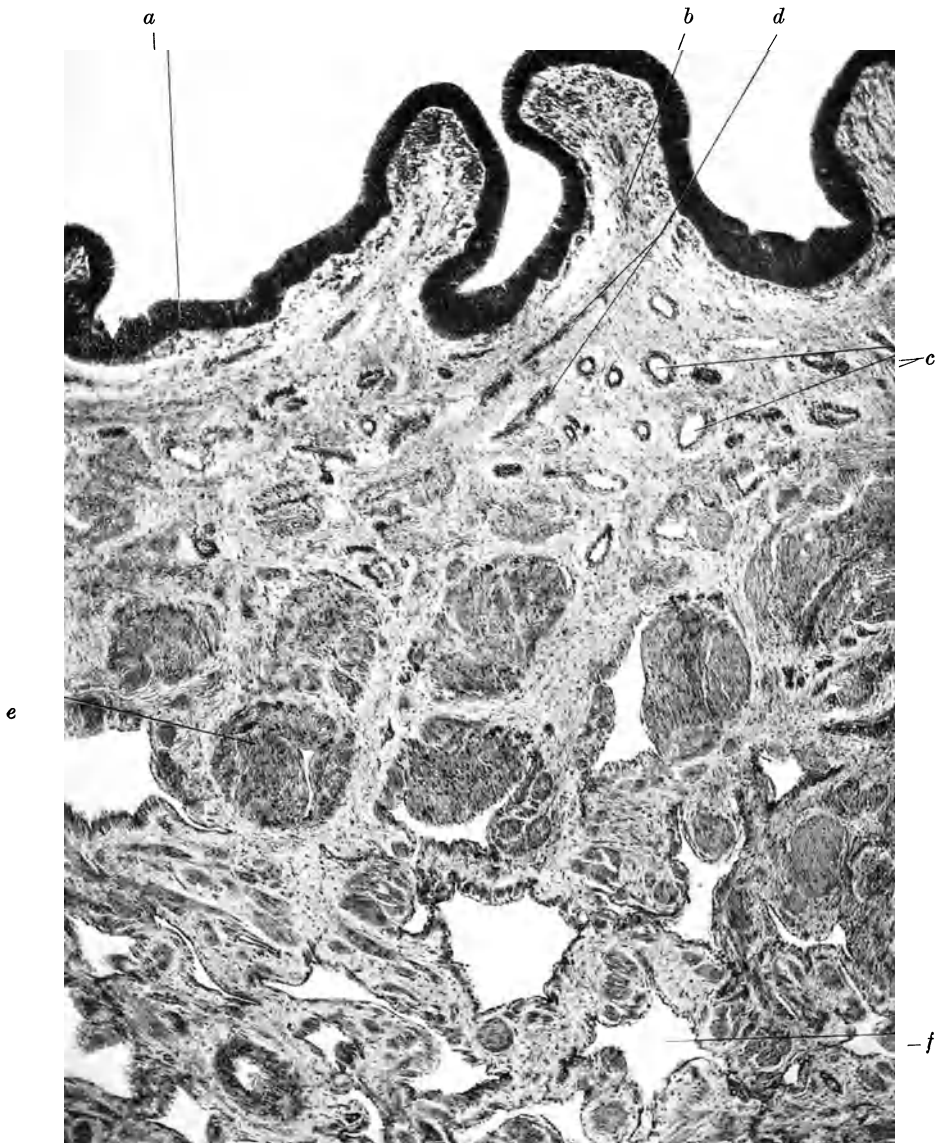


Abb. 746 a.

Die Polster und Intimaverdickungen stellen Verschlussvorrichtungen, Hähne dar. Wir haben S. 294 gesehen, daß die Regulierung des Zustromes zu einem Kapillargebiet sehr dicht vor diesem, also weit peripher geschieht. Im Penis ist somit eine größere Strecke beteiligt. Da nach den früher entwickelten Prinzipien eine einfache Verengung und Erweiterung eines nicht sehr kleinen (kapillaren) Gefäßes für die Regulierung der Blutzufuhr wenig wirksam ist, da es nicht so sehr auf den Querschnitt der Lichtung an sich, wie auf

den erzielten Strömungswiderstand durch Reibung und Wirbelbildung ankommt, so sind die oben erwähnten Wandvorsprünge verständlich.

Ein Kapillarsystem fehlt also im Schwellkörper, eine mäßige Zirkulation ist im erschlafften Organ wohl immer vorhanden.

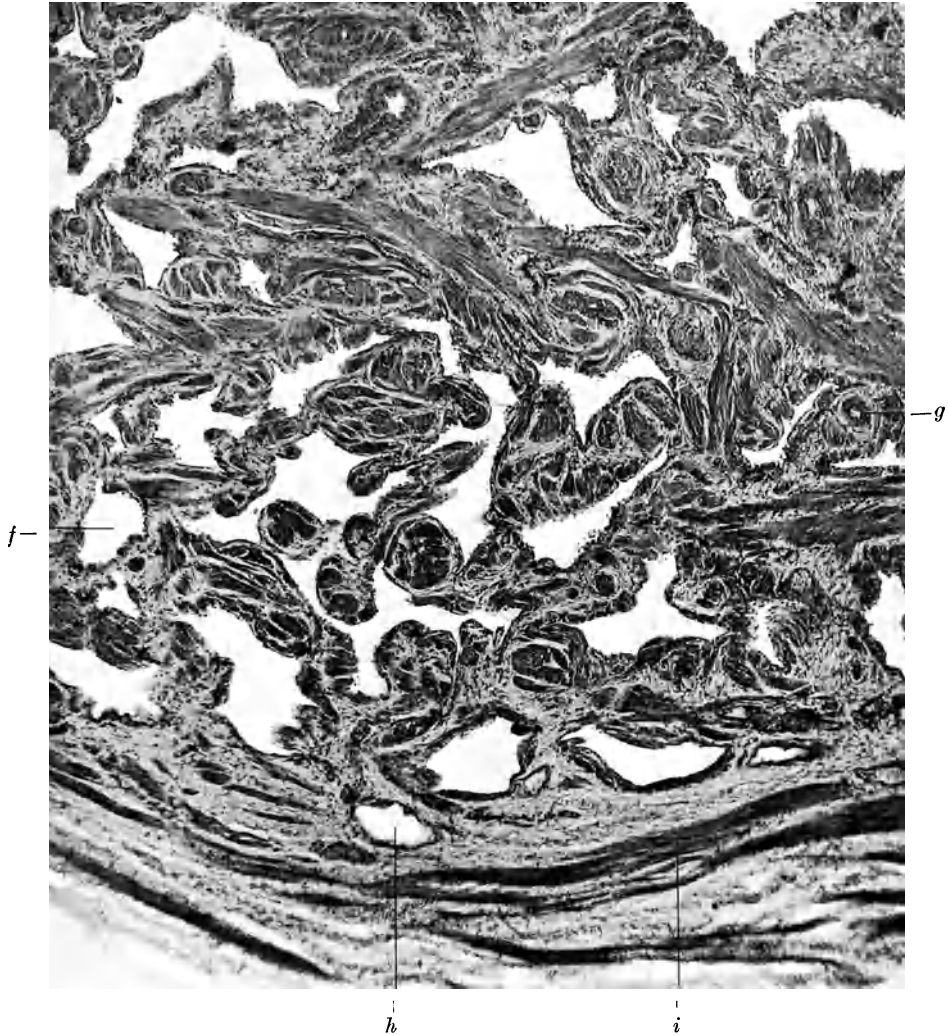


Abb. 746 b.

Abb. 746. *a* und *b* Schwellkörper der Urethra, dieselbe Stelle wie Abb. 745. Die untere Kante des Bildes *a* stößt unmittelbar an die obere von *b*. Streifen aus der ventralen Seite (vgl. Abb. 745). Häm. (Muskelfärbung) P. phot. 57 ×. *a* Epithel, *b* Stratum proprium der Schleimhaut, *c* Arterien, *d* venöse Räume (geschlossen) der Schleimhaut (vgl. Abb. 741), *e* kavernöse Räume dritter Art, *f* kavernöse Räume erster Art, *g* Arterie, *h* Vene, *i* Hülle mit Ringmuskeln.

Die Schwellung des kavernösen Gewebes ist lediglich von dem Verhältnis von Zustrom und Abstrom abhängig. Dabei kommt es im wesentlichen auf die paarigen Körper an, auf die sich die folgenden Erörterungen hauptsächlich beziehen. Ist der Zustrom größer als der Abstrom, so füllt sich der Schwellkörper. Die Hauptbedingung ist auf jeden Fall ein

starker Tonusabfall der Schwellkörpermuskeln und der Muskulatur der zuführenden Arterien. Dies dürfte zur Füllung der Schwellkörper durchaus genügen. Höchstwahrscheinlich kommt eine Drosselung des Abflusses hinzu, und zwar dadurch, daß die abführenden Venen durch die sich deh nende und immer stärker unter Druck gebrachte Albuginea hindurchführen. Die ganze Hülle, alle ihre Fasern geraten dabei in starke Spannung; gegen diese Spannung

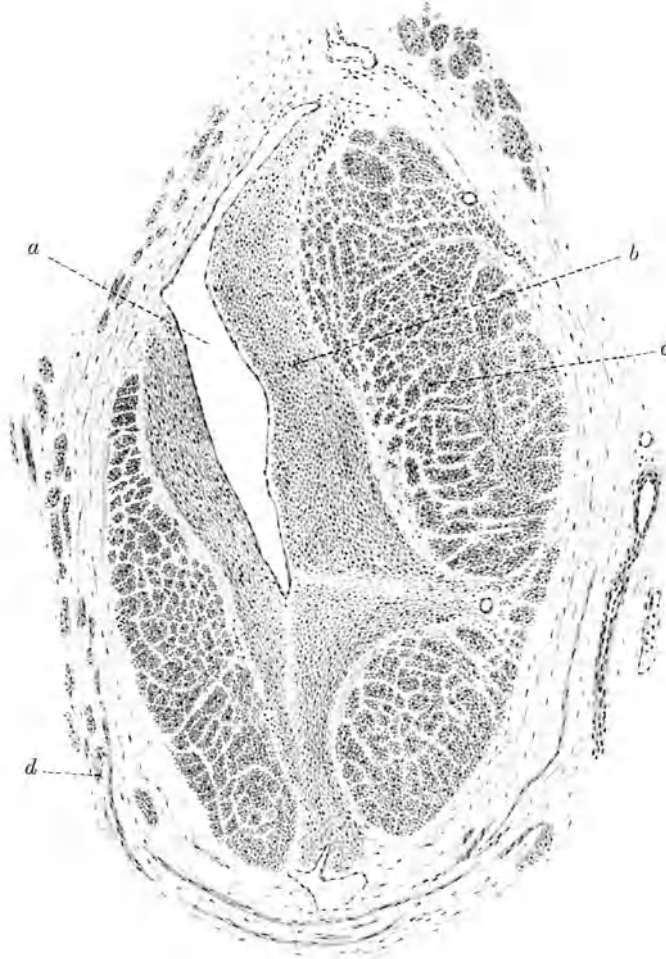


Abb. 747. Kavernöser Raum der dritten Art aus dem Corpus cavernosum urethrae, derselben Stelle wie Abb. 742 (V). Häm. Eos. Freytag gez. 110  $\times$ . *a* Lichtung, *b* schräg, *c* quer getroffene dicke Muskelbündel, *d* dünnere äußere Muskelbündel.

muß das venöse Blut abströmen. Hinzu kommt, daß die Venen in der Peripherie des Schwellkörpergewebes unter der Tunica albuginea entspringen und zwar an den Crura, nicht weit von der Vereinigung dieser, und hier findet man ein kleinräumiges kavernöses Gewebe, das höchstwahrscheinlich bei der von der Mitte ausgehenden Füllung zusammengepreßt wird (Kiß).

Es scheint mir wahrscheinlich, daß der Tonusverlust und Tonusanstieg der inneren Schwellkörpermuskeln eine sehr große Rolle spielt, sowohl für die Füllung, wie für die Entleerung. Diese Tonusregulation kann sehr wohl durch das Gewebe hin verschieden verteilt sein, wobei es dann auf eine Koordination ankommt. Bekanntlich gehört die Erektion zu den Vorgängen, die auf das Feinste und Empfindlichste durch Vorgänge im Nervensystem beeinflußt werden. Sie ist ein wahrer Tummelplatz neurogener und psychogener Störungen.



Auch Sinnesindrücke der verschiedensten Art können in den Vorgang eingreifen. Die Geschwindigkeit der Reaktion ist dabei sehr erheblich. Spielen Koordinationsstörungen in der glatten Muskulatur mit, die z. B. momentan den Venenabfluß öffnen können, so ist das alles noch leichter verständlich. Jeder Tonusanstieg über die mit dem Binnendruck,

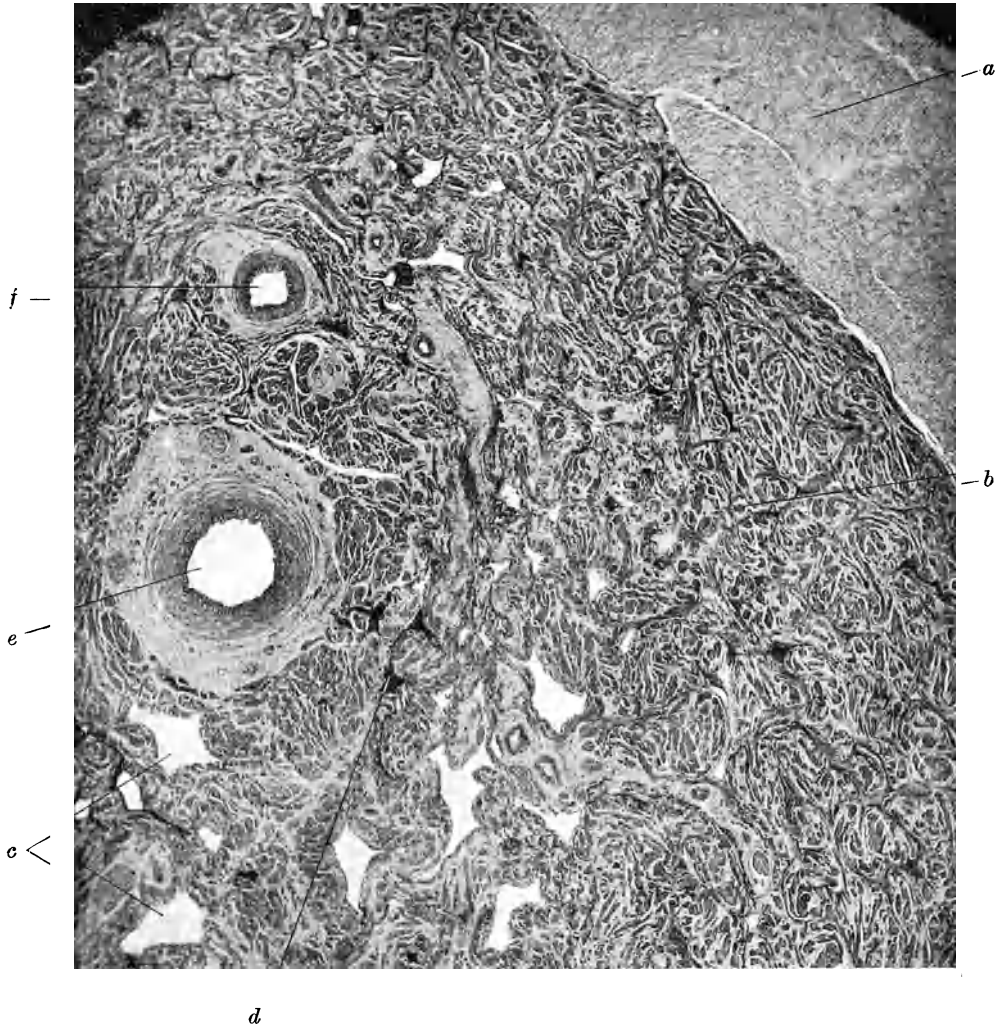


Abb. 748. Kavernoöses Gewebe der ersten Art aus dem Corpus cavernosum penis (*V*). Häm. Eos. P. phot. 28  $\times$ . *a* Tunica albuginea, *b* kavernoöses Gewebe (erster Art) geschlossen, *c* dasselbe entfaltet (vgl. Abb. 746), *d* Blut in den kavernoösen Räumen, *e* Arteria profunda penis im Schwellkörper, *f* deren Ast (Art. helicina).

d. h. dem arteriellen Blutdruck in Gleichgewicht stehenden Wand- und Balkenspannungen muß sofort zu einer Entleerung und Erschlaffung führen. Tatsächlich wimmeln die Schwellkörper von ziemlich dicken Nerven, die zunächst die Arterien, z. B. die Profundae umgeben, dann aber in die Balken übertreten. Auch ganz peripher dicht unter der Albuginea findet man noch dicke Stämme. Die Muskulatur der Schwellkörper wird durch Abb. 746a, b und 748 besonders erläutert.

Die Lymphgefäße nehmen ihren Verlauf in der Haut und in den Faszien.



**304. Die Glans penis.** Das Corpus cavernosum urethrae wird im distalen Teil beträchtlich dünner, schlägt sich dann aber um die vorderen Enden der beiden paarigen Corpora cavernosa herum. Dabei laufen diese, jeder für sich, spitz aus. Die Tunica albuginea reicht dabei rechts und links neben der Fossa

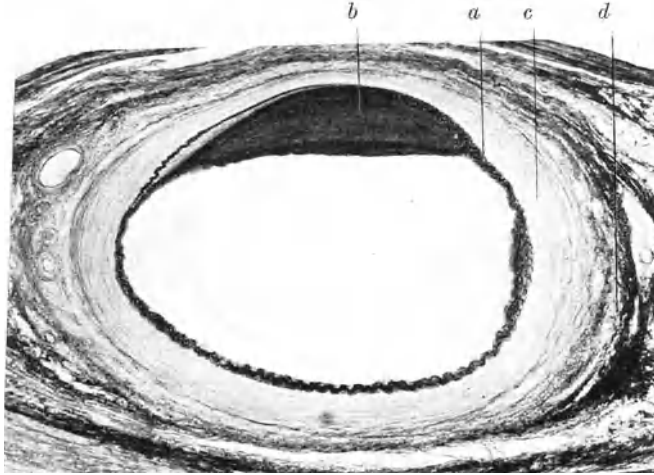


Abb. 749. Arteria dorsalis penis (V). Orcein. P. phot. 57  $\times$ . *a* Elastica interna, *b* Polster der Intima, *c* Media, *d* Adventitia (bei der Kontraktion der Mediamuskulatur springt das Intimapolster buckelförmig vor und verschließt dadurch die Lichtung sehr schnell bis auf einen halbmondförmigen Spalt, schließlich verschwindet auch dieser).

navicularis in Zipfeln und Ausläufern bis zum Orificium urethrae externum und befestigt sich hier in der Haut. Die paarigen Schwellkörper behalten den

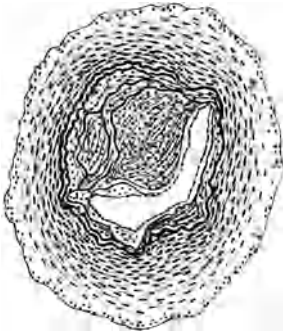


Abb. 750. Arteria profunda penis, mit vorspringendem Polster. (Aus Kiß, 1921.)



Abb. 751. Arterienast aus dem Corpus cavernosum urethrae, in starken Muskelbündeln steckend (V). Gallein. P. phot. 76  $\times$ .

oben geschilderten Bau bis zum Vorderende bei, die Räume der Corpora cavernosa urethrae nehmen immer mehr die Form eines weiten Venenplexus an, Corpus cavernosum 2. Art (Abb. 752). Im eigentlichen Schwellkörper der Glans entsprechen sie durchaus einem solchen Plexus, es handelt sich um Spalten, die von Muskelzügen umgeben sind und die weitgehend dem venösen Schwellplexus der Nasenmuskeln gleichen. Eine Hülle des Schwellkörpers fehlt

hier, sie wird unmittelbar von der Haut gebildet, die aufs engste mit dem Schwellgewebe zusammenhängt. Am Sulcus coronarius löst sich die Haut vom



Abb. 752. Frontalschnitt durch eine Hälfte der Glans penis (V). Alaunkarmin. P. phot.  $6 \times$ . *a* Orificium urethrae externum, *b* Fossa navicularis, *c* Präputium, *d* Corpus cavernosum glandis, *e* Corpus cavernosum penis, *f* Albuginea, beachte die Fortsetzung gegen das Orifizium, *g* Corpus cavernosum urethrae Gefäße des Corp. cav. glandis.

Schwellgewebe. Zahlreiche Venen und auch Arterien treten in die Spalte zwischen dem pilzförmigen Corpus cavernosum glandis und den Corpora

cavernosa penis ein und aus und zwar ringsherum, so daß man große Gefäße auch an frontalen Längsschnitten zu sehen bekommt.

**305. Haut und Faszien.** Am Sulcus cavernosum löst sich die Haut vom Schwellkörper und geht in das lose, lockere, dehnbare und verschiebliche Hautfasziensystem über, das die Pars libera penis umhüllt. Diese Stellen sitzen so lose auf dem fest zusammenhängenden Drillingsrohr der drei Schwellkörper,

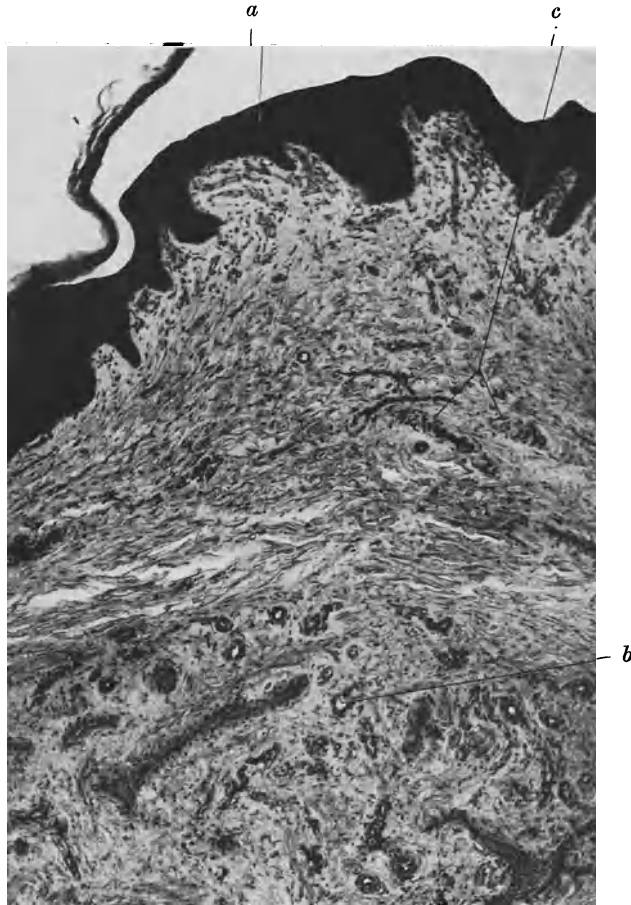


Abb. 753. Haut der Glans penis (V). P. phot. 70  $\times$ . *a* Epithel, Hornschicht, teilweise abgelöst, *b* Venenplexus des Schwellkörpers des Glans, *c* Nerven.

daß sie am Querschnitt sehr leicht abfallen (Abb. 744). Nur einige dünne, schräg verlaufende Fasern verbinden die Teile von außen nach innen miteinander. Es handelt sich um typische Verschiebevorrichtungen, wie zwischen Muskel und Faszie. Die Unterhaut enthält glatte Muskelbündel (Tunica dartos penis). Fettgewebe ist übrigens im ganzen Penis sehr spärlich. Nur in der Glans und in Begleitung der großen Gefäßstämme habe ich einzelne Fettzellen gesehen (bei einem im übrigen fetten Individuum).

An Drüsen der Haut des Penis finden sich große Talgdrüsen mit kleinen Haarbälgen (Abb. 744 l); nicht sehr reichlich an der Pars libera. Sehr vereinzelt

kommen im Sulcus coronarius und an der Innenseite des Präputiums kleine Talgdrüsen ohne Haare vor, die Thysonschen oder Präputialdrüsen. Sie fehlen bei vielen Individuen ganz. Die eigentliche Oberfläche der Glans ist wohl immer frei von Drüsen. Schweißdrüsen kommen wohl am Penis überhaupt nicht vor.

Das Präputium ist eine bei verschiedenen Individuen sehr verschieden ausgebildete Hautfalte, häufig auch nur ein niedriger Faltenkranz hinter dem Sulcus coronarius.

**306. Nerven des Penis.** Der Penis ist sehr reich an Nerven. Die der Schwellkörper wurden schon erwähnt. Die Hautnerven bilden besondere Endorgane



Abb. 754. Querschnitt des Präputiums, Mensch. Thysonsche Drüse. Originalpräparat von Koelliker, Häm. P. phot. 76 ×.

(Genitalnervenkörperchen), die beim Nervensystem näher beschrieben werden. Man erkennt sie gelegentlich als eingekapselte Kernansammlungen sehr verschiedener Form auch ohne spezifische Färbungen. Eingekapselte Endigungen ähnlicher Art kommen anscheinend auch in den Schwellkörpern vor.

## Die weiblichen Fortpflanzungsorgane.

### Der Eierstock (Ovarium).

**307. Vergleich mit dem Hoden, Übersicht über den Bau (Abb. 755—757).** Der Hoden ist während der Fortpflanzungszeit und im ganzen Organ überall annähernd gleich. Die Unterschiede betreffen nur Teile der einzelnen Kanälchen und der Hoden liefert fortlaufend, wie eine Drüse, große Mengen von Spermien. Im Eierstock des Menschen kommt immer nur ein — selten zwei und mehr — Eier gleichzeitig zur Entwicklung. Bei den Säugetieren sind 12—15 Junge die größten Zahlen der gleichzeitig zur Entwicklung gebrachten Feten, bei den meisten Arten sind es nur 1—2 und darnach richtet sich auch die Zahl der Eier, die das Ovarium in vergleichsweise großen Abständen bereit stellt. Die Spermatogenese ist ein alltägliches Massenergebnis eines Organs, die Oogenese eines oder weniger Eier eine in Abständen erfolgende Haupt- und Staatsaktion, nicht nur des Ovariums, sondern des ganzen weiblichen Körpers. Die Oogenese bringt regelmäßige, nach Art eines Kreisprozesses verlaufende Veränderungen des Eierstocks, der übrigen Genitalorgane und des ganzen übrigen Körpers mit sich. Diese Unterschiede bilden einen der Schlüssel zum Verständnis der Unterschiede männlicher und weiblicher Biologie.

Die Bildung der Eier hinsichtlich ihrer Zahl ist bei der Geburt abgeschlossen. Man findet dann die Eizellen umgeben von einer Hülle von platten „Follikelzellen“. Solche Follikel erfüllen in großen Mengen das Ovarium des Neugeborenen

(Abb. 755, 757). Ihre Zahl beträgt in beiden Ovarien zusammen wohl mehrere 100 000<sup>1)</sup>. Die Mengen der davon zur Reife zu bringenden Eier ist etwa 400 (vgl. S. 607). Da am Ende der Geschlechtsperiode (um das 50. Jahr) das Ovarium weder Primordial- noch sekundäre Follikel mehr enthält, so gehen, und zwar fortlaufend von der Geburt an, ja schon im Fetalleben beginnend,

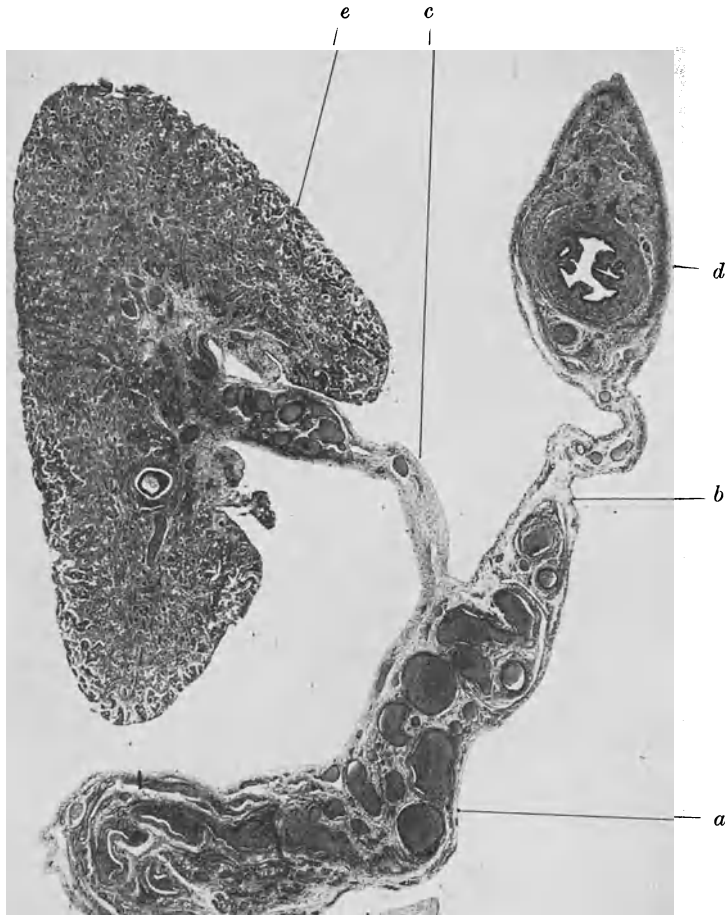


Abb. 755. Ovarium und Tube eines 2jähr. Mädchens. Häm. Eos. P. phot. 20×.  
a Ligamentum latum, b Mesosalpinx, c Mesovarium, d Tube, e Ovarium.

Follikel mit Eiern zugrunde. Wahrscheinlich haben auch diese wichtige innersekretorische Leistungen zu vollziehen.

Wie die Primordialfollikel entstehen, wird von den verschiedenen Beobachtern nicht ganz einheitlich geschildert. Jedenfalls werden Stränge, Ballen, größere Klumpen in immer kleinere Teile, schließlich in ein Urei und eine Gruppe Follikelzellen zerlegt, die entweder unmittelbar oder unter Zwischenschaltung einer einheitlichen Epithelmasse (Felix) aus dem Keimepithel der Uterinenleiste hervorgehen. Bis zur Geburt wird das sich aufteilende Material aus dem Keimepithel fortlaufend ergänzt. Auch hier erhebt sich das Problem der „Urkeimzellen“, nämlich ob von vornherein ein Unterschied zwischen den künftigen Fortpflanzungszellen und den dem parietalen Blatt des Peritoneum angehörigen Hilfszellen

<sup>1)</sup> Ältere Zählungen 40 000—50 000. Der Unterschied ist für das Problem ohne Belang.

besteht, und ob diese Urkeimzellen sich dann als gesonderte Generationsreihe von Zellen auf das befruchtete Ei zurückführen lassen (manifeste Keimbahn). Auch für Säugetiere scheint eine solche Keimbahn zu gelten.

Am Bau des Ovariums der geschlechtsreifen Frau unterscheidet man die Hülle, die Rinde und das Mark (vgl. Abb. 756).

Das Mark besteht aus lockerem, mäßig derbfaserigem Bindegewebe mit den größeren Blutgefäßen, die einen geschlängelten Verlauf zeigen, mit Lymphgefäßen und Nerven. Am Hilus hängt dies Gewebe mit dem des Mesovariums zusammen. Beim Ovarium des Neugeborenen findet sich hier das Rete ovarii,

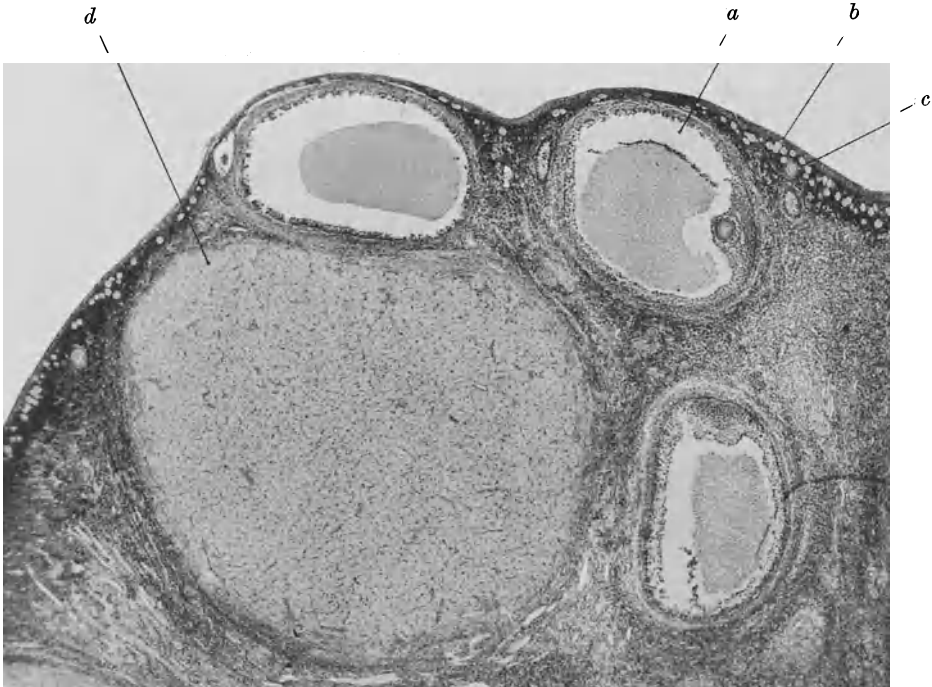


Abb. 756. Ovarium der Katze. Häm. Eos. P. phot. 28  $\times$ . *a* Graafscher Follikel, *b* primäre, *c* sekundäre Follikel, *d* Corpus luteum.

epitheliale Gebilde, die morphologisch dem Rete testis entsprechen, am Eierstock des Erwachsenen dann wieder rückgebildet sind.

Die Rinde enthält die Follikel, in den äußeren Schichten die Primordialfollikel, in den weiter innen gelegenen die weiterentwickelten. Sie sind eingebettet in das „Stroma“ ovarii, ein an spindelförmigen Zellen reiches, an zarten Faserbündeln armes Bindegewebe, das um die Follikel herum besondere Entwicklung zeigt.

Die Hülle ist eine faserige zellarme „Albuginea“, die der des Hoden ähnelt und von dem Keimepithel, das aus kubischen Zellen besteht, bedeckt ist, und das in einer zackigen Linie am Hilus in die platten Zellen des Peritoneum übergeht.

**308. Die Follikel und die Oogenese.** Die Eizellen des Primordialfollikels entsprechen der letzten Generation der Spermatogonien, die sich also nicht mehr teilen, sondern durch Wachstum und Umbildung, besonders im Kernapparat, zur Oozyte werden (Abb. 758 u. 759). Die Vorgänge im Kern dürften

im wesentlichen denen der Spermatozyten entsprechen (Synapsis, Kopulation der Chromosomen), doch sind sie beim Menschen nicht genauer bekannt. Bei anderen Wirbeltieren fallen Stadien auf, in denen der chromatische Apparat sich nur wenig mit den üblichen Kernfarbstoffen färbt.

Das Wachstum des Eies ist verbunden mit dem des ganzen Follikels. Es wandert dabei in die tieferen Schichten der Rinde („Sekundärfollikel“). Die Eizelle wird größer, das Follikelepithel mehrschichtig, auch die Follikelzellen werden größer und kubisch. Der Follikel erhält eine konzentrisch geschichtete Hülle (Theca folliculi) aus dem Stroma.

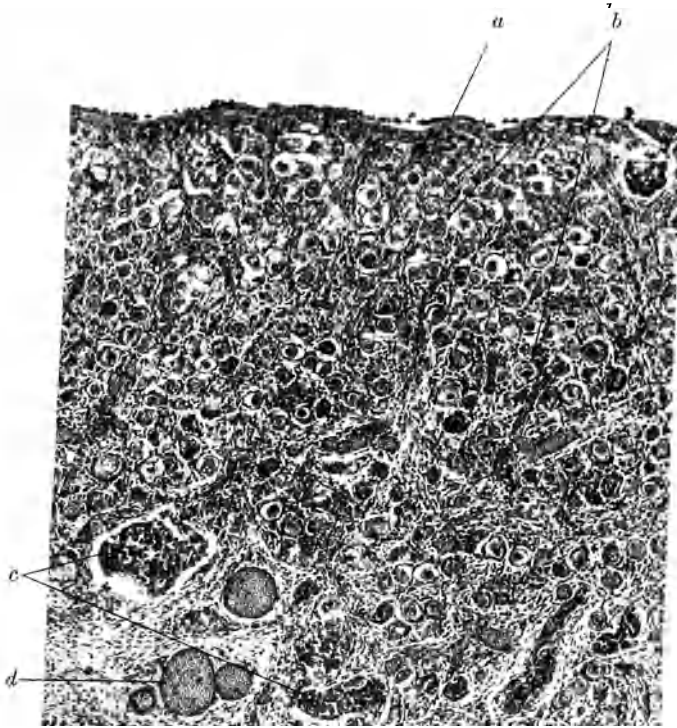


Abb. 757. Ovarium des 2jähr. Mädchens. Häm. Eos.

*a* Keimepithel, *b* Follikel, *c* Rete ovarii, *d* Gefäße (da es sich um Sektionsmaterial handelt, ist der Erhaltungszustand ungenügend).

Bei weiterem Wachstum wandern die Follikel bis in das Mark vor, werden aber schließlich so groß, daß sie durch alle Schichten des Ovariums hindurchreichen und die Oberfläche vorbuckeln. Dies sind die Grafschen Follikel (Folliculus vesiculosus). Ihr Wachstum wird durch Ausbildung von Hohlräumen und Aufnahme von Flüssigkeit bestritten (Liquor folliculi). Der reife sprungfertige Follikel hat einen Durchmesser bis zu 15 mm. Kleine Sekundärfollikel auch mit kleinen Liquoransammlungen werden schon vor der Geschlechtsreife gefunden. Die großen Follikel zeigen diese an (13.—14. Jahr).

Das Follikelepithel schließt den Hohlraum als Membrana granulosa ringsherum ab, dieser ist von der Follikelflüssigkeit erfüllt, von der an den Präparaten Gerinnsel erhalten bleiben. An einer Stelle ragt der Cumulus oophorus mit dem Ei in den Follikelhohlraum vor.

Die Theca folliculi besteht aus zwei Schichten, der äußeren faserreichen Theca externa, die ohne scharfe Grenze in das Stroma übergeht, und der Theca interna, die ein enges Kapillarnetz enthält. Zwischen den Kapillarmaschen liegen besondere epithelartige Zellen (Thekazellen). Gegen das Follikelepithel schließt sie sich durch eine feinfaserige Grenzschicht ab

(eine der angeblichen homogenen Basalmembranen). Die Wand des reifen, stark vorgewölbten Follikels reißt nun mitsamt der Albuginea an der Außenfläche ein (Follikelsprung). Der Druck der wachsenden Flüssigkeitsmasse ist dessen Ursache. Da dies Ereignis an einem ganz bestimmten Zeitpunkt der zyklischen Veränderungen im Ovarium und Uterus stattfindet, so ist an ein schnelles Ansteigen des Druckes in den betreffenden Stunden zu denken (Ausgehend von Regulationen in dem Gefäßapparat.) Äußere Ereignisse, die bei manchen Säugern

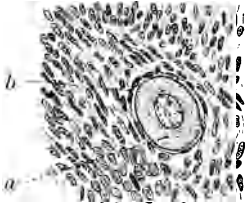


Abb. 758. Primordialfollikel vom Menschen. Sammlg. Wbg. Häm. Eos. Freytag gez. 250  $\times$ . *a* Eizelle, *b* Follikel­epithel.

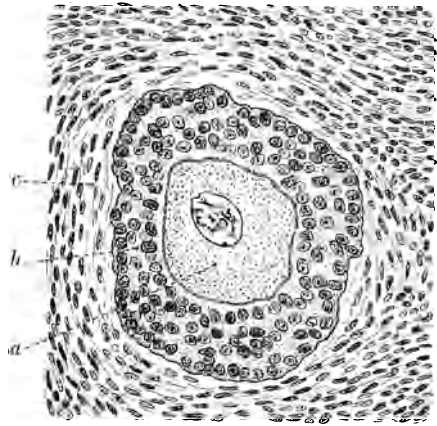


Abb. 759. Sekundär Follikel, vom Menschen (aus demselben Präp. wie Abb. 778). Freytag gez. 250  $\times$ . *a* Eizelle, *b* Follikel­epithel, *c* Theca folliculi.

eine Rolle spielen (Begattung, wohl auch auf dem Umwege über eine Hyperämie), tun dies beim Menschen sicher nicht.



Abb. 760. Frisch geplatzter Follikel des Menschen. Vergr. 10  $\times$ . (Aus Schröder, in Handb. d. mikrosk. Anat. Bd. 7.)

Aus dem gesprungenen Follikel entleert sich die Flüssigkeit mit dem Ei, dem die den Cumulus ophorus bildenden Follikelzellen anhaften.



Das ausgewachsene menschliche Ei (Oozyte I) ist mit einem Durchmesser von über  $100\ \mu$  (an frischen Eiern angeblich bis zu  $200\ \mu$ ), eine der größten Zellen des menschlichen Körpers. Auch der Kern ist groß, der chromatische Apparat sehr zart. Die Hauptmenge des Kernes wird also vom Kernsaft eingenommen. Ein Nukleolus (Keimfleck) ist vorhanden. Um das Ooplasma liegt ein feiner Spalt, nach außen davon die Hülle, Oolemma, angeblich ein Produkt der Follikelzellen des Kumulus. Beim Menschen sind im Eiprotoplasma nur einige wenige Dotterkörnchen vorhanden.

Über die weiteren Schicksale des Eies vergleiche die Lehr- und Handbücher der Entwicklungsgeschichte. Die Reifungsteilungen gehen beim Menschen wohl wie bei allen bisher untersuchten Säugetieren in der Tube nach Eindringen des Spermiums vor sich.

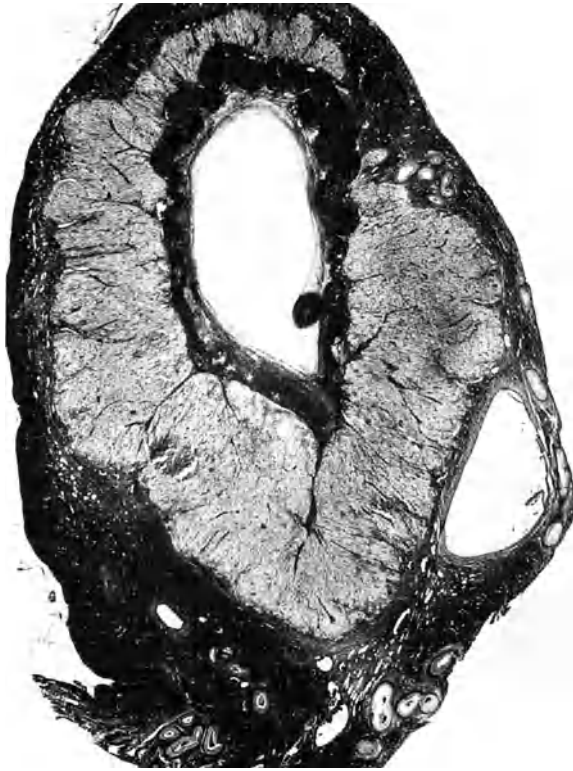


Abb. 761. Schwangerschafts-Corpus luteum vom Menschen. Graviditas von 4 Wochen.  
(Aus Schröder, in Handb. d. mikrosk. Anat. Bd. 7.)

**309. Die Rückbildung von Follikeln.** Auch im Ovarium der Neugeborenen und älterer Feten findet man in den inneren Schichten der Rinde heranwachsende Follikel; dasselbe ist bei Kindern bis zur Geschlechtsreife der Fall. Alle diese Follikel gehen wieder zugrunde und auch bei der geschlechtsreifen Frau werden ständig erst Primordialfollikel zum Wachstum und dann zum Untergang gebracht. Auch Primordialfollikel gehen reichlich zugrunde. Die Vorgänge werden als Follikelatresie bezeichnet und zeigen sehr wechselnde histologische Bilder.

Zuerst geht das Ei zugrunde. Dann folgen die Follikelzellen unter Anhäufung von Fett im Zelleib. Die Zellen der Theca interna füllen sich ebenfalls mit Fett an und nehmen an Größe und auch an Zahl zu. Die Theca externa verschwindet im umgebenden Gewebe. Es bleiben dann vielfach von Kapillarschlingen durch-

setzte Zellhaufen übrig; diese Bildungen sind die sog. Zwischenzellen des Ovariums. Beim Menschen meist sehr gering entwickelt, bilden sie bei Tieren (Nagern, Katze) große Ansammlungen. Die an diese Zellen geknüpften Folgerungen über ihre innersekretorische Funktion haben sich als irrig erwiesen. Auch die angeblichen Befunde über männliche Zwischenzellen im Ovarium, weiblichen in Hoden sind Irrtümer.

**310. Das Corpus luteum.** Der geplatzte Grafsche Follikel wandelt sich in das Corpus luteum um, eine Drüse mit innerer Sekretion, die die Vorgänge in der Uterusschleimhaut (s. S. 654 f.) veranlaßt und regelt und auch die mit dem Zyklus einhergehenden sonstigen Veränderungen des Körpers bestimmt, wohl unter Mitbeteiligung des ganzen endokrinen Systems, vor allem der Hypophyse.

Das junge Corpus „luteum“ sieht zunächst nicht gelb, sondern grau aus. Es enthält im Innern einen Hohlraum, die alte Follikelhöhle, die mit Fibrin und meist geringen Mengen von Blut gefüllt ist (Abb. 760). Das Loch, durch das das Ei hinausgelangte, wird in wechselnder Weise abgeschlossen. Die Wand besteht aus den Luteinzellen, einer dicken Schicht epithelialer Zellen, die aus den Follikelzellen (Membrana granulosa) hervorgehen (Abb. 761). Sie werden mit fortschreitender Ausbildung um so mehr mit Kapillarnetzen durchsetzt (endokriner Drüsenbau, s. S. 383). Von außen dringen Teile der Theca interna papillenähnlich in die Falten der Epithelwand vor.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung sammeln sich in den Luteinzellen gelbgefärbte Lipoidkörper, ebenso in den Thekazellen, die vorwiegend in jenen papillenähnlichen Bildungen liegen. Man unterscheidet so Granulosa- und Thekaluteinzellen.

Implantiert sich das dem Follikel entstammende Ei nicht im Uterus, so bildet sich das Corpus etwa vom Eintritt der Menstruation an wieder zurück und verschwindet im Laufe weiterer 6 Wochen, meist unter Hinterlassung einer Stelle derberen Bindegewebes (Narbe). Im Ovarium der geschlechtsreifen Frau sind also regelmäßig verschiedene Stadien des Corpus luteum vorhanden. Tritt dagegen eine Schwangerschaft ein, so bleibt das Corpus luteum während ihrer Dauer bestehen (Corpus luteum menstruationis und Corpus luteum graviditatis). Das Corpus luteum der Schwangeren ist größer, die Schicht der Luteinzellen dicker, sein Bau im ganzen derselbe wie der oben geschilderte (Abb. 760 u. 761).

## Die ableitenden Wege (Geschlechtswege).

**311. Allgemeines.** Die ableitenden Wege sind wieder muskulöse Hohlorgane, die innen von einer Schleimhaut ausgekleidet sind. Außen sind sie, soweit sie in die Bauchhöhle hineinreichen, von einer Serosa bedeckt, an den übrigen Teilen durch lockeres, fetthaltiges Bindegewebe (Verschiebeschichten, Adventitia) mit der Umgebung verbunden, d. h. von dieser mechanisch isoliert. Wie im ganzen Urogenitalapparat ist die Schleimhaut mit der Muskulatur fest verbunden, nicht durch eine besondere Schicht (Submukosa) von dieser abgesetzt. Im Uterus ist dieses Verhältnis von besonderer Bedeutung (s. weiter unten).

Durch peritoneale Aufhängebänder sind die in die Bauchhöhle hineinragenden Teile an deren Wand befestigt. Diese Mesovarien, Mesosalpinx, Ligamenta lata, unterscheiden sich in ihrem Bau nicht wesentlich von den Mesenterien; die Unterschiede beruhen auf der anderen Lage der Gefäße und dem Fehlen der Lymphknoten. (Über Anordnung und Lage der Teile, ihre Gestalt und Zusammensetzung vergleiche die Lehr- und Handbücher der Anatomie; diese Verhältnisse werden im weiteren als bekannt vorausgesetzt.)

**312. Eileiter, Tube (Tuba uterina)** (Abb. 755, 762 u. 763). Die Schleimhaut der Tube ist durch zahlreiche Längsfalten ausgezeichnet, die wieder Falten zweiter und dritter Ordnung tragen. In der Ampulle sind die Falten hoch und zahlreich,

im Isthmus und im uterinen Teil niedrig und spärlicher. Das Stratum proprium ist ein lockeres fibrilläres, mäßig zellreiches Bindegewebe.

Das Epithel ist ein niedriges, einschichtiges Flimmerepithel, in dem flimmerlose Zellgruppen vorkommen, die sekretorische Funktion haben sollen. Zuweilen

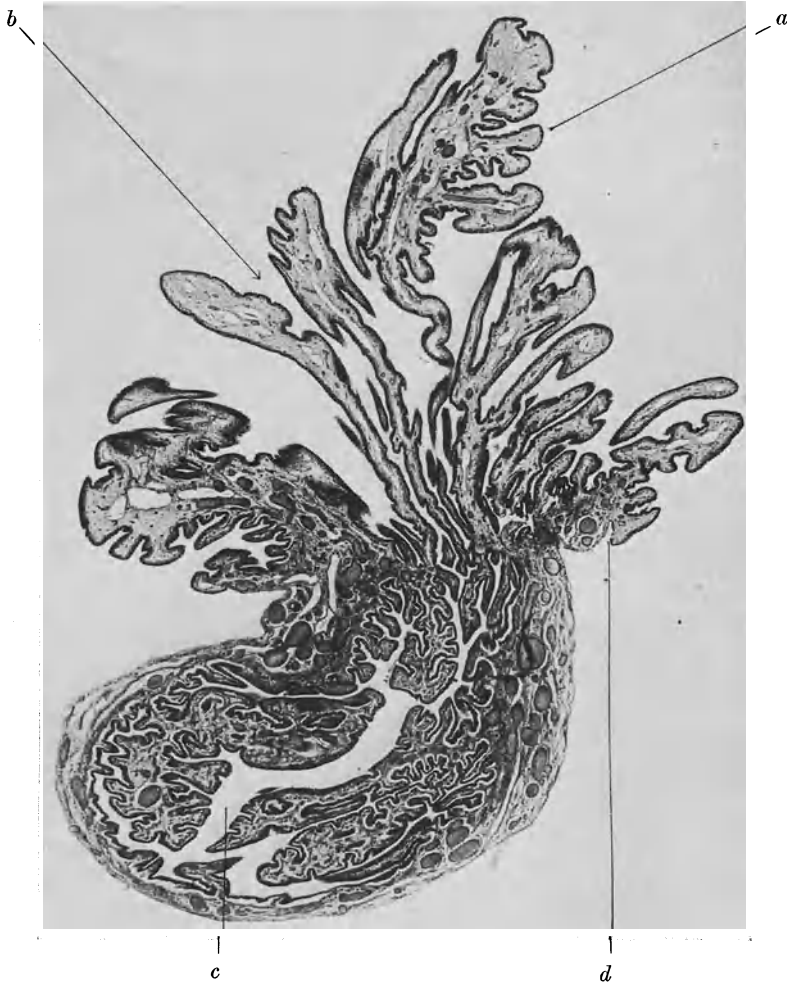


Abb. 762. Tube des 2jähr. Mädchens, Ostium abdominale mit den Fimbrien. Häm. Eos. P. phot. 18  $\times$ . *a* Fimbrien, *b* Eingang in die Tube, *c* Lichtung der Tube, *d* Grenze von Tubenepithel und Bauchfellmesothel.

sind diese Zellgruppen wie in den Ductuli efferentes kryptenartig in die Tiefe versenkt (Abb. 763).

Die Muskelschicht besteht aus einer inneren dichteren Schicht ringförmig verlaufender Fasern; die äußere Längsmuskelschicht ist sehr viel lockerer und mit Bindegewebe durchsetzt und führt reichlich große Gefäße. Die Fimbrien zeigen den Bau der Tubenschleimhaut. Das Epithel bekleidet auch ihre Außenseite, am Grunde grenzt es unmittelbar an das Peritonealepithel (Abb. 762 d).

Die Gefäßverzweigung zeigt ein Muskel- und ein Schleimhautnetz.

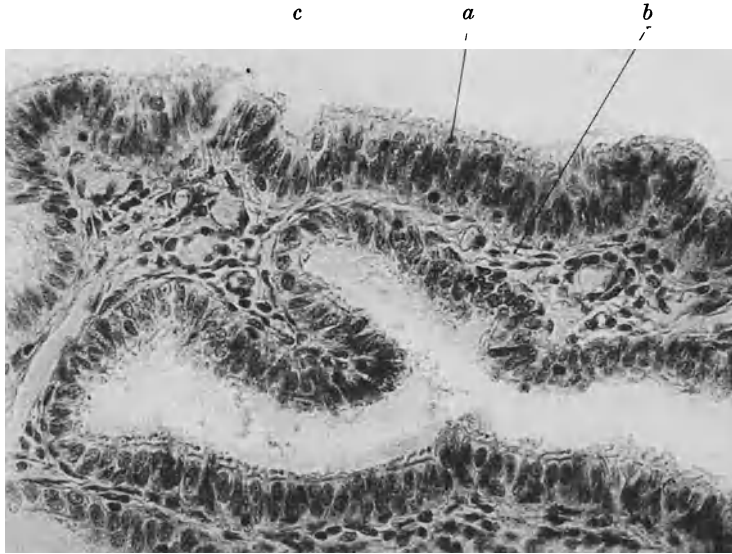


Abb. 763. Tube einer Erwachsenen. Schleimhautfalten mit dem Epithel. P. phot. 350 ×. Karmin. *a* Zylinderepithel mit Flimmerhaaren, *b* Tunica propria der Falte, *c* Krypte.

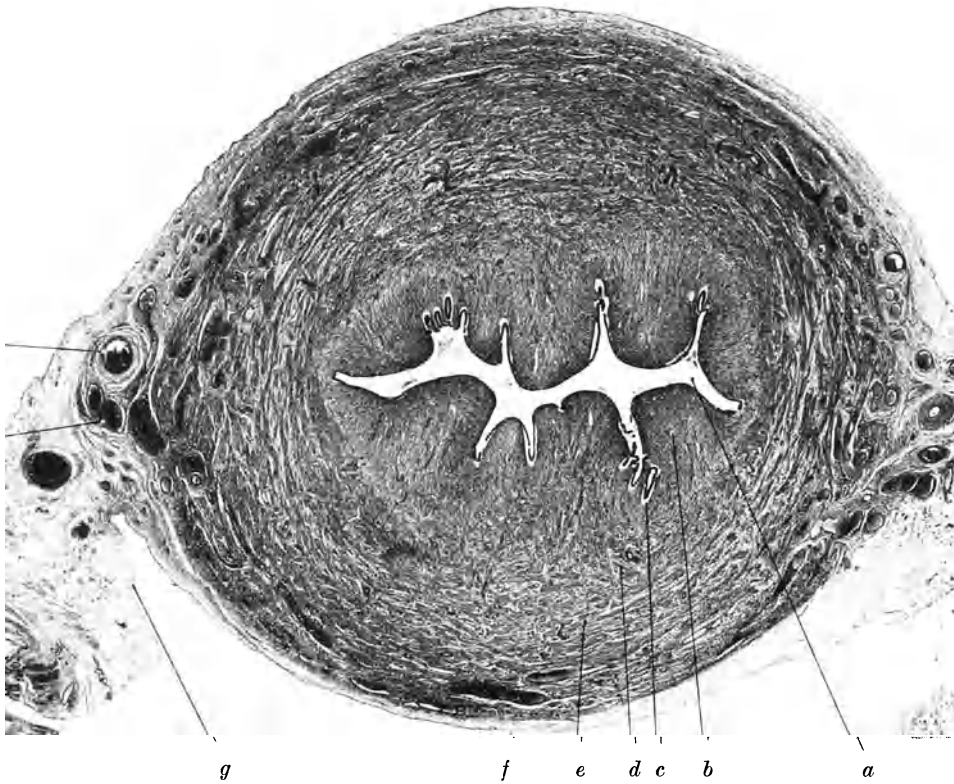
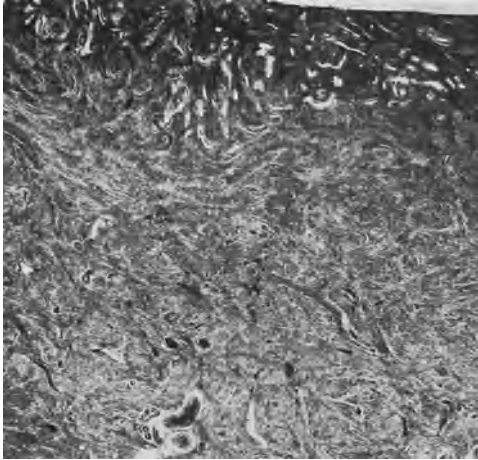
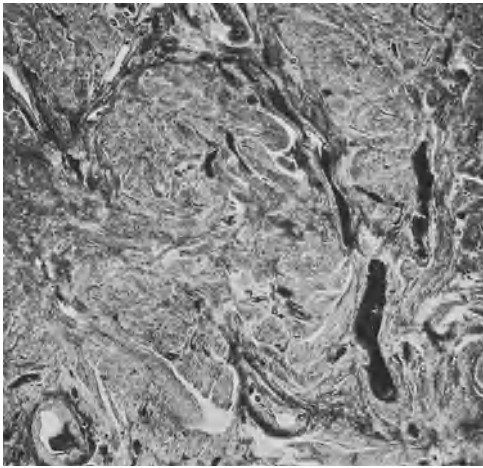


Abb. 764. Querschnitt des Uterus eines neugeborenen Mädchens. Häm. Eos. P. phot. 17 ×. *a* Cavum uteri, *b* Mukosa, *c* Drüsen, *d* Grenze von Mukosa und Muskularis, *e* Muskularis, *f* Serosa, *g* Ligamentum latum, *h* Arteria uterina, *i* Venen.



I



II



III

### 313. Uterus (Abb. 764—767).

Am Uterus ist der bei der Schwangerschaft unmittelbar als Fruchthälter beteiligte Körper (Corpus uteri) vom Halse (Collum uteri) zu trennen. Die Verbindung beider ist der Isthmus; am Hals sind Portio supravaginalis (Cervix uteri) mit dem Zervikalkanal und Portio vaginalis zu unterscheiden. In allen Teilen wird der Uterus von der Muskulatur (Myometrium) und der Schleimhaut (Endometrium) aufgebaut, wozu noch am größten Teil der Bauchfellüberzug (Serosa) hinzukommt. Die Muskulatur des Organs ist ein einheitliches Ganzes, die Schleimhaut in den einzelnen Abschnitten verschieden mit scharfen Absätzen.

An der Muskulatur ist eine in der Entwicklung zuerst entstehende Innenschicht (Archimyometrium) von einer Außenschicht (Paramyometrium) zu unterscheiden. Auf und im äußeren Teile der Innenschicht liegen die großen Gefäße und ihre Verzweigungen. Eine scharf abgesetzte Gefäßschicht ist nicht immer deutlich, wohl aber die Außenschicht stets als die auf der Zone der größeren Gefäße liegende, von zarteren Muskelbündeln gebildete Schicht gut erkennbar. Diese Außenschicht erhält also ihre Blutgefäße von der Innenseite her.

Die Muskelzellen sind im Vergleich zu anderen Organen (Darm) dick und kurz, in der Schwangerschaft nehmen sie nach beiden Richtungen an Größe zu. Zwischen den Muskelbündeln liegt fibrilläres Bindegewebe in der Außenschicht und den Außenteilen der Innenschicht, mit reichlich elastischen Netzen. Im inneren Drittel der Muskel-

b

c

a

Abb. 765. Uterus einer 50jähr. Frau. Abschnitte der Wand von der Schleimhaut zur Serosa. Chromgallein. P. phot. 17 ×. I Schleimhaut und innere Muskelschichten, II mittlere Muskelschicht mit den großen Gefäßen, III äußere Muskelschicht mit der Serosa, a das Paramyometrium, b alle Muskelschichten einwärts davon, Archimyometrium, c die Grenze beider, immer durch große Gefäßstämme ausgezeichnet. (Gefäßschicht.)

wand fehlen diese, abgesehen von den Gefäßwänden, ganz. Fett kommt in der Uteruswand außer unter der Serosa scheinbar niemals vor.

Der Verlauf der Muskulatur ist in den beiden Schichten verschieden. Die äußere hängt mit der Muskulatur des Parametrium und der Bänder zusammen und breitet sich von diesen fächerförmig auf dem Uterus aus; hinzukommen schräg zirkuläre Züge, auf dem Schnitt

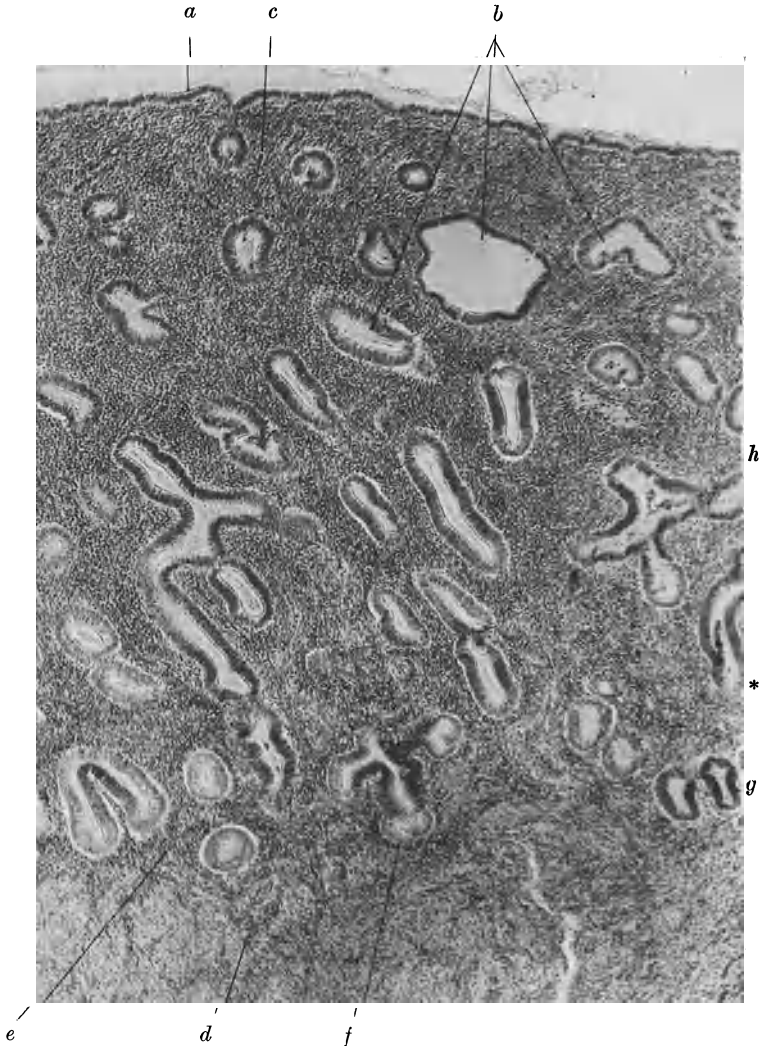


Abb. 766. Uterusschleimhaut (Intervall) vom Erwachsenen (nicht genauer bezeichnetes Präparat der Sammlg. Wbg.). Häm. Eos. P. phot. 68  $\times$ . *a* Flimmerepithel, *b* Drüsen, *c* Stroma, *d* Muskularis, *e* Grenze von Mukosa und Muskularis, *f* Drüsenende, *g* die Basal- oder Regenerationsschicht, *h* die Funktionsschicht, die Grenze beider etwa bei \*.

erscheint das Bild paralleler Muskelzüge. Die tiefe Schicht zeigt auf dem Schnitt ein zunächst sehr wirres Bild durcheinanderlaufender Faserbündel (Abb. 765). In Wirklichkeit handelt es sich, wie Goertler festgestellt hat, um Systeme von Spiralfasern, die außen tangential, weiter nach innen mehr radial verlaufen. Die Ebene der Spiralen steht im Korpus schräg, die Ebenen der rechten und der linken Hälfte des Uterus stehen senkrecht aufeinander. Je weiter nach dem Kollum zu, desto mehr nähert sich die Ebene der Spiralen der Ebene des Querschnittes. Damit wird auch der Winkel, in dem sich die rechten und die linken Systeme schneiden, immer stumpfer.

Die Schleimhaut des Corpus uteri macht von der Geschlechtsreife an zyklische Veränderungen (Menstruationszyklus, siehe weiter unten) durch. Sie ist vor dem Eintritt der Geschlechtsreife und nach der Fortpflanzungsperiode (in der Menopause, sowie einige Zeit zwischen den Menstruationen) von einem niedrigen flimmernden Zylinderepithel bedeckt, das im großen und ganzen dem der Tube gleicht

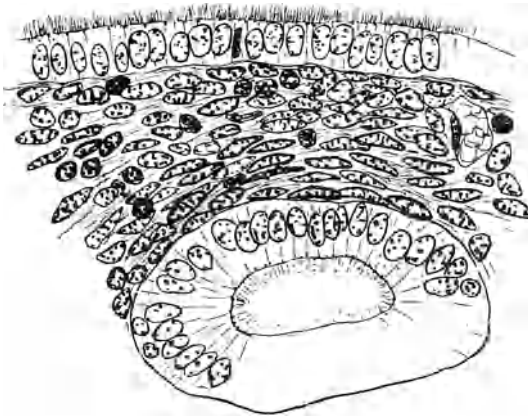


Abb. 767. Uterus einer 17jähr. Frau, Sammlg. Wbg. Intervall, Epithel, Drüse, Stroma. Federzeichnung (P.) 540 ×.

und auch wie dieses Gruppen von andersartigen sezernierenden Zellen führt (Abb. 766 u. 767). Das Stratum proprium ist ungemein zellreich, es führt nur wenige und zarte kollagene Fasern, außerhalb der Gefäßwand keinerlei elastische Netze. Gegen die Muskulatur zu ist die Grenze unscharf; es geht in das faserreiche Zwischenmuskelgewebe über. Die Zellen sind spindelförmig (Stromazellen). Zwei Schichten sind an der Schleimhaut zu unterscheiden. Das zeigt sich vor allem an den Drüsen. Die innere Schicht beteiligt sich an den Ver-

änderungen beim Menstruationszyklus und in der Schwangerschaft (Funktionsschicht), die äußere sehr viel dünnere, nicht (Basalschicht, Regenerationsschicht). In der Funktionsschicht verlaufen die in ziemlich weiten

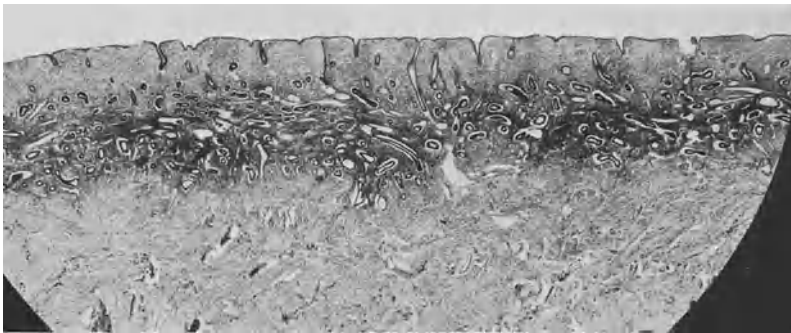


Abb. 768. Uterusschleimhaut, regelmäßig 4wöchentlicher Zyklus. 6. Tag vom Beginn. Vergr. 12 ×. (Aus Schröder, in Handb. d. mikroskop. Anat. Bd. 7.)

Abständen stehenden Drüsen gerade, gegen die Muskulatur zu sind sie ein wenig zusammengestaucht und ragen mit dem hier faserreichen Stratum proprium zwischen die innersten Muskelbündel hinein. Das Epithel der Drüsen gleicht dem Oberflächenepithel (auch Flimmerhaare) (Abb. 767). Die einige Millimeter dicke Schleimhaut des Korpus fällt am Isthmus in einer Stufe gegen dessen dünnere (1 mm und darunter) Schleimhaut ab. Die Isthmusschleimhaut stimmt im wesentlichen mit der Korpuschleimhaut überein, ist aber im ganzen verkleinert und vergleichsweise verkümmert.



Gegen den Zervikalkanal geht die Uterusschleimhaut in die Zervixschleimhaut über. Deren Epithel besteht aus Schleimzellen, Flimmerzellen sollen nicht vorkommen. Die Drüsen sind verzweigte tubulöse Schleimdrüsen. Das

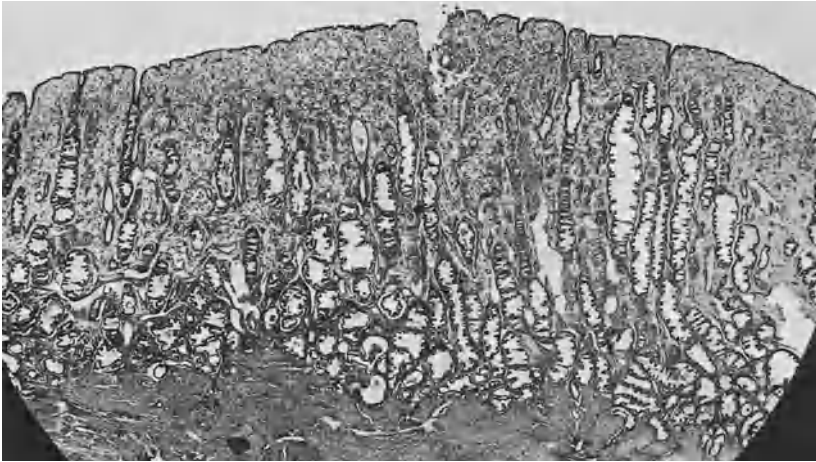


Abb. 769. Höhepunkt der Entwicklung, Sekretionsstadium. 25. Tag.  
(Aus Schröder, in Handb. d. mikrosk. Anat. Bd. 7.)

Stratum proprium ist ein an kollagenen Fasern reiches, an Zellen armes Bindegewebe (Abb. 779).

Im äußeren Muttermund grenzt das Zylinderepithel des Zervikalkanals in zackiger Linie an das geschichtete Plattenepithel der äußeren Überkleidung der Portio. Diese gleicht der Schleimhaut der Vagina.



Abb. 770. Status post desquationem. Vergr. 12  $\times$ .  
(Aus Schröder, in Handb. d. mikrosk. Anat. Bd. 7.)

Die Gefäße bilden Schleimhaut und Muskelnetze. Die Gefäßschicht im Myometrium ist oben erwähnt. Große Stämme findet man jedoch auch in der ganzen inneren Muskelschicht (Abb. 765).



Von Lymphgefäßen ist besonders ein subseröses Netz bekannt. Nerven sind zahlreich, wahrscheinlich fast ausschließlich Muskelnerven. Die Veränderung der Schleimhaut wird nicht nervös, sondern humoral-innersekretorisch reguliert. Ganglienzellen kommen weder im Uterus noch in der Tube noch im Ovarium vor.

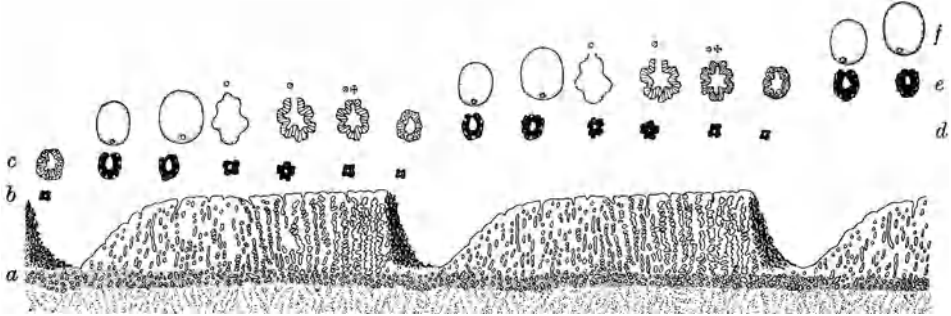


Abb. 771. Schema der zyklischen Veränderungen von Uterusschleimhaut und Follikel-Corpus luteum in ihrem zeitlichen Zusammenhang. *a* Uterusschleimhaut, *b, c, d, e, f* Follikel und Corpora lutea menstruationis. (Nach Schröder.)

Der Uterus ist durch muskulöse Bänder im Becken befestigt. Schon die Lig. lata enthalten reichlich Muskulatur. Das Lig. rotundum (teres) besteht im wesentlichen aus parallelen glatten Muskelbündeln mit reichlich elastischen Netzen, zwischen denen sich zuweilen bis weit ins Becken hinein, von der Bauchwand ausgehend, quergestreifte Fasern befinden. Auch das Lig. ovarii

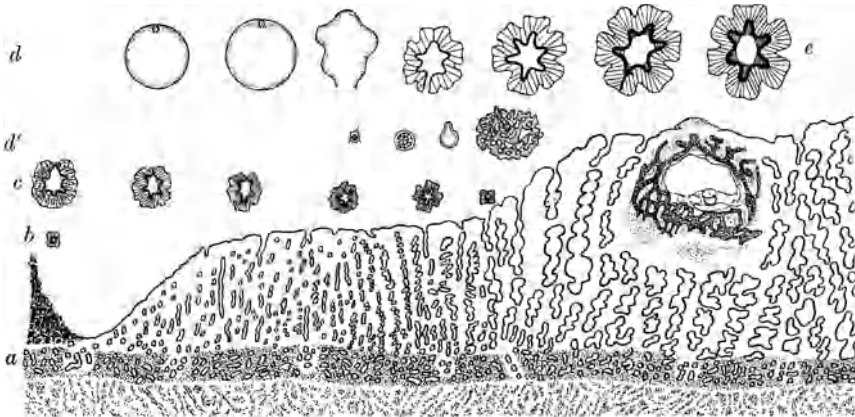


Abb. 772. Schema der zyklischen Veränderungen und der Zusammenhang mit der Schwangerschaft. *a* Uterusschleimhaut, rechts Einbettung des Eies; darüber *b, c*, die letzten Corpora lutea menstruationis, *d* der Follikel, der das Ei der Schwangerschaft liefert, *d'* das Schicksal des Eies, das sich implantiert, *e* das Corpus luteum graviditatis. (Nach Schröder.)

propr. enthält Muskulatur. Ferner bestehen die Lig. sacrouterina aus glatter Muskulatur.

**314. Die periodischen Veränderungen in der Uterusschleimhaut.** Im Abschnitt 310 sind die zyklischen Veränderungen des Ovariums besprochen, die aus dem Wachstum eines oder einiger Follikel bestehen, dem Sprung dieses Follikels mit der Ausstoßung des Eies und der Umwandlung des leeren Follikels in das

Corpus luteum. Diesem Zyklus parallel und, wie genaues Studium gezeigt hat, von ihm abhängig, gehen Veränderungen der Uterusschleimhaut. Am lebenden Menschen offenbaren sich diese Veränderungen durch die monatlichen Blutungen (Menstruation). Gesunde Frauen haben einen regelmäßigen Menstruations-

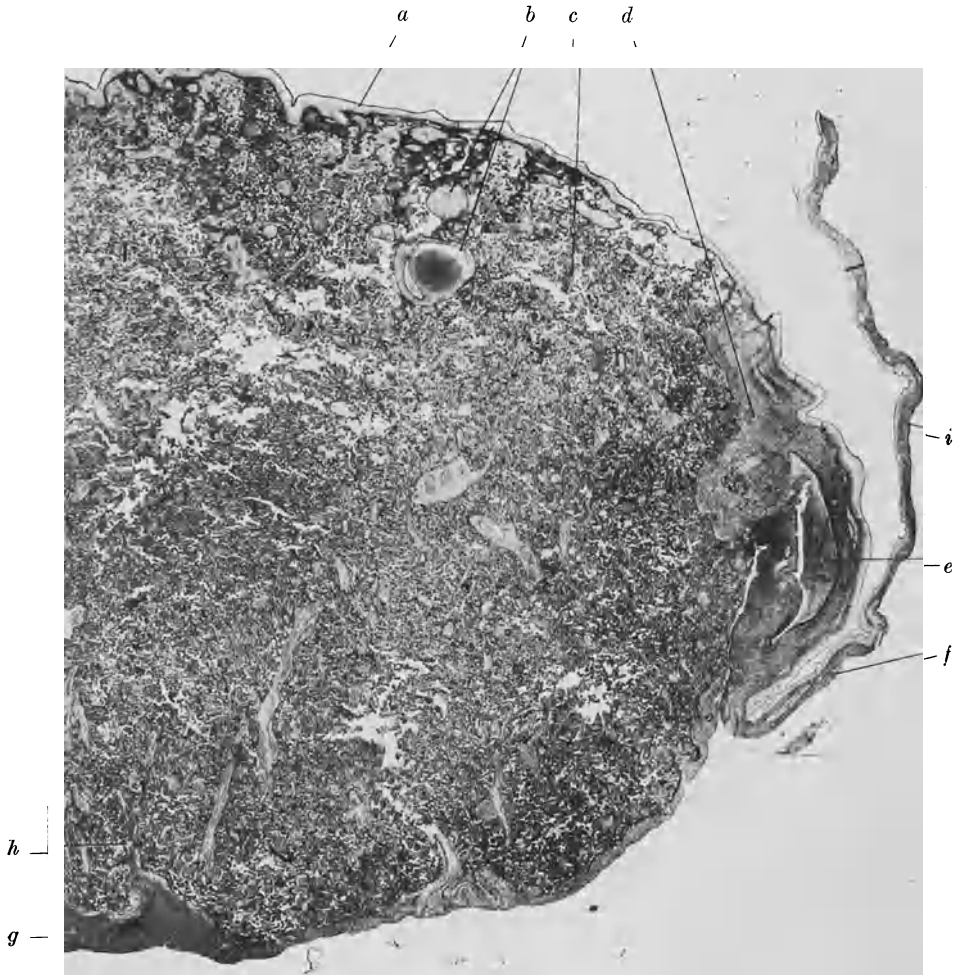


Abb. 773. Reife, geborene Plazenta. Häm. Eos. P. phot. 8 ×. *a* Chorionplatte, *b* große Zottenstämme, *c* Zotten und intervillöser Raum, *d* subkorialer Schlußring, *e* Randsinus, *f* Eihäute, *g* Basalplatte, *h* Haftzotte an einem Plazentarseptum, *i* Decidua parietalis (äußere Schicht der ausgestoßenen Eihäute).

zyklus oder Menstruationskalender, z. B. von regelmäßig genau 28 Tagen. Das zu Beobachtende ist die Blutung und man rechnet deshalb diesen Zyklus vom Tage des Einsetzens der Blutung als dem 1. Tag an.

Die Blutung selbst ist nun nicht der Anfang, sondern das Ende, der Abschluß der Veränderungen im Uterus. Da diese aber das durch Befragung zu Erhebende ist, und es für die Zählung der Tage nur auf einen festen Punkt im Zyklus überhaupt ankommt, so wird diese Datierung, die z. B. bei Gewinnung von

Untersuchungsmaterial dem Krankenblatt entnommen ist, auch für die Einordnung der Zustände selbst benutzt.

An der Uterusschleimhaut hatten wir zwei Schichten unterschieden, die Basalschicht, die an die Muskulatur grenzt und sich mit ihr räumlich und mechanisch verbindet, und die darüberliegende Funktionsschicht (Abb. 766). Diese periodischen Veränderungen der Schleimhaut bestehen nun darin, daß die Funktionsschicht wächst und sich umbildet in das Implantationsbett für das Ei und sich abstößt, wenn kein befruchtetes Ei sich in ihr einnistet. Sie wird dann von der Basalschicht regeneriert und der Zyklus beginnt von neuem.

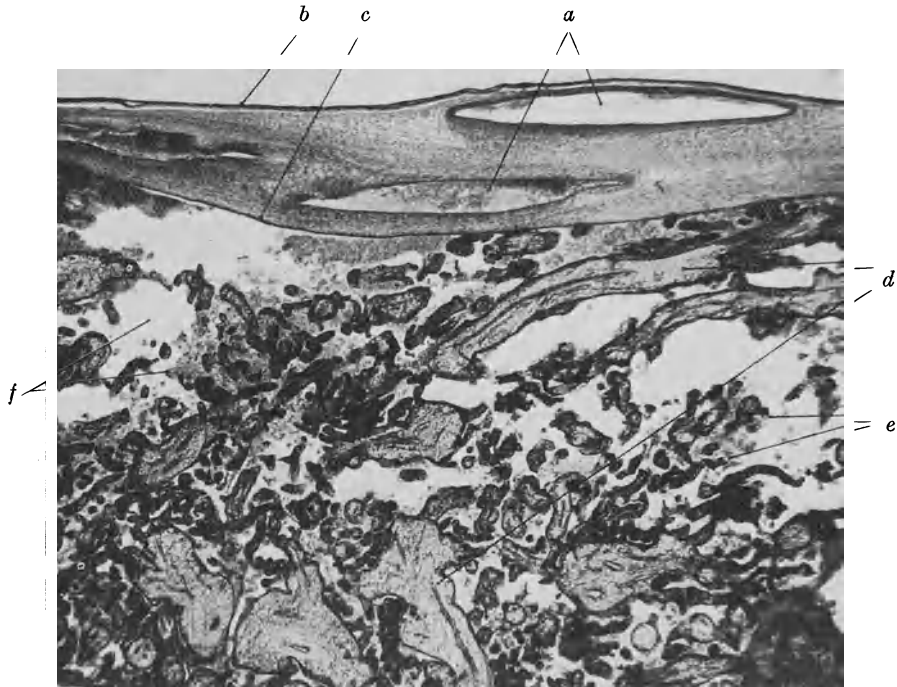


Abb. 774. Plazenta aus dem 6. Monat (ganzer Uterus mit Plazenta und Föt, den ich Prof. Burkhardt, Wbg., verdanke). Chorionseite. Chromgallein. P. phot. 18  $\times$ . *a* Blutgefäße der Chorionplatte, *b* Amnionepithel, *c* Chorionepithel, *d* Zottenstämme, *e* Seitenäste der Zotten (die eigentlichen Resorptionsorgane), *f* intervillöser Raum.

Mit der Verdickung der Schleimhaut einhergehen: Vergrößerung mit Erweiterung und Schlängelung der Drüsen, Vorspringen von Papillen und Leisten in das Innere der Drüsen, und Produktion eines Sekretes; die spindelförmigen Stromazellen wandeln sich in Deziduazellen um, werden erst sternförmige, dann große, polyedrische bis kugelförmige Gebilde. Ein reiches Gefäßnetz wird in der Schleimhaut gebildet, die Gefäße werden weit, die Schleimhaut stärker durchblutet. Die einzelnen Schichten der Schleimhaut sind etwas verschieden: 1. Oberflächenschicht (Kompakta), Drüsen gerade und eng; 2. tiefe Schicht (Spongiosa), Drüsen weit, geschlängelt (sägeförmig); 3. Basalschicht, die an den ganzen Veränderungen nicht teilnimmt.

Hat die Schleimhaut den Höhepunkt der Entwicklung erreicht, so zerfällt die Funktionsschicht unter Einwanderung von Leukozyten, unter Blutungen ins Gewebe und Absterben von Zellen. Die Blutung hebt dann die Reste vollends

ab und mit dem Blut gelangen sie nach außen. Es entsteht eine die ganze Schleimhaut einnehmende Wunde. Nur die Basalschicht bleibt stehen, von den Drüsenresten aus erneuert sich die Epitheldecke und die Wunde heilt damit zu. Die



Abb. 775. Dieselbe Plazenta wie Abb. 774. Basis und Rand. Chromogallein. P. phot. 13 X. *a* Amnion, *b* Chorion, *c* hier fehlt das Amnion, *d* Decidua marginalis, *e* subchorialer Schußring, *f* spongiöse Schicht der Decidua basalis, *g* Muskulatur, *h* mütterliches Blutgefäß mit Öffnung in den intervillösen Raum, *i* die Öffnung regen Zotten, *j* intervillöser Raum, *k* Plazentarseptum, der Randsinus links von den Hinweisungsstrichen *d*.

Schemata 771 u. 772 und Abb. 768—770 erläutern den Vorgang sowie den zeitlichen Zusammenhang mit der Ovulation und der Bildung des Corpus luteum. Die ganzen Vorgänge werden von der inneren Sekretion des Corpus luteum in Gang gebracht und reguliert.

Auch Tuben-, Kollumschleimhaut und Vagina nehmen in geringem Maße an den Veränderungen des Menstruationszyklus teil; hauptsächlich im Sinne einer Auflockerung und stärkeren Durchblutung des Gewebes. Einige histologische Änderungen sind ebenfalls beobachtet. Am wichtigsten ist diese Veränderung an der Tubenschleimhaut, da sie dem Ei Gelegenheit gibt, sich unter besonderen (pathologischen) Bedingungen in der Tube einzunisten und hier einige Schritte der Entwicklung durchzumachen (Tubengravidität). (Weiteres siehe in den angeführten Lehr- und Handbüchern.)

**315. Die Plazenta.** Das Ei braucht etwa 7 Tage von der Ovulation bis zum Eintritt in den Uterus. Während dieser Zeit wird es in der Tube befruchtet

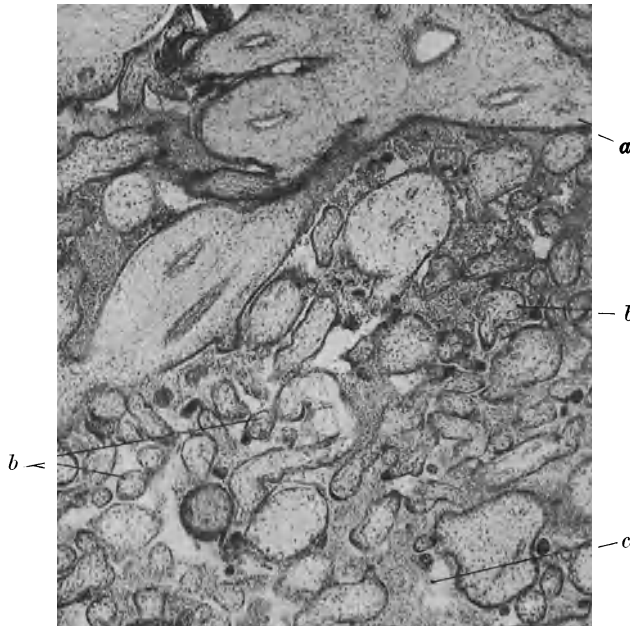


Abb. 776. Dasselbe Objekt wie Abb. 774. Zotten und intervillöser Raum. Chromgallein. P. phot. 50  $\times$ . *a* Stamm einer großen Zotte, *b* kleine Zottenäste mit Synzytiumsprossen, *c* intervillöser Raum mit dem mütterlichen Blut.

und trifft im fortgeschrittenen Furchungsstadium im Uterus ein, dessen Schleimhaut sich in der Sekretionsphase des menstruellen Zyklus befindet (Abb. 772). In die so vorbereitete Uterusschleimhaut frißt es sich ein (Implantation), und baut zunächst seinen Ernährungsapparat, die Eihüllen: Trophoblast, Chorionzotten, extraembryonale Leibeshöhle und Kreislauf, auf. Der Embryo bleibt zunächst in der Entwicklung zurück. Etwa im dritten Monat ist das Ernährungs- und Verbindungsorgan von Mutter und Kind in seinen wesentlichen Zügen ausgebildet. Darüber, wie dieser Zustand erreicht wird, vergleiche man die Handbücher der Entwicklungsgeschichte. Hier sei nur das Wesentliche aus der Histologie der Plazenta angeführt.

Der Bau der menschlichen Plazenta ist durch die beiden Bezeichnungen: Placenta haemochorialis und Topfplazenta (Placenta olliformis) gekennzeichnet. Der erste Ausdruck besagt, daß das Chorionepithel des Embryos unmittelbar mit dem strömenden Blut der Mutter in Berührung steht, aus ihm seinen Stoff-

bedarf (Wasser, Salze, organische Nahrungsstoffe, Vitamine, Sauerstoff) bezieht und ebendahin seine Stoffwechselprodukte (Wasser, Kohlensäure, stickstoffhaltige Endprodukte) abgibt. Die Plazenta des Menschen ist also für den Fet: Darm, Lunge und Niere.

Dieser Apparat ist auf einem im Grunde einfachen Konstruktionsprinzip aufgebaut. Das zur Dezidua umgewandelte Stroma der Uterusschleimhaut bildet einen runden, ziemlich flachen Napf. In diesen Napf oder Topf führen die Arterien der Mutter das Blut zu und ihre Venen wieder ab. Den Deckel des Topfes bildet das Chorion (Chorionplatte) des Embryos und vom Deckel hängen die Zotten in den blutgefüllten Topf hinein. In den Zotten zirkuliert das Blut des Kindes.

Den Raum des Topfes nennt man intervillösen Raum, in ihm befindet sich also das mütterliche Blut. Mütterliches und kindliches Blut sind durch das Chorionepithel und die Gefäßwand der kindlichen Blutgefäße getrennt. Der Stoffaustausch des Kindes vollzieht sich also wie in Darm, Lunge und Nieren durch die lebende Gewebeschicht, insbesondere ein Endothel und ein spezifisches Epithel hindurch (Abb. 100, 773—778).

Die Chorionplatte besteht an der Innenseite aus dem Amnionepithel und an der Außenseite aus dem Chorionepithel (Abb. 774, 775). Das Bindegewebe dazwischen läßt an jüngeren Plazenten zwei Schichten erkennen, das etwas derbere Choriongewebe und das zartere Amnionbindegewebe<sup>1)</sup>. Es enthält die großen Verzweigungen der Plazentargefäße (Art. und Vena umbilicales). Das Amnionepithel ist einschichtig, kubisch; das Chorionepithel gleicht dem Zottenepithel.

Die Zotten sind baumartige Gebilde. Der Stamm entspringt von der Chorionplatte, verzweigt sich sehr reichlich und bildet zahlreiche kleine Seitenäste. Die Grundlage ist ein embryonales Bindegewebe von der Art des „Schleimgewebes“ (s. S. 153, Abb. 100, 159). In der Mitte der großen Äste liegen die Blutgefäße mit einem faserreicheren Mittelstrang. Die feineren Zweige und Kapillarnetze liegen in den kleinen Seitensprossen unter dem Chorionepithel, die Kapillarnetze der großen Stämme sind weitmaschig und gering entwickelt. Die kleineren Ästchen sind die eigentlichen Stoffwechselorgane.

Das Epithel der Zotten besteht bis etwa zum vierten Monat der Schwangerschaft aus zwei Schichten, einer inneren Zellschicht (Langhansschicht) mit deutlich voneinander abgrenzbaren Epithelzellen, und einer äußeren Schicht, die ein Synzytium mit zahlreichen Kernen bildet und an der Außenseite einen zarten büstenartigen Saum (Bürstensaum) trägt.

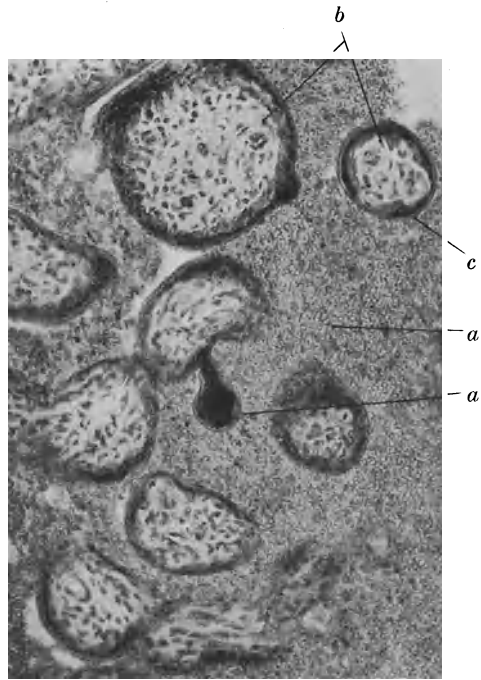


Abb. 777. Dasselbe Präparat wie Abb. 776. Synzytiumsprosse. P. phot. 165  $\times$ . *a* intervillöser Raum mit dem mütterlichen Blut, *b* Zottenäste im Querschnitt, *c* Zottenepithel (Synzytium), *d* Synzytiumsprosse.

<sup>1)</sup> Die beim Menschen stark abgekürzte Entwicklung aus Trophoblast, Bauchstiel-allantois und Amnion studiere man in den Lehrbüchern der Entwicklungsgeschichte.

(Abb. 63). Die Zellschicht verschwindet in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft. Das Synzytium treibt zahlreiche Sprossen von wahrscheinlich amöboider Beweglichkeit (Abb. 767) Der Boden der Plazenta ist ihr am verwickeltsten gebauter Teil, eben die Grenze des Zerstörungsraumes, den das Ei in der zur Dezidua umgewandelten Schleimhaut aushöhlt. Eine gegen die Plazenta gerichtete kompakte Schicht schließt den intervillösen Raum ab. Die Spongiosaschicht entspricht der Spongiosaschicht der Dezidua, ist aber unter der Plazenta sehr wechselnd ausgebildet. Der Schwammbau kommt vor allem durch weite Venensinus zustande, daneben durch Drüsen, deren Außenenden gegen die Muskulatur die auch hier

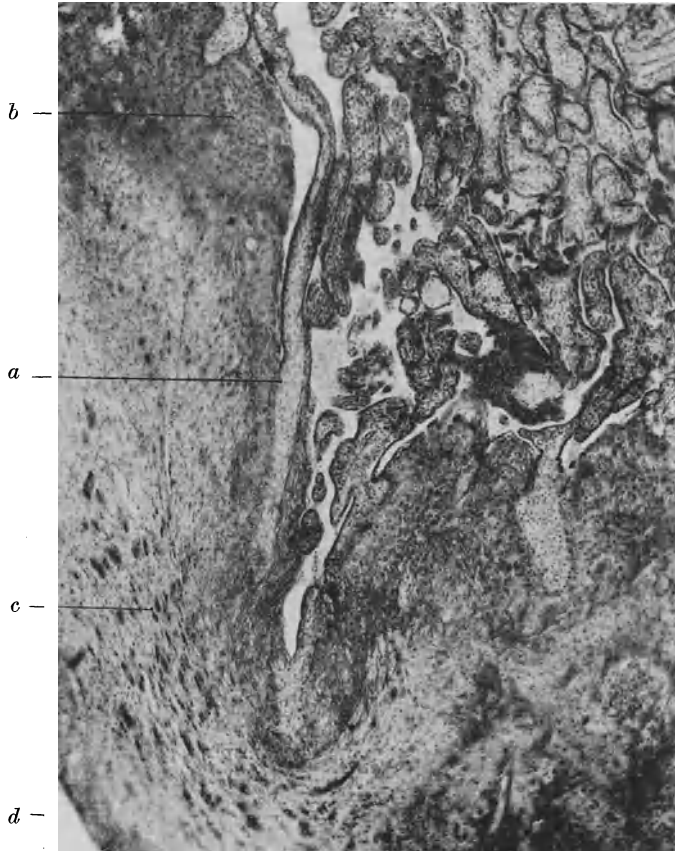


Abb. 778. Dasselbe Objekt wie Abb. 774. Basalteil der Plazenta. Häm. Eos. P. phot. 40  $\times$ . *a* Haftzotte, *b* basales Ektoderm, *c* Umlagerungszone mit Riesenzellen, *d* mütterliches Gefäß (Vene), die Gewebemasse links gehört zu einem Plazentarseptum.

nachweisbare Basalschicht der Uterusschleimhaut (Abb. 775) bilden. Die Anteile von erweiterten Drüsen und Venen sind an verschiedenen Plazenten und verschiedenen Stellen sehr wechselnd. Die kompakte Schicht läßt nur wenig vom Deziduagewebe erkennen (Abb. 778). In niederen Leisten (Plazentarsepten) springt sie gegen den intervillösen Raum vor und teilt sie andeutungsweise in Abschnitte, deren jeder von einem Zottenhauptstamm mit seinen Verzweigungen erfüllt wird (Cotyledonen). Degeneriertes Stromagewebe mit spärlichen spindelförmigen Zellen bildet den äußeren Teil der kompakten Schicht des Plazentarbodens. Ein Streifen nekrotischen Gewebes (Nidabuchscher Fibrinstreifen) bildet die Grenze gegen die eigentliche Bodenschicht des intervillösen Raumes, die also mit dem mütterlichen Blut in Berührung steht. Die Massen großer Zellen, die darin vorkommen, Zellnester und unmittelbar den intervillösen Raum begrenzende Zellschichten, werden als Abkömmlinge des Chorionektoderms (Trophoblast) aufgefaßt und „basales Ektoderm“ genannt.



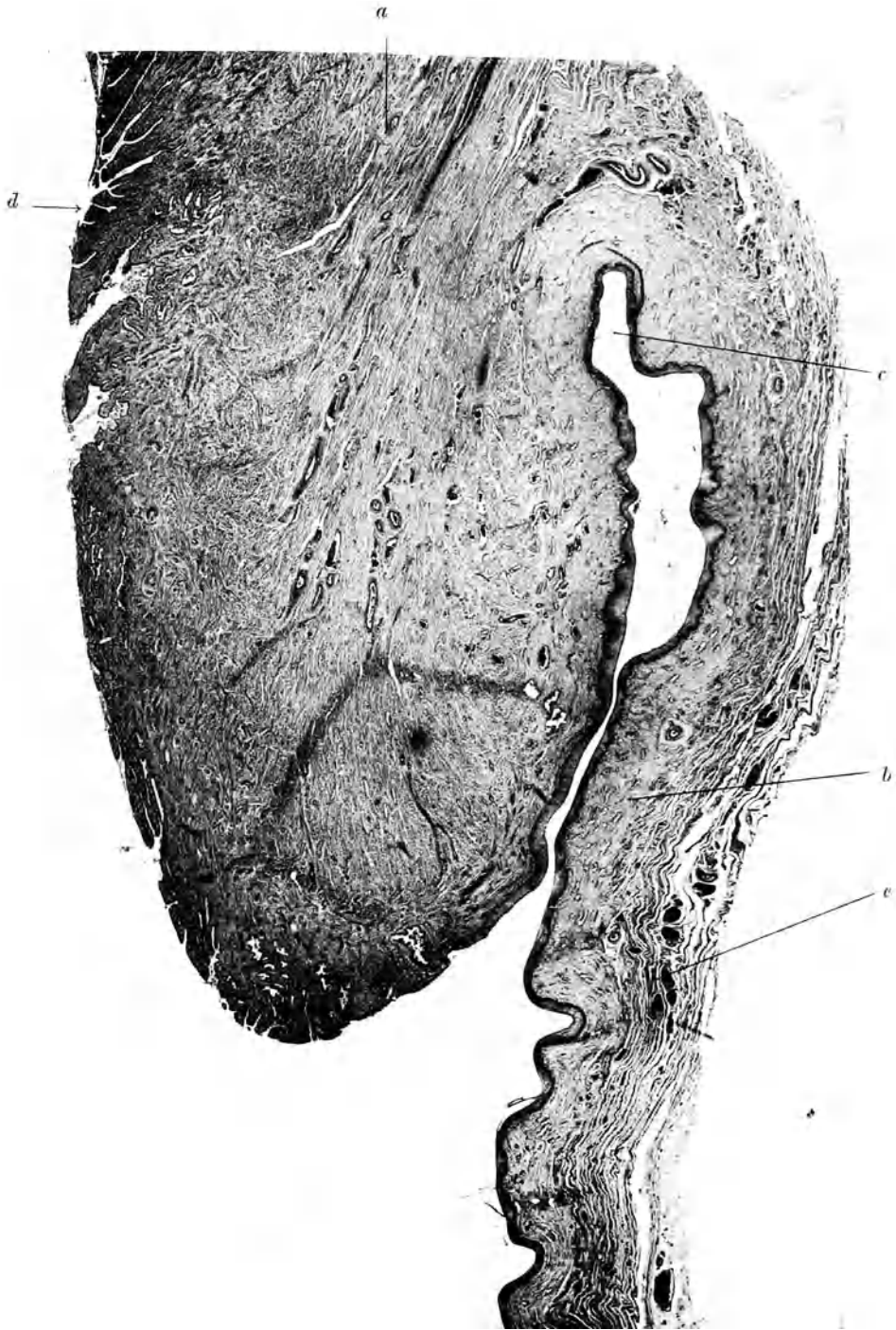


Abb. 779. Portio vaginalis einer 21jährigen (gest. an Tbk., das Objekt verdanke ich Herrn Prof. Gruber, Göttingen). Chromgallein. P. phot. 10  $\times$ . *a* Portio, *b* Vagina (Schleimhaut), *c* Fornix, *d* Zervikalschleimhaut, *e* Muskulatur der Vagina, die Schatten im unteren Teil der Portio sind Falten des aufgeklebten Paraffinschnittes.



Die Gefäße treten aus der Muskulatur in die Spongiosa ein; ihre perithele Wand geht zugrunde. Die Arterien bevorzugen für ihren Austritt in den intervillösen Raum die Septen, die Venen den Grund zwischen den Septen. In die Basalplatten dringen die Enden zahlreicher Zotten ein (Abb. 778), die so die Chorionplatte und den ganzen kindlichen Anteil der Plazenta fest an der Uteruswand (dem mütterlichen Teil der Plazenta) verankern (Haftzotten). An der Stelle ihres Eindringens in den Boden (basales Ektoderm) verschwindet das Synzytium, das bindegewebige Zottenstroma liegt frei im Bodengewebe, es läßt sich von diesem jedoch stets scharf trennen und z. B. durch geeignete Färbung gut abheben.

In der Kompaktaschicht, vor allem darunter, bis weit in die Muskulatur hinein kommen Trophoblastreste als mehrkernige „Riesenzellen“ in wechselnder Menge, oft sehr reichlich vor (Abb. 778).

Am Rande jüngerer Plazenten geht die zottentragende Fläche oft allmählich in das nicht zur Plazenta umgebildete Chorion und dessen Verbindung mit der Dezidua über

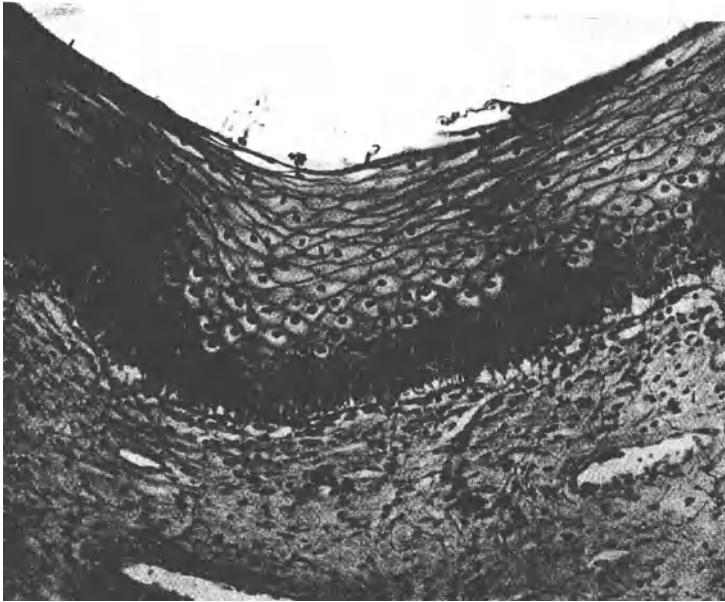


Abb. 780. Dasselbe Objekt wie Abb. 779. Schleimhaut der Vagina, Epithel, Chromgallein. P. phot. 170 ×.

(„Eihäute“). Später bildet die Basalplatte am Rande meist eine richtige Seitenwand, die nach innen eingebogen sein kann und den „subkorialen“ Schlußring bildet. Dessen Herkunft ist ebenfalls umstritten, meist wird er jetzt als fetales Gewebe, entsprechend dem basalen Ektoderm aufgefaßt.

Ein größerer venöser Blutraum (Randsinus) liegt außen von dem Schlußring, steht durch verschiedene Öffnungen in der Seitenwand mit dem intervillösen Raum in Verbindung und bildet den Hauptabfuhrweg für das mütterliche Blut.

Die Eihäute sind die außerhalb der Plazenta das Cavum uteri auskleidenden mütterlichen und fetalen Gewebe. Der schwangere menschliche Uterus hat vom fünften Monat an keinen Hohlraum mehr. Das implantierte Ei bildet zunächst einen Buckel, ragt später weit in das Cavum hinein vor, füllt dieses schließlich aus, und die das Ei bedeckenden Teile (Decidua capsularis) verschmelzen mit der Auskleidung des Cavum uteri (Decidua parietalis). Der innere Muttermund wird ebenfalls geschlossen. Die beiden Schichten (Decidua capsularis und parietalis) sind später nicht mehr voneinander zu trennen. Der Eihohlraum wird schon am Ende der ersten Schwangerschaftshälfte nur mehr von der Amnionhöhle gebildet. Der schwangere Uterus enthält dann eine einzige

Höhle, die Amnionhöhle. Durchschneidet man die Wand, so durchtrennt man also zuerst die Uterusmuskulatur, dann die Dezidua, dann das Chorion, dann das Amnion, ohne zwischen diesen Schichten auf einen Hohlraum oder Spalt zu stoßen. Chorion und Dezidua sind fest verbunden. Die Zotten außerhalb der Plazentarestelle gehen zugrunde, ihre Reste sind lange nachzuweisen. Auch das Chorionepithel verschwindet.

Auch in der Dezidua werden Kompakta und Spongiosa unterschieden. Die letztere enthält weitere Drüsenlumina, gegen die Muskulatur zu geht sie in die Basalschicht der alten Uterusschleimhaut über. In der Spongiosa trennen sich Frucht und Uterus bei der Geburt voneinander. Die stehen gebliebene Basalschicht regeneriert die Uterusschleimhaut.

Die reife, als Nachgeburt ausgestoßene Plazenta zeigt zahlreiche Degenerationserscheinungen. In solchen ausgedienten Plazenten sind oft große Teile des intervillösen Raumes durch Fibrin verstopft. Das Chorion ist stets von dichten Fibrinmassen unterlagert, die in diesem Fibrin eingebetteten Zotten sind nekrotisch. Das mikroskopische Bild der Plazenta zeigt, nach Alter und Individuum wechselnde Bilder, und eine Fülle oft schwer zu deutender Einzelheiten. Für ein genaueres Studium muß auf die auf Seite 671 angeführte Literatur verwiesen werden. Hier kann nur eine erste Anleitung zum Zurechtfinden in den Präparaten gegeben werden.

**316. Die Vagina** (Abb. 779 u. 780). Die Vagina ist von geschichtetem Plattenepithel der weichen Form ausgekleidet mit niedrigen spärlichen Papillen, das sich von dem z. B. der Mundhöhle im übrigen nicht unterscheidet (Abb. 780, vgl. mit Abb. 483). Das Stratum proprium ist fibrilläres Bindegewebe. Drüsen kommen nicht vor. Die Muskulatur enthält vorwiegend Längsfasern. Ältere Vaginae besitzen sehr dichte und ziemlich derbe elastische Netze. Bei jungen Individuen ist die Elastika anscheinend zarter.

## Die äußeren weiblichen Geschlechtsorgane.

**317. Vulva und Labia minora** (Abb. 785 u. 786). Der Sinus urogenitalis des Weibes ist eine von Schleimhaut ausgekleidete flache Grube, deren Wände die Labia minora bilden und in welche die Urethra und die Vagina einmünden. Nach oben laufen die Labia minora in der Klitoris zusammen, die von oben her vom Praeputium clitoridis überdeckt wird, dessen Falten nach unten in die Labia majora auslaufen.

Die Schleimhaut der Vulva finde ich bei einer 67 jährigen glatt, mit dickem geschichtetem Plattenepithel, ohne deutlich abgesetzte Hornschicht mit blasenartigen Zellen in der Mittelschicht und regelmäßigen Papillen. Bei einer 31 jährigen sind zahlreiche Wärzchen und unregelmäßige große Papillen vorhanden. Das Stratum proprium ist zartes fibrilläres Bindegewebe mit vielen Nerven und Gefäßen. Die Außenseite der Labia minora ist von Hautepithel (Epidermis) überkleidet, die Basalzellen des Stratum germinativum sind pigmentiert, die Hornschicht deutlich abgesetzt. Haare kommen nicht vor, dagegen stets freie Talgdrüsen (Abb. 786), die baumartig verzweigt sind. Sie gleichen weder genau den Thysonschen Drüsen des männlichen Präputiums, noch den gewöhnlichen Talgdrüsen der Haarbälge, noch denen der Analregion, sondern bilden einen Typus für sich. Die Grundlage der Labia minora ist eine Platte derben Bindegewebes mit sehr dichten elastischen Netzen. Elastische Netze sind überhaupt in allen Schichten reichlich vorhanden. Die Bartholini'schen Drüsen sind Schleimdrüsen und gleichen den Cowperschen- und Urethraldrüsen des Mannes.

**318. Klitoris.** Die Klitoris ist ein kleiner Höcker der Haut, in dem die zusammenhängenden Enden der Corpora cavernosa clitoridis hineinragen<sup>1)</sup> Man

<sup>1)</sup> Zum Verständnis von Schnitten und mikroskopischen Präparaten orientiere man sich genau über die Form im großen unter Beachtung der Schnitttrichtung.

kann folgende Schichten unterscheiden: Die Mitte bilden die Schwellkörper mit der Albuginea, die vorne in einen Zipfel ausläuft, der ziemlich bis zur Spitze reicht (am Penis sind es zwei Zipfel zwischen denen die Fossa navicularis liegt). Um diese Albuginea herum liegen große Nerven und Gefäße. Dann folgt eine

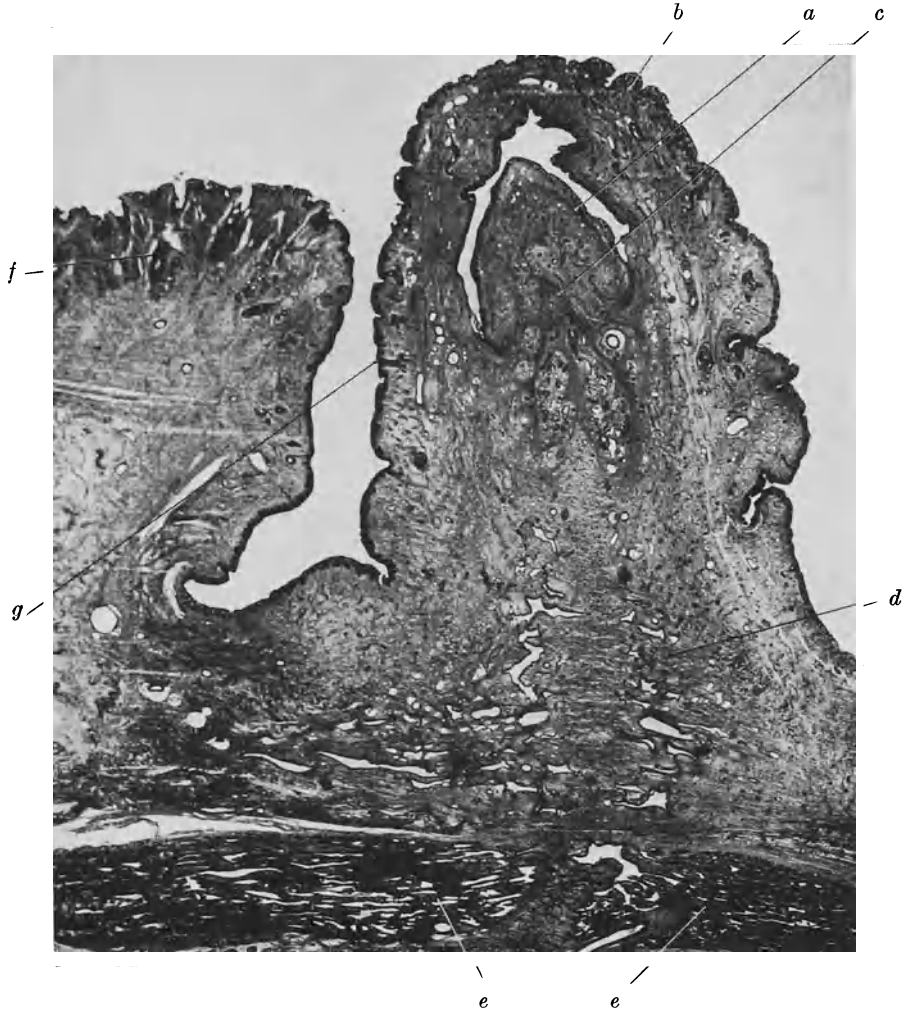


Abb. 781. Übersicht über die Klitoris und Labium majus einer 31jährigen (Selbstmord, Durchspülung der ganzen Leiche). Gallein. P. phot. 6  $\times$ . *a* Klitoris, *b* Praeputium clitoridis, *c* Ende der Corpora cavernosa clitoridis in der Klitoris, *d* Venenplexus, der dem Corpus cav. clit. ventral anliegt, *e* Crura corporum cav. clitorid., *f* Labium majus mit Haaren, Talg- und (zweierlei) Schweißdrüsen, *g* Talgdrüse, *d* Präputium.

Kappe von Schwellgewebe, das genau dem der Glans penis gleicht, aus Venensinus, also Schwellgewebe der 2. Art, besteht und nicht scharf abgegrenzt ist. Darüber liegt das Korium der Hautbedeckung mit den Genitalnervenkörpern. Also auf dem Corpus cavernosum clitoridis: 1. Schicht der großen Stämme, 2. Plexusschicht, 3. Nervenkörperschicht, 4. Papillenschicht, 5. Epidermis. Dies Epithel gleicht dem der Außenseite der kleinen Labien (Pigment!), ebenso das der

Innenseite des Präputium. Freie Talgdrüsen nach Art der oben erwähnten kommen aber nur auf der Außenseite des Präputium und der Labia minora vor.

Die Genitalnervenkörperchen bilden zahlreiche rundliche Organe, ihre genauere Beschreibung ist beim Nervensystem gegeben.

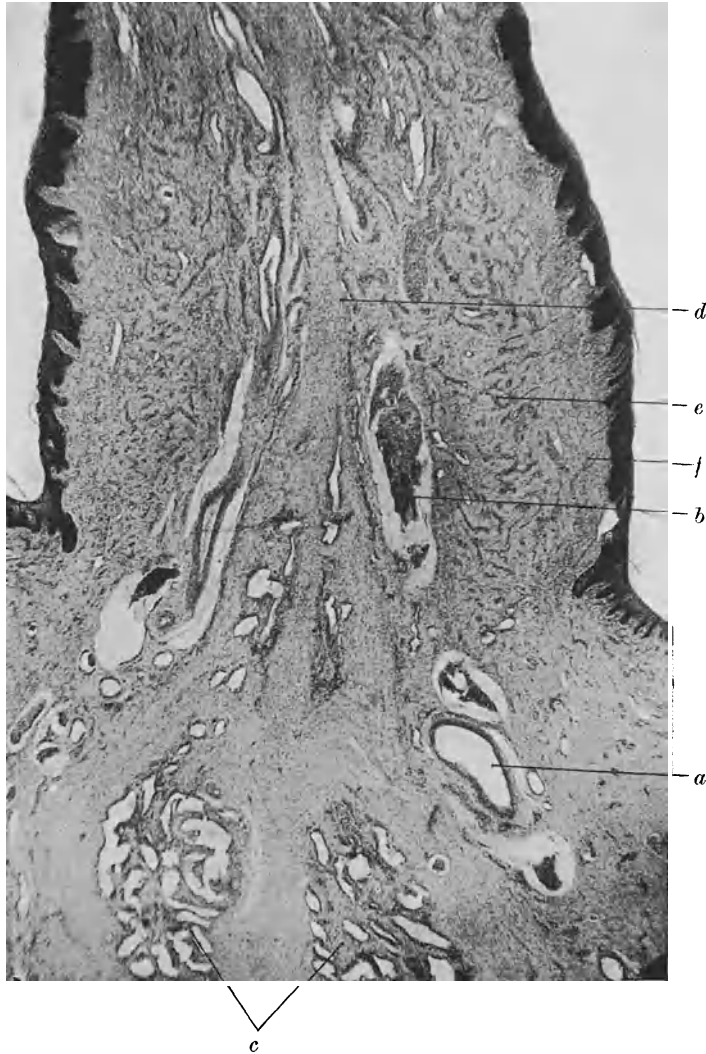


Abb. 782. Klitoris einer 67jährigen (das Objekt verdanke ich Herrn Prof. Gruber in Göttingen). Schnitt senkrecht zum Eingang in das Praeputium clitoridis, Basis der Klitoris. Häm. P. phot. 22  $\times$ . *a* Arterie, *b* Nerv, *c* Corpora cav. clitoridis, dazwischen deren Septum, *d* dessen Spitze in der Klitoris, *e* Schwellgewebe (2. Art) wie in der Glans penis, als Kappe auf der Seite des Corpus cav. clitoridis, *f* Schicht der Genitalnervenkörperchen.

An Schwellkörpern kommen am weiblichen äußeren Geschlechtsapparat vor: Die paarigen Corpora cavernosa clitoridis und paarigen Corpora cavernosa bulbi. Die ersteren hängen in der Klitoris, die anderen oberhalb dieser an der Basis der Klitoris miteinander zusammen. Dazu kommen noch im Bereich der

Klitoriswurzel und ventral von dem zu einem Körper verschmolzenen Corpus cavernosum clitoridis zahlreiche Venenplexus und das schon erwähnte Schwellgewebe der Glans clitoridis.

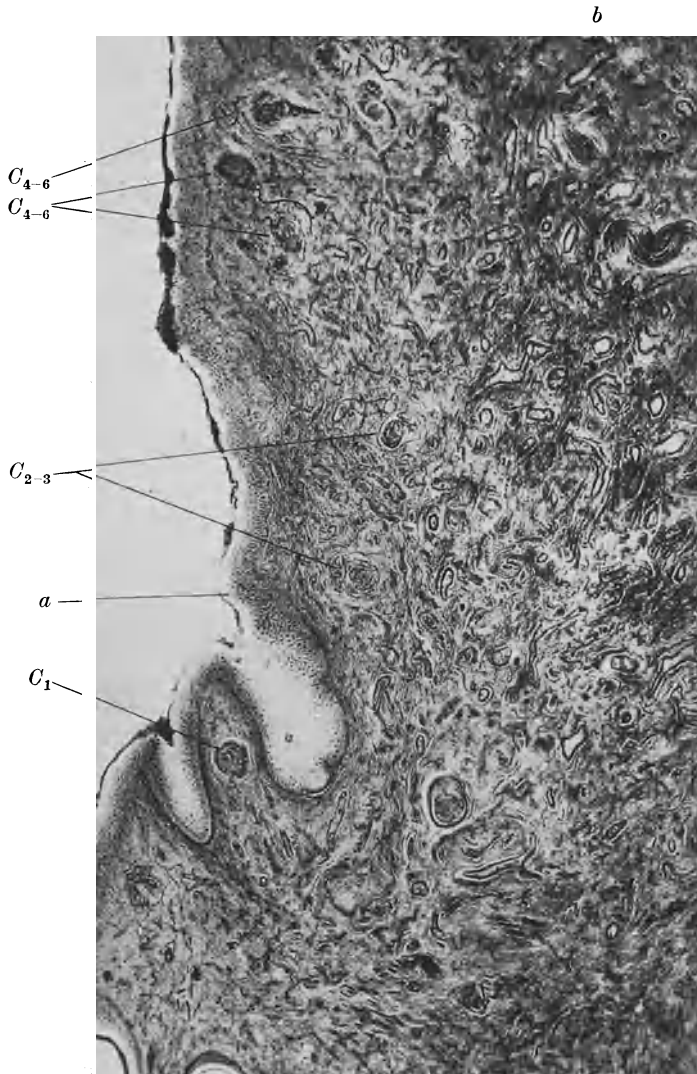


Abb. 783. Basis einer Klitoris. Übersicht über die Genitalnervenkörperchen. Silberfärbung, Kadanoff präp. P. phot. 50 ×. *a* Epithel, *b* Schwellkörper (2. Art), *c*<sub>1-6</sub> Genitalnervenkörperchen (Bilder der Körperchen bei starker Vergrößerung siehe beim Nervensystem).

**319. Schwellgewebe.** Alle eigentlichen Schwellkörper sind solche der ersten Art (S. 630 f.), also von Balken und Platten durchzogene Bluträume (Abb. 787). Die Schwellkörper der Klitoris sind gleich denen des Penis von der Albuginea überzogen, die der Corpora cavernosa bulbi von an elastischen Netzen reichen, lockeren Hüllen, denen sich außen die Fasern des Musculus bulbocavernosus zugesellen.



Abb. 785. Dasselbe Objekt und dieselbe Schmittrichtung wie Abb. 782. Ansatz der Labia minora an der Klitoris. Häm. P. phot. 6 ×. *a* Innenseite, *b* Außenseite des Labia minus, *c* Ende des Praeputium clitoridis, *d* Labium majus, *e* Corpus cav. clitoridis.

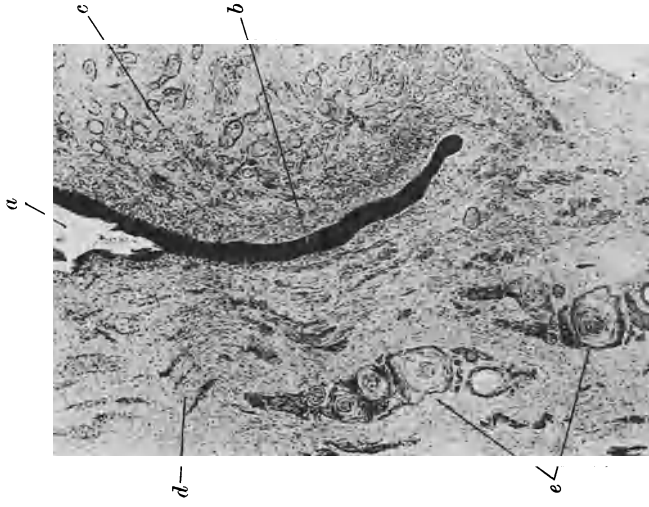


Abb. 784. 31jähr. Grund des Praeputium clitoridis. Häm. Eos. P. phot. 30 ×. *a* Grund der Präputialtasche, *b* Epithelleiste, *c* Schwellkörper (2. Art) der Klitoris, *d* Präputium, *e* Reihen von Lamellenkörperchen.

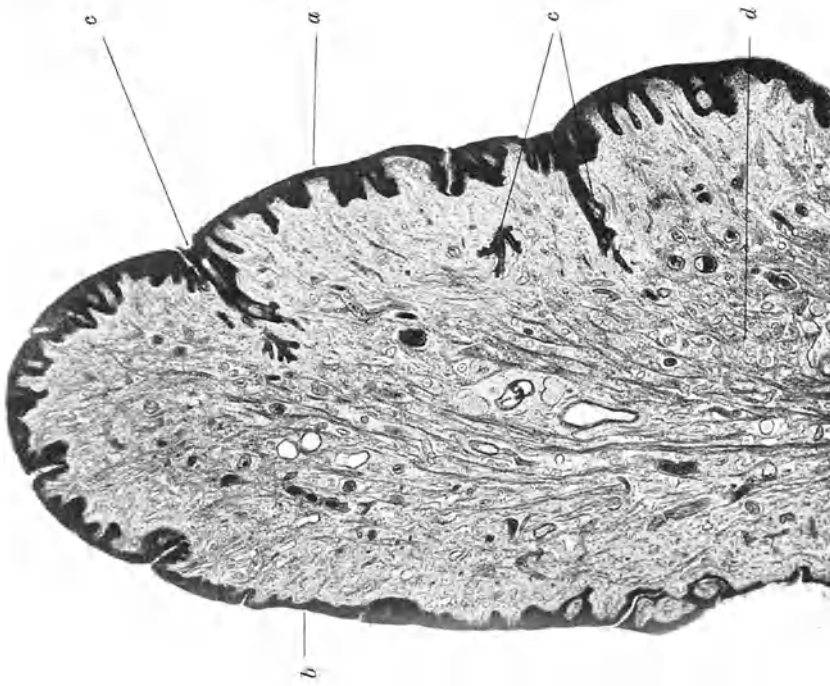


Abb. 786. Spitze des Labium minus der 31jährigen. Gallen.  
 P. phot. 21 X. *a* Außenseite, *b* Innenseite, *c* Talgdrüsen,  
*d* Mittelschicht mit elastischen Fasernetzen, Nerven und Gefäßen.

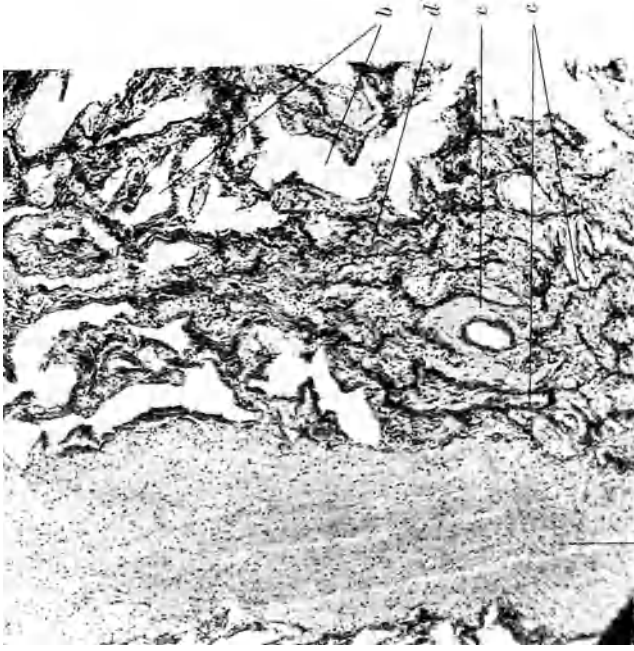


Abb. 787. Objekt wie Abb. 782. Corpus cav. clitoridis.  
 Häm. Eos. 45 X. Vgl. Abb. 746 u. 748.  
*a* Septum, *b* offene Hohlräume des Schwellkörpers,  
*c* dasselbe geschlossen, *d* Muskelbündel, *e* Arterie.

Am Objekt von der 67jährigen lagen die Bartholinischen Drüsen im Corpus cavernosum bulbi.

**320. Urethra, Orificium urethrae.** Die Wand der weiblichen Harnröhre wird von glatten, außen mehr zirkulären, innen mehr longitudinalen Muskel-

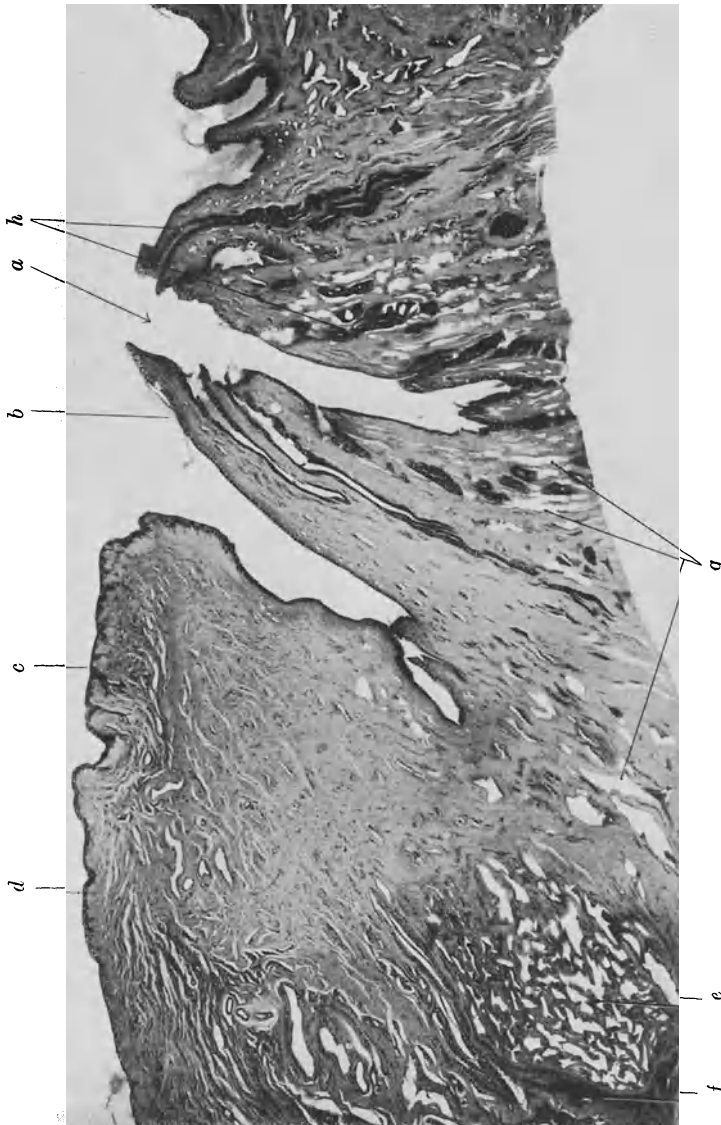


Abb. 788. Orificium urethrae externum der 67jähr. Frau. 80  $\mu$  Schnitt. Alaunkarmin. P. phot. 6  $\times$ . *a* Mündung der Urethra, *b* Papille dieser Mündung, *c* Labium minus, mit freien Talgdrüsen, *d* Labium majus, *e* Schwellkörper (Corpus cav. bulbi), *f* dessen Außenhülle mit den Fasern des Musc. bulbocavernosus, *g* Venenplexus des Orificium urethrae, *h* paraurethrale Gänge.

bündeln gebildet mit dichten elastischen Netzen. Sie ist von Plexus weiter Venen vollständig durchsetzt. Das Epithel ähnelt auf Präparaten von einer 67jährigen (nahe der Mündung) dem der Harnblase (Abb. 789). Es soll auch geschichtetes Zylinder- und Plattenepithel vorkommen. Zahlreiche Krypten machen das Bild verwickelter.



Die Mündung in die Vulva springt als Papille vor. An der Innenseite dieser Papille münden zahlreiche Gänge (Ductus paraurethrales), die zahlreiche Seiten-

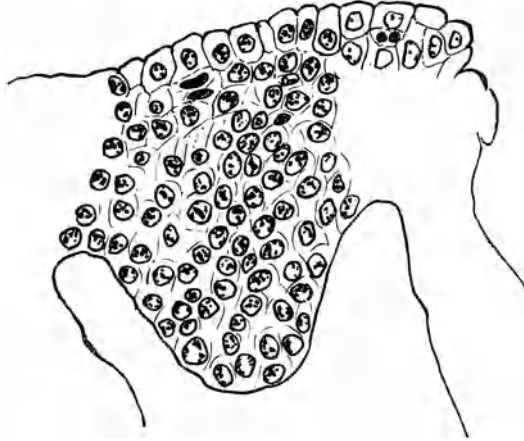


Abb. 789. Urethra der 67jähr. Frau, Epithel, Federzeichnung (P). 540×.

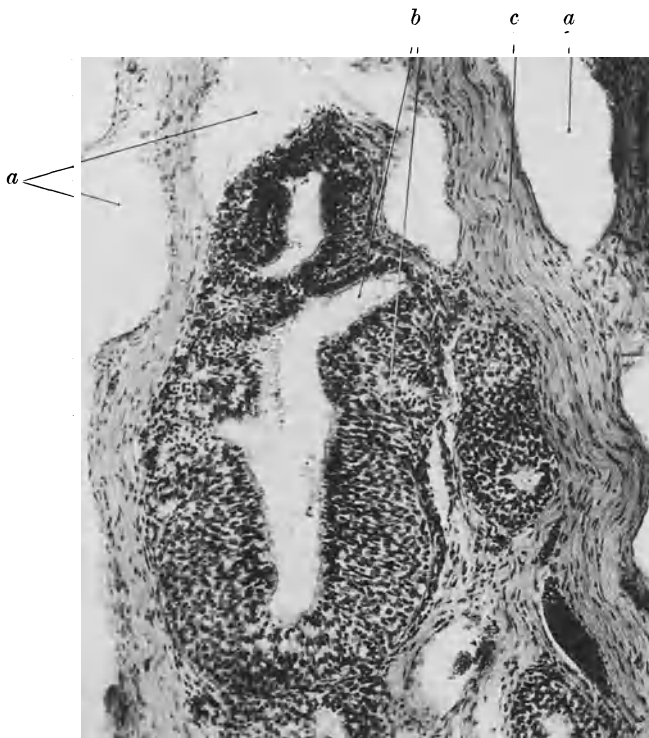


Abb. 790. Seitenkrypte eines paraurethralen Ganges der 67jähr. Frau. Häm. Eos. P. phot. 120 ×. *a* Venensinus, *b* Krypte mit geschichtetem Zylinderepithel, *c* Bindegewebssepten zwischen den Sinus.

krypten besitzen. Sie gleichen zum Teil, besonders in den Krypten, den Morgagnischen Schläuchen des Anus (vgl. Abb. 790 und 612).

Auch an der Mündungspapille bilden dichte Venenplexus einen richtigen Schwellkörper. Glatte Muskulatur habe ich darin nicht gefunden.

**321. Labia majora.** Die großen Labien sind reine Hautorgane mit Haaren, Talg- und Schweißdrüsen. Die letzteren sind von zweierlei Art, wir besprechen sie mit denen der Achselhöhle bei der Haut. Auch die Epidermis der großen Labien und des Mons veneris ist pigmentiert.

#### Literatur zu 294—321.

I. Männliche: 1. Romeis: Hoden usw. in Bethe-Bergmann, Handbuch der Physiologie, Bd. 1, S. 693. Berlin 1926; die früher genannten Handbücher insbesondere, 2. Eberth, Männliche Geschlechtsorgane, in Handbuch der Anatomie des Menschen, herausgegeben von v. Bardeleben, Bd. 7. Jena 1896 bis 1904. — 3. Stieve in v. Moellendorfs Handbuch der mikroskopischen Anatomie. VII/2. — 4. Stieve: Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. Z. mikrosk.-anat. Forschg 1, 49 (1924); 5, 464 (1926). — 5. Stieve: Samenzellenverklumpung. Z. mikrosk.-anat. Forschg 2, 598 (1925). — 6. Stieve: Über das interkinetische Ruhestadium der Präpermatiden. Anat. Anz. 52, 540 (1919/20). — 7. Stieve: Entwicklung, Bau und Bedeutung der Keimdrüsenzweischzellen. Erg. Anat. 23 (1921). — 8. Hett: Über kompensatorische Hypertrophie des Hodens. Verh. anat. Ges. 1924. — 9. Hett: Über das Keimepithel des Hodens. Z. mikrosk.-anat. Forschg 8 (1927). — 10. Kis: Histologische Untersuchung über die Erektion. Z. Anat. 61 (1921) L. — 11. Stieve: Die Harnröhrenschleimhaut des Mannes. Z. mikrosk.-anat. Forschg 19, 857 (1930) L. Chromosomenzahl: 12. Wassermann: Wachstum und Vermehrung der lebenden Masse. Handbuch der mikroskopischen Anatomie, herausgegeben von v. Moellendorff, I/2. Berlin 1929. — 13. v. Winiwarter: Arch. der Biol. 27 (1912) L. — 14. Painter: J. of exper. Zool. 37 (1923). — 15. Oguma: Arch. der Biol. 33 (1923). — 16. Karplus: Somatische Mitose beim Menschen. Z. Zellforschg 10 (1925). — 17. Evans u. Sweezy: Chromosomes in Man, Sex and somatic. Memoirs of the university of California. Vol. 9, Nr 1. 1929. University of California Press, Berkeley, California. — 18. Rauh: Ursprung der männlichen Keimzellen. Z. Anat. 76, 561 (1925).

II. Weibliche: 19. Fränkel: Keimdrüsen usw. in Bethe-Bergmanns Handbuch der Physiologie, Bd. 14,1, S. 429. 1926. L. — 20. Schröder: Handbuch der mikroskopischen Anatomie. Herausgegeben von v. Moellendorff. Bd. 7/1, S. 329. 1930. L.; ältere, die früher angeführten Hand- und Lehrbücher Nagel, weibliche Geschlechtsorgane in Handbuch der Anatomie des Menschen von v. Bardeleben, 1896—1904. Bd. 7/2, S. 1. — 21. Stieve: Regelmäßige Veränderung von Muskeln und Bindegewebe, Gebärmutter usw. Z. mikrosk.-anat. Forschg 6, 351 (1926). — 22. Stieve: Mesenchym in der menschlichen Gebärmutter. Zbl. Gynäk. 1929, 2706. — 23. Stieve: Muskel- und Bindegewebe in der Wand der menschlichen Gebärmutter. Z. mikrosk.-anat. Forschg 17, 371, sep. Leipzig: Akad. Verl.-Ges. 1929. — 24. Stieve: Schwangerschaftswachstum der menschlichen Scheide. Z. mikroskop.-anat. Forschg 3, 307 (1925). Keimzellen: 25. Rauh: Ursprung der weiblichen Keimzelle usw. Z. Anat. 78, 637 (1926). — 26. Stricht, O. van d.: Étude comparée des ovules des mammifères. Arch. der Biol. 33, 230 (1923). Placenta: 27. Grosser: Frühentwicklung, Eihautbildung und Plazentation des Menschen und der Säugetiere. Dtsch. Frauenheilk. 5. München 1927. — 28. Grosser: Halban-Seitz, Biologie und Pathologie des Weibes, Bd. 6 I, S. 1. 1925. — 29. Grosser: Keibel-Malls Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Bd. 1, S. 97. Leipzig 1910.

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg.

## Sechster Abschnitt.

**Organe der Reizbearbeitung.****Die Haut.****Oberhaut und Lederhaut.**

**322. Überblick über Bau und Leistung.** Auch die äußere Oberfläche (S. 64) des Körpers wird durch eine Verbindung aus Epithel und Bindegewebe bekleidet, eine biologische Einheit aus zweierlei Material von verschiedener entwicklungs-geschichtlicher Herkunft, die Haut. Die Oberhaut (Epidermis) ist ein verhorntes geschichtetes Plattenepithel; die Lederhaut (Korium, Kutis) ein Bindegewebs-system, das mit Fortsätzen, Papillen, in das Epithel hineinragt (Corpus papillare). Zwischen der Haut und den Außenschichten des Bewegungsapparates (Faszien, Periost) liegt eine Verbindungs- und Trennungsschicht, die Unterhaut (Subkutis), die die Verschieblichkeit der Haut auf dem Bewegungsapparat ermöglicht, nirgends ganz fehlt und nur an ganz wenig Stellen schwach oder in besonderer Weise entwickelt ist (Abb. 791).

Die Leistungen der Haut sind mannigfaltig. Man kann sie gliedern in A Leistungen nach außen: 1. Schutz gegen mechanische, chemische und thermische Einwirkungen, 2. Aufnahme von Reizen (Sinnesorgane), 3. Regelung des Wärme- und Wasserhaushaltes; B Leistungen nach innen: 4. für Stoffwechsel und innere Sekretion, 5. als Abwehrorgan (Antikörperbildung, Immunität).

Die Leistungen nach außen bestimmen den Bau und sind aus ihm ableitbar und verständlich, die Leistungen nach innen sind weniger bekannt, teilweise umstritten und im Bau vielleicht nur durch die reiche Gefäßentwicklung und den Bau des Corpus papillare angedeutet. Die Unterhaut dient als Stapelplatz für einen großen Teil des Speicherfettes und bestimmt vor allem dadurch auch die äußere Körperform. Deren Grundlage gibt der Bewegungsapparat, die Haut mit der Unterhaut legt sich auf diesen darauf und bedingt, wie dieser in Erscheinung tritt. Bewegungsapparat und Haut machen das Bild des menschlichen Körpers.

**323. Epidermis.** Für die Epidermis gilt zunächst das S. 136 über das geschichtete Plattenepithel, insbesondere über seine stark verhornte und harte Form Gesagte. Deren Kennzeichen ist, daß eine von der lebenden Bildungszellschicht scharf unterschiedene tote Hornmembran gebildet wird, die ganz ähnlich auf der lebenden Schicht liegt wie die Kutikulae auf den Hautepithelien anderer Tierklassen (Insekten, Krebse, Würmer).

Bei Amphibien und Reptilien wird die Hornschicht im ganzen erneuert (Häutung), gerade wie der Krebs oder die Insektenlarve sich häuten und von Zeit zu Zeit aus der zu eng gewordenen Chitinkutikula herausschlüpfen. Beim Menschen und bei den Säugetieren werden fortlaufend und ständig kleine Schüppchen abgestoßen. Das Horn ist also ein geformtes Sekret, d. h. es entsteht als Produkt einer Synthese, als besonderer chemischer Körper in besonderer Struktur und Erscheinungsform. Die Hornbildung gleicht dem Sekretionsvorgang holokriner, die der Kutikulae (Chitin usw.) dem merokriner Drüsen.

Die Epidermis zeigt auf dem senkrechten Schnitt (Abb. 792) scharf gegeneinander abgesetzte Schichten. Die beiden Hauptschichten sind die Hornschicht (Stratum corneum) und die Keimschicht (Stratum germinativum s. Malpighi s. mucosum); die Umwandlungsschicht ist ausgezeichnet durch stark färbbare Körnchen (Stratum granulosum, Körnerschicht). An dicker Epidermis (Hohlhand, Fußsohle) fällt diese Schichtung sehr deutlich in die Augen. Auch an dünner Epidermis (Gesicht, Rumpf) fehlt die Körnerschicht nicht (Abb. 793).

**324. Die Keimschicht.** Über den Bau der Keimschicht ist S. 136 bereits das Nötige mitgeteilt. Die, die tiefste Schicht bildenden Zylinderzellen (*Stratum cylindricum*) sind nicht scharf von den darüber liegenden kubischen oder Stachelzellen abgesetzt. Die Zylinderzellen sind nach der geltenden Annahme allein die eigentlichen Keimzellen. Sie allein teilen sich; die überzähligen rücken in die Stachelschicht ein und teilen sich dort nicht mehr. Wie sich die Auswahl zwischen dauerndem, sich weiter teilendem Bestand, und aufrückenden Zellen

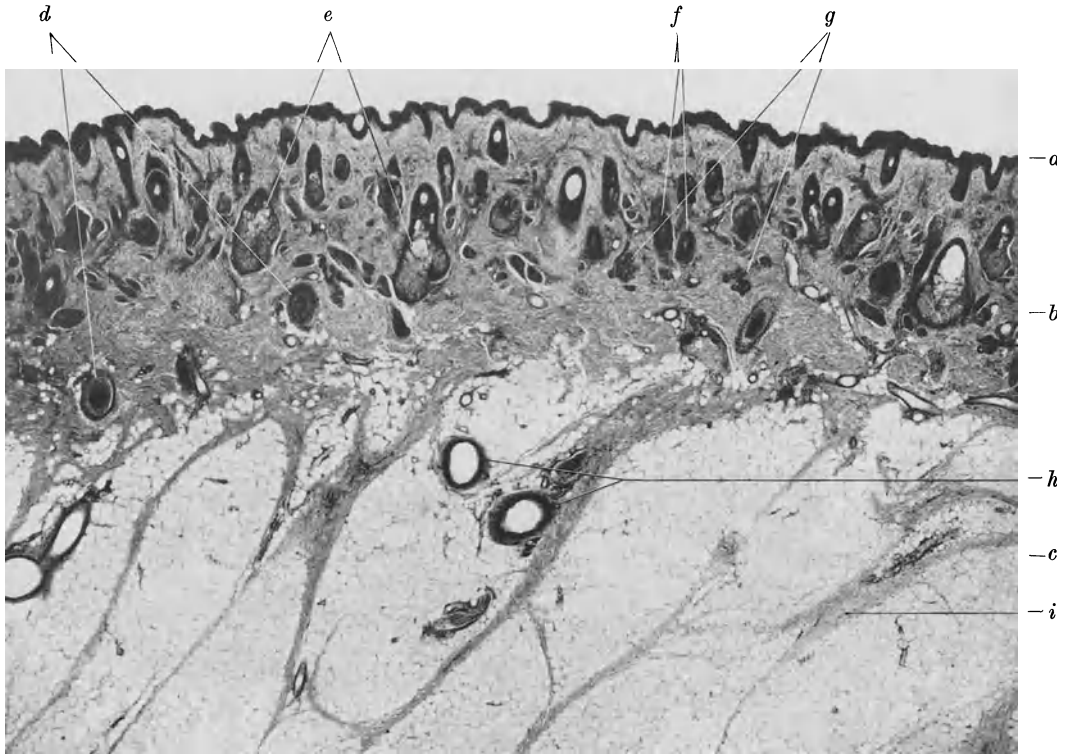


Abb. 791. Übersicht über die Haut. Wange über dem *M. masseter* (S). Häm. Chromotrop. P. phot. 250  $\times$ .  
*a* Epidermis, *b* Kutis, *c* Subkutis, *d* große Haare, *e* Talgdrüsen, *f* kleine Haare, *g* Schweißdrüsen,  
*h* Arterien, *i* Septum der Kutis.

vollzieht, ist unbekannt. Mitosen werden allerdings sehr spärlich gefunden. Man hat deshalb vielfach amitotische Teilungen vermutet. Diese lassen sich allerdings nur schwer nachweisen. Bei lebhafteren Bildungsvorgängen werden Mitosen in entsprechenden Schichten nicht vermißt (Haarersatz). Die Frage muß also als einstweilen ungelöst bezeichnet werden.

Ein Blick auf die Abb. 792 zeigt, daß auf eine Flächeneinheit der Hornoberfläche oder auf eine Raumeinheit des ganzen *Stratum germinativum* wegen der durch die Papillen bewirkten Vergrößerung der Basalfläche eine verhältnismäßig große Zahl von Zylinderzellen der Basis kommt. Das flächenförmig ausgebreitete *Stratum granulosum*, das die Hornschichtzellen liefert, wird erzeugt aus inhaltsreichen Keimschichtkörpern, die durch das *Corpus papillare* gegliedert werden, so daß, von der Kutisseite gesehen, der Anblick einer Berg- und Tallandschaft entsteht, mit Bergkämmen und auch kegelförmigen Hervorragungen. Legt man der Einfachheit halber einen Kegel der Betrachtung zugrunde, so sieht man, daß die gegen die Kutis grenzende Oberfläche sehr viel größer ist, als die von den granulierten Zellen bedeckte Basis. Hinzu kommt, daß die Basalzellen zylindrische schmale Prismen sind, deren viele auf die Flächeneinheit gehen, die granulierten Zellen

Platten, deren jede eine viel größere Fläche bedeckt. Dabei schöpft der Ersatz der granulierten Schicht zunächst gar nicht aus der Basalschicht, sondern aus dem, im Verhältnis

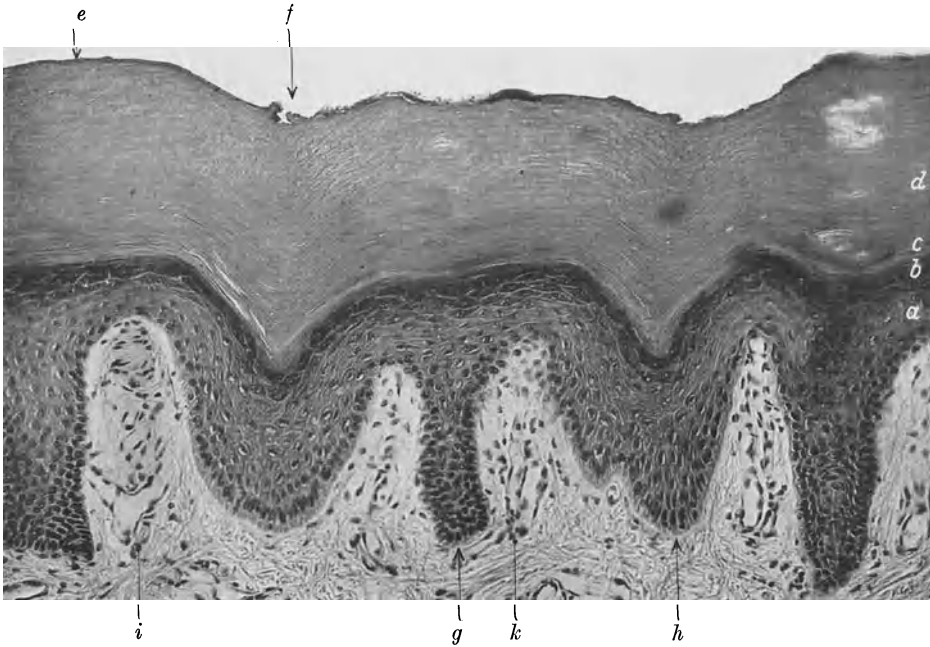


Abb. 792. Epidermis der Handfläche, 6jähr. Kind. Gallein. P. phot. 150 $\times$ .  
*a* Stratum germinativum, *b* Stratum granulosum, *c* Stratum lucidum, *d* Stratum corneum,  
*e* Leiste, *f* Furche der Oberfläche, *g* Drüsenkamm, *h* Haftkamm der Unterfläche, *i* Papille  
mit Tastkörperchen. *k* Papille mit Gefäßen.

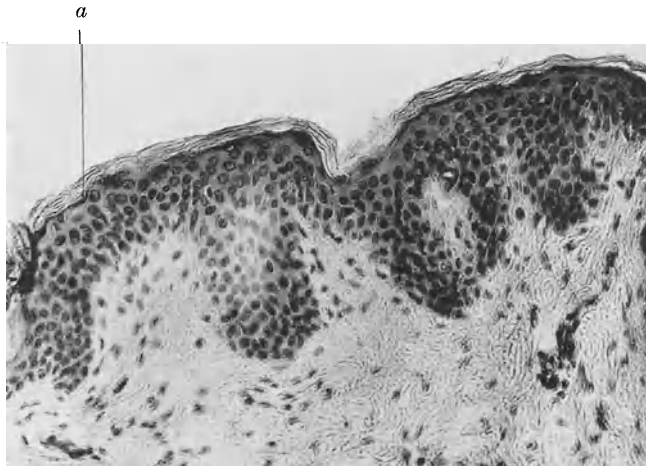


Abb. 793. Dünne Epidermis von der Haut des Brustwarzenhofes (männl. V.). Häm.-Eos.  
Wetzel präp. P. phot. 190 $\times$ . Man beachte die niedrigen Papillen, die dünne Hornschicht.  
*a* Stratum granulosum.

zu der zu ersetzenden granulierten Schicht, sehr großen Vorrat der Stachelzellen, die sich noch dazu bei ihrem Eintritt in die granulierten Schicht ausbreiten und abflachen.

Folgende Zahlen lassen sich errechnen. Im Schnitt waren an einer Stelle sichtbar an der Oberfläche der granulierten Schicht 5 Zellen, in der entsprechenden Basalschicht

35 Zellen, in der Stachelschicht etwa 100 Zellen. Das ergibt nach der Guldinschen Regel berechnet für die Oberflächen des als Umdrehungskörper berechneten kegelförmigen Gebildes: Basalschicht etwa 700 Zellen, granuliert oberfläche 60 Zellen. Inhalt der Stachelschicht etwa 600 Zellen. Man erkennt bei diesen Überlegungen, daß die Aufteilung des Stratum germinativum durch das Corpus papillare sowie die Dicke der Stachelzellschicht auch für den Zellersatz ihre besondere Bedeutung hat. Die letztere wirkt als Behälter, aus dem die Hornbildung auch bei vermehrten Ansprüchen schöpfen kann, ohne zu große Anforderung an die sofortige Neubildung vieler Zellen zu stellen. Da Mitosen nicht fehlen,

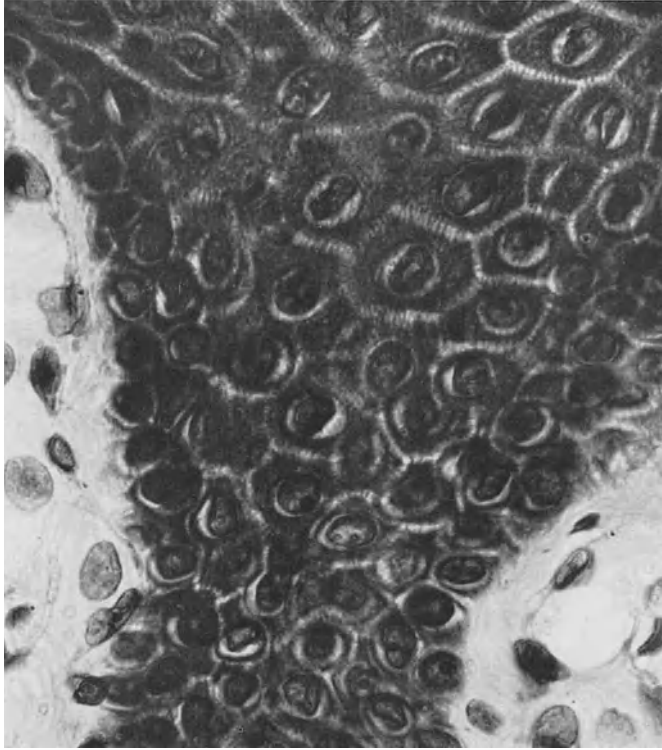


Abb. 794. Epidermis der Handfläche. 6jähr. Kind. Toluidinblau. P. phot. 720 $\times$ .  
Stachelzellschicht.

bei Regenerationen, Verletzungen usw. vermehrt angetroffen werden, so liegt kein Grund vor, vorerst andere Vermehrungsweisen anzunehmen.

Die Stachelzellschicht (Abb. 137 u. 794) ergänzt sich aus der Basalschicht durch aufrückende Zellen. Sie haben sehr mannigfache, polyedrische, meist schon in der Richtung von außen nach innen abgeplattete Formen. Die Brücken und Lücken sind S. 140 erwähnt. Das zwischenzellige Lückennetz mündet, jedenfalls an zahlreichen Stellen, zwischen den Zellen der Basalschicht in die Grundsubstanz (Sens. str., S. 172) des Bindegewebes aus. An vielen Stellen bemerkt man Erweiterungen in Form geschlängelter Kanäle, die ebenfalls in die Basalschicht reichen können. Sie werden für Kriechspuren von Leukozyten gehalten. Jedenfalls findet man in ihnen und in ihren Erweiterungen häufig Zellen. Zuweilen kann man Lipotide in diesen weithin verzweigten Zellen als grobe Schollen, finden. Ob es sich dabei um Wanderzellen handelt, und um welche Formen derselben, ist sehr zweifelhaft.

Mit verschiedenen Reaktionen, vor allem mit kolloidalen Metallfällungen (Silber, Gold) lassen sich verzweigte Gebilde in der Basalschicht und in der Stachelschicht darstellen, die meist als besondere Zellen (Langhans-Zellen) aufgefaßt werden. An, nach den üblichen Einbettungs- und Färbemethoden hergestellten Präparaten ist von diesen Zellen nichts zu sehen. Wo dann die Kerne dieser Zellen geblieben sind, bleibt dunkel. Wahrscheinlich sind sie dieselben, wie die oben genannten angeblichen Wanderzellkerne. Nach Angabe anderer handelt es sich überhaupt nicht um Zellen, sondern um Niederschläge in Lückensystemen. Da ein Ding ohne Kern und Protoplasma keine Zelle ist, so müßte man allerdings, falls es sich um Zellen handelt, verlangen, daß sie sich auch mit unspezifischen Methoden auffinden lassen.

### 325. Hornschicht und Verhornung.

Die Zellen der Keimschicht, insbesondere die der Stachelschicht wandeln sich im Stratum granulosum in Horn um. Es handelt sich um eine Schicht flacher Zellen mit zahlreichen Körnchen darin, die sich in Essigsäure lösen, mit Farblacken (z. B. Aluminium-, Eisenlacken von Hämatoxylin und Gallein) und mit sauren Farben (Eosin, Orange), nicht mit basischen Farben intensiv färben. An dicker Epidermis sind mehrere Schichten vorhanden; auch an dünner Epidermis (Kopf, Gesicht, Brust, Extremitäten) habe ich sie nirgends vermißt, doch ist dann nur eine Zellschicht vorhanden. Die Grenze gegen die Stachelschicht ist nicht scharf, die Zellen flachen sich allmählich ab und reichern sich an Körnchen an. In dieser Schicht sterben die Zellen ab, der Kern geht unter Verklumpung, Verdichtung und Zerfall (Pyknose, Karyorhexis) zugrunde, ohne in ihr jedoch ganz zu verschwinden. Die Körnchen werden als „Keratohyalin“ bezeichnet.

Die ganze, nach außen von der granulierten Schicht liegende Masse ist „Horn“, die Hornschicht (Stratum corneum). Die tiefste und die oberflächlichste Lage zeichnen sich durch starke Lichtbrechung, starke Doppelbrechung und Färbbarkeit mit sauren Farbstoffen aus, die tiefe wird als Stratum lucidum, Glanzschicht, von der Hornschicht unterschieden, die obere wollen wir „Oberhäutchen“ nennen (Abb. 795).

Das Horn besteht aus Schüppchen, die in Wirklichkeit hohle zusammengepreßte Blasen sind, die Wand ist das Horn. Durch Alkalien kann man die Schüppchen zum Aufquellen bringen; dann werden im inneren Hohlraum allerlei



Abb. 795. Fingerkuppe (Sch). Mallory-Färbung ohne Vorfärbung. Freytag gez. 50 $\times$ . a Stratum germinativum, b Stratum granulosum, c Stratum lucidum, d Stratum corneum, e Oberhäutchen, f Ausführungsgang einer Schweißdrüse.



Stränge und Gerinsel sichtbar. Die letzteren sind die Reste des Zelleibes und des Kernes.

An dicker Epidermis ist auch die Glanzschicht dick, an ihrer Basis findet sich häufig eine körnchenfreie blasige Zellige mit einem Kernrest (Abb. 833).

Die Unterschiede der Teile der Hornschicht beruhen wohl nur auf verschiedener Dichte, so daß die zwischen den beiden Glanzschichten liegende Schicht als lockerer Teil der Hornschicht zu bezeichnen wäre. Jedenfalls ist das Horn in der Glanzschicht fertig gebildet. Es entsteht in der Körnchenschicht als Produkt des

Protoplasmas, das dabei zugrunde geht. Das Keratohyalin hat unmittelbar mit dem Horn nichts zu tun, sondern stellt eine Art Abfallprodukt dar. „Das Gesamtergebnis der bisherigen Untersuchungen über den Verhornungsprozeß läßt sich also wohl dahin zusammenfassen, daß sich Horn (Keratin) in den betreffenden Bildungszellen stets in Form von Fibrillen als typisch geformtes Sekret differenziert, während das übrig bleibende Plasma unter Bildung von Keratohyalin degeneriert“ (Biedermann 1926).

Man findet die Glanzschicht überall, sowohl die tiefe über der Körnerschicht, wie die oberflächliche. Auch an dünner Epidermis, wie im Gesicht, am Kopf und an der Vorderfläche des Unterschenkels, am Fußrücken, habe ich sie gefunden. Voraussetzung ist, daß beim Schneiden und Einschließen der Präparate nichts von der Hornschicht verloren geht, was besonders bei eingebetteten Objekten sehr leicht der Fall ist. Vorsichtig behandelte lose Gefrierschnitte sind hier vorteilhafter. Man kann an geeigneten Stellen mit Färbungen immer die Körnerschicht, die tiefe Glanzschicht, die dunkle oder lockere und die oberflächliche Glanzschicht des Hornes nachweisen. Besonders im Polarisationsmikroskop treten die Schichten gut hervor. Von besonderer Bedeutung ist das Auf-

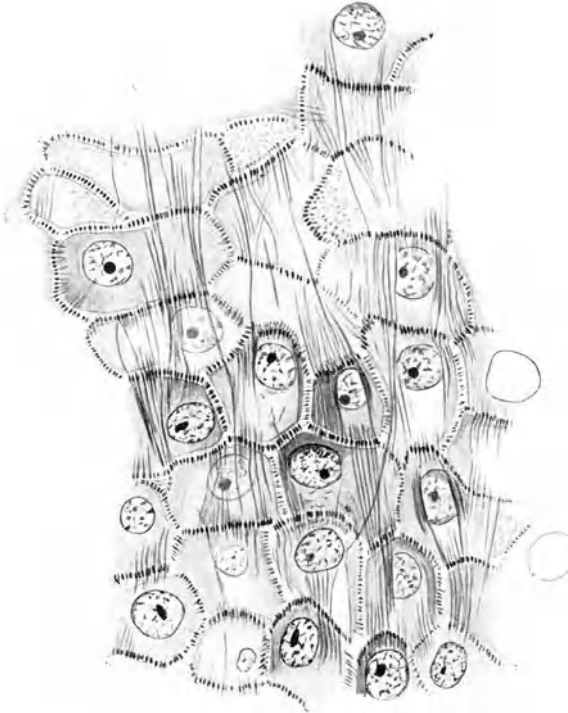


Abb. 796. Epithelfaserung. Aus Biedermann: Erg. d. Biol., Bd. I (1926). (Nach Heidenhain.)

treten oder die Anreicherung von Fetten, Lipoiden, in der Glanz- und Hornschicht. Da die Zellen dabei auf einen Bruchteil ihres früheren Raumgehaltes heruntergehen, — sie verlieren sehr viel Wasser, — so kann es sich um eine reine Anreicherung der an und für sich in jeder Zelle vorhandenen ätherlöslichen Substanzen handeln, die nicht mitschwinden wie das Wasser und die Proteine. (Horn ist ein Albuminoid). Dieser Fettgehalt ist wichtig für die Benetzbarkeit. Normalerweise ist die Epidermis nicht benetzbar und hinterläßt Fettflecke. Dies rührt hauptsächlich von dem Sekret der Talgdrüsen her. Diese fehlen aber gerade an Hohlhand und Fußsohle. Nun könnte z. B. die Hohlhand sekundär durch Berühren anderer Hautstellen, besonders des sehr talgreichen Gesichtes eingefettet werden, gerade wie die Vögel ihr Federkleid von der Bürzeldrüse aus mit dem Schnabel einfetten und die Katzen ihr Haarkleid mit der Zunge und den Pfoten nicht nur putzen, sondern einspeicheln. Durch die eigene Fettproduktion oder Anreicherung der Fette ist aber auch für eine Fettdurchtränkung von innen her gesorgt.

Die Protoplasmafaser (Tonofibrillen) (Abb. 796) sind schon S. 140 erwähnt worden. Die ganze Epidermis wird von einem System doppelbrechender, von Zelle zu Zelle und durch diese hindurch verlaufender Fibrillen durchzogen. Sie durchsetzen die basalen Zylinderzellen in der Längsrichtung und stehen senkrecht auf deren Unterfläche, bis in die Epithelfüßchen hineinreichend

(s. auch S. 690). Im Stratum granulosum biegen sie um und verlaufen schließlich tangential zur Oberfläche (Abb. 797a).

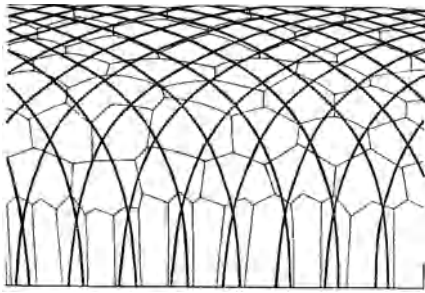
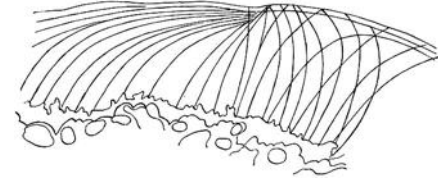
*a**b*

Abb. 797. *a* Verlauf der Epithelfaserung in der Epidermis (nach Heidenhain). *b* Verlauf der kollagenen Fibrillen im Gelenkknorpel. (Nach Benninghoff.)

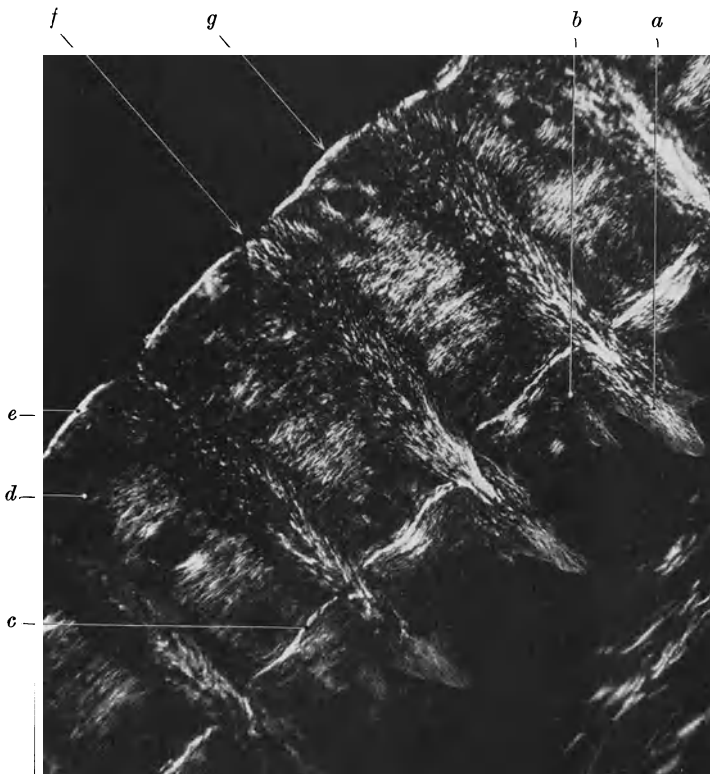


Abb. 798. Epidermis (Schm). Polarisiertes Licht, Nikolachsen parallel den Seiten der Abbildung. P. phot. 60 $\times$ . *a* Haftkamm, *b* Drüsenkamm, *c* Stratum lucidum, *d* Stratum corneum, *e* Oberhäutchen, *f* Furche, *g* Leiste.

im Gelenkknorpel überein, der in derselben Weise belastet wird (Abb. 797b). Das Polarisationsmikroskop gibt den besten Überblick über deren Verlauf (Abb. 798—800). Die Fibrillen sind positiv einachsig doppelbrechend.

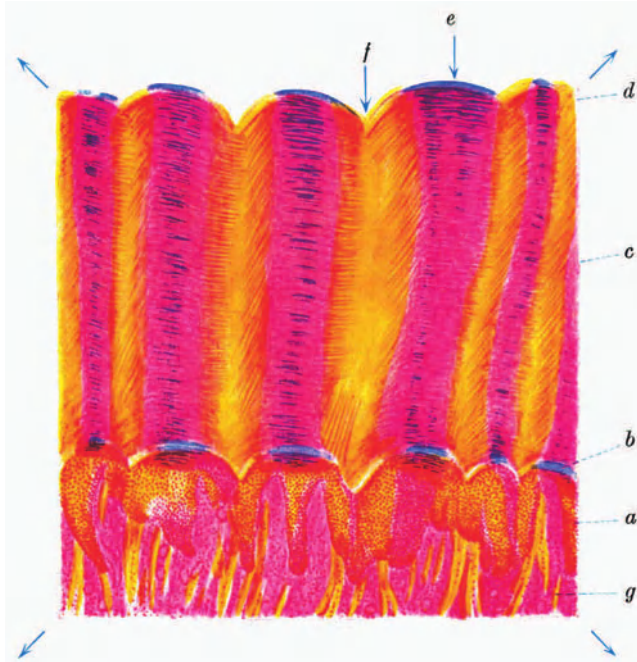


Abb. 799. Epidermis. Fingerkuppe (S), senkrechter Schnitt, Polarisiertes Licht, Gyps Rot I. Freytag gez. 50 $\times$ . Nicolachsen diagonal entsprechend den unbezeichneten Pfeilen, Gypsachse von links unten nach rechts oben. *a* Stratum germinativum, *b* Stratum lucidum, *c* Stratum corneum, *d* Oberhäutchen, *e* Leiste, *f* Furche, *g* Bindegewebsbündel der Kutis.

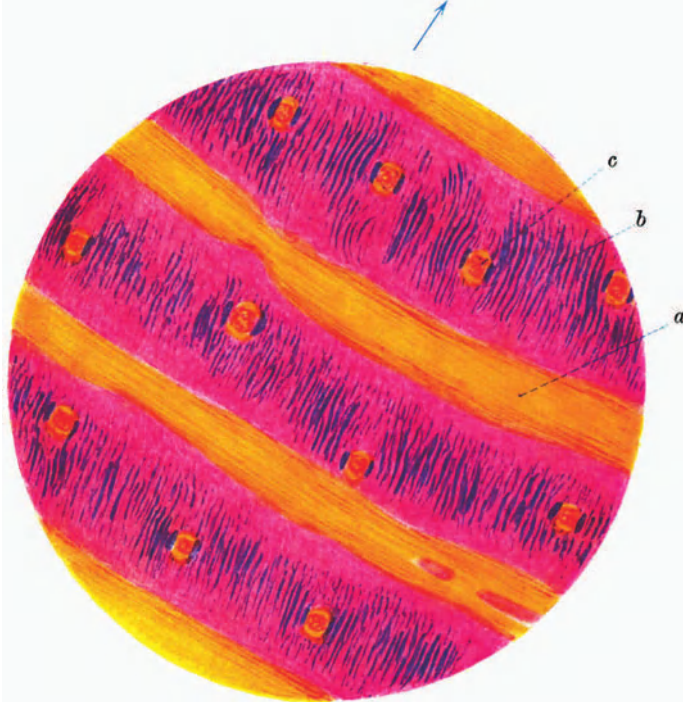


Abb. 800. Epidermis der Fingerkuppe im Flachschnitt (S). Polarisiertes Licht, Gyps Rot I. Freytag gez. 70 $\times$ . Achse des Gyps durch den Pfeil bezeichnet. *a* Stratum lucidum der Furche, *b* Stratum corneum, *c* Schweißdrüsengang.

Woraus die Faserung im Stratum germinativum besteht, ist zweifelhaft. In der Hornschicht, also vom Stratum lucidum an, ist es sicher die Hornsubstanz selbst (Keratin), die in Form von Fibrillen oder wenigstens in einer fibrillierten Ultrastruktur von der Zelle aufgebaut wird. Ob auch die Epithelfaserung der tiefen Schichten Keratin ist, bleibt unsicher; ganz von der Hand zu weisen ist die Vermutung wohl nicht, da sie ihrer Menge nach nur einen geringen Bestandteil der Zellmasse einnimmt, also eine erste Andeutung



Abb. 801. Längsschnitt durch die Haut des Fingerrückens (S). Gallein. P. phot. 50 $\times$ .  
*a* Stratum corneum der Epidermis, *b* Papillen und Kämmen des Corpus papillare; *c* Stratum subpapillare der Kutis, *d* Stratum compactum, *e* Gefäßdrüsenschicht, *f* Tela subcutanea,  
 \* Grenzhäutchen an der Grenze von *e* und *f*.

der Struktur der weiter oberflächlich gebildeten Hornmassen darstellt. Mit Kollagen haben diese Fibrillen sicher nichts zu tun. Die Stärke der Polarisationserscheinung (Farbe) gibt ein Bild der Dichtigkeit der Fibrillierung.

Die Leisten und Furchen (s. weiter unten) bedingen auch die Struktur der Hornmasse. Die Furchen zeigen dichtere Hornmassen mit steil gestellten optischen Achsen (Fibrillen), während sie entsprechend den Leisten bogenförmig flach verlaufen. Um die Ausführungsgänge der Schweißdrüsen liegen konzentrische Hornlagen („negative Kreuze“, s. auch S. 707) (Abb. 799 u. 800).

**326. Lederhaut und Unterhaut.** Der bindegewebige Teil der Haut, die Lederhaut, reicht mit Fortsätzen, Papillen, in das Epithel hinein, dessen Unterfläche dadurch nach Art einer Berg- und Tallandschaft gegliedert wird. Wir nennen — zum Unterschied von den Leisten der Oberfläche — diese Epithelvorsprünge Kämme. Papillen des Bindegewebes und diese Kämme des Epithels bilden eine konstruktive Einheit und man wendet den Namen „Corpus papillare“ am besten auf dieses einheitliche Gefüge an, zumal auch die Befestigung des Epithels am Korium mit dieser Anordnung der Teile zusammenhängt. Wir behandeln das Corpus papillare besonders.

Durch Verlauf und Stärke der mechanischen Bauteile, der kollagenen Fasern und elastischen Netze, und die Lage der Gefäße und Schweißdrüsen läßt sich die Lederhaut in Schichten gliedern (Abb. 801).



Abb. 802. Dasselbe wie Abb. 801. Gallein, polarisiertes Licht. Achsen der Nikols parallel den Seiten. P. phot. 120 $\times$ . *a* Epithel und Corpus papillare, *b* Stratum subpapillare, feine Bündel, *c* Stratum compactum, grobe Bündel.

Die erste — äußerste — zusammenhängende Bindegewebsschicht, von der die Papillen ausgehen, nennen wir Stratum subpapillare. In ihr liegen zahlreiche kleinere Gefäße. Unter dieser Schicht liegt die mechanische Hauptschicht (Leder!), das Stratum compactum, mit wenigen, meist schräg oder senkrecht verlaufenden, Gefäßen; unter dieser eine breite Zone, in der das derbe Gewebe durch große Gefäße, Schweißdrüsenknäule, häufig auch Fettläppchen auseinandergedrängt wird, die Gefäß-Drüsenschicht (Stratum glandulo-vasculare). Eine Schicht zarter, aber dichter Fasern unter der eben genannten ist nur zuweilen erkennbar, sie hängt dann mit der Unterhaut (dem Stratum subcutaneum) zusammen, in der große Fettläppchen von Septen und Balken durchzogen werden, mit großen auf- und absteigenden Gefäßen.

Die mechanischen Elemente sind kollagene und elastische Fasern, deren Verlauf außer im Stratum subpapillare soweit übereinstimmt, als jedes Bündel von kollagenen Fasern von gleichlaufenden und entsprechend derberen oder feineren elastischen Netzen begleitet ist (Abb. 802—805).

Der Faserverlauf der Lederhaut wird meist nach der Langerschen Spaltmethode festgestellt: Ein runder spitzer Dorn wird in die Haut eingestochen und diese platzt dann in einem Spalt auf, dessen Verlauf für jede Hautstelle bezeichnend ist, der angeblich die Resultante des Faserverlaufes ist und die durchschnittliche Faserrichtung angibt. Mir ist es nicht gelungen, bei allerdings nicht sehr ausgedehnten Untersuchungen von Längs-, Quer- und Flachschnitten durch die Haut eine Übereinstimmung der in der Literatur angegebenen Spaltlinien mit Faserverläufen zu erkennen, oder das Bild der ersteren ohne weiteres im Bild der mehr oder minder spitzwinkelig durcheinanderlaufenden Fasern wieder zu finden. Welche der genannten Schichten mit ihrer Fasernordnung für die Spaltrichtung wirksam wird, ist nicht ganz klar. Es scheint, als ob die groben Bündel der Gefäßdrüsenschicht (Abb. 806) dabei die Hauptsache sind.

Das Verhalten der elastischen Netze ist im einzelnen nicht ohne weiteres verständlich aus dem Bedürfnis der Hautkonstruktion nach einem Federapparat, der die Maschen des kollagenen Gefüges und aller weiterer Bestandteile nach der Formänderung wieder in eine Normalstellung dieser Teile zurückführt. Dies letztere ist offenbar die Funktion des elastischen Hautapparates, aber die Anordnung der Netzmaschen ist nicht ohne weiteres daraus abzuleiten. Wenn man in ein verschiebliches Maschensystem ein federndes dehnbares Netz mit der genannten Aufgabe hinein zu konstruieren versucht, so kommt man zu dehnbaren Fasern, die den verschieblichen Fasern jedenfalls nicht parallel laufen. Derartiges gibt es schichtenweise in der Haut genug, aber die immer wiederkehrende Anordnung ist doch die kollagener Fasern mit parallelen elastischen Hüll- und Begleitnetzen. Nun hängen die elastischen Netze allseitig, besonders auch an den Kreuzungstellen der kollagenen Fasern zusammen und es wird in der Tat ein Raumnetz gebildet, das, im ganzen deformiert, auch im ganzen in bestimmter Richtung federt. Der einzelne Teil ist dann wahrscheinlich nur als Faktor im ganzen von Bedeutung und gerade wie beim Knochen mit seinen Röhren und Spiralfasern kommt es nur auf die Resultante an, und der Verlauf der Einzelbauteile, von einer gewissen Größenordnung an abwärts, ist durch die Baugeschichte, die Gesetze und Möglichkeiten seiner Entstehung, nicht durch die Funktion bestimmt. Es kommt also für die funktionelle Anordnung der Fasern darauf an, sie als Ganzes zu analysieren.

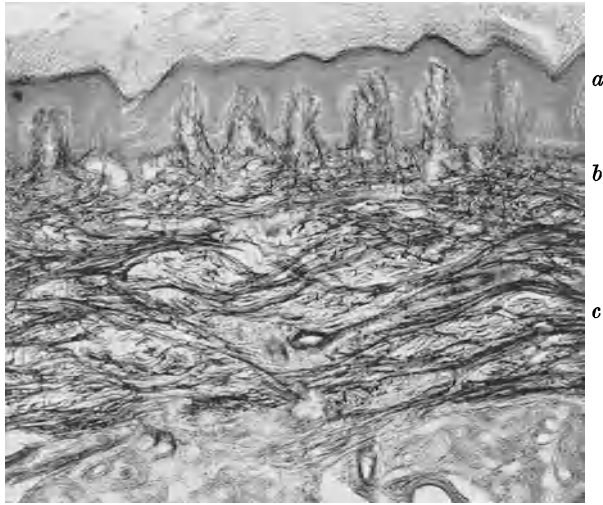


Abb. 803. Querschnitt durch den Fingerrücken (S). Elastikafärbung mit Orzein. P. phot. 50×. *a* Corpus papillare, *b* Stratum subpapillare, *c* Stratum compactum.

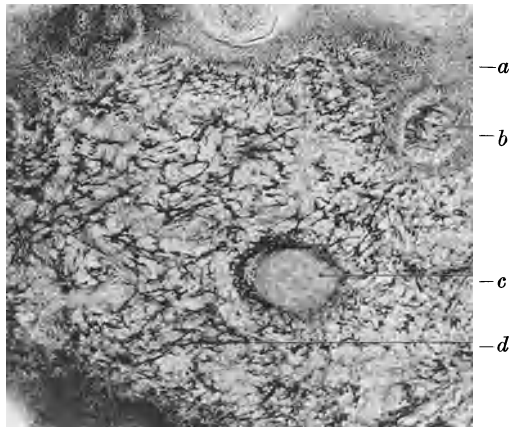


Abb. 804. Haut von der Seite der Ferse (S). Flachschnitt. Elastikafärbung mit Orzein. P. phot. 70×. Stratum subpapillare. *a* Epidermis, *b* Papille quer getroffen, *c* Schweißdrüsengang, *d* elastisches Netz, zarte Maschen.



Wir haben ein Raumnetz von kollagenen Fibrillenbündeln und elastischen Netzen vor uns, das in seinen Grundeigenschaften durch die physikalisch-chemische Natur des Materials und dessen Entstehung, sowie seine Bildungsgeschichte aus zelligen Blastemen bedingt ist, das aber in Übereinstimmung mit den mechanischen Beanspruchungen und konstruktiven Erfordernissen des Ortes variiert wird. Nicht die einzelne Fibrille und Netzmasche ist konstruktives Element, sondern das Material im ganzen, „wobei die Anpassungsfähigkeit des lebenden Gewebes als Ganzes das Entscheidende ist“ (Heringa 1931).

Die folgenden Beobachtungen über den Verlauf der mechanischen Elemente, der kollagenen Fasern und elastischen Netze in der Haut, beziehen sich auf in situ, durch Injektion

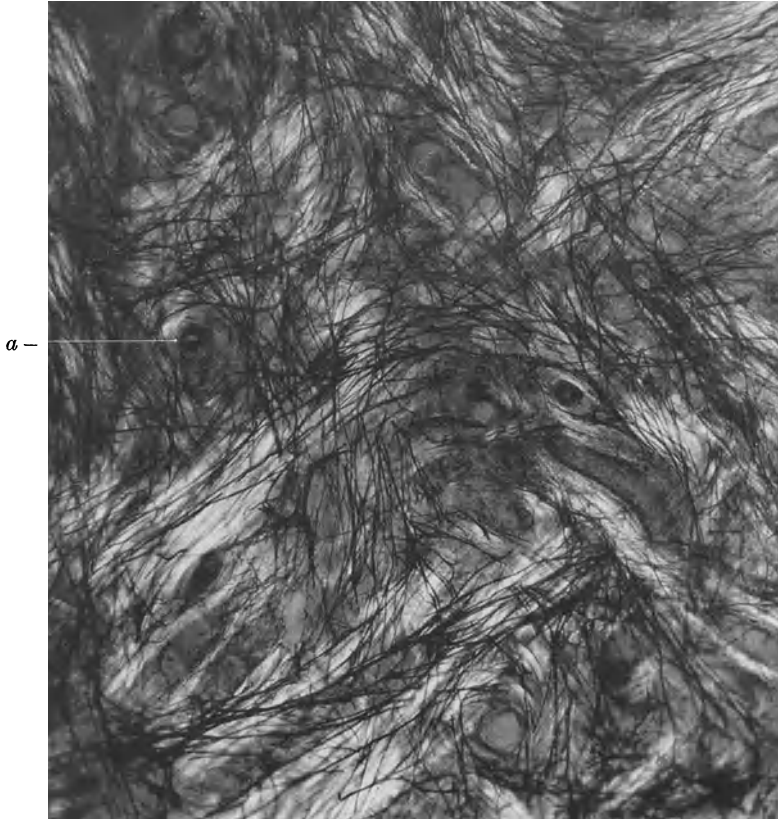


Abb. 805. Haut vom Fingerrücken (S). Flachschnitt, Orzein, polarisiertes Licht, halbe Kreuzung der Nikols. P. phot. 70 $\times$ . Kollagene Fasern hell; elastische dunkel.  
a Schweißdrüsengang.

fixierte, nach völliger Härtung herausgeschnittene und mit einer Zelloidin-Gefriermethode, d. h. unter größter erreichbarer Schonung der Faseranordnung in Schnitte zerlegte Hautstücke (Abb. 804, 805, 806).

Im Stratum subpapillare sind die Fasern zart und nach allen drei Raumrichtungen annähernd rechtwinklig durchflochten. Die Mehrzahl der Fasern verläuft in schiefen Winkeln zur Oberfläche, so daß man den Ausdruck: schräg stehende Faseramaschen, anwenden kann. Die Elastika bildet zartfädige, annähernd quadratische Maschen, eine Beziehung der elastischen Netze zum Verlauf der kollagenen Fasern ist nicht deutlich erkennbar.

Das Stratum compactum (Leder) zeigt dichte Geflechte der kollagenen Fasern mit spitzwinkligen Kreuzungen, die nahezu parallel der Oberfläche liegen (liegende Maschen). Die elastischen Netze begleiten die kollagenen Fasern, für sie gilt das weiter oben Gesagte.

In der Gefäßdrüsenschicht steigert sich die Derbheit aller Konstruktionselemente. Die kollagenen Faserbündel bilden derbe Balken um die reichlich mit Fett durchsetzten,

oder davon umgebenen Schweißdrüsenkanäle. Grobe Bündel elastischer Netze begleiten die kollagenen Fasern. Dazwischen liegen die horizontal verlaufenden größeren Arterien und Venen.

Wenn unter der Gefäßdrüsen-schicht eine feinfaserige Schicht liegt, so wiederholen sich in ihr, nur lockerer und zarter und noch deutlicher in der Fläche ausgebreitet, die Verhältnisse der Kompakta.



Abb. 806. Haut vom Fingerrücken (S). Flachschnitt, Gallein, Gefäßdrüsen-schicht. P. phot. 25 $\times$ . *a* Arterie, *b* derber Bindegewebsbalken, *c* Schweißdrüsen mit Fett.

Aus dieser oder der Gefäßdrüsen-schicht gehen dann die derben Balken der Subkutis hervor, die sich mit ihrem anderem Ende an der Körperfaszie festsetzen und so das Zwischensystem zwischen Bewegungsapparat und Haut bilden. Je nach dem Zustand des Körpers, Ernährung, Anlage, Geschlecht, Training usw. und der Körperstelle werden dann zwischen diesen Balken, Platten und Bündeln mehr oder weniger große Fettmengen untergebracht.

Die obige Schilderung gilt für die meisten Hautstellen. Das Unterhautgewebe und seine Verbindung nach oben und unten, mit der Haut und mit der



Unterlage, Faszie, Periost wechselt am meisten. Bald ist die Haut stark, bald wenig verschieblich, bald leicht, bald schwer formbar, bald liegt viel Fett, bald wenig unter ihr, an verschiedenen Stellen beim selben Menschen, zu verschiedenen Zeiten seines Daseins an denselben Stellen, bei verschiedenen Personen.

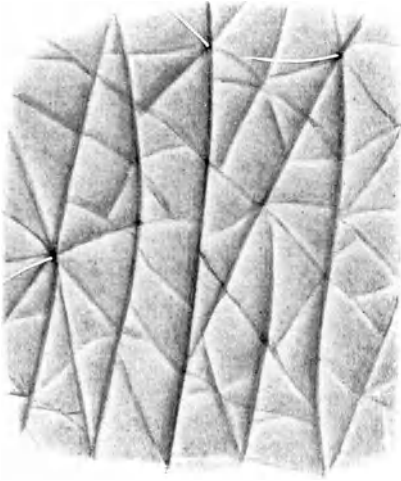


Abb. 807. Haut von der Volarseite des Unterarmes am Handgelenk. Etwa 60 Jahre alter Mann. Aufsicht. Freytag gez. 8×.

Dem Anatomen und Arzt sind diese Dinge geläufig, dem Künstler nicht weniger wie dem Masseur und dem Badediener, seit den Zeiten des Altertums. Das Feingefüge aller dieser Organe ist nur wenig bekannt.

Besonderheiten zeigen Nasenflügel, Lippe, Wangen. Die Haut bildet die eine Seite einer Falte, die im ganzen formbar oder beweglich ist. Sie sind bei den betreffenden Körperöffnungen besprochen. Die Tastballen, deren Haut mit Unrecht in der Regel der Schilderung der Haut im ganzen zugrunde gelegt wird, werden in einem besonderen Abschnitt (S. 734) besprochen.

**327. Die Felder und Furchen der Haut, das Corpus papillare und die Befestigung der Epidermis an der Kutis.** Die Haut ist durch zahlreiche Furchen in Felder abgeteilt. Die groben Furchen, die von den Bewegungsstellen, z. B. am Handgelenk, jedermann bekannt sind, sind durch jede Art von Zwischenstufen mit

den feinen Furchen verbunden, die das feinste, mit den bloßen Augen gerade noch erkennbare Hautrelief bedingen. Die Figuren, die diese Furchen und Felder bilden, sind ungemein wechselnd und die in den Lehrbüchern fast stets allein behandelten Furchen und Leisten der Tastballen sind ein Sonderfall mit Spezialisierungen, die für die übrige Haut nicht gelten.

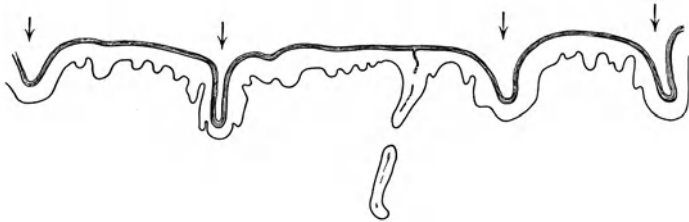


Abb. 808. Dasselbe Objekt wie Abb. 807. Schnitt. P. gez. 50×. Die Pfeile zeigen auf die Furchen; ein Schweißdrüsendgang.

An der behaarten Haut, d. h. der gesamten Hautoberfläche mit Ausnahme der Fußsohlen und der Handflächen, wird die Oberfläche durch sich schneidende Furchen, in längliche oder rhombische Felderchen geteilt, die durch flachere Furchen dann der Quere nach untergeteilt werden können (Felderhaut). Die Haare entspringen unregelmäßig, bald in den Feldern, bald in den Furchen. Die Epidermis ist in den Furchen dünn, die Papillen finden sich nur unter den Feldern. Die Form der Papillen wechselt von niedrigen Buckeln bis zu zylindrischen Zapfen, die so breit sind, daß das Stratum germinativum zwischen den Papillen nur schmale Kämme bildet. Die Schweißdrüsen entspringen an Kreuzungen

der Kämme zwischen den Papillen, niemals an den Furchen, münden also auf den Feldern aus. Die Abb. 808—810 zeigen das Bild am besten.

In besonderer Weise ist diese Gliederung der Furchen, Felder, Kämme und Papillen an den Tastballen ausgebildet, wo sie die bekannten Figuren bilden. Die Oberfläche zeigt also Leisten und Furchen (Leistenhaut). Den Furchen

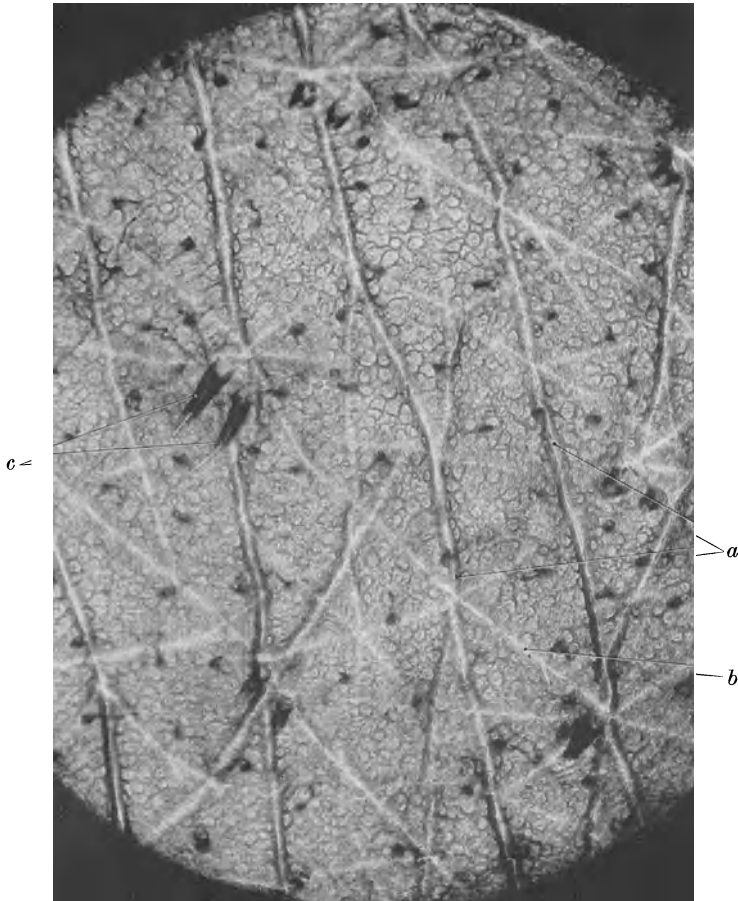


Abb. 809. Dicker Rasiermesserflachschnitt derselben Haut wie Abb. 807, von der Oberseite der Epidermis aus gesehen. Karmin, P. phot.  $18\times$ . Man sieht, daß keine regelmäßige Gliederung des Corpus papillare vorhanden ist. *a* tiefe, *b* flache Furchen, *c* Haare, die aus ihren Haarbälgen herausragen; die dunklen Stellen sind die Ansätze der Schweißdrüsengänge.

entsprechen an der Unterfläche besondere Kämme, die tief in das Stratum subpapillare hineinragen. Wegen der gleich zu besprechenden Beziehung zum Anheftungsapparat nenne ich sie Haftkämme.

Zwischen diesen Haftkämmen stehen die Papillen in zwei Reihen. Jede Papille der Reihe ist mehrzipfelig mit mehr oder minder weitgehender Unterteilung zu Einzelpapillen. Die Querschnitte solcher Papillen sind daher sehr unregelmäßig, keineswegs rundlich wie an der behaarten Haut. In verschiedener Höhe zeigt ein Querschnitt entweder die gemeinsame unregelmäßige Basis oder die Zipfel. Zwischen den beiden Papillenreihen kann man wieder einen

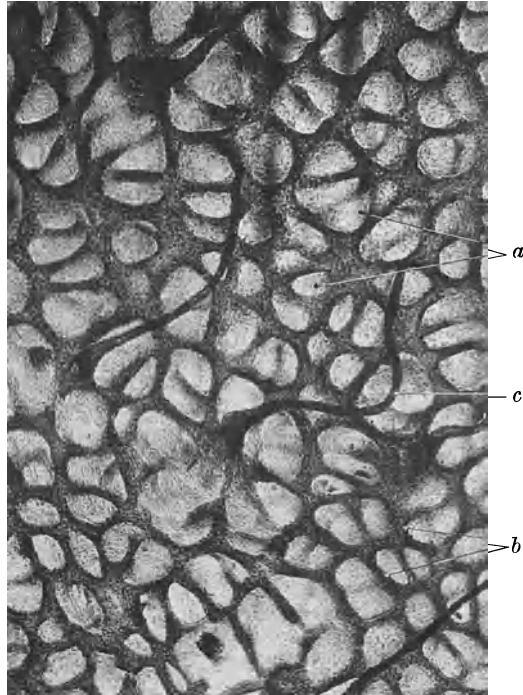


Abb. 810. Durch Fäulnis abgelöste Epidermis vom Bauche. Präparat von der Unterseite her gesehen. P. phot. 67×. *a* Papillen, *b* Käämme, *c* Schweißdrüsengang.

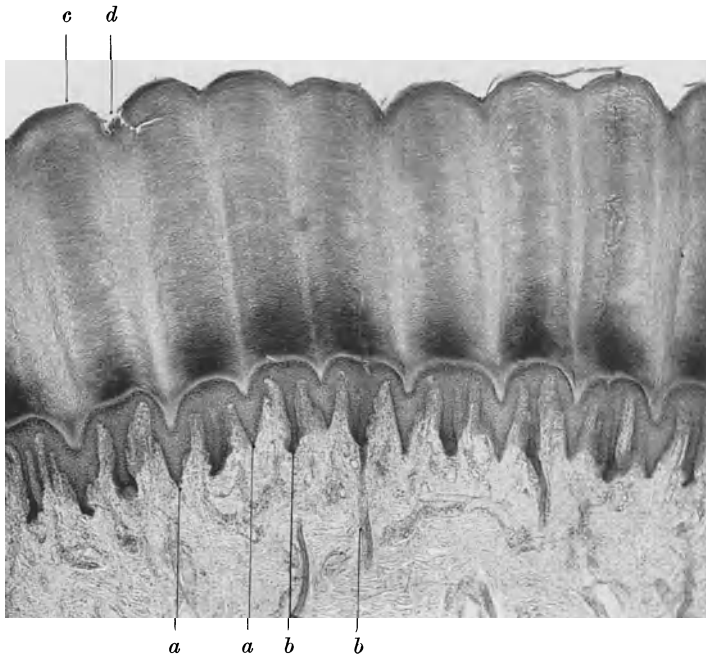


Abb. 811. Leisten und Furchen der Fingerbeere im Querschnitt (S). Alaunkarmin. P. phot. 28×. *a* Haftkäämme, *b* Drüsenkäämme, *c* Leisten, *d* Furchen.

zusammenhängenden Kamm unterscheiden, von dem die Schweißdrüsen in die Tiefe gehen, Drüsenkämme. Zwischen Haft- und Drüsenkämmen teilen dann Querkämme die Papillen ab (Abb. 811 u. 812).

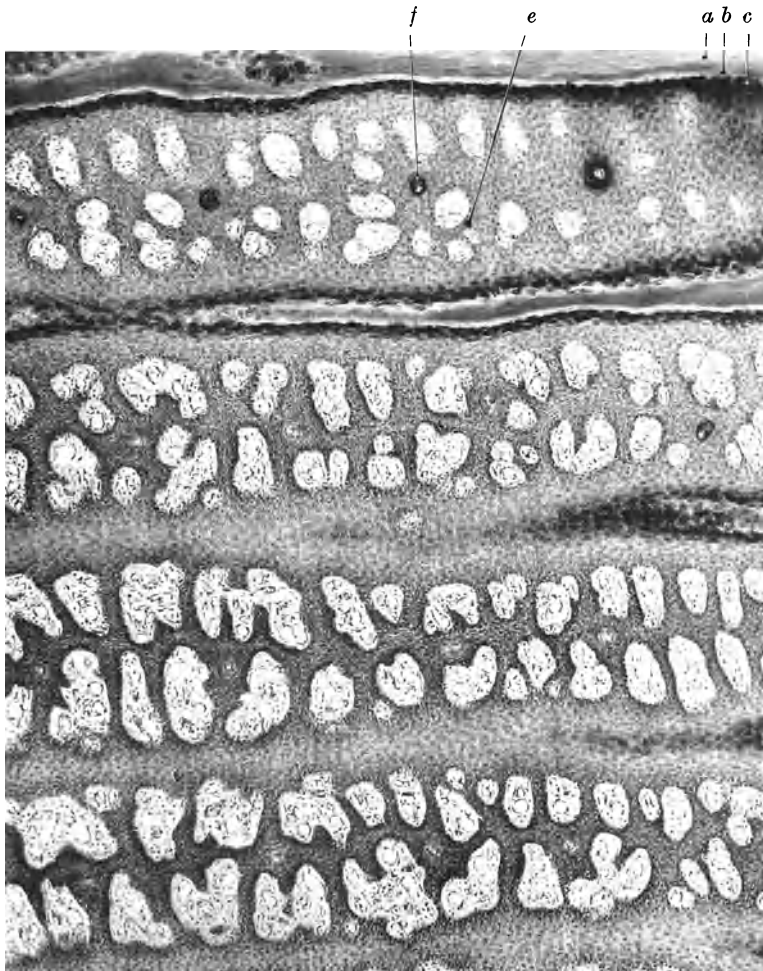


Abb. 812. Flachschnitt durch die Haut der Fingerbeere (S). Häm. P. phot. 70 $\times$ . Getroffen sind 4 Leisten mit ihren Papillenreihen. In den Furchen die Schichten der Epidermis. *a* Stratum corneum, *b* Stratum lucidum, *c* Stratum granulosum, *e* Stratum germinativum zwischen den Papillen, *f* Schweißdrüsenangang.

Die Gesamtheit der Papillen und Kämmen bildet das Corpus papillare, es dient dem Wachstum, der Ernährung, der Sensibilisierung und der Befestigung der Epidermis an der Kutis. Es ist also ein, beiden entwicklungsgeschichtlichen Anteilen der Haut gemeinsamer biologischer Bereich.

Die Papillen führen Gefäßschlingen, die in weiter unten zu besprechender Weise durch Arteriolen gespeist werden. In der Regel enthält jede Papille eine Schlinge, es sind aber immer so viele Schlingen vorhanden, wie die Papille Zipfel hat, wobei auch jede Andeutung eines Zipfels eine deutlich abgesetzte besondere Schlinge besitzt. Auch in ganz ungeteilten Papillen, z. B. des Fingerrückens, können zwei Schlingen vorkommen. Die Tastkörperchen finden sich in den Papillen der behaarten Haut spärlich, an den Tastballen reichlicher,

dabei kommt nach meinen Beobachtungen stets nur ein Körperchen in jeder Papille vor; die anderen Zipfel enthalten Gefäßschlingen (Abb. 814).

Zur Befestigung der Epidermis auf dem Stratum subpapillare der Kutis werden die Kämmе als besonders entwickelte Haftorgane benützt. An den Tastballen ist auch diese Bedeutung der Kämmе besonders deutlich, so daß wir dort von „Haftkämmеn“ haben sprechen können.



Abb. 813. Fingerkuppe (S). Gallein, polarisiertes Licht, Achsen parallel den Seiten der Abbildungen. Einheitlicher Aufbau von Kutisfaserung und Epithelfaserung. P. phot. 64 $\times$ . *a* Haftkämmе, die Drüsenkämmе dazwischen kaum sichtbar, *b* aufsteigende Faserbündel der Kutis, die die Haftkämmе fassen, *c* horizontale Fasern des Stratum compactum, *d* Fasern der Gefäßdrüsen-schicht.

Sehr gut läßt sich die Befestigung der Epidermis in der Kutis mit dem Polarisationsmikroskop überblicken (Abb. 813). Die Epithelfaserung entspringt in den Haftkämmеn und steigt in ihnen senkrecht empor; ihren weiteren Verlauf in der Epidermis haben wir S. 678 beschrieben (Abb. 797—800). Gegen diese Haftkämmе laufen Bündel von Kollagenfasern, so daß das ganze System doppelbrechender Faserungen sich ohne weiteres als einheitlich durchkonstruiertes mechanisches Organ erkennen läßt.

Die vielbesprochene Basalmembran existiert in Wirklichkeit nicht. Die bei ungeeigneten Färbungen (z. B. Hämatoxylin-Eosin) auftretenden hellen Säume sind an gut ausgefärbten Schnitten, die die Strukturelemente deutlich erkennen lassen, nicht vorhanden.

Das Epithel sitzt vielmehr einer aus dichten und feinen kollagenen Fasern bestehende Grenzschicht des Stratum subpapillare auf. Dazu kommt ein kräftiges elastisches Netz unmittelbar unter dem Epithel, das durch senkrecht absteigende Fasern (Haltefasern) mit den tieferen Netzen verbunden ist (Abb. 815). In den Spitzen der Papillen sind diese Einrichtungen ganz zart und kaum erkennbar, an den Kämmen besonders gut entwickelt. An der Felderhaut ist nicht erkennbar, daß an den, den Furchen entsprechenden Kämmen diese Halteapparate besonders gut entwickelt sind, sie erscheinen im Gegenteil schwächer, so daß diese Furchen eine Minderentwicklung des ganzen oberflächlichen Hautapparates zeigen.

Anders ist das an der Leistenhaut der Tastballen. Hier zeigen die Querkämme zwischen den Papillen und die Schweißdrüsenkämme nur schwach entwickelte Haftenrichtungen, die an den großen Haftkämmen zu richtigen Fasungen ausgebaut sind (Abb. 816). Zu diesen Befestigungen gehören die Systeme von aufsteigenden kollagenen und elastischen Apparaten, so daß eine richtige Bogenarchitektur zustande kommt (s. auch S. 734f., Tastballen).

In diese bindegewebigen Strukturen streckt die Basalschicht der Zellen des Stratum germinativum ihre „Basalfüßchen“ (S. 141) hinein (Abb. 817). Sie greifen in die kollagenen und elastischen Netze ein und verankern so die Epidermis fest auf ihrer Unterlage. An der Felderhaut findet man die Füßchen an allen Kämmen. Sie sind hier überhaupt verhältnismäßig schwer zu erkennen, am besten im polarisiertem Licht. An der Tastballenhaut sind die Schweißdrüsenkämme glatt und tragen keine



Abb. 814. Handteller vom 6jähr. Kind. Gallein, dunkle Färbung. P. phot. 280 $\times$ . Papille mit *a* Gefäßen und *b* Meißnerschem Tastkörperchen in verschiedenen Zipfeln.

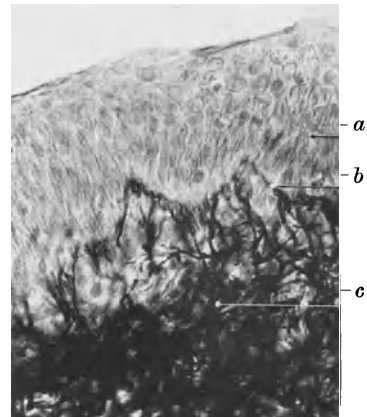


Abb. 815. Wangenhaut (S). Elastisches Fasernetz unter dem Epithel mit „Haltefasern“. Orzein. P. phot. 280 $\times$ . *a* Epidermis, *b* subepitheliales elastisches Netz, *c* Stratum compactum der Kutis; zwischen *b* und *c* die „Haltefasern“.

Füßchen; besonders große und schöne finden sich an den Haftkämmen, die auch dadurch ihre Natur als Haftkämmen aufzeigen.

**328. Die Muskulatur der Haut.** Die Muskulatur ist in der Haut sehr ungleich entwickelt. Die quergestreifte Muskulatur beschränkt sich beim Menschen

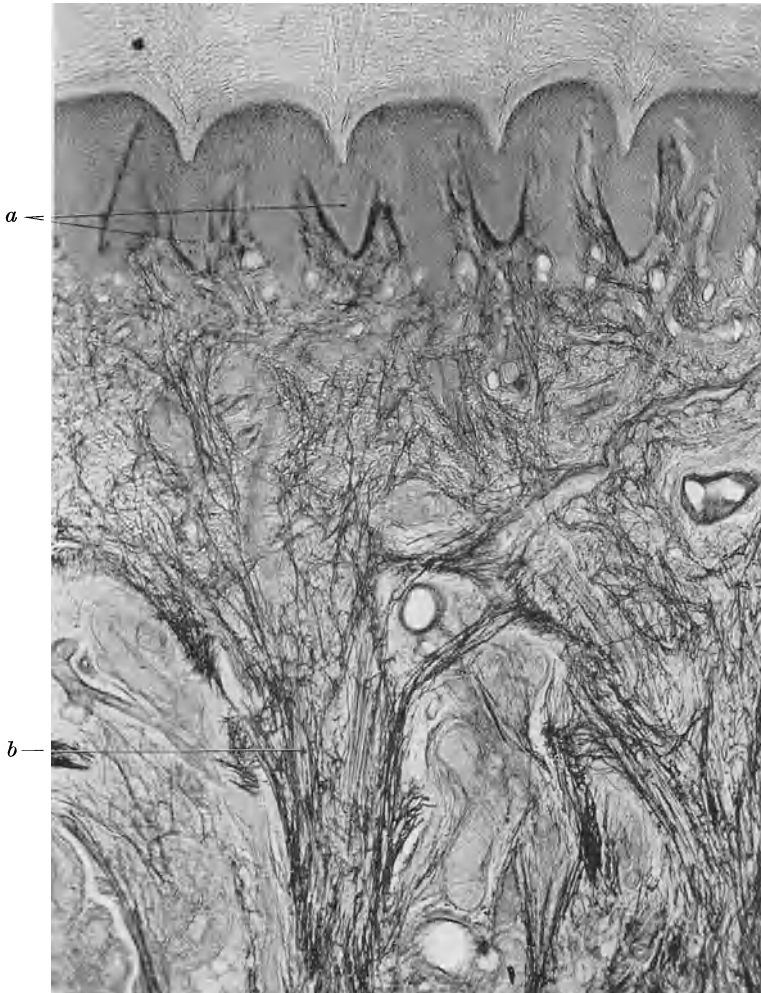


Abb. 816. Fingerkuppe (S). Orzein. P. phot. 50 $\times$ . *a* Haftkämmen mit Fassungen aus elastischen Fasern, *b* aufsteigende Bündel der Subkutis (Tastballen s. S. 734). Den elastischen Fasern entsprechen die kollagenen, s. Abb. 805.

auf den Kopf, insbesondere das Gesicht und den Hals (Platysma). Ihre Anordnung ist in den Lehrbüchern der Anatomie nachzusehen. Es handelt sich immer um Gruppen von Fasern, die zum Teil vom Periost entspringen und in der Haut ansetzen, zum Teil von Haut zu Haut, oder von Haut zu Schleimhaut verlaufen. Sie enden wie die quergestreiften Fasern überhaupt (S. 276) und die sich so aus dem Ende entwickelnden Bindegewebsfasern verflechten sich mit der Kutis.

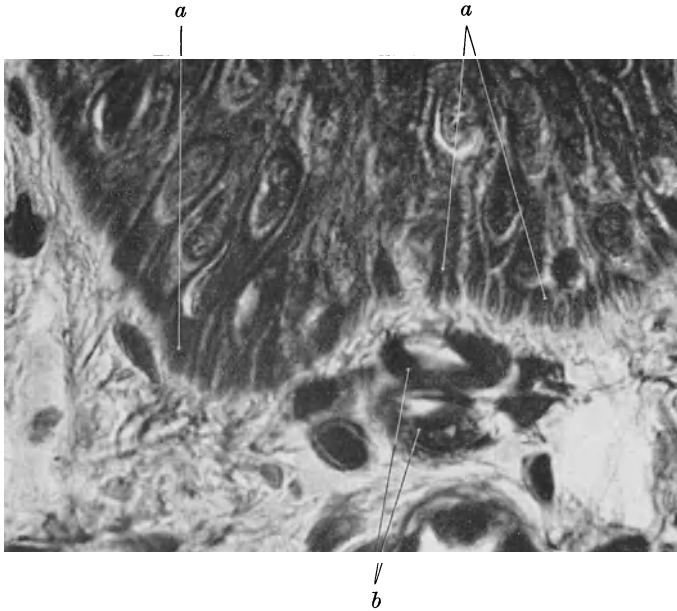


Abb. 817. 6jähr. Kind, Handteller. Epithelfüßchen der Basalzellen, dunkle Galleinfärbung. P. phot. 1050 $\times$ . *a* Epithelfüßchen, *b* Kapillaren.

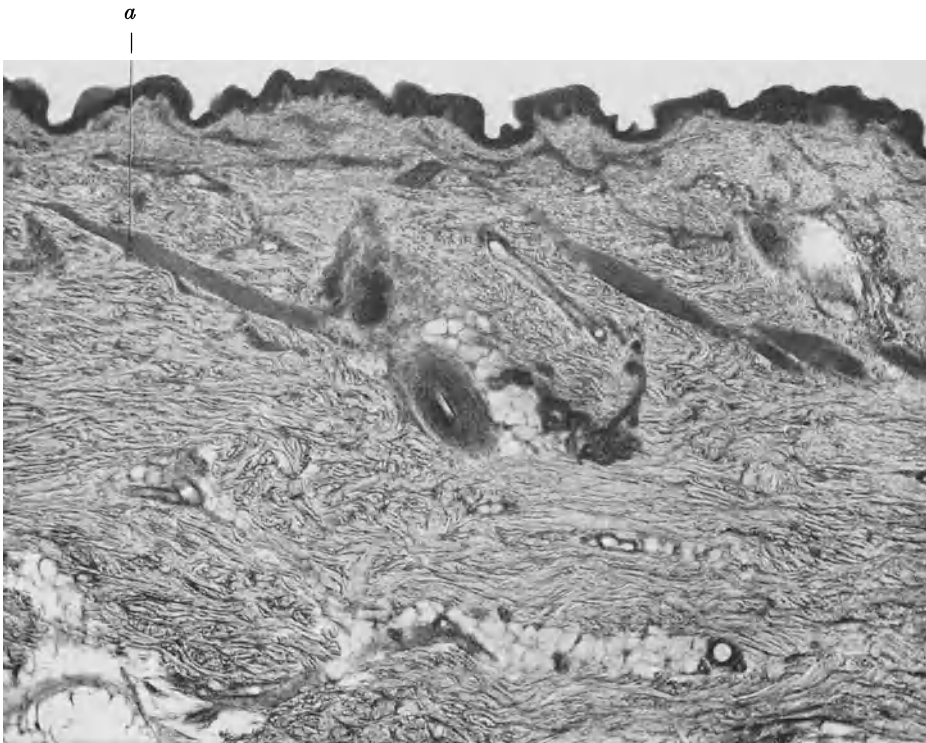


Abb. 818. Haut über dem M. deltoideus. Glatte Muskulatur der Arrectores pilorum. Gallein-Anilinblau. P. phot. 38 $\times$ . *a* Arrector pili; beachte die sehr kleinen Felder dieser Haut, die niedrigen Papillen und das derbe Stratum compactum der Kutis, mit Fetteinlagerungen.



Die glatte Muskulatur ist an den meisten Hautstellen an die Haare gebunden, als sog. *Arrectores pilorum*. Jedoch ist sie im Verhältnis zum Haarbalg und Haar an den meisten Stellen recht umfangreich (Abb. 818). Das Haar im Haarbalg ist häufig verkümmert und ragt nicht über die Hautoberfläche hervor (Lanugo). Es erscheinen also bei diesen Haaren die ursprünglich als

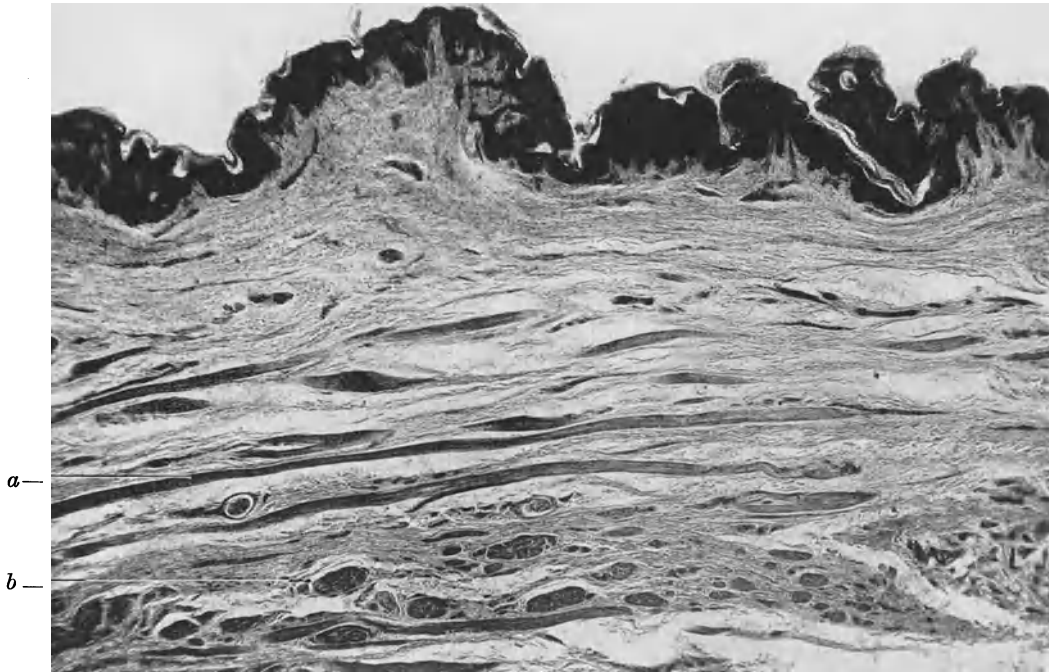


Abb. 819. Glatte Muskulatur in der Haut des Penis (Querschnitt), sogenannte Tunica dartos. V. Häm. P. phot. 28 $\times$ . *a* Längs-, *b* quergetroffene Muskelbündel.

deren Hilfsorgane auftretenden Gebilde (Talgdrüse, Muskel) als Hauptsache (s. auch S. 710).

Im Gebiet der Sexualregion der Haut, also um die Genitalregion herum, an der Brustdrüse und — wechselnd — an der Achselhöhle, kommen Lagen glatter Muskulatur in den, dem Stratum compactum unmittelbar benachbarten Schichten vor. Beim Mann also am Skrotum, in der Haut des Penis (Abb. 819); bei der Frau an den Labia majora (spärlicher), anscheinend sonst nicht am Mons veneris.

### Die Blutgefäße der Haut.

**329. Übersicht.** Der Blutkreislauf in der Haut hat nicht nur die Aufgabe, den Stoffverbrauch in diesem Organ zu decken, wie dies im Muskel, in den Drüsen, im Gehirn der Fall ist. Das Blut läuft also nicht nur der Haut wegen durch diese hindurch, sondern auch um eine Aufgabe im allgemeinen Stoffverkehr zu erfüllen. Diese Aufgabe ist die Regulation der Körperwärme, die Wärmeabgabe. Der Energiewechsel des Körpers findet sein Ende zum weitaus größten Teil als Abstrahlung durch die Haut. Die Haut steht also in bezug auf ihren Kreislauf neben Niere, Leber und Darm.

Das Blutgefäßsystem der Haut ist von Spalteholz genau untersucht und ausführlich dargestellt worden (s. Lit. S. 743). Die folgende Darstellung, der zahlreiche eigene Präparate zugrunde liegen, versucht das Problem der Durchströmung der Haut mit dem Blut in den Vordergrund zu schieben, indem sie die Netze und Verzweigungssysteme als technische Anlage zu bestimmten Zwecken zu begreifen sucht. Deshalb weicht sie in der Schilderung

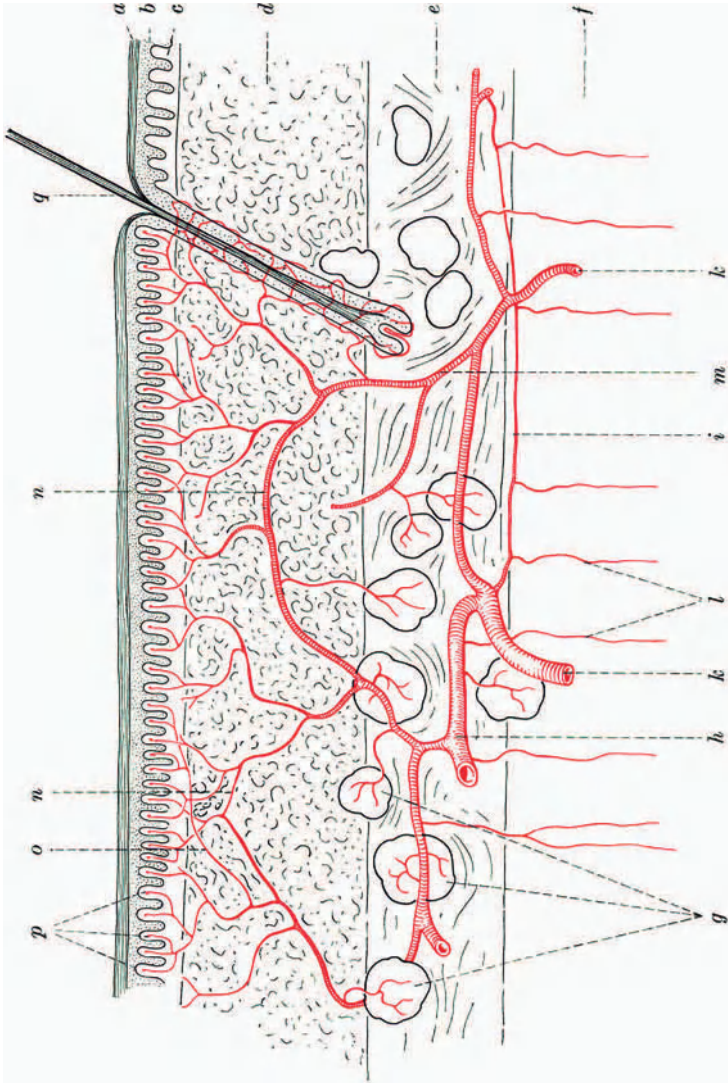


Abb. 820. Schema der Arterienverteilung in der Haut. *a—f* Schichten der Haut, *a* Stratum corneum, *b*, *c* Stratum germinativum und Corpus papillare, *d* Kutis, *e* Gefäßdrüsenhaut, *f* Subkutis, *g* Schweißdrüsen, *h* großes horizontales Gefäß des „kutanen Netzes“, s. auch Abb. 821, *i* dünnes Horizontalfgefäß, *k* Zuleitungsgefäß, aufsteigende Arterien durch die Subkutis zur Haut, *l* Fettarterien der Subkutis, *m* aufsteigendes Kandelabergefäß, *n* Verbindungsbögen zwischen den Kandelabern, *o* Endast der Kandelaberarterie, *p* Papillargefäß, *q* Haar mit Scheide und Gefäßversorgung.

der Gefäßbahnen von der Spalteholz'schen Darstellung vielfach ab. Im einzelnen, tatsächlichen, konnten Spalteholz's Befunde überall bestätigt und in einigem ergänzt werden.

Zusammenfassend kann das Gefäßsystem der Haut so gekennzeichnet werden: Es sind überall voneinander vollständig getrennte Kapillargebiete (Kapillarnetze) vorhanden, die nicht durch irgendwelche kapillaren Strecken miteinander in Verbindung stehen, sondern durch eigene Arteriolen aus einem System zuleitender Arterienstrecken gespeist werden. Die abführenden Venen dieser Kapillargebiete münden größtenteils in ein gemeinsames Netz, das „venöse Hauptnetz“ hinein. Aus diesem Netz führen dann größere, zum Teil klappen-

führende Venen heraus, die wie alle Venenbahnen sich vielfach untereinander verbinden, auch noch kleinere ableitende Venen aus den Kapillargebieten aufnehmen. Der eigentliche mechanische Apparat, die Lederhaut und die größeren und kleineren Septen der Unterhaut haben keine Kapillaren; man findet in ihnen keine einzige Kapillarschlinge, sondern nur zu- und ableitende Bahnen anderer Gefäßgebiete.

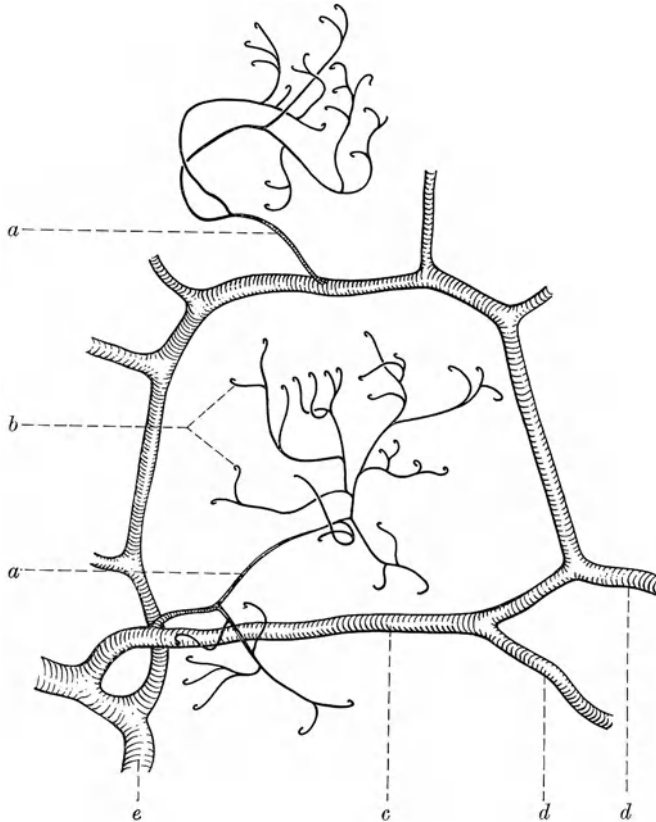


Abb. 821. Masche des „kutanen Netzes“ an der Grenze von Kutis und Subkutis in der Gefäßdrüschicht mit zwei abgehenden Kandelaberarterien. Totalpräparat einer injizierten Haut des Unterarmes (Postinjektion mit Karminelatine) von oben gesehen. Nach Skizze P. *a* Kandelaberarterien, deren Endäste in die Papillen hineinragen, *c* Netzmasche, *d* Teile nicht mitgezeichneter Maschen, *e* zuführendes Gefäß.

Folgende Kapillargebiete sind zu unterscheiden:

1. Papillen und Haare,
2. Schweißdrüsen,
3. Nerven- und Gefäßscheiden,
4. Lamellenkörperchen und sonstige Sinnesorgane,
5. Fettläppchen.

**330. Arterien** (Abb. 820—822). Die zuleitende Bahn beginnt mit, aus der Muskulatur aufsteigenden, Ästen, die die Faszie durchbohren und zunächst auch Äste für das „Fasziennetz“ abgeben. In meist schrägem und geschlängeltem Verlauf steigen sie dann durch die Unterhaut zur Grenze von Lederhaut und Unterhaut auf, um unter Gabelungen an dieser Grenze entlang zu laufen. Diese

Gabeln und Äste vereinigen sich zu einem weitmaschigen aus annähernd gleich-dicken Gefäßen bestehendem regelmäßigen Netz (kutanes Netz von Spalteholz). Von diesem Netz gehen dann die Gefäße ab, die der Verteilung des Blutes an die Kapillarnetze der Gebrauchsorte dienen, und zwar zwei Arten von Arterien: Die erste Art sind lange, dünne, horizontale Äste, teils über, teils unter den Maschen des kutanen Netzes verlaufend und länger als diese. Sie münden schließlich mit dünnen Endästen wieder in das kutane Netz ein. Von diesen Gefäßen steigen die Arteriolen für die Fettläppchen in die Unterhaut hinunter; auch ein kleinerer Teil der Arteriolen für die Schweißdrüsenknäule.

Von den Maschen des kutanen Netzes selbst gehen ebenfalls kleinere Äste an Fettkörper und Schweißdrüsen, wie denn überhaupt bei derartigen Organisationen ein Schema niemals völlig streng durchgeführt wird. Das kutane Netz und die Horizontaläste bilden die Arterien der „Gefäßdrüsenhaut“ der Lederhaut.

Die zweite Art sind die aus dem kutanen Netz gegen die Hautoberfläche aufsteigenden Äste. Man darf sie als die eigentlichen Arterien des Hautorgans bezeichnen. Ihre Verzweigungsart wird durch den Ausdruck „Kandelaberarterien“ am besten gekennzeichnet. Sie stehen untereinander in Verbindung durch Bögen, die im Stratum compactum der Kutis selbst verlaufen und von der Fläche gesehen ein unregelmäßiges Netzwerk bilden (Spalteholz' „subpapilläres arterielles Netz“). Diese Verbindungen verlaufen in gegen die Epidermis konvexen

Bögen: Arterienbögen. Man kann tiefe (spärlicher, stärker) und hohe (schwächer, aber am zahlreichsten) Bögen unterscheiden. Die höchsten liegen schon in der subpapillären Schicht. Unmittelbar unter der Epidermis gibt es keine arteriellen Anastomosen mehr; die scheinbaren Anastomosen lassen sich mit einem stereoskopischen Mikroskop in Kreuzungen auflösen.

Diese aufsteigenden Arterien führen gerades Wegs in die Papillen hinein. Die letzten Verzweigungen sehen mehr wie Hirschgeweihe aus, die Sprossen stecken schon in den Papillen. So gehört zu jeder Kandelaberarterie eine Anzahl oder ein Bezirk von Papillen. Ob sich darnach eine Horizontalgliederung der Haut durchführen läßt und wie die verschiedenen Bezirke ineinandergreifen, habe ich nicht feststellen können, ich glaube jedoch, daß dies nicht der Fall ist, sondern daß die einzelnen „Geweih“ ineinandergreifen.

Das Ende des ganzen Baumes sind also die in die Papillen selbst hineinführenden kapillaren Gefäße.

**331. Die Papillargefäße.** Die Gefäße der Hautpapillen sind — außer denen des Auges — die einzigen, die sich am unverletzten menschlichen Körper

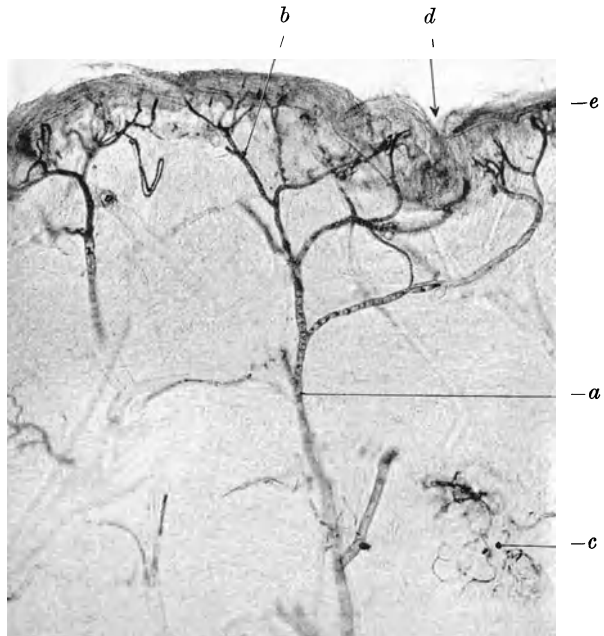


Abb. 822. Kandelaberarterie, dicker Rasiermesserschnitt derselben Haut wie Abb. 821. P. phot. 45×. *a* Kandelaberarterie, *b* Endast mit Kapillargefäßen, *c* Schweißdrüsenknäul, *d* Furche, *e* Epidermis.

unmittelbar und am Lebenden beobachten lassen. Die am besten dazu geeignete Stelle sind die nahezu parallel der Hautoberfläche verlaufenden PapillargefäÙe des Nagelwalles. Die so gesammelten Beobachtungen sind mit den Erfahrungen der Klinik vereinigt, zu einem besonderen Wissenszweige, der „Hautkapillarmikroskopie“ ausgebaut worden.

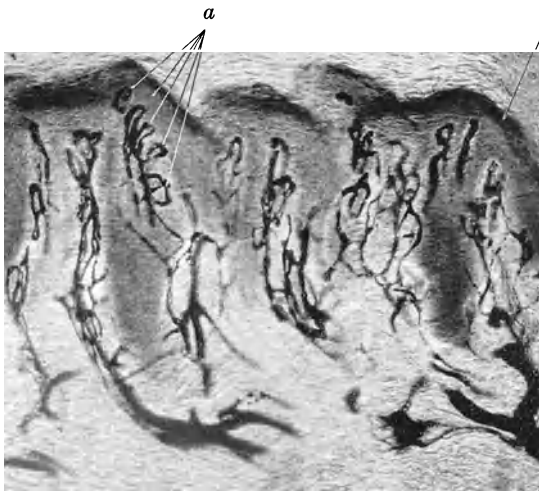


Abb. 823. Totalinjektion eines Fingers mit Tusche-Ringerlösung. 300  $\mu$  dicker Schnitt quer über den Tastballen. Karmin. P. phot. 85 $\times$ . *a* Vielzipfelige Papille mit entsprechenden Schlingen, *b* Stratum granulosum.

darstellen läÙt. So sind die Bilder, die in der Klinik als Symptom verwertet werden können, für eine anatomische Analyse des GefäÙsystems der Haut nicht verwendbar.

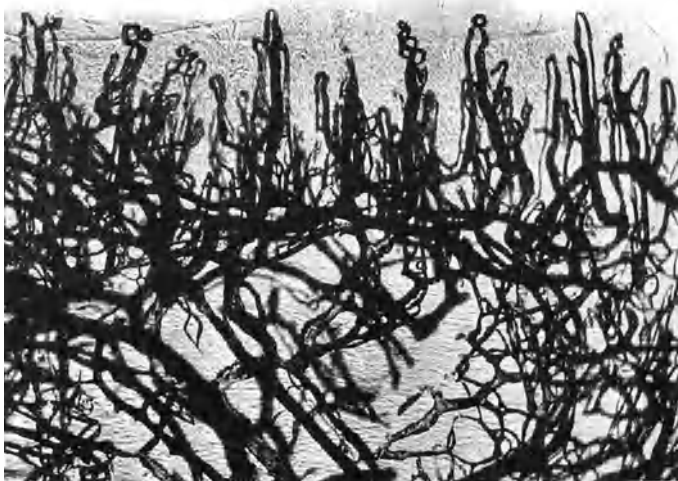


Abb. 824. Vollständig mit Tusche-Ringerlösung injizierter Finger. Totalpräparat des Nagelwalles, ungefärbt. P. phot. 25 $\times$ . \* Rand des Nagelwalles mit den Papillarschlingen.

Das System der Papillenkapillaren zeichnet sich, im Gegensatz etwa zu dem Kapillarsystem eines Muskels, der Niere, der Lunge, dadurch aus, daß es

nicht in sich zusammenhängt, sondern jede Papille ihre eigene arterielle Zuflußbahn und venöse Abflußbahn mit dazwischenliegendem Kapillarsystem besitzt. Jede Papille ist auf eine Sprosse des hirschgeweihartigen Endastes der Kandelaberarterie gleichsam aufgespießt, die erst beim Eintritt in die Papille ihre letzten Muskelzellen verliert. Hin und wieder werden zwei Papillen von einer hohen Gabel versorgt, gewöhnlich scheinen die zuführenden Äste (die „Geweihsprossen“) ziemlich lang zu sein.

Der einfachste und wohl an den meisten Stellen der behaarten Haut verwirklichte Fall ist der, daß die Papille nur eine haarnadelförmige Schlinge enthält, wenn nämlich die Papille selbst ein ungeteilter Zylinder oder Zapfen ist. Ausnahmslos sind genau so viele Schlingen vorhanden, wie die Papille Zipfel hat, wobei jede kleinste Andeutung eines Zipfels, wenn sie auch nur durch einen kleinen Epithelbuckel gegen das Bindegewebe der Papille zu angedeutet ist, eine eigene Schlinge hat. Es kommt besonders am Fingerücken vor, daß auch ohne eine solche Andeutung einer Teilung der Papille, eine zweite Schlinge vorhanden ist. Die Schlingen stehen untereinander zum Teil durch Zwischenstücke in Verbindung (s. unten), so daß ein richtiges kleines Netz zustande kommt.

Wie weit die einzelnen Stellen der Haut hier ihre Besonderheiten haben, wie weit Verwickelungen im Bau der Papillen und ihrer Kapillarsysteme für verschiedene Teile regelmäßig gelten, wissen wir kaum. Gerade der Fingerücken zeigt hierbei eine reichere Entwicklung seines Corpus papillare.

1. An den Tastballen der Hände und Füße besitzen die Papillen mehrere Zipfel und entsprechende Teilungen des zuführenden arteriellen Schenkels. Die rückführende venöse Bahn besitzt Anastomosen und ist stärker verzweigt. Nicht selten führen zwei oder mehrere Gefäße aus der Papille heraus (Abb. 823).

Da sich diese Verzweigungen in der merkwürdigsten Weise ineinanderschachteln, so ist die Analyse einer vollständig injizierten Papillargefäßbahn ziemlich schwierig und nur mit einem stereoskopischen Mikroskop durchzuführen.

2. Die Papillen des Nagelfalzes gehören wahrscheinlich nicht zu den einfachen Formen und zeigen deshalb mehrere Schlingen in jeder Papille. In der Lebensbeobachtung sieht man wahrscheinlich nur ihre obersten Zipfel oder nur einen gerade durchbluteten Teil (Abb. 824).

Die letzten Verzweigungen der Arterien innerhalb des Stratum subpapillare zeigen noch quergestellte Muskelkerne (s. oben), es handelt sich also noch um richtige Arteriolen. Der aufsteigende Schenkel innerhalb der Papille ist dann eine richtige Kapillare mit abwechselnd gestellten länglichen Endothelkernen. Der absteigende Teil zeigt schon die Kennzeichen der postkapillaren Venen, er ist weit, mit rundlichen und in der Richtung der Achse dichter stehenden Endothelkernen, von denen auch häufig zwei auf einen Querschnitt kommen (Abb. 825).

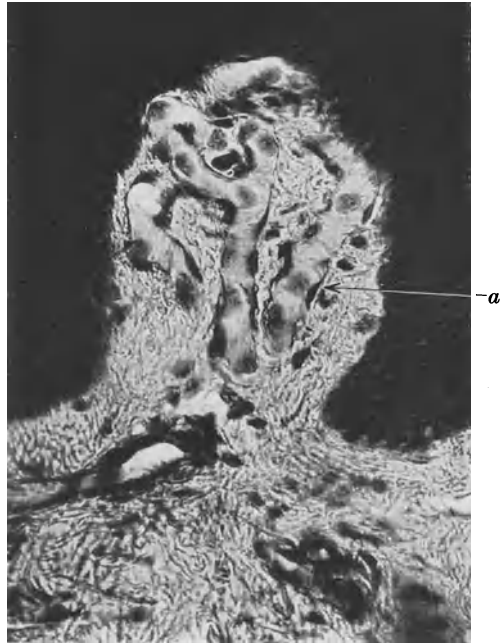


Abb. 825. Handteller des 6jährigen Kindes; Durchspülung mit Formol-Alkohol. Säurealizarinblau-Phosphormolybdänsäure. P. phot. 380 $\times$ . a Absteigende Schenkel vom Bau postkapillarer Venen.



Das Gefäßsystem der Haare hängt an der Mündungsstelle des epithelialen Haarbalges mit den Papillargefäßen zusammen, so daß die Enden der aufsteigenden Kandelabergefäße sowohl Papillen wie das Netz des Haarbalges

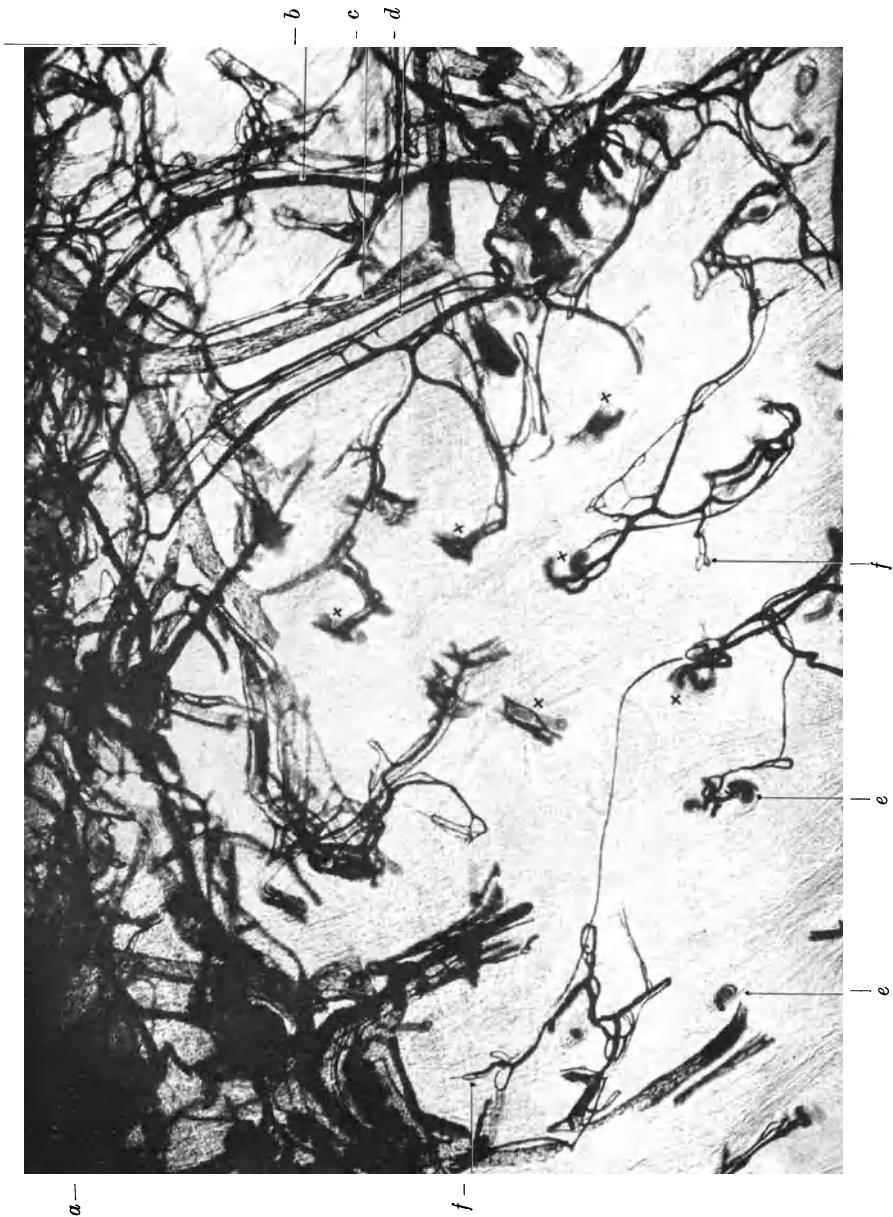


Abb. 826. Totalinjektion eines Fingers mit Ringer-Tuschelösung. Dicker Rasiermesserschnitt durch die Kuppe. Karmin. P. phot. 38  $\times$ . *a* Epidermis, Corpus papillare und Hauptnetz, das helle darunter die Kutis, *b* Arterie (Hirschgeweihaararterie), *c* Vene unvollständig gefüllt, *d* Nerv mit Begleitnetz, *e* Schweißdrüsengänge; ebenso  $\times$  in der Mitte der Bildfläche, *f* Schlingen.

speisen. Der Haarbalg besitzt ein Maschensystem von Kapillaren. Eine Gefäßschlinge ragt in die Papille der Haarzwiebel hinein. Das Haarbalgnetz wird außer den erwähnten Ästen an der Mündung des Haarbalges von senkrechten Ästen aus den Kandelabergefäßen gespeist.

**332. Die übrigen Kapillargebiete.** Bei den Schweißdrüsen besitzt jedes Knäul sein eigenes, von den übrigen getrenntes Gefäßnetz, das aus zahlreichen Raummaschen dünner Kapillaren besteht. Es handelt sich um ein echtes in sich geschlossenes Netzwerk. Es wird von besonderen absteigenden oder horizontalen Ästen der Kandelaberarterien gespeist oder von aufsteigenden Ästen aus dem „kutanen Netz“ und zwar wohl hauptsächlich aus den langen oben erwähnten Horizontalästen, die auch die Fettgefäße abgeben. Jedes Knäul hat sicher seine eigene Arterie, ob mehr als eine, habe ich nicht feststellen können.

Die Versorgung der Fettkörper unterhalb oder in der Lederhaut (etwa entsprechend Abb. 818) ist schon erwähnt. Die letzteren bekommen auch Arteriolen

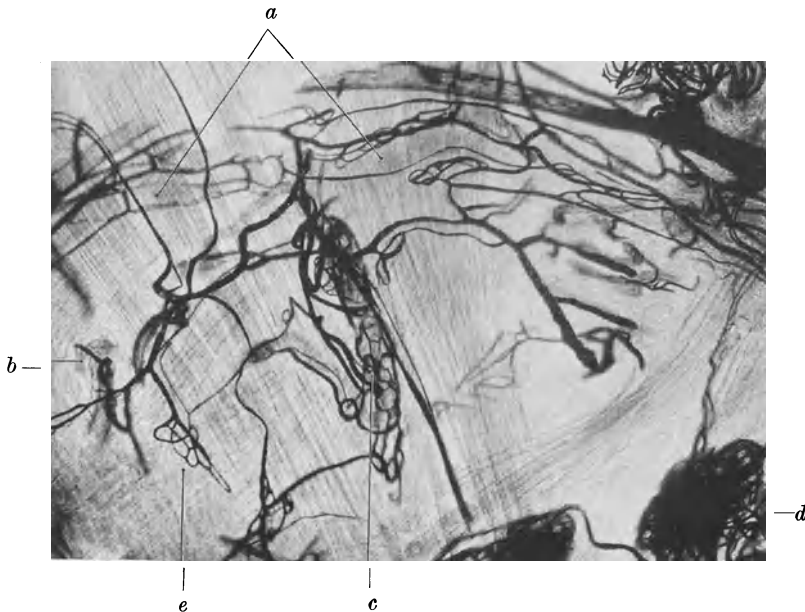


Abb. 827. Von demselben Objekt wie Abb. 826. Anderer gleich behandelter Schnitt. P. phot. 38×. Man erkennt die Bindegewebsbündel der Kutis. *a* Nerv mit Begleitnetz, der Nerv nur ganz undeutlich sichtbar, *b* Schweißdrüsengang, *c* gestreckter Teil eines sekretorischen Abschnittes einer Schweißdrüse mit Kapillaren, *d* Knäuldrüse, *e* „Schlinge“.

aus den Kandelabergefäßen. Das Kapillarnetz ist das charakteristische, S. 179 geschilderte der Fettkörper, auch hier bleiben die einzelnen Fettläppchen in ihrer Versorgung getrennt, die Kapillarnetze hängen nicht unter sich zusammen.

Zu diesen hauptsächlich Kapillargebieten kommen noch einige weitere. Sowohl die Nerven wie die Arterien und abführenden Venen sind von kapillaren Gefäßplexus begleitet, die aus langgestreckten Maschen, dickeren und dünneren, längs- und querverlaufenden Stücken bestehen, und die an der Oberfläche mit dem venösen Hauptnetz (s. unten), in der Tiefe mit den kleinen Venen der Gefäßdrüsenschicht, zwischenhinein mit den absteigenden Venen und denen der Schweißdrüsengänge hier und da zusammenhängen. Es handelt sich um Gefäße derselben Art wie die des Hauptnetzes und der Begleitgefäße der Schweißdrüsengänge (Abb. 826). Das besondere ist, daß diese Plexus von sehr langen und dünnen Arteriolen — kenntlich an den vereinzelt Muskelkernen und ihrem Zusammenhang mit der aufsteigenden Arterie — gespeist werden. Derartige Netze begleiten zunächst die Nerven, auch alleinverlaufende und sehr



kleine Nerven, ferner die auf- und absteigenden Arterien (Kandelaber) und Venen. Diese aufsteigenden Bahnen stecken also in einem besonderen Gewebeverband, der auch reichlich Zellen (so viel ich sehe Plasmazellen) enthält. Am gewöhnlichen Schnittpräparat erscheint also das Stratum compactum durchzogen von Strängen größerer Nerven und Gefäße, die ein Mantel aus zartem

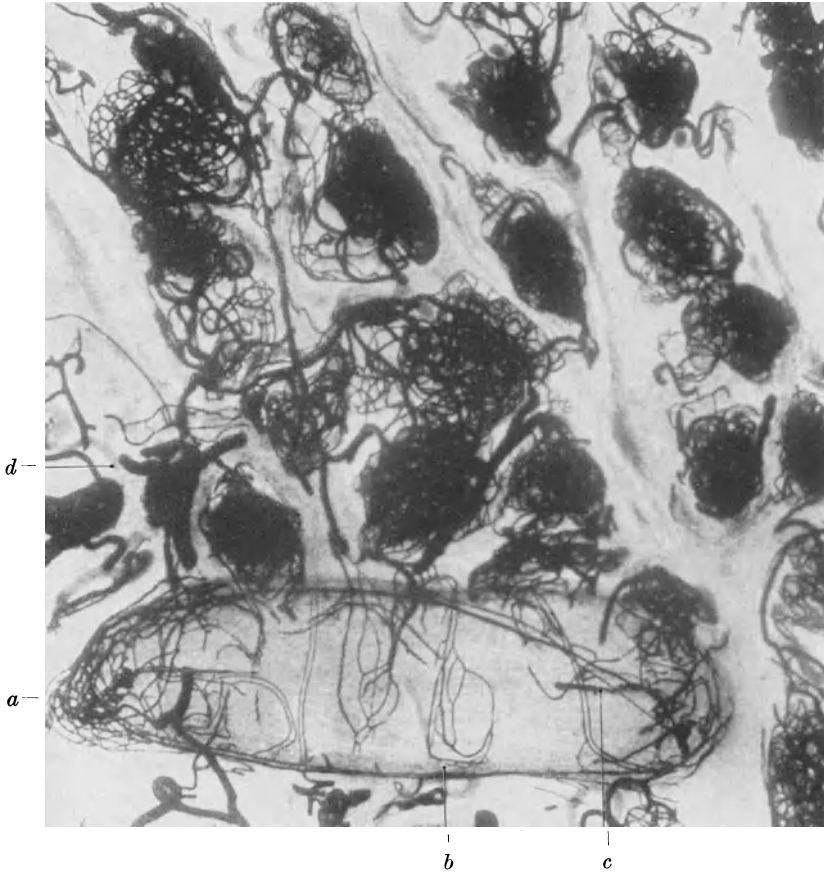


Abb. 828. Aus derselben Präparatenreihe wie Abb. 826 und 827. Vater-Pacinisches Lamellenkörperchen und Schweißdrüsenknäuel. *a* Nerveneintrittsende des Lamellenkörperchens, *b* Oberfläche, *c* zentrales Gefäß des Körperchens, *d* Arteriengabel von oben auf die Teilung gesehen; oben im Bild die Schweißdrüsenknäuel.

zellreichen Gewebe einhüllt. Ein Teil dieser Zellkerne sind also die der begleitenden Gefäßplexus.

In Zusammenhang mit diesen Plexus der Gefäßnervenscheiden stehen eigentümliche Schlingen und kleine Netze der Hautschichten unterhalb des Hauptnetzes (Abb. 827). Es handelt sich um Auswüchse der Nervenbegleitnetze, zuweilen auch von venösen Querbahnen, die keine besondere arterielle Zufuhrbahn haben, sondern in venöse postkapillare Strecken eingeschaltet sind. Ich habe diese Gebilde bisher nur an einer Fingerkuppe gesehen, vor allem wohl auch deshalb, weil ich nur von einer solchen dicke handgeschnittene Präparate angefertigt habe, an denen allein derartige gut heraus kommt. Es handelt sich nach meiner Vermutung um die Schlingen von Nervenendorganen, vielleicht um Ruffinische Körperchen.

Von besonderer Eigenart ist auch das Gefäßsystem der Lamellenkörperchen (Abb. 828). Es handelt sich um abgeschlossene Gefäßgebiete mit zuführender Arteriole und abführender Vene. In der Achse des Körperchens verläuft eine Schlinge und einzelne Bahnen ziehen zwischen den Lamellen. Dazu kommt dann ein eigentümliches Netz in der Peripherie mit eigenartigen langen Parallelgefäßen,

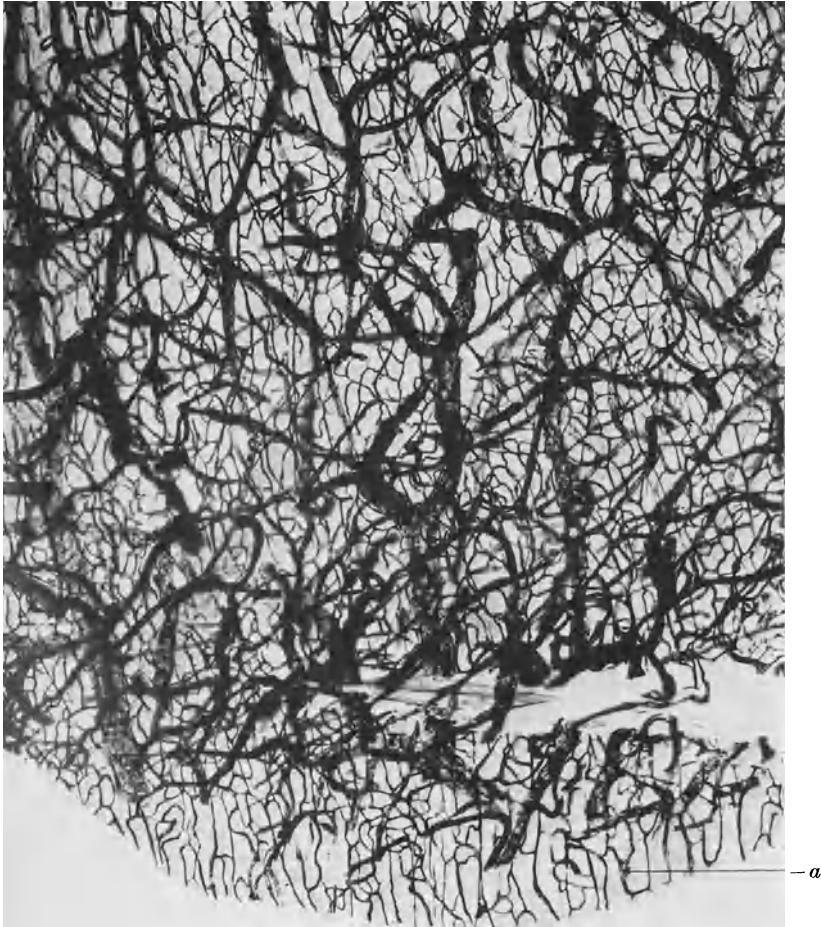


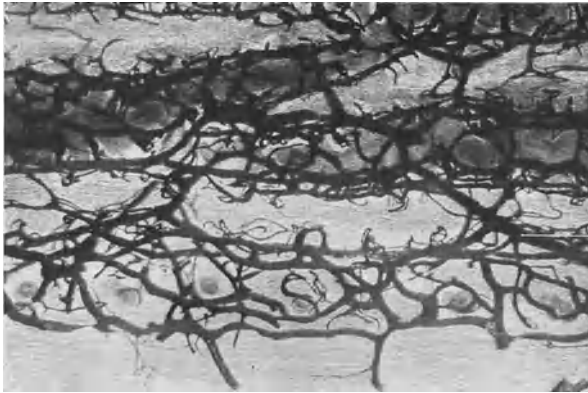
Abb. 829. Totalinjektion eines Fingers, Fingerrücken hinter dem Nagelwall. Venöses Hauptnetz und Abflußbahn. Ungefärbtes Totalpräparat der Haut. P. phot. 40×. a Hauptnetz, die großen unvollständig injizierten Gefäße sind die Abflußvenen.

die aussehen wie Bahngleise. Es ist möglich, ja wahrscheinlich, daß die dargestellten Gefäße nicht ganz vollständig sind. Da sie aber zum Teil inmitten eines sonst vollständig injizierten Gebietes liegen, so kann nicht viel fehlen. Jedenfalls besitzt das Körperchen ein eigenes Gefäßsystem, das nach einem bestimmten Prinzip angeordnet ist, aber kein gleichmäßiges oder irgendwie symmetrisches Netzwerk bildet.

**333. Das Venensystem der Haut.** Die verschiedenen getrennten Kapillargebiete hängen nun durch die Venen zusammen. Es handelt sich um ein Netz

postkapillarer Venen, dessen Hauptteil im Stratum subpapillare liegt, parallel der Oberfläche. Es enthält die Hauptmenge des in der Haut befindlichen Blutes, und da es dicht unter dem Epithel sich ausbreitet, haben wir hier die anatomische Grundlage der Wärmeabgabe durch Strahlung und Leitung aus der Haut, den Kühler des menschlichen Körpers gleichsam, zu suchen. Wir nennen es das venöse Hauptnetz (Abb. 829).

Es besteht aus lediglich regelmäßigen Maschen. Wo ein aus regelmäßigen Papillenreihen aufgebautes Corpus papillare besteht, d. h. an Handteller und Fußsohle, laufen die Hauptbahnen dieses Netzes den Kämme parallel, zwischen den Haftkämme, die nur hier und da durch Querbahnen überbrückt werden. Es liegt also hier, von unten gesehen (Abb. 830), in Rinnen der Epidermis. Wo die Papillenreihen und die großen Haftkämme fehlen, fehlt auch eine entsprechende Anordnung des Hauptnetzes. In dieses Netz münden die aus den Papillen kommenden kleinen Venen hinein. Gerade wie eine



von der Arterie ausgehende unvollständige Injektion die aufsteigenden Äste (Kandelaber und Hirschgeweihe) mit lauter kleinen umgebogenen Spitzen in den Papillen endigen läßt, zeigt *a* sich dasselbe bei einer unvollständigen Injektion von der Vene aus. Aus dem Hauptnetz ragen die jetzt *d* von rückwärts gefüllten hackenförmig umgebogenen Spitzchen in die Papillen hinein. *c*

Abb. 830. Aus derselben Präparatenreihe wie Abb. 826—828. Fingerkuppe. Venöses Hauptnetz, man blickt von unten gegen die Epidermis. P. phot. 22 $\times$ . *a* Haftkamm, *b* Drüsenkamm; *c* dicht unterhalb des Drüsenkammes mit Schweißdrüsengängen, die hier keine Begleitgefäße haben; bei der 2. von rechts mündet ein Begleitgefäß ins Hauptnetz ein, *d* Abflußvene.

Die kleinen Venen der Papillen sind die eine Art der das venöse Hauptnetz speisenden Bahnen. Die andere kommt von den Schweißdrüsen. Von jedem Drüsenknäuel führt eine Vene zu den abführenden Venennetzen, vor allem zu dem an der Grenze von Lederhaut

und Unterhaut liegendem „kutanen Venennetz“ (s. weiter unten), eine andere zum subpapillaren venösen Hauptnetz, also nach oben. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß dies der gewöhnliche Abflußweg ist. Diese letzten aufsteigenden Venen verlaufen mit den Ausführungsgängen der zugehörigen Schweißdrüsen und bilden langgestreckte Plexus, in deren Mitte dann der Gang steckt. Hier und da schließt sich auch ein Ast einer Kandelaberarterie diesem Bündel im Verlauf an, ohne indes irgendwelche Verbindungen damit einzugehen. So sieht man dann mit den Schweißdrüsen eine regelmäßige Folge von Gefäßen zur Hautoberfläche aufsteigen.

Das venöse Hauptnetz erhält nirgends einen unmittelbaren Zufluß aus Arterien. Bei vollständigen Injektionen mit Tusche bedarf es jedoch eines binokularen stereoskopischen Mikroskopes, um diese verwickelten durcheinander laufenden Gefäßbahnen zu entwirren. Dicke Schnitte, auch Rasiermesserschnitte von mehreren 100  $\mu$  bis 1 mm Dicke, sind unbedingt nötig, um in die Gefäßwelt der Haut Einblick zu gewinnen, selbst an 80  $\mu$  Schnitten erkennt man sehr wenig.

Alle eben genannten venösen Bahnen sind noch unter die postkapillaren Venen einzureihen; es sind meist ziemlich weite Röhren aus Endothel, um die herum das umgebende Bindegewebe einige elastische Fasern spinnt, ohne daß es jedoch zu einer eigenen perithelen Wand käme (Abb. 831).

Die abführenden Venen des Hauptnetzes sind sehr viel weitere Gefäße, schon mit deutlicher, wenn auch sehr dünner bindegewebiger Wand. Sie steigen schräg durch die Kutis herab und bilden dabei ein weitmaschiges Netzwerk. Sie verlaufen zum Teil neben den Arterien, zum Teil getrennt davon. Besonders auf Totalpräparaten der Haut ist dieses grobe Netz ohne weiteres von dem venösen Hauptnetz zu unterscheiden, es geht jedoch ohne Grenze über in das an der Grenze von Lederhaut und Unterhaut verlaufende Venennetz.

Bei Spalteholz heißt das venöse Hauptnetz 1. und 2. venöses Netz, wobei das 1. eigentlich nicht als Netz abgebildet ist und im wesentlichen die kleinen Strecken aus den Papillen umfaßt. Auch legt Spalteholz seiner Darstellung hauptsächlich die Fußsohle zugrunde, wo wegen der besonderen Verhältnisse des reihenförmigen Corpus papillare das Hauptnetz nicht gleichförmig angeordnet ist. Das 3. venöse Netz von Spalteholz sind die absteigenden abführenden Venen, und auch die gleich zu beschreibenden kleinen Venen dieser Schicht werden von ihm in durchaus zutreffender Weise dargestellt, ebenso die „Gefäßdrüsen-schicht“ der Sache nach gekennzeichnet. Ich halte es aber nicht für ganz zweckmäßig, die ganze Darstellung auf übereinander liegende Netze sowohl bei den Arterien als den Venen zuzuschneiden, da dabei der Charakter vieler Gefäße als zu- und ableitender Bahnen nicht zum Ausdruck gelangt.

An der Grenze von Kutis und Subkutis liegt auch bei den Venen ein der Fläche nach ausgebreitetes Netz größerer Stämme, kutanes Netz (Spalteholz). Man versteht, daß bei den wech-



Abb. 831. Fingerkuppe (S). Flachschnitt, Karmin-Orzein; vgl. mit Abb. 812, der Schnitt liegt tiefer. P. phot. 60 $\times$ . *a* Haftkamm, *b* Drüsenkamm, *c* Vene des Hauptnetzes.

selnden mechanischen Beanspruchungen der Haut irgendwie in den Zufluß wie den Abfluß ein solches ausgleichendes und jeder Stelle den Ab- und Zufluß sicherstellendes netzartiges System eingeschaltet ist.

Die Venen des Fettes steigen zu diesem kutanen Netz auf. Hinzu kommen nun noch eine Menge kleinerer Venen, die zwischen den weiten Maschen des kutanen Netzes verschiedenartige Geflechte bilden. Sie nehmen Venen des Fettes auf und Schweißdrüsenvenen und stellen feinere Verbindungen zwischen den großen Stämmen her.

So drängen sich in die Grenze von Lederhaut und Unterhaut und im unteren Teil der Lederhaut eine große Zahl flach aufsteigender oder horizontal verlaufender Gefäße zusammen, die zwischen den hier sehr zahlreichen Schweißdrüsenknäulen liegen und auf dem Flachschnitt das charakteristische Bild der „Gefäßdrüsen-schicht“ ergeben.

**334. Zusammenfassung.** Das ganze oben beschriebene System der Hautgefäße läßt eine gewisse Parallele zum Gefäßsystem der Niere erkennen. In

beiden Organen ist ein Hauptnetz vorhanden, das gespeist wird von zuführenden Bahnen, die schon eine Aufspaltung zu besonderen Zwecken hinter sich haben. Insbesondere sind es die Schweißdrüsenknäuel mit ihren zuführenden Arteriolen und zum Hauptnetz mit den Ausführungsgängen aufsteigenden Abflußbahnen, die an die Glomeruli mit den Vasa afferentia und efferentia erinnern. Jedenfalls zeigt die Möglichkeit eines solchen Vergleiches, daß es sich auch in der Haut nicht nur um eine Versorgung der Haut mit Blut, sondern um Bearbeitung des Blutes in der Haut handelt, daß das Hautgefäßsystem also nicht nur eine Einrichtung für die Haut, sondern auch eine solche für das Blut ist. In der Niere wird das überschüssige Wasser des Körpers nebst den harnfähigen Substanzen abgeschieden, in der Haut die überschüssige Wärme abgestrahlt, wobei auch die Wasserabscheidung als solche ihre besondere Rolle spielt.

### Die Drüsen der Haut.

**335. Arten und Vorkommen.** Beim Menschen kommen verschiedene Arten von Hautdrüsen vor. Unter Hautdrüsen sind dabei solche Drüsen verstanden, die sich aus der Epidermis entwickeln und zeitlebens auf ihrer Oberfläche, entweder unmittelbar oder durch Vermittlung der Haarbälge ausmünden. Wir unterscheiden die Knäuldrüsen, die Talgdrüsen und die Milchdrüsen.

Knäuldrüsen sind unverzweigte lange Schläuche (Tubuli), deren sezernierender Teil zu einem rundlichen Knäul zusammengefaltet — nicht aufgewickelt wie ein Wollknäul — ist. Die eine Art mündet frei auf der Hautoberfläche aus: ekrine Knäuldrüsen. Dies sind die gewöhnlichen Schweißdrüsen, die an allen Teilen der Haut vorkommen, schweißdrüsenfreie Hautstellen gibt es nicht. Die andere Art mündet in die Anfangstrichter von Haarbälgen aus: apokrine Knäuldrüsen. Sie finden sich in den Achselhöhlen, auf dem Mons veneris und den Labia majora, rund um den Anus, an dem auf die eigentliche Öffnung zuführenden Trichter, rund um die Milchdrüsen; im äußeren Gehörgang und im Nasenvorhof sind sie in besonderer Ausbildung vorhanden.

Die Talgdrüsen finden sich als Begleiter der Haare, also nur dort, wo diese vorkommen, d. h. überall mit Ausnahme der Handteller und Fußsohlen. Eine Reihe ähnlich gebauter Drüsenarten kommen an den äußeren Genitalien vor und sind dort beschrieben; Thysonsche Drüsen (S. 641); Drüsen der Labia minora und des Praeputium clitoridis (S. 663); ferner gehören hierher die Lidranddrüsen (Meibomsche Drüsen), die beim Auge beschrieben werden. Es handelt sich um verzweigte Drüsen mit dicken beerenartigen Endstücken, die ein stark fetthaltiges Sekret absondern.

Die Milchdrüsen endlich sind große, verwickelt gebaute Drüsen, die an den bekannten Stellen, beim Menschen in der Regel in der Einzahl, bei den Säugetieren auch in größerer Zahl symmetrisch an jeder Seite vorkommen. Auch diese Drüsen sind durch ihr fetthaltiges Sekret ausgezeichnet.

**336. Die Schweißdrüsen** (ekkrine Knäuldrüsen). Die Knäule der sezernierenden Endstücke liegen in den unteren Schichten des Stratum compactum der Lederhaut und an deren Grenze gegen die Unterhaut, so daß hier die mehrfach erwähnte Gefäßdrüsen-schicht zustande kommt. Auf dem Flachschnitt erscheinen die Drüsenknäule durch dicke Kutisbündel voneinander getrennt (Abb. 806). Je nach der Dicke der Lederhaut ist darnach der Ausführungsgang verschieden lang, der sich aber stets noch mit einigen Windungen in das Knäul hinein erstreckt, so daß der Übergang zwischen dem sezernierenden Teil und dem Gang in der Regel in das Knäul hineinfällt (s. auch Abb. 827 c).

Der sezernierende Abschnitt besteht aus großen hellen Zellen, die zuweilen mehr Kegel- oder Zylinderform haben; dann ist nur eine zentral gelegene Lichtung erkennbar.

In anderen Fällen ist ein unregelmäßiges Mosaik größerer und kleinerer Zellen sichtbar, zwischen ihnen größere und kleinere zwischenzellige Sekretkapillaren, die sich in einer mehr oder weniger zentral gelegenen Lichtung zusammenfinden. Die Zellen zeigen bei entsprechender Behandlung (Abb. 832) feine Granula nahe der Lichtung. Die Kerne sind groß, mit lockerem chromatischen Apparat (typische Drüsenzellen).

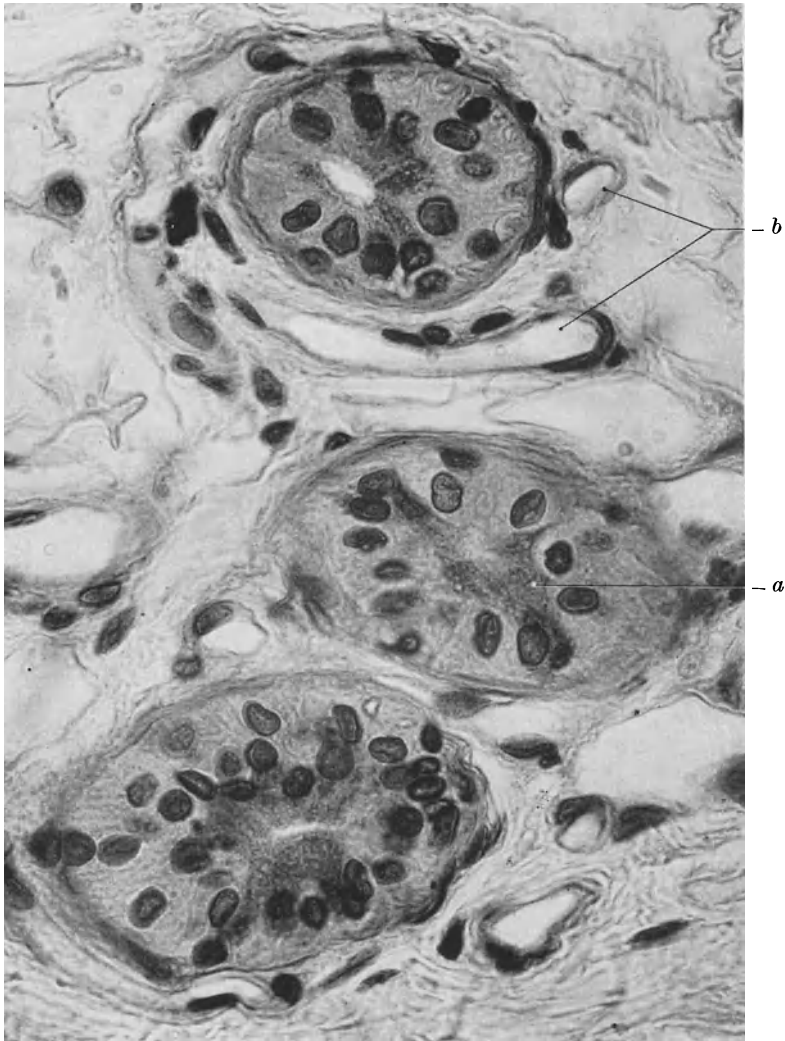


Abb. 832. Sezernierendes Endstück der Schweißdrüse. Hohlhand. 6jähr. Kind, Toluidinblau. P. phot. 720 $\times$ . *a* Granula, *b* Kapillaren.

Bei der Betrachtung des Ausführungsganges geht man am besten von dem Stück aus, das noch zum Stratum germinativum gehört (Abb. 833). Die Käme zwischen den Papillen zeigen lange Fortsätze, die ohne scharfe Grenze aus der Epidermis herauswachsen. Innerhalb des Stratum germinativum schichten sich die Zellen um eine Lichtung konzentrisch herum, daran schließt sich das Gefüge des Stratum germinativum. Je mehr sich der Gang aus der Epidermis heraussondert, um so mehr verschwinden die Schichten um die konzentrischen Lagen; schließlich bleiben diese allein übrig, ohne sich aber in ihrem Verhalten wesentlich von dem Stratum germinativum zu unterscheiden. Die Grenze gegen den

sezernierenden Teil im Knäul ist ohne Übergang, die beiden Strukturen, Gang und Endstück, setzen sich scharf gegeneinander ab. Das Besondere des Ganges gegenüber der Epidermis ist die Innenauskleidung. Die platte Innenschicht macht beim Durchgang durch das Stratum germinativum einer Membran Platz, die anscheinend aus der Umwandlung dieser Zellen, über Zwischenstufen mit pyknotischen Kernen entsteht, wobei die Schicht im Rohr aufrückt. An der Grenze des Stratum corneum ragen alle Schichten trichterförmig gegen die Basis der Epidermis vor. Die an dieser Stelle schon kernlose Binnenschicht bleibt aber immer die Innenauskleidung.

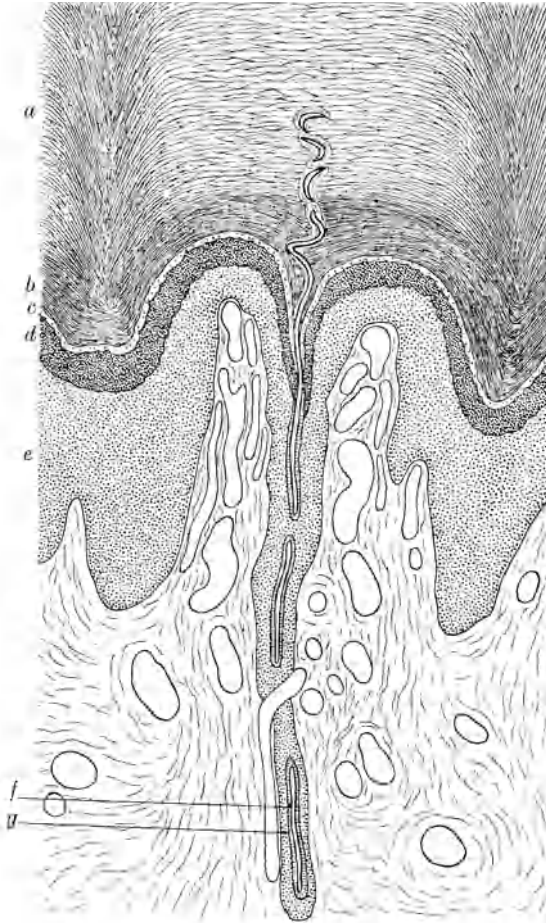


Abb. 833. Schema des Durchtrittes des Schweißdrüsenganges durch die Epidermis an der Hohlhand. Häm.-Eos. Nach Präparaten des Institutes Würzburg. Skizze P. gez. Freytag. *a* Stratum corneum, *b* Stratum lucidum, *c* blasige Zellschicht, *d* Stratum granulosum, *e* Stratum germinativum, *f* Gangzellen, *g* Zellen des Stratum germinativum.

zusammenhängendes Kapillarnetz um die Schläuche, das stark am Volumen des ganzen Bildes beteiligt ist (s. auch S. 701).

Nerven sind in feinen und dichten Geflechten sehr zahlreich an den Schweißdrüsen nachweisbar.

**337. Die apokrinen Knäuldrüsen** (Abb. 835—837). Diese Drüsenart hat mit den gewöhnlichen Schweißdrüsen große Ähnlichkeit. Es handelt sich wieder um unverzweigte Schläuche mit einem Ausführungsgang und einem, in vielfachen Windungen zu einem meist länglichen Paket aufgeknäulten sehr langen

Die Gänge verlaufen unterhalb der Epidermis annähernd gerade, zeigen im Stratum germinativum nur wenig Windungen, um beim Eintritt in das Stratum granulosum korkzieherartige Krümmungen zu bekommen, mit denen sie durch die Hornschicht verlaufen. Solche „Korkzieher“ finden sich aber nur an den dicken Teilen der Epidermis, Handteller, Fußsohle, an der übrigen Haut gehen sie gekrümmt oder schräg durch die dünne Hornlage hindurch.

Die Knäule der Drüsen sind von lockerem Gewebe mit einigen Fettzellen umgeben, das sich scharf vom Stratum compactum abhebt (Abb. 806). Der Schlauch selbst zeigt eine Hülle aus kollagenen Fasern, zwischen denen auch ein feines elastisches Netz liegt; am Ausführungsgang sind die elastischen Netze dichter.

Die Schläuche sind mit Muskulatur versehen. Zwischen Epithel und bindegewebiger Hülle finden sich die „Stabzellen“, die in das Epithel hineinragen und denen der Speicheldrüsenausführungsgänge gleichen (S. 149, Abb. 492). Ihr Verlauf ist gestreckt spiralig um die Gänge. Wieweit sie sich auf das Knäulstück des Ausführungsganges erstrecken, habe ich nicht feststellen können.

Die Blutgefäße (Abb. 834) bilden ein engmaschiges, allseitig

sezernierenden Teil. Der Ausführungsgang öffnet sich, zuweilen mit einer trichterförmigen Erweiterung, in den Mündungstrichter eines Haares; er unterscheidet sich nicht wesentlich von dem einer gewöhnlichen Schweißdrüse. Der sezernierende Teil ist weit, mit mäßig hohem Zylinderepithel versehen, das außen mit Stabzellen belegt ist.

Diese Drüsen finden sich in der Achselhöhle in individuell verschiedener Ausbildung. Sie sind bei der Frau stärker ausgebildet als beim Manne, entwickeln sich vor oder mit dem Eintreten der Geschlechtsreife und bilden sich im Alter teilweise zurück. Ob sie bei der Frau einen mit der Menstruation einhergehenden Entwicklungszyklus zeigen, ist umstritten. Die anderen Stellen, an denen sie zu finden sind, sind S. 706 genannt.

**338. Talgdrüsen.** Die Talgdrüsen entwickeln sich aus dem epithelialen Haarbalg. Von der Basalfläche des

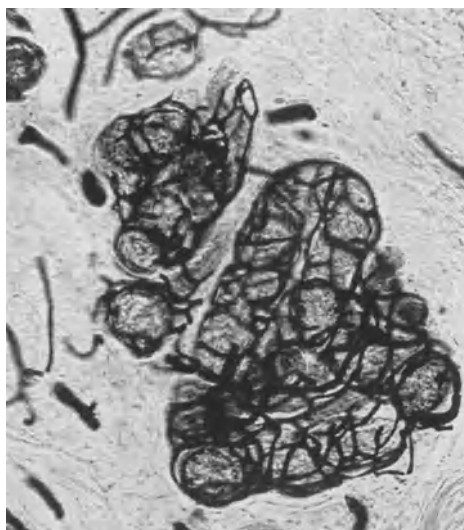


Abb. 834. Vollständig injiziertes Gefäßnetz der Schweißdrüse. Vollständige Injektion eines Fingers. 80  $\mu$  Schnitt, Karmin. P. phot. 38 $\times$ .

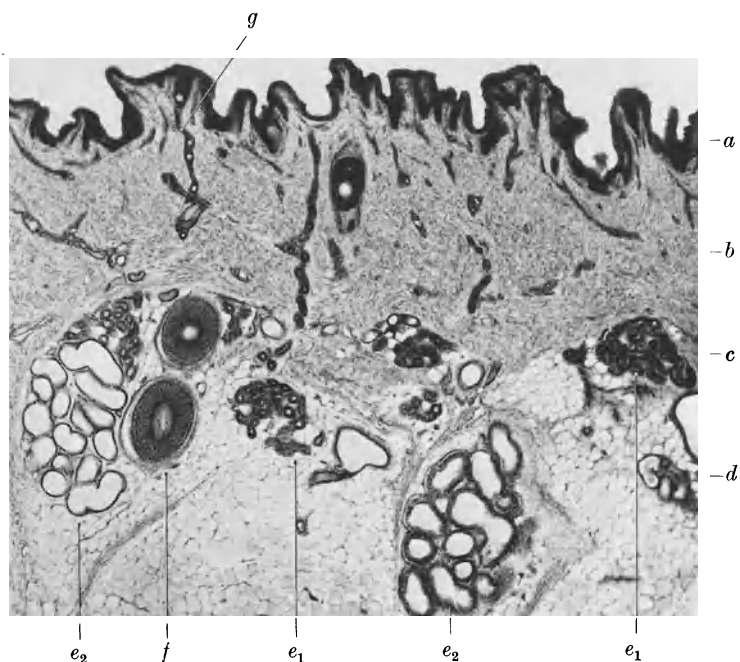


Abb. 835. Haut der Achselhöhle (S). Häm. P. phot. 28 $\times$ . *a* Epidermis und Corpus papillare, stark gerunzelt, *b* Kutis, *c* Gefäßdrüsen-schicht, *d* Subkutis, *e*<sub>1</sub> ekkrine Drüsen, *e*<sub>2</sub> apokrine Drüsen, *f* Haare, *g* ekkriner Drüsen-gang.

Epithels wächst ein Zapfen in das Bindegewebe hinein und bleibt zeitlebens breit mit diesem in Verbindung. Dies tritt besonders an den kleineren hervor



und an den freien Talgdrüsen (Abb. 754), die zuweilen kaum aus dem Epithel deutlich abgegliedert sind und ihm an der Unterfläche breit anhaften.

Die größeren sprossen zu mannigfach gestalteten verzweigten Drüsenkörpern aus (Abb. 839). Wie oben erwähnt, gehört die Drüse in der Regel zum Haar und mündet in den epithelialen Haarbalg ein, ihr Sekret in diesen und durch dessen Mündung auf die Oberfläche entleerend.

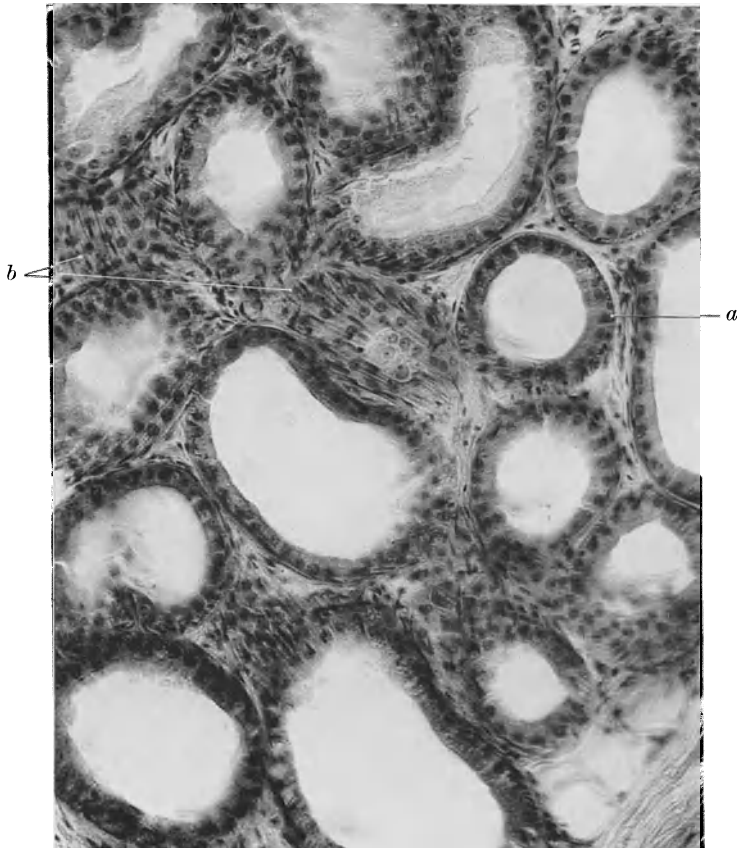


Abb. 836. Apokrine Drüse der Achselhöhle (S). Häm. P. phot. 170 $\times$ . *a* Querschnitt des Kanälchens, die kleinen dunklen Kerne außen sind Muskelkerne, *b* Flachschnitt mit den Stabzellen.

An vielen Stellen, so im Gesicht, tritt das Haar zurück, die Talgdrüse erscheint als Hauptsache, an deren Ausführungsteil das Haar mit seinem epithelialen Balg als kleines Anhängsel daran sitzt. Das Haar kann dann mit seinem Balg zugrunde gehen und die Talgdrüse bleibt allein übrig.

Die „freien“ Talgdrüsen im engeren Sinne entwickeln sich ohne Haar. Außer an den „Geschlechtsorganen“ (s. oben) finden sich kleine freie Drüsen am Lippenrot, zuweilen an der Innenfläche der Wange, in der Nahtlinie zwischen Unter- und Oberkieferfortsatz und an den Augenlidern.

An der Talgdrüse, sei es nun, daß sie aus mehreren Abschnitten (wie in Abb. 839) oder nur aus einem einzigen besteht, kann man einen Stammteil (Ausführungsteil- oder Gang), einen Hals und den Endkolben unterscheiden (Abb. 838). Der Stammteil hängt

mit dem Epithel der Haarwurzelscheide zusammen, ist wie dieser gebaut, zeigt einen Kanal im Innern und eine mehr oder weniger starke Verhornung gegen dessen Lichtung zu. Am Halsteil verdünnt sich das Epithel sehr schnell und geht am Endstück (Zapfen, Azinus) in ein einschichtiges niedriges Epithel (Keimschicht) über, in dem zuweilen zahlreiche, meist jedoch gar keine Mitosen sichtbar sind (Zellvermehrung in Schüben). Der so entstehende Hohlraum ist von den „Talgzellen“ erfüllt. In anscheinend ziemlich wechselnder Weise ist deren Masse durchzogen von Epithelsträngen,

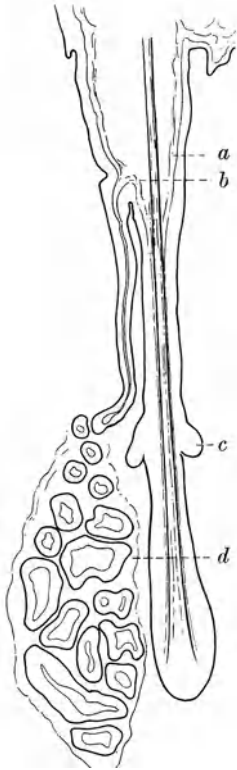


Abb. 837. Rekonstruktion einer apokrinen Knäueldrüse der Achselhaut nach einer Schnittserie von Prof. Loeschke. P. gez. 50 $\times$ . *a* Mündungstrichter einer Haargruppe, *b* Mündung der Drüse, *c* Mündungsstücke der Talgdrüsen, *d* Drüse, der Wurzelteil des Haares ist stark senkrecht zur Zeichenebene gekrümmt.

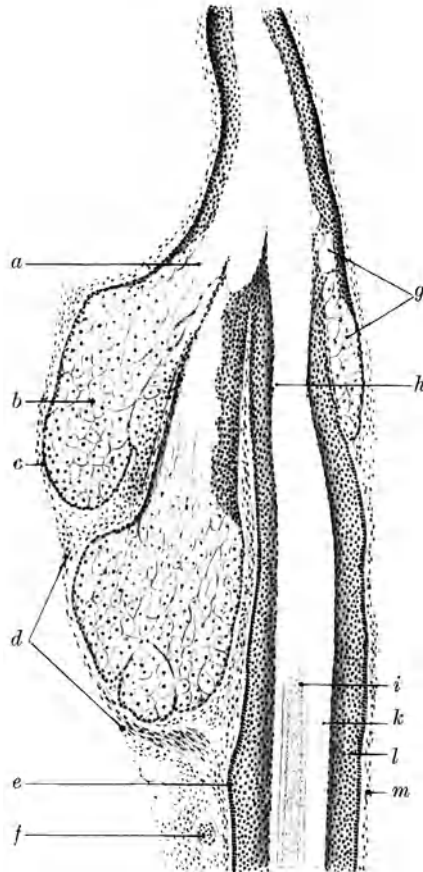


Abb. 838. Haarbalg mit Einmündung der Talgdrüsen. Freytag gez. 72 $\times$ . *a* Mündung der Drüse in den Haarbalg, *b* Talgzellen, *c* Matrixzellen, *d* Arrector pili, *e* Wulst am Haarbalg, Ansatz des Arrector (Haarbeet), *f* kleiner Nerv, *g* Nebendrüse mit Talgzellen, in der Wand des Haarbalges, *h* Ende der inneren Wurzelscheide, *i* Haarschaft, *k* innere, *l* äußere Wurzelscheide, *m* bindegewebiger Haarbalg.

Platten und Balken, die untereinander durch feinere und feinste Fortsätze aus Zellgruppen und Zellteilen zusammenhängen und so die Masse der Talgzellen unvollkommen zerlegen. Im ganzen wird eine schalenartige konzentrische Schichtung deutlich, deren einzelne Bestandteile nach außen gewölbt, gegen das Innere des Zapfens und gegen den Hals zu hohl sind. Die Talgzellen sind große polyedrische Zellen, deren Inneres von Fetttropfchen erfüllt ist; gegen den Hals zu werden die Zellen größer, der Kerninhalt verklumpt (pyknotisch); seine Gestalt wird sternförmig, die Grenzen der Fetttropfchen verschwinden. Das Ganze stellt eine Ansammlung von Fettsubstanzen dar, in der mannigfache Lipotide und Fette vorkommen, bei Tieren auch Cholesterinester (Wollfett, Lanolin). Beim Menschen fehlt

angeblich Cholesterin im Hauttalg (?). Bei der Ansammlung und Ablagerung des Fettes geht die Zelle schließlich zugrunde, die Reste des Protoplasmas wandeln sich angeblich in Horn um. Das Ganze stellt also eine gekammerte mit Fett gefüllte Hornblase dar.

Die Talgdrüsen und die Art der Talgbildung in ihnen haben das Vorbild für den „merokrinen Typus der Sekretion“ abgegeben. Der Talg soll schließlich durch Zerfall der Zellen



Abb. 839. Große verästelte Talgdrüse mit Ausführungsgang und kleinem Haar als Anhängsel, vom Gesicht (V). Gallein. P. phot. 70 $\times$ . *a* Drüsenausführungsgang, *b* Haar, *c* Schweißdrüse, *d* Drüsenazinus, *e* Bündel der mimischen Muskulatur.

entstehen; er ist ein Gemisch von Talg und Zellresten verschiedener Art. In der Tat sammelt sich eine derartige Masse besonders in den Bälgen (mit oder ohne Haaranhängseln) vor allem im Gesicht an, wo man sie durch Drücken in der bekannten Weise entleeren kann. Man kann sich auch sonst davon überzeugen, daß viele Teile des Gesichts regelmäßig von einer dünnen Fettschicht überzogen sind, die sich nach Entfernung sehr schnell erneuert. Die von den Drüsen sezernierten Fettmassen sind also auch bei völlig gesunder Haut recht beträchtlich.

Ob dieses Schema der zerfallenden und entleerten Zellen durchaus stimmt, wird bezweifelt (Neubert), da die Anordnung der Zellen in Schichten und das epitheliale Gerüstwerk in Hals und Zapfen einen einfachen Weiterschub sich auflösender Zellen unwahr-

scheinlich mache. Jedenfalls ist die Bildung des Hautfettes in den Talgdrüsen nicht völlig geklärt.

**339. Die Milchdrüse.** Die Milchdrüse gehört zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen<sup>1)</sup>, d. h. ihre Ausbildung ist abhängig von der inneren Sekretion des die Geschlechtstfunktionen beherrschenden innersekretorischen Drüsen-systems (bei den Säugetieren Gonade, Hypophyse, Nebennierenrinde). Die Entwicklung ist bei beiden Geschlechtern gleich, die besondere Ausbildung beim weiblichen Geschlecht setzt im wesentlichen erst mit der Pubertät ein.

Die Entwicklung beginnt mit einer jeweils in die Tiefe vorspringenden Epithelleiste (Milchleiste), in der sich am Orte der späteren Drüsen (beim

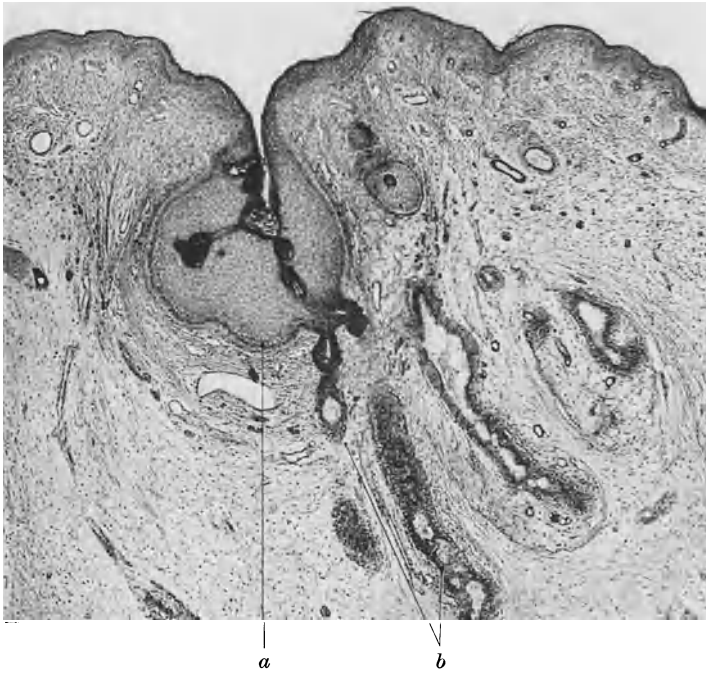


Abb. 840. Weiblicher Fetus von 27 cm Länge. Milchdrüsenanlage; Gallein. P. phot. 47 $\times$ .  
a Zapfen, b aussprossende Gänge.

Menschen je eine an der Brust, bei anderen Säugetieren entsprechend der Zahl und dem Sitz) Knöpfe ausbilden. Diese Epithelknöpfe senden Sprossen aus, die Drüsenschläuche, die später eine Lichtung erhalten (Abb. 840). Der Epithelknopf flacht sich teils ab, teils wird er durch einwachsendes Bindegewebe entsprechend den Drüsenschläuchen in Gänge zerlegt.

Die Milchdrüse des Neugeborenen zeigt 20—25 Gänge, die in der Regel noch nicht auf einer Erhöhung (Brustwarze) ausmünden, häufiger in einer flachen Grube. Die Gänge sind bei der Geburt bei beiden Geschlechtern von zweireihigem Zylinderepithel ausgekleidet, erweitert und mit Sekret gefüllt, das dem späteren Kolostrum gleich und sich durch Druck entleeren läßt (Hexenmilch). Starke Füllung der Blutgefäße, flüssigkeitsreiches Bindegewebe (Ödem), zahlreiche Wanderzellen, myeloische Herde werden regelmäßig beobachtet.

<sup>1)</sup> Als primäres Geschlechtsmerkmal bezeichnet man am besten nur die Keimdrüse: primäres oder Gonadengeschlecht. Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind dann die unmittelbar im Dienste der Fortpflanzung stehenden, in ihrer Differenzierung von der Gonade abhängigen Teile, also Geschlechtswege, Begattungsorgane, evtl. die Brustdrüse; tertiäre alles übrige, Behaarung, Kehlkopf usw.

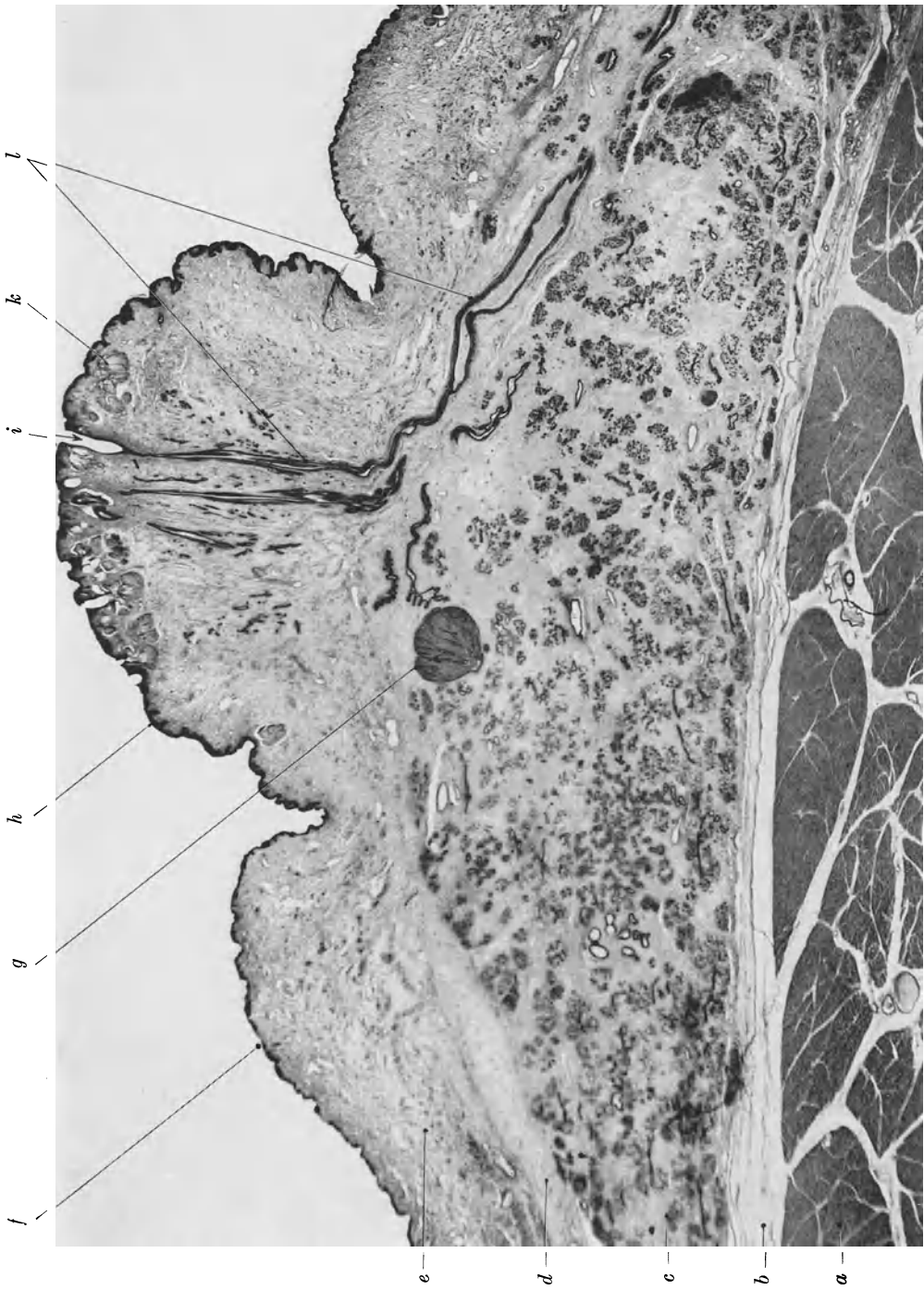


Abb. 841. Ruhende Brustdrüse einer 37jähr. Frau. Häm. P. phot. 8×: *a* Musculus pectoralis major; *b* Faszie und lockeres Bindegewebe, *c* Drüsenkörper mit Läppchen, *d* Subkutis, *e* Kutis des Warzenhofes, *f* Warzenhof, *g* kleines Adenom, *h* Brustwarze, *i* Milchsinus, *k* freie Talgdrüse, *l* Milchgänge.

Einige Tage nach der Geburt bildet sich der Zustand zurück und das Organ bietet das Bild einer embryonalen Drüse mit einigen Gängen, niedrigen Zylinderzellen, Seitensprossen. In der Kindheit nimmt das Organ an Größe zu, die Brustwarze bildet sich aus. Bei Mädchen wächst das Organ stärker und die Gänge verzweigen sich reichlicher.

Die ruhende Drüse der erwachsenen Frau (Abb. 841) zeigt die Brustwarze (Mamilla), den Warzenhof (Areola) und den durch Fetteinlagerung sehr verschieden großen Drüsenkörper. An Brustwarze und Areola führen die tiefen Schichten des Stratum germinativum Pigment. In der Mitte der Warze münden

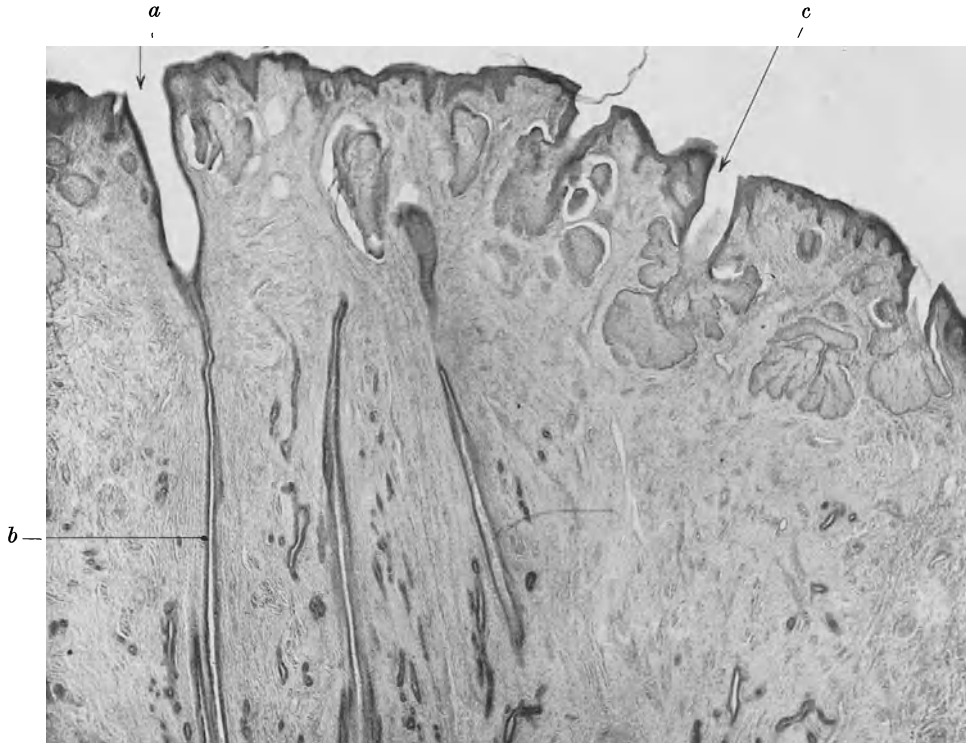


Abb. 842. Brustwarze der 37jähr. Frau. Häm.-Eos. P. phot. 24 $\times$ .  
a Milchsinus, b Milchgang, c freie Talgdrüse der Mamilla.

die Milchgänge aus, mit einem unterhalb der Mündung erweiterten Anfangsstück (Milchsinus), das noch Plattenepithel besitzt; der übrige Gang zeigt 1—2schichtiges niedriges Zylinderepithel (Abb. 842). Die Gänge verzweigen sich schon innerhalb der Brustwarze reichlich und verlaufen in langen Zügen zu den Läppchen. Eine Gliederung in Lappen oder den Gängen entsprechende Einzelteile scheint nur vereinzelt vorzukommen. Der eigentliche Drüsenkörper liegt noch unter der Unterhaut. Diese ist durch einen von der Warze in den Drüsenkörper reichenden Zylinder derben Bindegewebes unterbrochen. Die Läppchen sind rundliche Gebilde derben Bindegewebes, in denen sich der Sproß des Milchganges zu kurzen, am Ende leicht knospenartig verdickten Gängen verzweigt. Bei der ruhenden Drüse bilden diese Gänge das Ende des Gangsystems (Abb. 843).

Die Gänge sind von zellreichem Bindegewebe [Wanderzellen, Plasmazellen (Schaffer)] begleitet und besitzen dicke Mäntel von elastischem Gewebe, die aber einigen Abstand vom Epithel einhalten.

In der Brustwarze und im Warzenhof sind zahlreiche Bündel glatter Muskulatur vorhanden. In der Warze bilden sie einen Mantel längs verlaufender Bündel unter der Außenfläche und ein siebartiges Geflecht zwischen den Ausführungsgängen; die Muskelschicht ist ziemlich locker, dabei dick und liegt in einigem Abstand vom Epithel. Die Bündel der Areola findet man an Radiärschnitten längs-, quer- und meist schräg-geschnitten.

Auf der Brustdrüse kommen zahlreiche freie Talgdrüsen von erheblicher Größe vor, im Warzenhof sind sie teils frei, teils an Haare gebunden. Vom Warzenvorhof sind auch apokrine Knäuldrüsen beschrieben.

Die Höckerchen des Warzenhofes entsprechen teils den apokrinen Drüsen (Tubercula Morgagni), teils Talgdrüsen oder akzessorischen Milchdrüsen (Tubercula Montgomery).

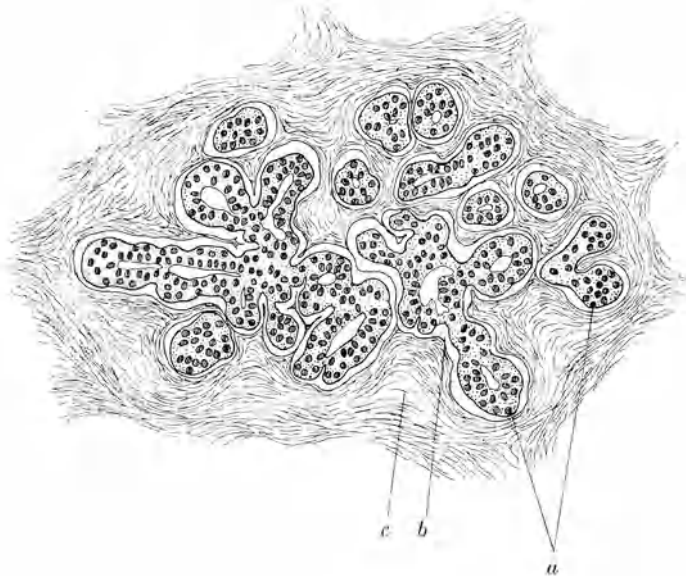


Abb. 843. Läppchen derselben Drüse wie Abb. 841. Frau Stolz gez. 200 $\times$ . *a* Gänge, aus denen die sezernierenden Endstücke auswachsen und die bei der Reduktion übrig bleiben, *b* Basalmembran, *c* derbes interstitielles Bindegewebe.

Die Talgdrüsen des Warzenhofes werden auch als Montgomerysche Drüsen bezeichnet (nach Schaffer).

In der tätigen Drüse bilden sich während der Schwangerschaft die einzelnen Läppchen mit ihren Gangsystemen zu funktionierenden Drüsenteilen um. Die Gänge sprossen aus, erweitern sich und verdrängen das Bindegewebe, das nun einen relativ viel geringeren Teil des mächtig vergrößerten Organs einnimmt. Die sezernierenden Abschnitte bilden weite Säckchen mit Ausbuchtungen. Das Bild wird mit Recht mit dem des Lungengewebes verglichen (Abb. 844 u. 846).

Das Epithel ist ein ziemlich niedriges, zuweilen fast plattes, kubisches Epithel. Die Zellen springen gegen die Lichtung vor. Sie enthalten Fetttropfchen, die dann ausgestoßen werden. Dieselben Zellen bilden also die Milchflüssigkeit mit allen ihren Bestandteilen, und das Fett. Nach Aufhören der Drüsentätigkeit zerfallen die neugebildeten sezernierenden Endstücke wieder. Es bleiben nur Ausführungsgänge übrig, aus denen sich die sezernierenden Abschnitte also bei jeder Schwangerschaft neu bilden. Die in der ruhenden Drüse sichtbaren epithelialen Teile entsprechen mithin den intralobulären Ausführungsgängen (vergleichbar den Schaltstücken der serösen Drüsen) in der tätigen Drüse.

Die Endstücke der tätigen Drüse sind von stabförmigen und verzweigten Muskelzellen umgeben.

Die Milch enthält an morphologischen Bestandteilen Fetttröpfchen verschiedener Größe, die von Eiweißhüllen umgeben sind. Diese verhindern das Zusammenfließen. Kolostrum ist das Sekret vor der eigentlichen Milchbildung.

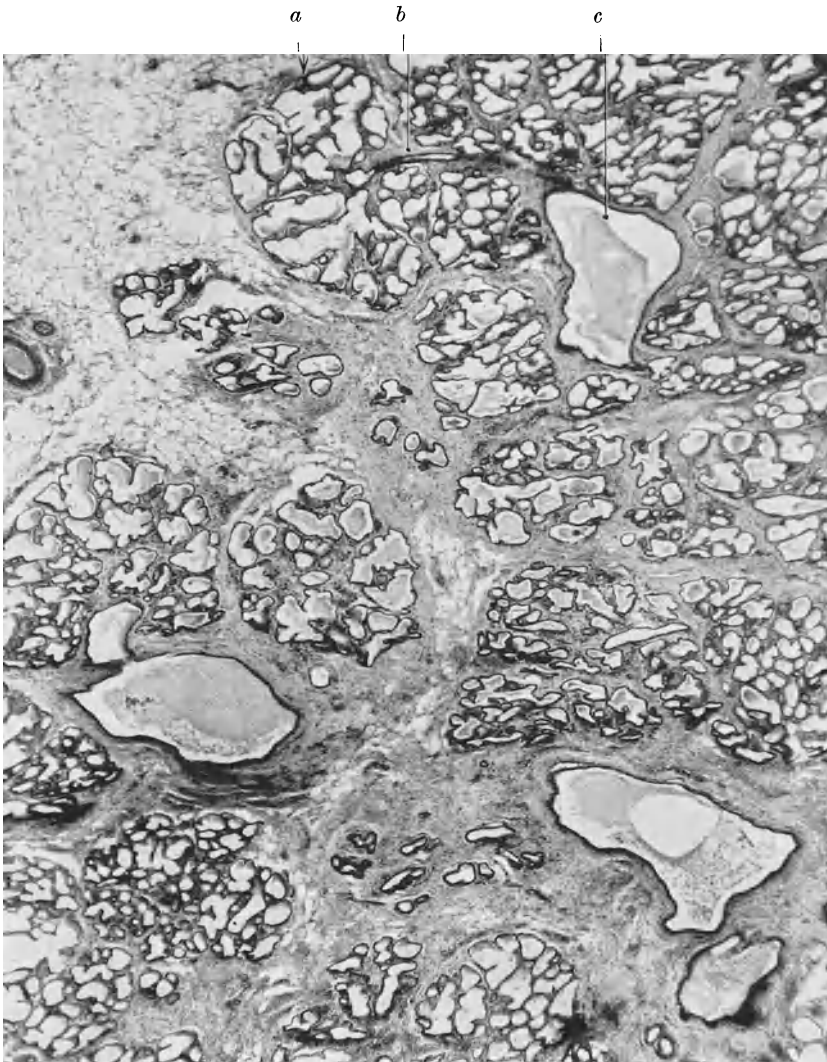


Abb. 844. Parenchym der sezernierenden Drüse. Jugendliche Frau † an septischem Abort. Häm.-Eos. P. phot. 28×. *a* Läppchen, *b* intralobulärer Ausführungsgang, *c* Milchgang.

Es unterscheidet sich von der Milch durch den geringeren Fettgehalt und die Kolostrumkörperchen. Dies sind Phagozyten (Makrophagen), die reichlich aufgenommene Fettkügelchen enthalten. Wenn das Sekret vor der Geburt oder nach Absetzen des Kindes nicht abgesogen wird, werden die flüssigen Bestandteile unmittelbar resorbiert, das Fett wird durch einwandernde Zellen phagozytiert. Es handelt sich wohl um dieselbe Zellart, wie bei den Staubzellen der Lunge. Wie dort, kriechen die Zellen wieder aus



den Drüsenbläschen heraus und werden durch die Lymph-, hier bei der Milchdrüse auch durch die Blutgefäße abgeführt.

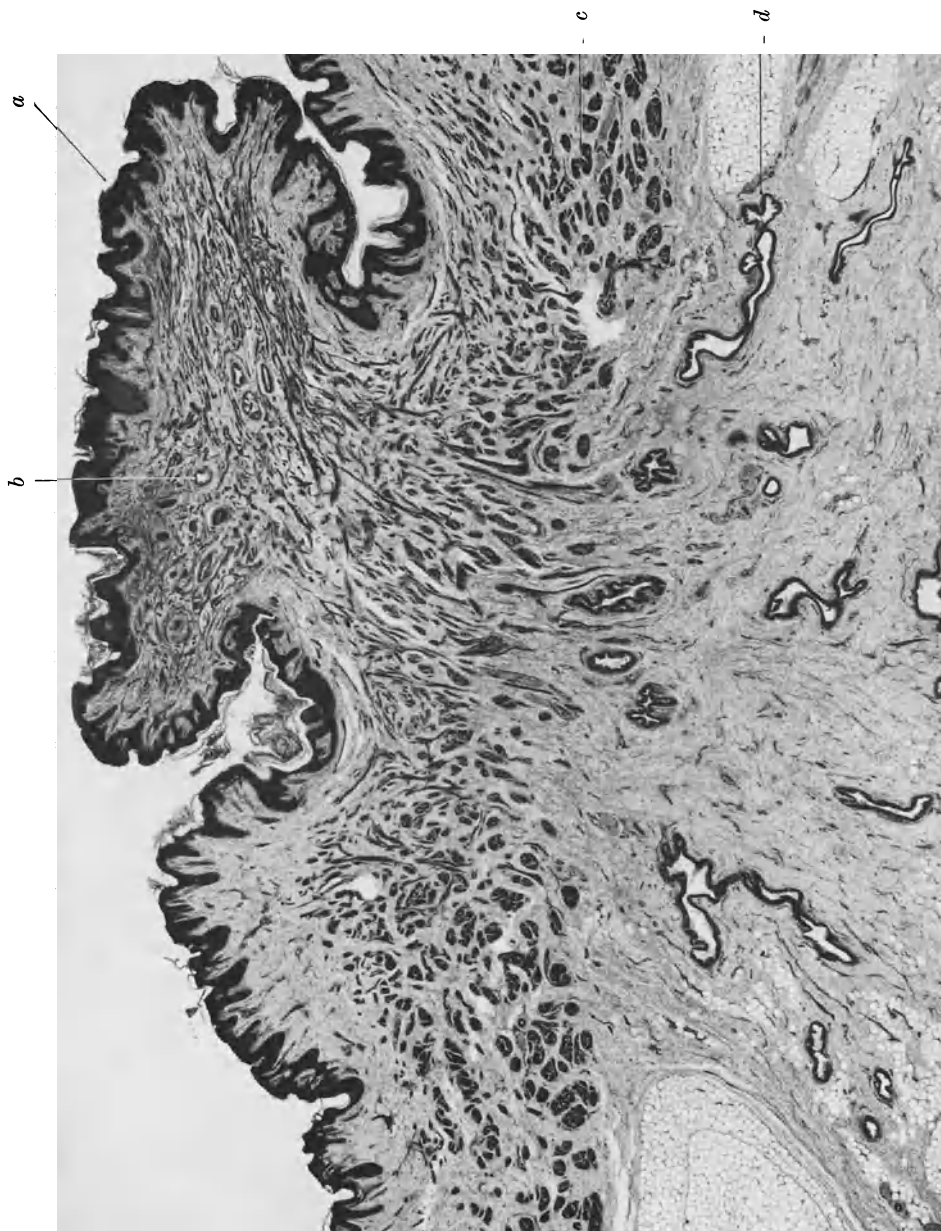


Abb. 845. Männliche Brustwarze (V). Gallen; P. phot. 20  $\times$ . a Warze, b epithelialer Gang in der Warze („Nebengang“), c glatte Muskulatur, d Milchgang.

Von den Blutgefäßen ist ein Ring anastomonierender Venen in der Drüsenperipherie erwähnenswert; das Verhalten entspricht im übrigen dem bei anderen Drüsen. Die Lymphgefäße beginnen zwischen den Läppchen. Nerven sind wie bei anderen Drüsen beobachtet.

Die Milchdrüse des Mannes entspricht der kindlichen (Abb. 845). Es finden sich nur Milchgänge mit wenigen Verzweigungen innerhalb eines dichten Bindegewebes, das sich kegelförmig mit der Basis nach der Tiefe unter das

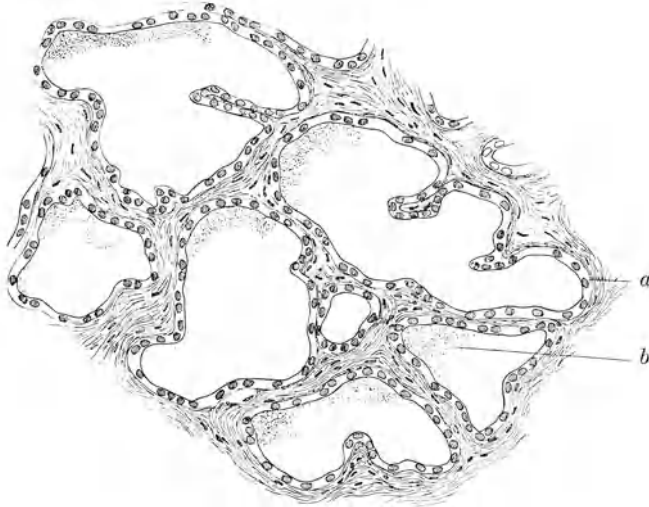


Abb. 846. Aus einem Läppchen der sezernierenden Drüse der Abb. 844. Frau Stolz gez. 200  $\times$ . *a* Niedriges Epithel des weiten Endstückes, *b* Sekretreste.

subkutane Fett ausdehnt. Die Brustwarze mit dem Warzenhof ist im übrigen ein verkleinertes Abbild der weiblichen Organe.

### Die Haare.

**340. Die Behaarung.** Die Haare sind ein Kennzeichen der Säugetiere. Sie dienen dem mechanischen Schutz, indem sie über die Haut eine sehr widerstandsfähige Schicht dicht zusammenschließender Hornfäden legen, ferner der Wärmeregulation, denn das Haarkleid enthält eine isolierende Luftschicht, wobei durch die Benetzung der Haare mit Schweiß die wärmeregulierende Funktion mannigfach variiert werden kann, und schließlich dienen die Haare als Sinnesorgane. Jede Berührung der Haare wird sofort wahrgenommen, ohne daß die Epidermis vom Reiz auch nur erreicht wird, und in besonderer Ausgestaltung (Schnurrhaare, Sinushaare) sind sie besondere empfindliche Tastorgane. Beim Menschen ist das Haarkleid rückgebildet und für alle drei Leistungen spielt bei ihm die Behaarung nur eine untergeordnete Rolle. Da überdies die Behaarung individuell variabel, in verschiedenen Lebensaltern verschieden ausgebildet ist und vorzüglich unter der Wirkung der Sexualhormone steht, so tritt das Haarkleid des Menschen fast ganz in seiner Bedeutung als Geschlechtsmerkmal individuellster Ausbildung in die Erscheinung. Nur wenige Teile des menschlichen Haarkleides lassen überhaupt eine wichtige Leistung erkennen, wie die Augenbrauen, die Wimpern und die Vibrissen des Naseneinganges; alle andern sind Bestandteile der Geschlechtsdifferenzierung und in ihrer biologischen Rolle nur sehr schwer zu deuten.

Im Laufe des Lebens unterscheidet man verschiedene Behaarungen. Zuerst tritt das Wollhaarkleid, Lanugo, auf, entwickelt sich im Fetalleben und bleibt im Gesicht, beim weiblichen Geschlecht zum Teil auch an Rumpf und Extremitäten in mehr oder weniger großer Ausdehnung zeitlebens erhalten. Auf dem Kopfe, an Augenbrauen und Wimpern schon

vor der Geburt, sonst bis etwa zur Pubertät sich entwickelnd, wird es ersetzt durch das Terminalhaar, sehr viel stärkere, kräftigere und längere, vor allem auch pigmentierte Haare, deren Form und Färbung zu den am besten untersuchten und wichtigsten erblichen

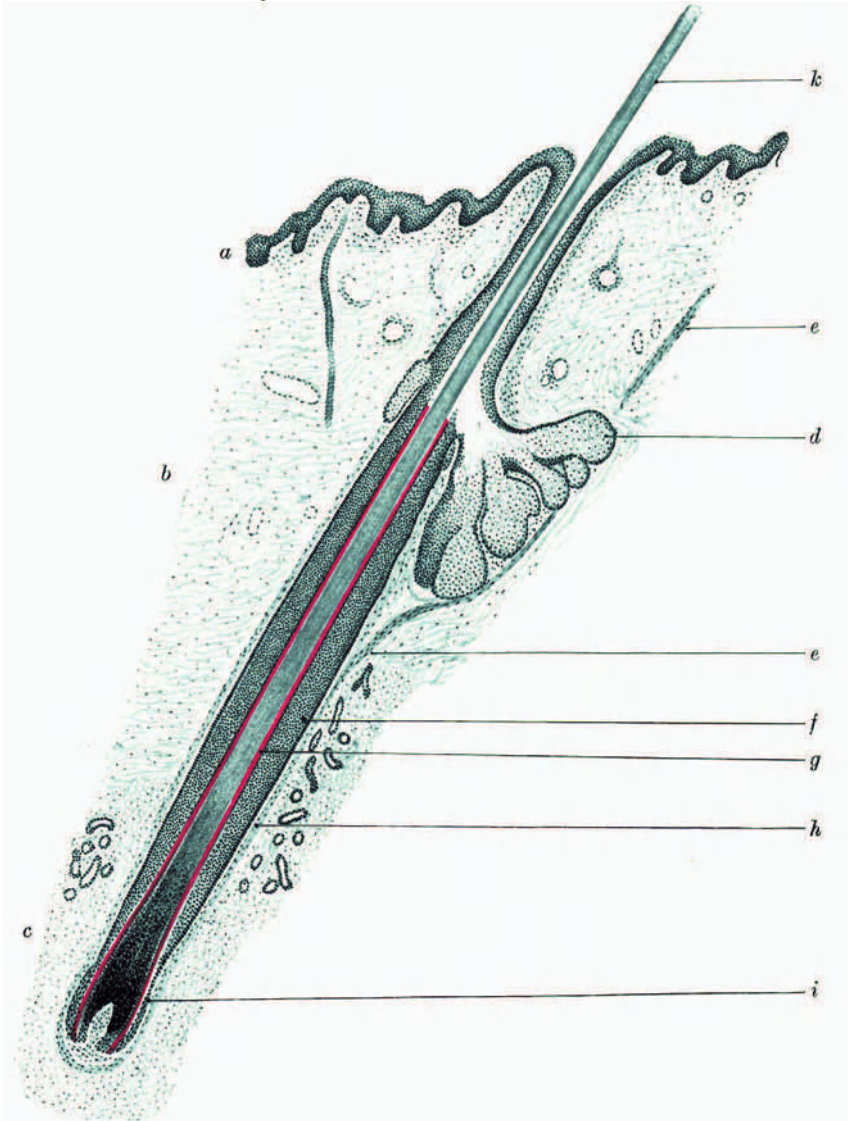


Abb. 847. Schematisierte Zeichnung eines Kopfhaares mit der Wurzel. Freytag gez. 36  $\times$ . *a* Epidermis, *b* Stratum compactum der Kutis, *c* Subkutis, beachte die schräge Lage, den stumpfen und spitzen Winkel und die Lage *d* der Talgdrüsen und *e* des Arrector pili, *f* äußere, *g* innere Wurzelscheide (rot), *h* bindegewebiger Haarbalg, *i* Zwiebel, *k* Haarschaft.

Merkmale (Rassen, Typen usw.) gehört. An der Terminalbehaarung unterscheidet man: 1. das terminale Rumpf- und Extremitätenhaar, vorzüglich beim Manne entwickelt; 2. die Sexualbehaarung (Mons veneris und Achselhöhle) durch apokrine Knäuldrüsen ausgezeichnet, dazu auch die Haare des Afters; 3. Kopfbehaarung, Gesichtsbehaarung (Bart, Augenbrauen, Wimpern, Naseneingang, äußerer Gehörgang). In ihrem Feinbau stimmen alle Haare im wesentlichen überein.

**341. Übersicht über den Bau des Haares (Abb. 847—853).** Die Haare sind aus verhornten Zellen bestehende Fäden, die aus Öffnungen in der Epidermis hervorragen. Diese Öffnungen und die der Schweißdrüsen sind die besonders in der populären Medizin eine Rolle spielenden „Hautporen“. Sie führen in epitheliale Röhren hinein, die tief in die Haut, bei den großen Haaren (z. B. des Kopfes) bis in die Unterhaut hineinreichen und das Haar umschließen. Der ganze in der Haut steckende Teil wird gewöhnlich Haarwurzel genannt,

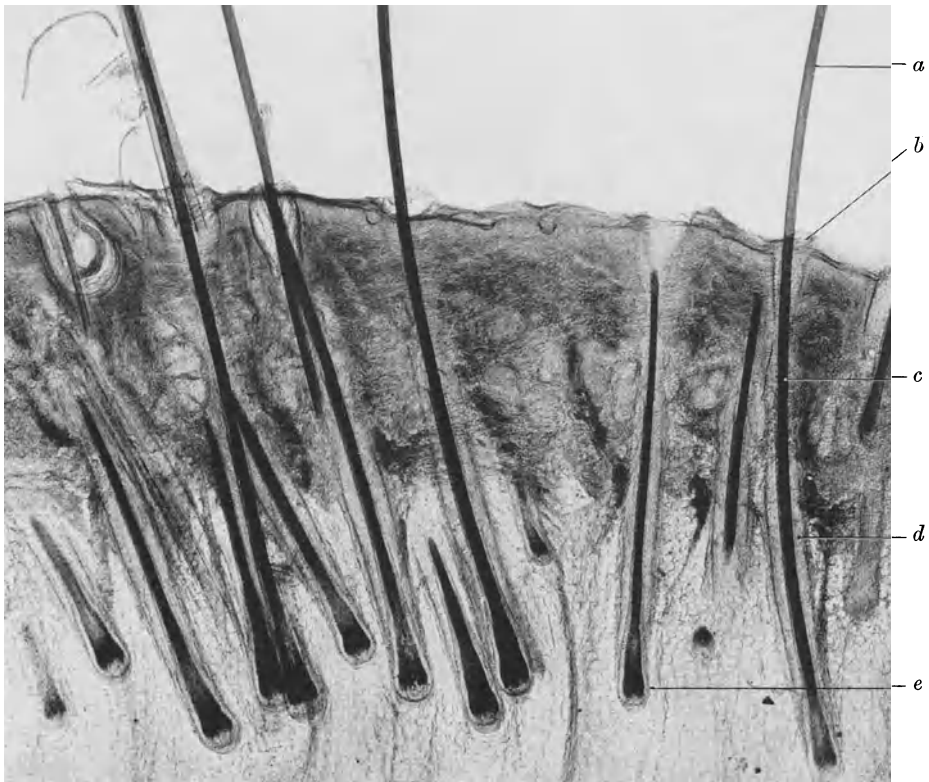


Abb. 848. Haare mit Haarwurzeln. Kopfhaut, ungefärbter dicker Rasiermesserschnitt der Sammlung Würzburg. P. phot. 20 ×. *a* Haarschaft, *b* Mündungstrichter, *c* Haarschaft in der Wurzelscheide, *d* Wurzelscheide, *e* Zwiebel.

die somit aus der epithelialen Wurzelscheide (epithelialer Haarbalg), ihrer bindegewebigen Hülle (bindegewebiger Haarbalg) und dem eigentlichen Haar besteht.

In den unteren Teil der Wurzelscheide ragt eine bindegewebige Papille hinein, der ganze Teil ist aufgetrieben und heißt Haarzwiebel (Bulbus). Nicht weit von der trichterförmigen Mündung öffnen sich die Talgdrüsen in die Wurzelscheiden. Die ganze Wurzel steht schräg in der Haut, ist auch in der Regel nicht gerade, sondern bei den meisten Körperhaaren mehr oder weniger stark gekrümmt; die Wurzeln der Kopfhaare sind meistens gerade, nur der Bulbus mehr oder weniger stark abgelenkt. Dabei ist die Wurzel kein richtiger Zylinder, sondern unterhalb der Talgdrüsen etwas eingezogen, weiter abwärts bauchig aufgetrieben und über dem Bulbus wieder eingezogen.

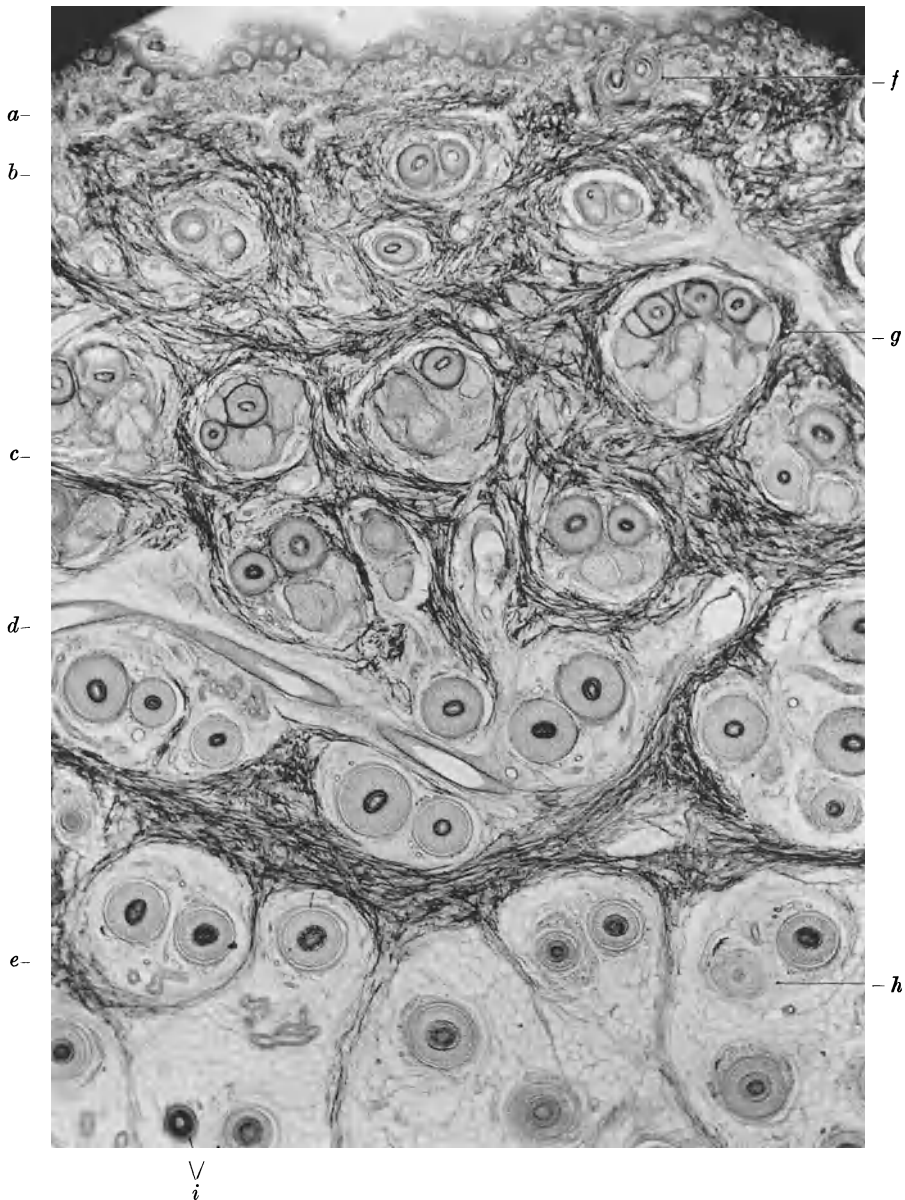


Abb. 849. Flachschnitt der Kopfhaut (S), senkrecht zu den schräg stehenden Haaren. Elastikafärbung mit Orcein. P. phot. 28 $\times$ . *a* Epidermis mit quer und schräg getroffenen Papillen, *b* Strat. subpapillare, *c* Stratum compactum, *d* Gefäßdrüsen-schicht mit großer längs getroffener Arterie, *e* Subkutis, *f* Haargruppe beim Durchtritt durch die Epidermis, *g* vollständige Dreiergruppe mit Talgdrüsen, *h* Haarzylinder, *i* Haarzwiebeln.

Die Form der Wurzeln hängt mit der des Haares zusammen; der Krümmung des Haares entspricht eine solche der Wurzel: z. B. säbelförmige Kopfhhaarwurzeln bei den kraushaarigen Rassen; stark gekrümmte Wurzeln der Achsel- und Schamhaare auch bei Europäern.

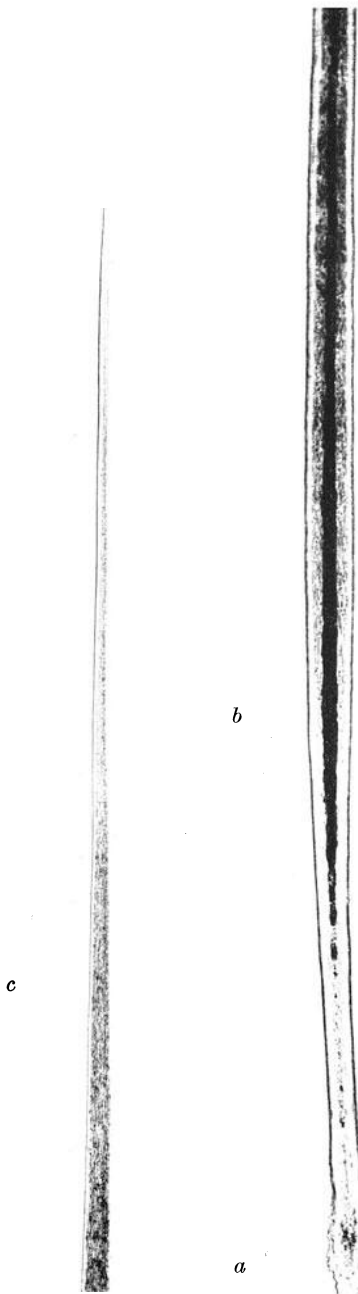


Abb. 850. Vollständiges, ausgezogenes und ausgezupftes Wimperhaar mit natürlicher Spitze; ungefärbt in Harz; die Mitte ist fortgelassen. P. phot. 57 $\times$ . *a* Haarkolben, *b* Mark, lufthaltig, ganz dunkel, *c* Rinde (nahe der Spitze ohne Mark) pigmentiert.

In der Tiefe der Wurzelscheide hängt das Haar mit dieser zusammen. Es besteht hier aus protoplasmatischen Zellen, der eigentlichen lebendigen „Wurzel“ des Haares, aus der es herauswächst, und in die sich die Papille hineinstülpt, so daß diese wichtige Zellmasse von innen her ernährt wird. Der Haarschaft, der sich von diesem Wurzelstück durch die ganze Wurzelscheide bis zum Ende außerhalb der Epidermis erstreckt, besteht aus dem Mark, der Rinde und dem Oberhäutchen (Haarcuticula, Epidermicula). Dieser ganze Teil ist Horn, abgestorben und keiner lebendigen Veränderung mehr fähig. Das Mark ist nicht an allen Haaren und an einem Haar nicht überall vorhanden. An dünnen Haaren fehlt es. Unregelmäßig



Abb. 851. Haar der Regio pubica in Luft, Einstellung auf das Oberhäutchen. P. phot. 210 $\times$ . Man erkennt die Schuppen des Oberhäutchens, die sich umgekehrt dachziegelförmig überdecken.

polyedrische Zellen bilden das Mark; sie enthalten wenig Pigmentkörnchen, sehr häufig Luft (im durchfallenden Licht schwarz). Die Rinde ist der an Masse stärkste Teil des Haares, aus länglichen, ovalen, abgeplatteten Hornschüppchen bestehend. Hier ist der Hauptsitz des Pigments. Das Oberhäutchen besteht aus dachziegelartig übereinanderliegenden sehr dünnen Hornschuppen, und zwar liegen die inneren über den äußeren, so daß nach außen gerichtete Spitzen entstehen (umgekehrte Dachziegel).

An der epithelialen Wurzelscheide wird die äußere und die innere unterschieden. Die erstere entspricht im wesentlichen dem Stratum germinativum; wie dort finden wir eine tiefe, d. h. mit dem Bindegewebe sich berührende Basalschicht und eine darauf liegende Schicht polyedrischer

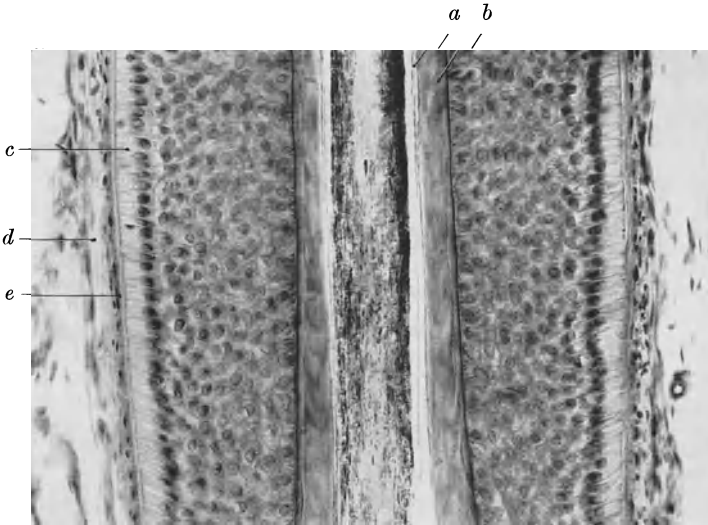


Abb. 852. Längsschnitt der Haarwurzel, Kopfhaar (S) Gallen, P. phot. 200 $\times$ . Mitte der Wurzel unterhalb der Talgdrüsen. *a* Scheidencuticula, *b* innere Wurzelscheide, *c* äußere Wurzelscheide, Basalschicht, *d* bindegewebiger Haarbalg, *e* Glashaut.

Zellen; es fehlen die Papillen und deutliche Interzellularlücken und -brücken. Die innere Wurzelscheide ist eine aus zwei Lagen bestehende Hornröhre. Die äußere heißt die Henlesche, die innere die Huxleysche Schicht. Die Trennung in zwei Schichten ist nur in der Tiefe des Haarbalgs deutlich; je weiter nach der Mündung zu, um so dichter ist die ganze Schicht und die beiden Unterteilungen sind nur noch undeutlich zu unterscheiden. Dicht unter der Mündung der Talgdrüsen hört die innere Scheide mit einem zugeschärften und ausgefaserten Rand auf.

An ihrer Innenseite liegt ihr eine dünne Scheidencuticula auf, die wie die des Haares aus dachziegelförmig einander überlagernden Hornschüppchen besteht, die so angeordnet sind, daß die äußeren die inneren überdecken, die Spitzen also nach innen, in die Wurzelscheide hineingeschichtet sind. Die Cuticulae des Haares und der Wurzelscheide greifen also ineinander. Sie sind jedoch nur dicht über dem Wurzelstück des Haares wirklich fest verhaftet, weiter oben ragen die Spitzen der Schuppen nur noch wenig hervor und die Verzahnung scheint weniger fest. Auch diese Wurzelscheidencuticula verschwindet mit der ganzen inneren Scheide an der Talgdrüsenmündung. Oberhalb dieser erscheint dann, je weiter nach außen, um so stärker, das gewöhnliche



Stratum corneum der Epidermis, das sich am Mündungstrichter in die äußere Hornschicht umschlägt.

Aus der früher besprochenen Doppelbrechung des Horns (S. 678) erklären sich auch die Erscheinungen am Haar und seinen Scheiden zwischen gekreuzten Nicols. Für das

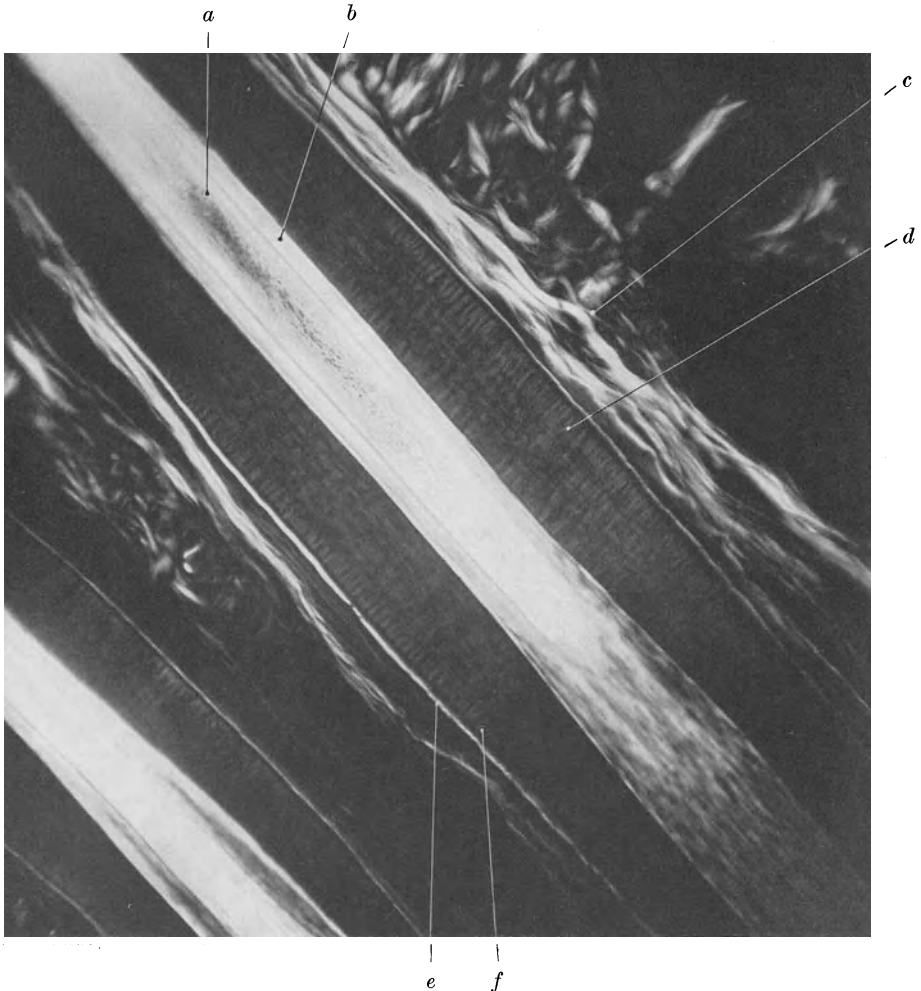


Abb. 853. Eine ähnliche Stelle wie 852 im polarisierten Licht. Nicolebenen wie die Seiten der Abbildung. Galleinfärbung. P. phot. 160 $\times$ . *a* Haarschaft, *b* innere Wurzelscheide, *c* bindegewebiger Haarbalg, *d* äußere Wurzelscheide, *e* bindegewebige Glashaut; zwischen ihr und *f* dem Beginn der Tonofibrillen in den Basalzellen der dunkle Streifen der Schafferschen Schicht.

Studium des Haares, wie aller verhornten Teile, ist das Polarisationsmikroskop besonders wichtig. Die länglich-ovalen Hornschuppen der Haarrinde liefern den stärksten doppelbrechenden Effekt. Das Haar und die innere Wurzelscheide sind mit dem Nagel (S. 740) neben dem Zahnschmelz die am stärksten doppelbrechenden Substanzen des menschlichen Körpers. Hier treten auch an verhältnismäßig dünnen Schnitten (40–60  $\mu$ ), deren Farben im Bindegewebe höchstens bis zum Weiß 1. Ordnung kommen, die Farben der 1. Ordnung auf, gelb und braungelb 1. Ordnung. Die lockeren, zum Teil luftgefüllten Markzellen geben eine sehr viel geringere Aufhellung. Das Haar ist im ganzen positiv einachsig doppelbrechend, entsprechend der vorwiegenden Längsrichtung der Hornfibrillen. Die innere Wurzelscheide



zeigt eine dem Grade der Verhornung (s. unten) entsprechende Aufhellung; stets in noch etwas niedrigeren Farben als die Haarrinde, jedoch noch immer sehr hell leuchtend (Abb. 853). An den vollständig verhornten Teilen gibt auch der Querschnitt eine kräftige Aufhellung

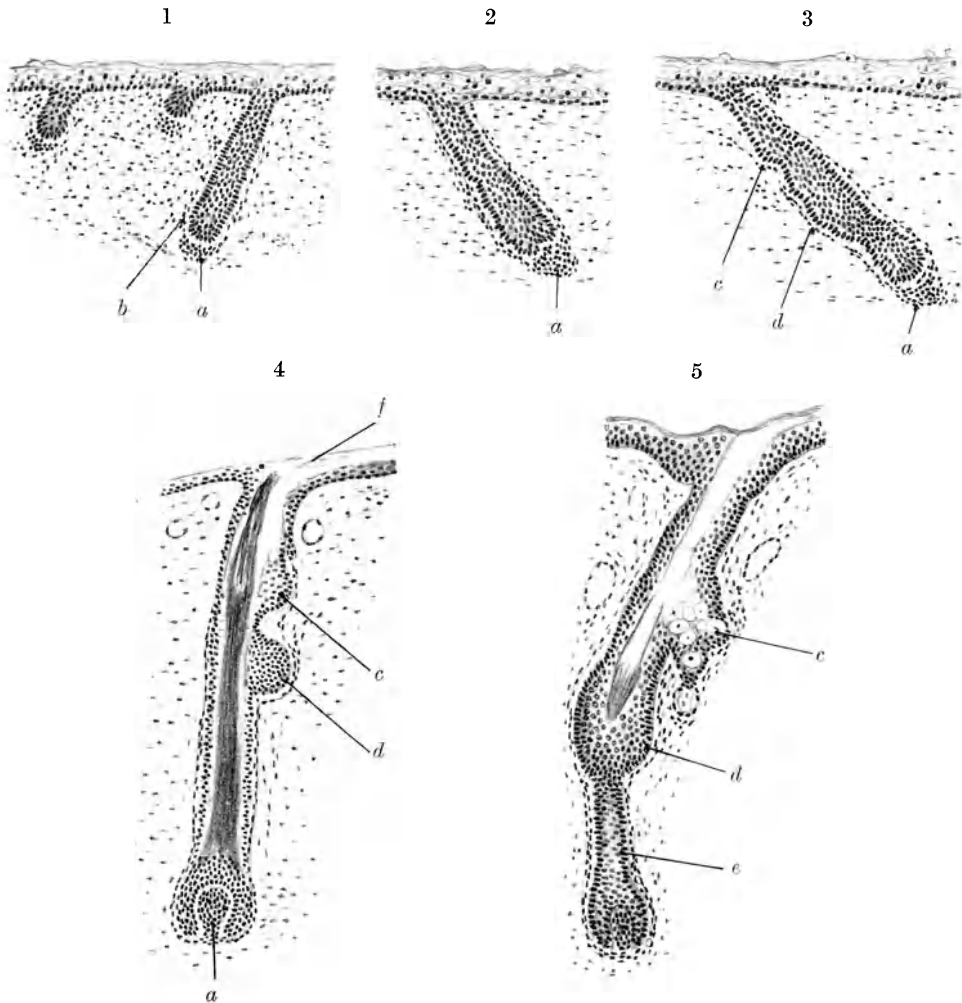


Abb. 854. Haarentwicklung an menschlichen Feten. Originalpräparate von Ph. Stöhr sen. aus Sammlung Würzburg. Freytag gez.  $120\times$ . 1 Nasenrücken, 5 Monate, 2, 3 Rücken, 5 Monate, 4 Rücken,  $5\frac{1}{2}$  Monate, 5 Rücken  $7\frac{1}{2}$  Monate. *a* Papille, *b* bindegewebiger Haarbalg, *c* Anlage der Talgdrüse, *d* Haarwulst und Ansatzstelle des Arrector pili, *e* neugebildete Haarwurzel, *f* Mündungstrichter, unter dem oberen Epidermisblatt verborgen, Haar schräg unter diesem verlaufend.

mit dem entsprechenden (negativen) Kreuz. Dies wird auf einen Spiralverlauf der Hornfibrillen zurückgeführt (W. J. Schmidt). Die äußere Wurzelscheide verhält sich wie das Stratum germinativum der Epidermis; an der Basalschicht (Zylinderzellen) stehen die optischen Achsen senkrecht auf der Außenfläche, kreuzen sich weiter innen unter rechten Winkeln, d. h. sie biegen um  $45^\circ$  um, und enden schräg an der inneren Wurzelscheide. Die äußere Scheide ergibt nur einen geringen Polarisierungseffekt. An der dunklen Linie zwischen dem Beginn der Aufhellung in den Basalzellen und der doppelbrechenden bindegewebigen Glashaut läßt sich auch die Schaffersche Schicht (s. unten) sehr gut erkennen.

Die unmittelbare bindegewebige Umgebung der Haarscheide steht mit dem Stratum subpapillare im Zusammenhang; sie ist eine Fortsetzung dieser Schicht, die mit dem Haar in die Tiefe geht und keinen engeren Zusammenhang, insbesondere durch gröbere Fasern mit dem umgebenden Stratum compactum zeigt. Die Haare mitsamt ihrer bindegewebigen Hülle, dem bindegewebigen

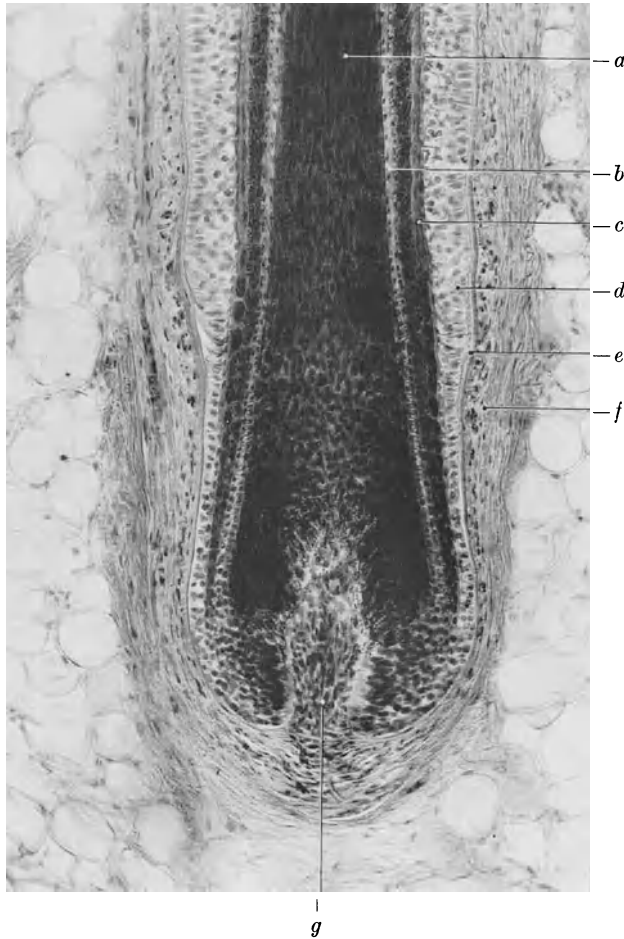
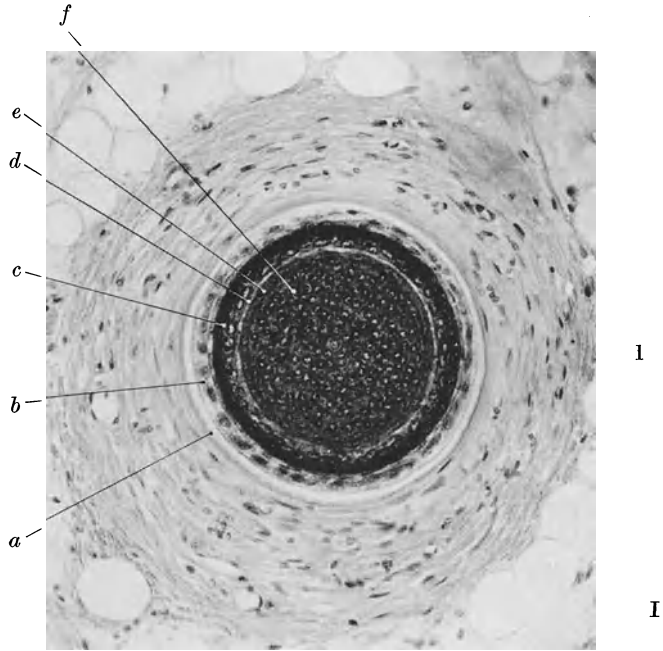


Abb. 855. Längsschnitt durch die Haarzwiebel. Präparat Würzburg. Häm.-Eos. P. phot. 120 $\times$ . *a* Haar, *b* die beiden Cuticulae, *c* innere Wurzelscheide, *d* äußere Wurzelscheide, *e* Glashaut, *f* bindegewebiger Haarbalg, *g* Papille.

Haarbalg, erscheinen wie Löcher im Geflecht des Stratum compactum. Erst in der Unterhaut verbinden sie sich enger mit den Septen und Balken, die diese Schicht durchziehen.

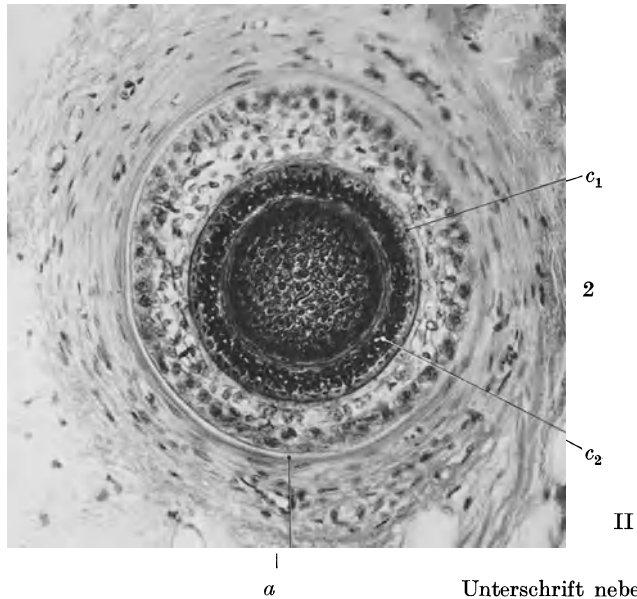
Der bindegewebige Haarbalg besteht aus einer äußeren lockeren Schicht größtenteils längs verlaufender Fasern, die die Kapillaren und größeren Verzweigungen der Nerven enthält; nach innen folgt eine dichtere Hülle von Kreisfasern, die zwischen gekreuzten Nicols auf Querschnitten besonders deutlich hervortritt; diese Schicht enthält zahlreiche Fibrozyten. Am weitesten innen liegt dann eine dünne, aber dichte Schicht feiner Fibrillen, der äußere,

bindegewebige Teil, der sog. „Glashaut“, der die erwähnten Fibrozyten außen anliegen. Die Fibrillen verlaufen in dieser Glashaut der Länge nach:



I

I



2

II

a

Unterschrift nebenstehend

der Querschnitt ist punktiert, der Längsschnitt streifig, starke Aufhellung am Längsschnitt zwischen gekreuzten Nicols. Das Bild stimmt mit den optischen Erscheinungen an einer entsprechend aufgebauten Knochenlamelle überein.

Nach innen von dieser Schicht, unter dem Epithel, liegt dann eine eigentümliche Schicht, die sich von der Zwiebel ab nicht ganz bis gegen den Haarwulst (s. unten) zu findet. Sie wird als epithelialer Teil der Glashaut angesprochen. Ob sie mit der bindegewebigen Hülle irgend etwas zu tun hat, ist durchaus zweifelhaft; sie sieht an Längs- und Querschnitt punktiert aus

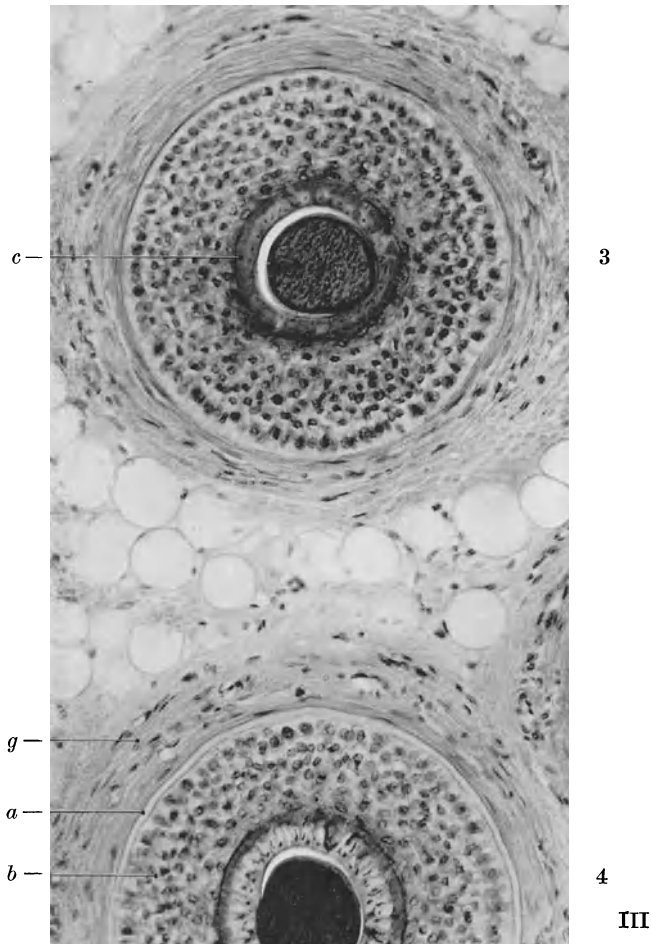


Abb. 856 I—III. Querschnitte der Haarwurzel in verschiedenen Höhen, vgl. Abb. 855. Präparat Würzburg, Häm.-Eos. P. phot. 170 $\times$ . 1 unmittelbar über der Spitze der Papille, 2 etwas höher, 3 und 4 darüber, unter dem Unterende von Abb. 852. *a* Glashaut, *b* äußere Wurzelscheide, *c* innere Wurzelscheide, *c*<sub>1</sub> äußere Henlesche Schicht, *c*<sub>2</sub> innere Huxleysche Schicht, *d* Scheidenkutikula, *e* Haarkutikula, *f* Haarschaft, *g* bindegewebiger Haarbalg.

(Entmischungen, Schrumpfungen und Schnitterscheinungen einer kolloidalen Masse). Man nennt sie am besten Schaffersche Schicht, ihre physikalische und chemische Natur ist gänzlich unbekannt. Sie springt mit kleinen Leisten und Zacken gegen das Epithel vor, — die — sehr kurzen — Basalfüßchen der Zellen senken sich in sie hinein. Zwischen gekreuzten Nicols erscheint sie in allen Lagen dunkel.

Die Einmündung der Talgdrüsen zeigen die Abb. 838 u. 847. Die Mündungen durchsetzen schräg die äußere Wurzelscheide, die mit einem zugehörten Rand die Mündung von unten her umgrenzt. Zuweilen sind Teile der Wurzelscheide selbst in Talgdrüsenzellen umgebildet.

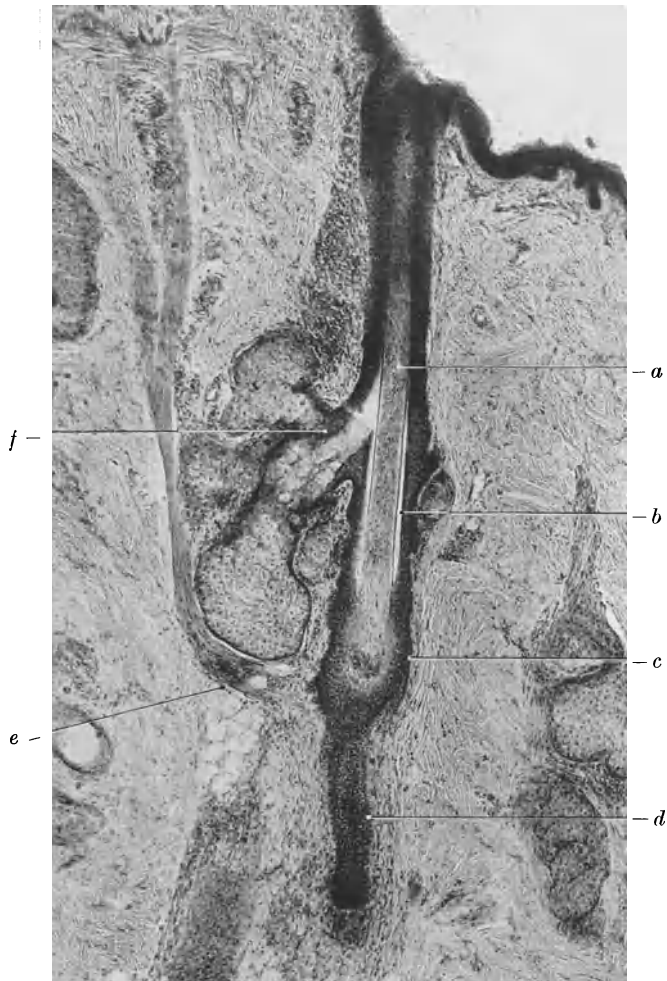


Abb. 857. Kopfhaar (S), Kolbenhaar mit Zylinder. Häm. P. phot. 48 $\times$ . *a* Haarschaft, *b* innere Wurzelscheide, *c* Haarbeet mit Kolbenhaar, zugleich Ansatz des Arrector pili, *d* Zylinder, *e* Arrector pili, *f* Talgdrüse.

Die Arrectores pilorum sind Bündel glatter Muskulatur, die stets im Stratum subpapillare entspringen und im inneren spitzen Winkel des schräg in der Haut stehenden Haares liegen und sich unterhalb der Talgdrüsen, am Haarwulst (s. unten), und zwar am bindegewebigen Haarbalg, befestigen. Ihre Enden bestehen aus einem Bündel kollagener Fasern, denen sich aus der Kutis elastische Netze zugesellen. Von elastischen Endsehnen kann keinesfalls gesprochen werden.

Das Haar ist von einem reichen Netz von Blutgefäßen umspinnen. Das Netz wird gespeist von Seitenästen der Kandelaberarterien und mündet am

Trichter des Haarbalges in das venöse subpapillare Hauptnetz ein, auch aus den übrigen Teilen gehen Venen ab (s. S. 694f.). In die Papille ragt eine Gefäßschlinge. Eine genaue Darstellung des Zusammenhangs und Aufbaues des Haargefäßnetzes fehlt.

Die Haare, wie die ganze Haut, dienen als Sinnesorgane. Wir besprechen die Hautsinnesorgane und Nervenendigungen in der Haut zusammen bei den Sinnesorganen. Hier genügt der Hinweis, daß man in den äußeren Teilen der bindegewebigen Wurzelscheide stets reichlich Nerven, und zwar sowohl kleine Bündel wie auch einzelne Nervenfasern findet.

### 342. Die Entstehung und Bildung des Haares.

Die Entwicklung des Haares beginnt beim Fetus mit dem „Haarkeim“ (Abb. 854). Dies



Abb. 858. Unterende eines ausgegangenen Haares, Kolbenhaar vom Kopfe, ungefärbt in Balsam. P. phot. 150×.

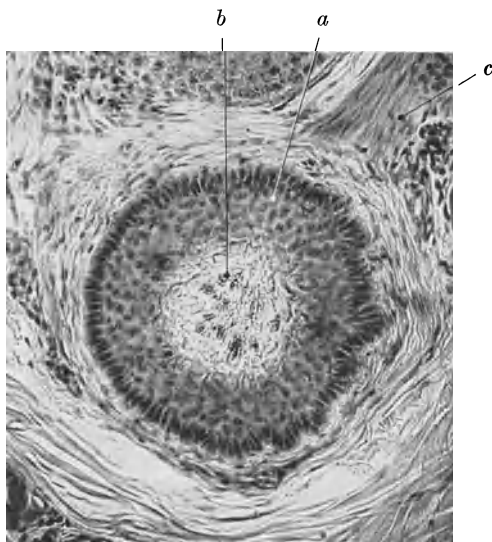


Abb. 859. Flachschnitt durch die Kopfhaut (S) Gallein. Haar mit Kolben quer. P. phot. 170×. a Äußere Wurzelscheide, die innere fehlt, b Kolben, c Arrector pili.

ist eine knospenartige Gruppierung von Zellen der Basalschicht der Epidermis, die, sich vergrößernd, gegen die Kutis vorwächst und den „Haarzapfen“ bildet. Letzterer erscheint als zylindrisches, solides Epithelgebilde, das, unten abgeflacht, eine Mesenchymverdichtung vor sich herschiebt, die Haarpapille, und auch eine Andeutung des bindegewebigen Haarbalges schon früh erkennen läßt. Es enthält zwei übereinanderliegende Buckel oder Buckelringe; der obere ist die Anlage der Talgdrüsen, der untere ist der sog. Haarwulst, ein Gebilde, das am fertigen Haar wenig hervortritt und nur durch die Buckelchen zwischen den Ansätzen der Arrectores pilorum angedeutet wird. Für die Bildung des Haares ist diese Stelle aber von erheblicher Bedeutung, man kann den über dem Wulst liegenden Teil mit diesem als den beständigen, den darunter liegenden Teil der ganzen Haaranlage als den wechselnden Teil bezeichnen.

Nachdem der Haarzapfen seine endgültige Größe erreicht hat, stülpt sich die Papille tief in ihn hinein, der Zapfen bekommt einen Kanal, und aus den die

Papille umgebenden Zellschichten entstehend schieben sich Haar und innere Wurzelscheide in der Röhre in die Höhe. Die Mündung geht zunächst ganz flach durch die Epidermis hindurch.

In gleicher Weise, von der Haarzwiebel aus, bildet sich nun zeitlebens jedes Haar und wir besprechen diesen Vorgang am besten am Beispiel eines größeren Haares (Kopfhaares) des Erwachsenen. Die einzige Zuwachsstelle des Haares ist die Zwiebel, hier findet man Mitosen und die Zellen werden von unten nach oben durch Neubildung und Wachstum ständig weiter geschoben. Dabei verhornen sie nicht anders als die Zellen der Epidermis unter Bildung von

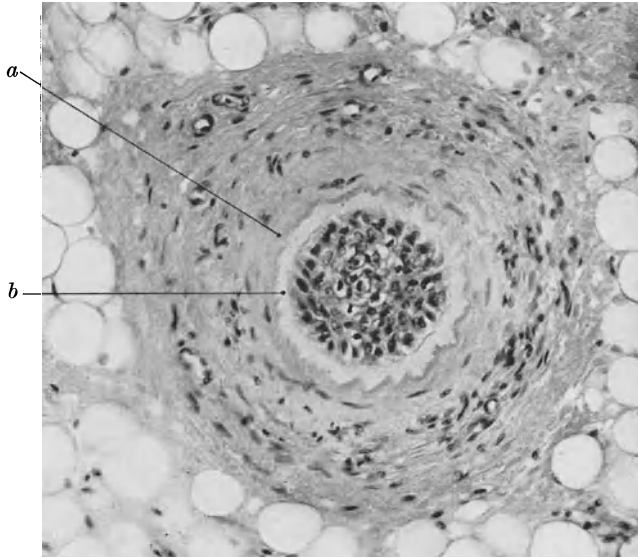


Abb. 860. Flachschnitt der Kopfhaut (S) Gallein; Zylinder. P. phot. 170 $\times$ .  
*a* Bindegewebiger Haarbalg, *b* Schaffersche Schicht.

Keratohyalinkörnchen, und schließlich ist jede Zelle in eine Hornschuppe umgewandelt.

Die in die Zwiebel hineinragende Papille ist von allen Seiten bis auf einen schmalen Zugang vom umgebendem Bindegewebe her mit Epithelzellen, Bildungszellen umgeben (Abb. 855). Die mittleren Zellen liefern das Mark, eine nach außen und unten folgende Schicht die Rinde, weitere Zellen nacheinander: die Haarkutikula, die Scheidenkutikula, die Huxleysche und die Henlesche Schicht der inneren Scheide. Die äußere Scheide umgibt an der Zwiebel mit einer dünnen Lage das Ganze, ohne sich anscheinend an der Bildung des aufrückenden Zellzylinders zu beteiligen. Wie sich indes Potenzen und prospektive Bedeutungen auf die am Grunde der Zwiebel untrennbar zusammenfließende Zellmasse verteilen, wissen wir nicht. Es handelt sich wohl auch hier um harmonisch-äquipotentielles Bildungsgewebe. Von unten nach oben fortschreitend findet man dann an Längs- und Querschnitten die verschiedenen Stufen, von der lebenden protoplasmatischen Zelle bis zum toten Horn des Haares der inneren Scheide (Abb. 856, 1—4).

Dieser ganze Zylinder schiebt sich also in der äußeren Scheide in die Höhe, wodurch das bekannte Längenwachstum des Haares zustande kommt. Die innere Scheide gleitet also in der äußeren in die Höhe, eine feste Hornschicht

auf einer Schicht lebender Zellen, wie wir es ganz gleichartig auch beim Nagel finden werden.

Durch die ständige Neubildung von Haarzellen in der Zwiebel wächst das Haar. Es wird aus der Wurzelscheide herausgeschoben und erreicht eine gewisse, nach den Haararten des Körpers, nach Geschlecht und erblicher Konstitution, verschiedene, aber bestimmte Länge, wobei es dann der nach Zeit, Ort und Menschengruppe wechselnden Sitte und Mode anheimgestellt ist, wie weit sich jedes einzelne Haar seiner natürlichen Beschaffenheit überlassen darf. Wo also die ständig nachwachsende Masse des Haares hingerät, wissen wir, sie fällt u. a. den Geräten des Barbiers zum Opfer.

Für die innere Wurzelscheide wissen wir das durchaus nicht. Auch sie wird ständig neu gebildet und rückt — und zwar wegen der Verzahnung der beiden Cuticulae in gleichem Zeitmaß mit dem Haar nach außen vor. Unterhalb der Talgdrüse aber verschwindet sie. Es ist zur Zeit gänzlich unbekannt, was dabei vor sich geht.

Das einzelne Haar hat nun immer eine beschränkte Lebensdauer und ständig werden die Haare gewechselt, die alten ausgestoßen und neue gebildet. Dieser Haarwechsel setzt schon vor der Geburt ein (Abb. 857—861).

Zunächst löst sich das Haar von der Zwiebel. Das erste Anzeichen der beginnenden Rückbildung scheinen wulstige Veränderungen, Schrumpfungen und Pyknosen der Kerne in der äußeren Wurzelscheide zu sein. Das verdickte, allmählich vollständig verhornte Unterende des Haares — Kolbenhaar — rückt zum Haarwulst, der oben genannten Stelle unter den Talgdrüsen, an der die Arrektoren ansetzen, hinauf und hinter ihm fällt die Wurzelscheide zusammen. Schließlich bleibt es im Haarwulst, umgeben von einer ziemlich umfangreichen ungliederten Epithelmasse (Haarbeat), sitzen, kann lange Zeit so verweilen und ist äußerlich von einem lebenden Haar nicht zu unterscheiden. Man kann es aber leicht, ohne daß dabei ein Schmerz auftritt, ausziehen und sieht dann das verdickte aufgefasernde Unterende, den Kolben, das Zeichen des abgestorbenen Haares. Während dieses Vorganges zieht sich das Epithel der allein übrig bleibenden äußeren Wurzelscheide von der Papille zurück, die Zellen gehen wahrscheinlich zum größten Teil zugrunde, jedenfalls wird der aus der äußeren Wurzelscheide entstehende zylindrische Zellstrang (Zylinder) kürzer und schließlich ist nur ein Auswuchs unter dem Haarwulst oder Haarbeat übrig. Der bindegewebige Apparat, das Gefäßnetz, die Nerven bleiben erhalten und sind als leeres strangartiges Gebilde an der alten Stelle sichtbar.

Wenn nun das neue Haar gebildet wird, wächst vom Haarwulst ein neuer Zapfen aus, der in allem dem zuerst gebildeten Haarzapfen gleicht, und an seinem

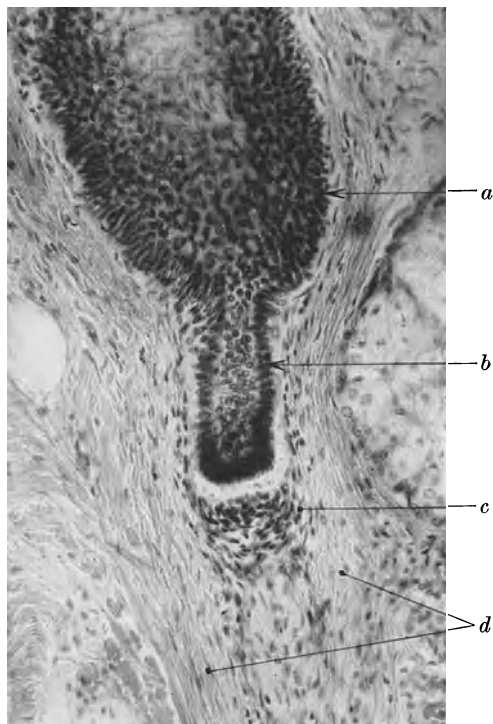


Abb. 861. Auswachsende neue Haaranlage aus dem Haarbeat. Präparat Heidelberg. Häm.-Eos. Phot. 170 $\times$ . *a* Haarbeat, *b* die neue Wurzel, *c* Papille, *d* der leere bindegewebige Haarbalg.



Ende eine Eindellung und eine neue Papille trägt. Ob diese Papille das alte, nach oben gerückte Gewebe oder ein neues ist, ist unsicher. Die Glashäute, die unter der Zwiebel nicht zusammenschließen, sondern für die Papille ein Loch lassen, sind am Haarzylinder besonders gut sichtbar.

Die Bildung des neuen Haares gleicht vollkommen der ersten Entstehung. Zuweilen wird das neue Haar neben dem noch stehenden alten in die Höhe geschoben.

Der Haarwechsel kann zum Ersatz primärer Haare durch spätere führen (Terminalhaar s. oben), oder eine durch lange Jahre sich fortsetzende regelmäßige Erneuerung des Bestandteiles ergeben, oder aber schließlich zum Verlust des Haares führen, wobei dann nur der obere bleibende Teil des Haarbalges mit den Talgdrüsen stehen bleibt, der untere einschließlich des Bindegewebsapparates verschwindet. Das ganze erscheint dann als freie Talgdrüse (sekundäre freie Talgdrüsen, Anus, Brustwarze, äußere Nase). Physiologisches (Altersglatze des Mannes, die für bestimmte Konstitutionstypen kennzeichnend ist) und Pathologisches liegen auf diesem Gebiet nahe beieinander.

Als Lebensdauer eines Haares wird angegeben z. B. für die Augenwimpern: Wachstumsdauer 30 Tage, Haarkolbenbildung 15 Tage, Standdauer der abgestorbenen Kolbenwimper 105 Tage, völliger Wechsel also zweimal jährlich (nach Pinkus). Die Dauer eines weiblichen Kopphaares einschließlich seines Standes als Kolbenhaar soll 3—4 Jahre dauern.

Über die Unterschiede der verschiedenen Haararten eines Individuums, Rassenhaare usw. vergleiche die angegebene Literatur. Die meisten Tierhaare sind sehr leicht von Menschenhaaren, vor allem an ihrer viel größeren Regelmäßigkeit und den reicher entwickelten inneren und äußeren Formen zu unterscheiden.

Die Haarscheiben: Als Haarscheiben werden kleine Abschnitte der Epidermis und des Stratum subpapillare bezeichnet, die sich als flache etwa  $\frac{1}{2}$ —1 mm Durchmesser haltende rundliche Felderchen innerhalb des sich winkelig durchkreuzenden Systems von Furchen neben einem Haar — unter dessen spitzem Winkel — erkennen lassen. Sie sind von einer etwas vertieften Furche abgegrenzt und mit einer etwas dichten und besser als in der Umgebung zusammenhängenden Hornschicht überkleidet. Schweißdrüsen scheinen auf ihnen nicht auszumünden. Ihre Nervenversorgung unterscheidet sich von der der Umgebung durch besondere Reichhaltigkeit. Es soll sich um Sinnesorgane handeln.

### Die Nägel und die Tastballen.

**343. Übersicht über die Haut der Extremitätenenden.** Als Beispiel für den Bau der einzelnen Teile und Schichten der Haut haben wir vielfach die Volarseite der Finger, der Hand und des Fußes benutzt, wie dies in der histologischen Darstellung und Erforschung der Haut üblich ist. Die Schichten der Epidermis sind hier besonders deutlich erkennbar, das Corpus papillare ist reich entwickelt u. dgl. mehr. Die Haut dieses Teiles ist aber keineswegs ein allgemeingültiges Beispiel für den Bau der Haut überhaupt. Im Gegenteil, bei allen Landwirbeltieren, je nach der Art der Gliederung der Extremität und ihrer Benutzung zum Gehen, Laufen, Klettern, Greifen sind die Enden der Arme und Beine in besonderer Weise ausgestaltet. Dies betrifft erstens die eigentliche Bewaffnung der Finger und Zehenenden mit einem Produkt der Epidermis, Nagel, Krallen, Huf; zweitens die Ausgestaltung der Volarseite der Finger, sowie mehr oder weniger weit des Handtellers und der Fußsohle, zu Tast- und Sohlenballen, wie sie jeder vom Menschen, von Hund, Katze, Hase kennt, und wie sie als Fußspur und Fußabdruck das Siegel aller auf der Erde und besonders im Schnee laufenden Geschöpfe darstellt. Das Ganze, mitsamt der Endbewaffnung, ist die Stelle, mit der der Körper mit seiner Umwelt in ständige Berührung tritt und sie deshalb als mechanisches Organ und als Sinnesorgan ausgestaltet. Daraus ergeben sich drei Funktionen:

Die Enden dienen zunächst der Fortbewegung und bedürfen eines besonderen Überzuges, als welcher eine dicke Hornschicht dient, die einem bildsamen

Polster — z. B. aus Fett und Bindegewebe, wie bei den Sohlenballen — aufruhet. Immer ist die feste Hornschicht vom Knochen durch eine bildsame, die Kraftübertragung, insbesondere die Stöße (vgl. S. 165) dämpfende Schicht getrennt; niemals liegt Fest auf Fest (Horn-Knochen), stets ist die Reihenfolge Fest-Bildsam-Fest, auch da, wo wie bei den Hufen der Zehengänger (Pferd, Rind), keine Sohlenballen oder Sohlenpolster entwickelt sind.

Weiterhin dienen die Enden einer besonderen mechanischen Aufgabe, nämlich Waffe, Instrument zu mechanischen Arbeiten zu sein, und sie tragen Nägel und Krallen. Diese Apparate sind immer zugleich Hilfsmittel der dritten Funktion des Extremitätenendes, nämlich als Sinnesorgane. Der tastende Finger ist für den Menschen nach oder neben dem Auge das wichtigste Sinnesorgan; gerade bei ihm ist das Fingerende mit Nagel und Tastballen eine konstruktive Einheit, in der Haut und Bewegungsapparat zu einem einheitlichen Apparat zusammenzutreten, und ähnliches gilt für Huf, Krallenglieder usw. Wir beschränken uns im folgenden wieder auf die Verhältnisse beim Menschen.

**344. Die Tastballen** (Abb. 862 u. 863). Über Gliederung, Größe und Form der Sohlen- und Tastballen an Hand und Fuß vgl. man im einzelnen die Lehr- und Handbücher der Anatomie. Die Grundlage dieser Ballen ist ein Polster aus Fett und Bandgewebe. Vom Periost des Knochens (Ferse, Finger und Zehenendglieder), von der Plantar- oder Palmaraponeurose gehen derbe Stränge und Platten von Bandgewebe aus (Abb. 816), in denen vielfach richtige Sehnenfäden (Fuß) entwickelt sind. Diese ziehen senkrecht oder schräg gegen die Lederhaut und verbinden sich mit ihr, dieser so ein drittes, senkrecht zu ihrer Fläche laufendes System von Fasern zufügend, das der übrigen Haut fehlt. In die Kammern dieses seit alters „Zellgewebe“ genannten Gefüges sind Fettläppchen eingelassen, die ein gutes Beispiel für „Baufett“ geben und auch bei stark abgemagerten Individuen nicht völlig verschwinden. Dieses ganze System ist also von der Lederhaut wie mit einem Deckel abgeschlossen. Es ist zwar weitgehend im ganzen formbar, die Haut läßt sich aber auf der Unterlage weder verschieben noch in Falten abheben. Man vergleiche die Haut der Ferse und des Fußrückens, der Fingerballen und des Handrückens.

Das Corpus papillare dieser Gegenden, ihre Gefäßversorgung, ist schon geschildert, der Reichtum an Hautsinnesorganen, z. B. an Meissnerschen und Vater-Pacinischen Körperchen ist noch hervorzuheben.

**345. Nagel und Nagelglied.** Im Nagelglied endet die Sehnenscheide am Knochen als Blindsack. Davor strahlen — wie oben schon angegeben — die Faserbündel vom Knochen gegen die Haut. Die Gestalt des Knochens ist durch die „Tuberositas unguicularis“ (s. anatomische Bücher und Atlanten) ausgezeichnet, die zwei nach proximal vorspringende Ecken hat (Abb. 864).

Der die Dorsalseite der Endphalanx vorn bedeckende Nagel ist eine Hornplatte, die hinten und seitlich in eine Epitheltasche eingelassen ist, den Nagelfalz. Die über den Nagel hervorragenden Falten werden als Nagelwall bezeichnet. Unter der Hornplatte liegt eine Epithelschicht (Hyponychium), die dem bindegewebigen Nagelbett aufsitzt. Die weiße unter dem Nagelwall hinten hervorragende Zone des Nagels (Lunula) bezeichnet die Grenze, bis zu der die Matrix des Nagels reicht. Dies ist die Bildungsstätte der Nagelplatte, der hintere Teil der weiter vorn als Hyponychium bezeichneten Epithelschicht.

Das Nagelbett ist ein derbes und dichtes Bindegewebe und besteht aus einem, nach den drei Dimensionen des Raumes durchflochtenen Fasersystem (Abb. 865). Es trägt Leisten, die den Papillen der übrigen Haut entsprechen und in entsprechende Furchen des Hyponychiums hineinragen. In diese Leisten ragt eine regelmäßige Folge U-förmig gebogener Kapillar-

schlingen hinein, die dann in einen reichen venösen Hauptplexus einmünden. Weiter in der Tiefe ist das Fasersystem lockerer, seine noch immer derben

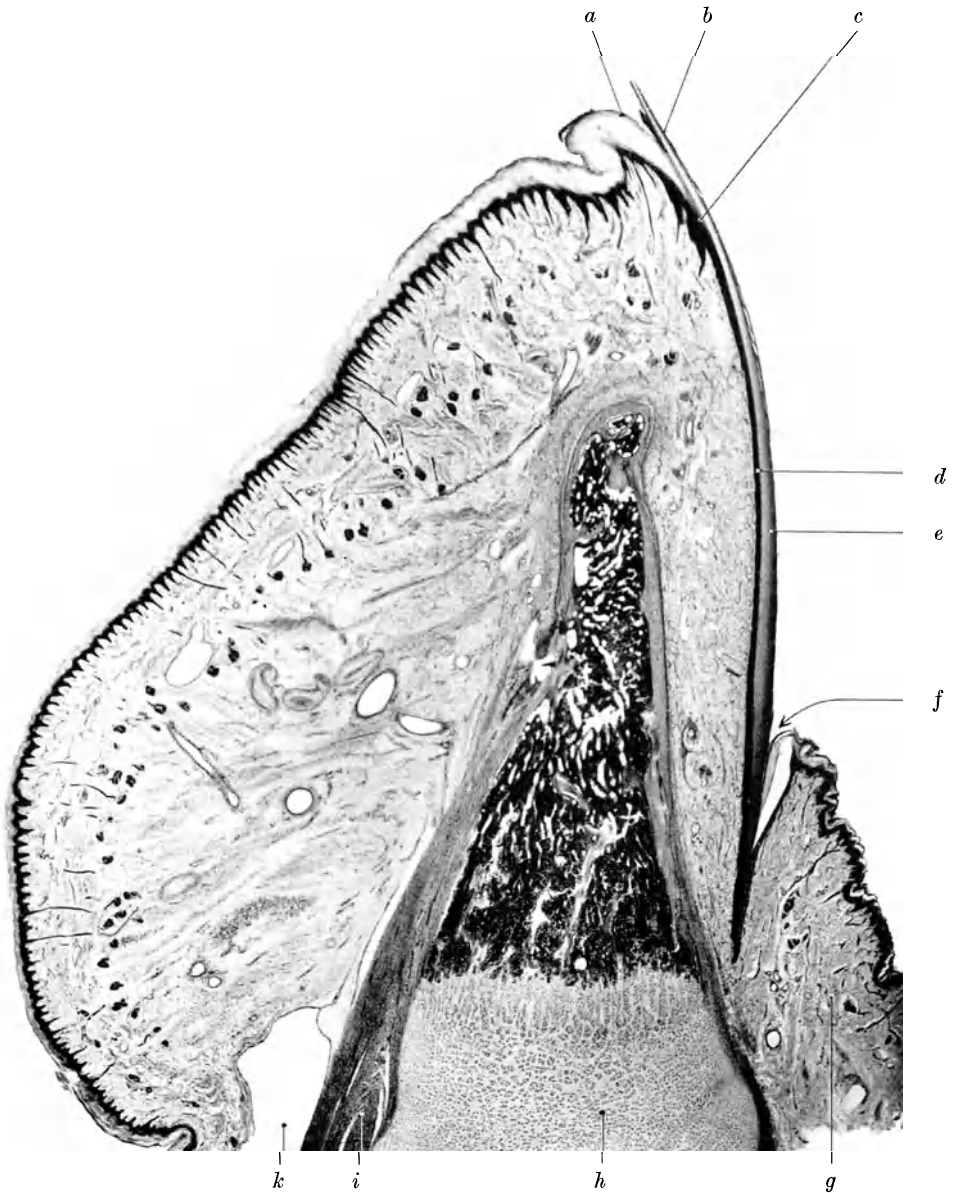


Abb. 862. Längsschnitt durch das Fingerende vom Neugeborenen. Häm. P. phot. 12,5×. *a* Sohlenhorn, *b* freies Ende der Nagelplatte, *c* Anfang des Sohlenhorns, *d* Hyponychium, *e* Nagelplatte, *f* Nagelfalz, *g* Nagelwall, *h* Epiphyse der Endphalanx mit rotem Knochenmark gefüllt, *i* Sehne des Flexor profundus, *k* Ende der Sehnenscheide.

Fasern verbinden sich mit dem Periost der Tuberositas unguicularis. Ein dem der übrigen Haut entsprechendes Stratum subpapillare fehlt.

Das Hyponychium besteht aus dem Stratum germinativum der Epidermis (Abb. 866). Durch eine scharfe Grenzlinie getrennt, liegt ihm die Nagelplatte auf. Einige, sich mit sauren Farbstoffen färbende Körnchen kommen in ihren oberen Zellagen vor. Das Verhältnis zwischen Nagelplatte und Hyponychium ist dasselbe wie zwischen äußerer und innerer Wurzelscheide, beide haften fest

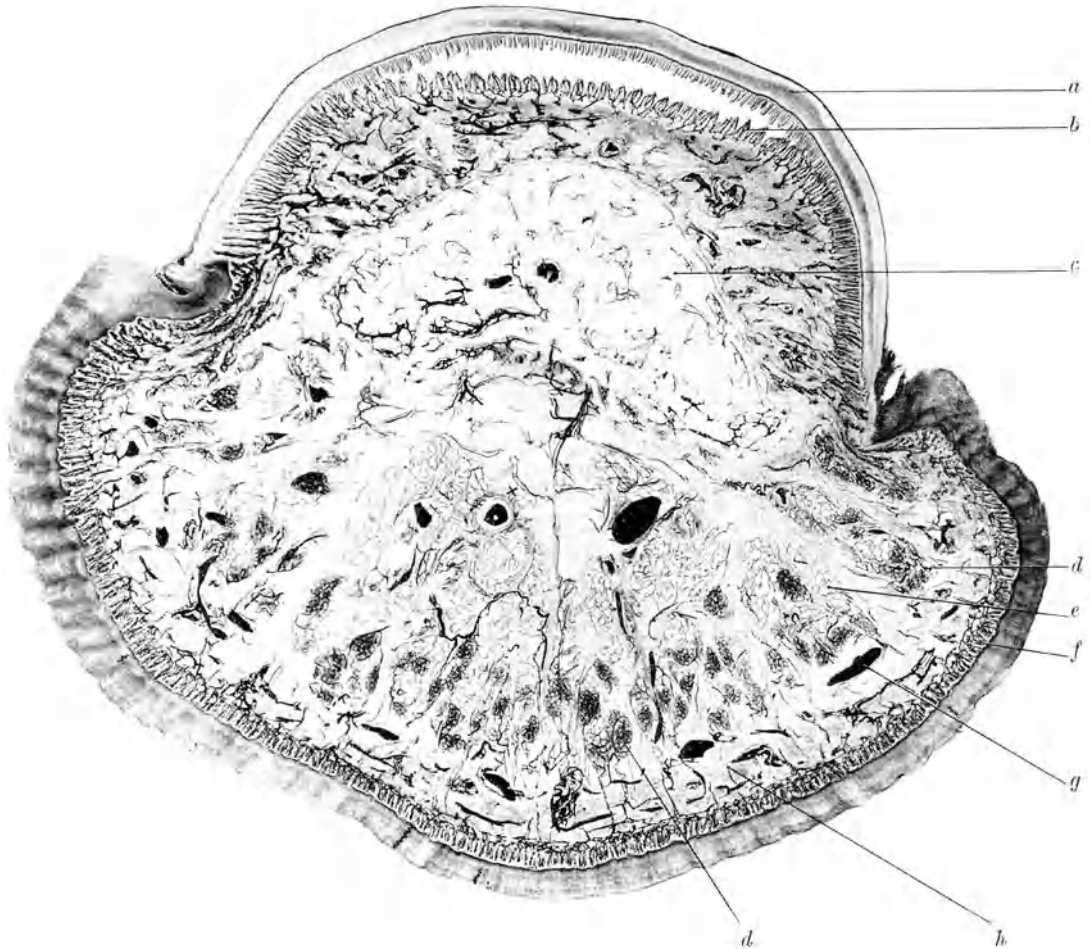


Abb. 863. Totalinjektion eines Fingers, Querschnitt des Nagelgliedes  $400\ \mu$ , ungefärbt. P. phot.  $8\times$ . Nagelplatte und Hyponychium, *b* Blattpapillen des Nagelbettes, *c* Knochen, *d* Schweißdrüsenknäul, Fettläppchen, *g* Vene, eine größere Arterie in der Mitte unter dem Knochen, *h* Begleitvene des Schweißdrüsenanges.

aneinander, stehen aber in keinem Bildungsverhältnis, die Nagelplatte wird von hinten nach vorne über das Hyponychium hinweggeschoben (vgl. S. 732).

An dieser Nagelplatte kann man mit dem Polarisationsmikroskop drei Schichten unterscheiden. Die Doppelbrechungsphänomene sind im allgemeinen ziemlich verwickelt, da die optischen Achsen nicht rein der Länge nach liegen, sondern in jeder Lage allerlei Aufhellungen zutage kommen. In Diagonallage erhält man an Quer- und Längsschnitten die stärkste Aufhellung, weiß bis zu braungelb 1. Ordnung, wenn die Bindegewebsbündel

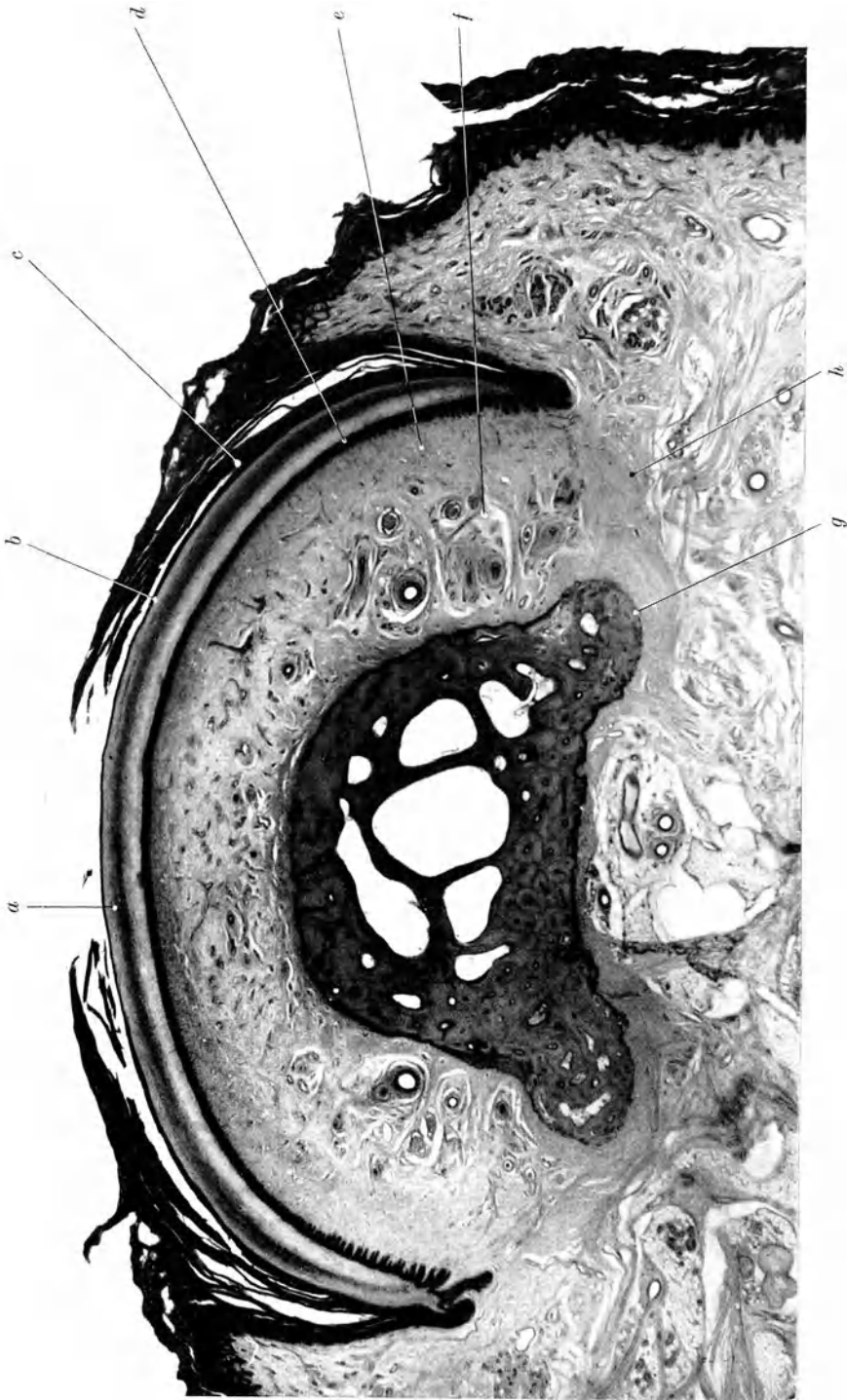


Abb. 864. Nagel vom Erwachsenen (S) quer, dicht vor dem Nagelwall. Häm. P. phot. 14 $\times$ . *a* Nagelplatte, 3 Schichten, *b* Eponychium, *c* Zusammenhang des Eponychiums mit dem Horn des Nagelwalles, *d* Hyponychium, *e* Nagelbett, *f* Bindegewebssystem zwischen Nagelbett und Periost mit Gefäßen, aber ohne Fett, *g* Tuberositas unguicularis, *h* Band von der Tuberositas unguicularis zum Nagelbett, auf das sich das Hinterende des Nagels stützt.

höchstens hellgrau erscheinen, die Hornschicht der Epidermis höchstens rein weiß ist.

Vorn schiebt sich die Nagelplatte über das Hyponychium und den Vorderrand des Fingers hinüber. In den bekannten spaltförmigen Räumen unter deren

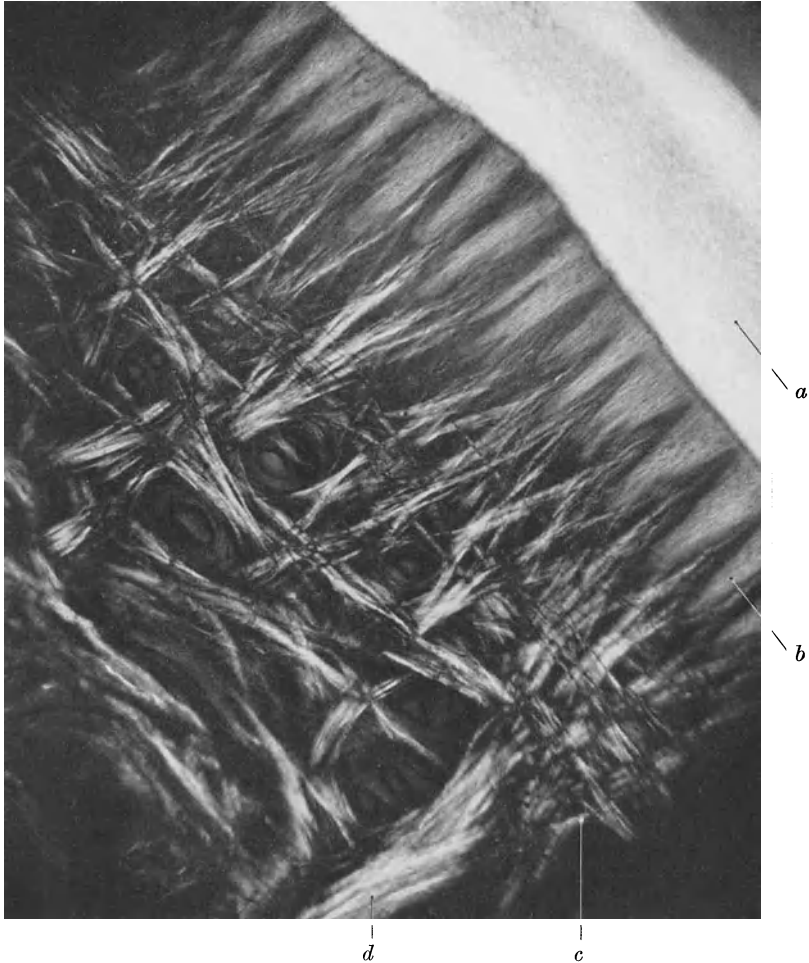


Abb. 865. Nagelquerschnitt, Gallein, Bindegewebsstruktur des Nagelbettes. Durchflechtung nach drei Hauptrichtungen. Polarisiertes Licht. P. phot. 90 $\times$ . *a* Nagelplatte, *b* Hyponychium, *c* Nagelbett, *d* grobe Bündel des darunter liegenden Bindegewebes.

Ende liegt schon ein Stratum corneum, das sogar schon ein wenig unter der noch aufliegenden Nagelplatte beginnt.

Die Matrix des Nagels ist ein Epithelpolster, in das schräg von hinten lange Papillen mit Gefäßen hineinragen. Nach hinten verdünnt es sich und geht in das papillenlose untere Blatt des Nagelwalles über. An der Spitze des Nagelwalles liegen dann die S. 699 erwähnten langen Papillen und gehen nach dorsal in das mehr oder weniger regelmäßige Papillensystem des Fingerrückens über.

Auf der Platte liegt das Eponychium. Es ist dies die bekannte blätterige Hornschicht, die unter dem Nagelfalz hervorkommend und mit seiner Kante zusammenhängend

mehr oder weniger weit auf den freien Nagel heraufreicht. Sie pflegt bei der moderegerten Zurichtung des Nagels abgeschabt oder zurückgeschoben zu werden, wie denn überhaupt der Fingernagel seit den ältesten Zeiten und bei vielen Völkern Gegenstand der Mode, Sitte und des Verschönerungstriebes ist, von den zentimeterlangen Nagelungeheuern südostasiatischer vornehmer Männer, die damit ihre Freiheit von jeglicher Handtätigkeit beweisen,

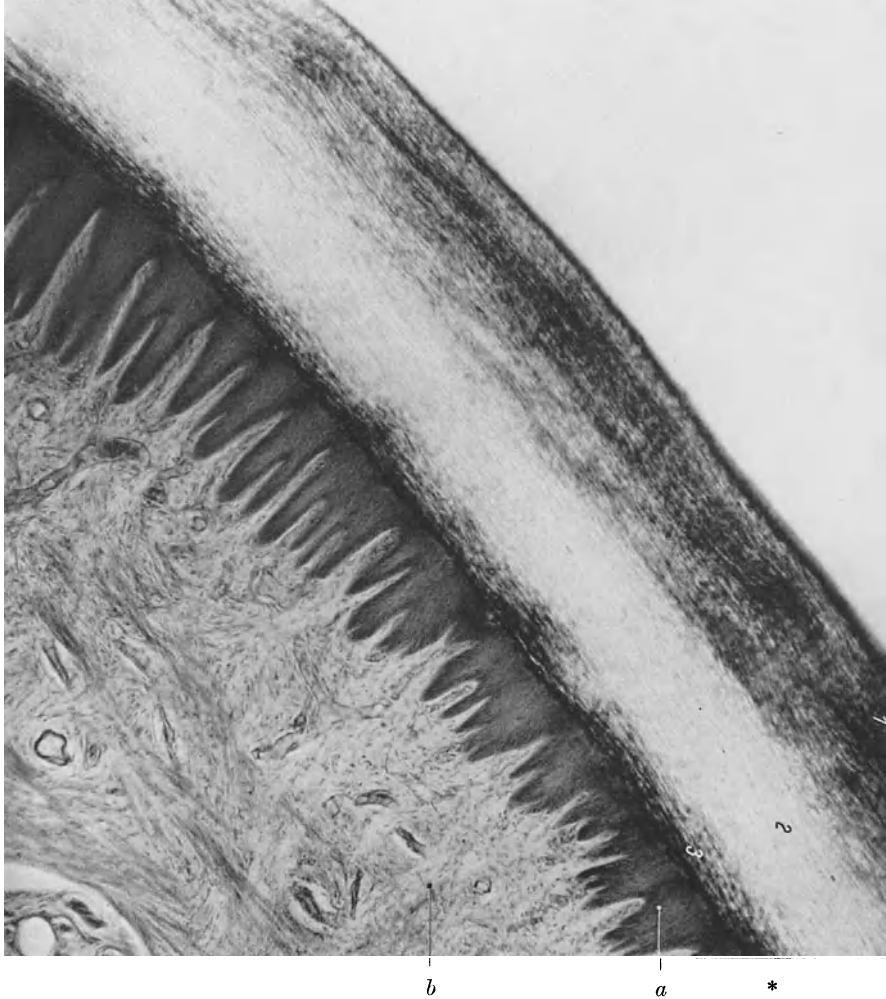


Abb. 866. Nagelquerschnitt, Gallein, polarisiertes Licht, Glimmer, weiß I, Schichten der Nagelplatte. P. phot. 90×. 1, 2, 3 Schichten der Nagelplatte. *a* Hyponychium, über das die Platte in der Grenzschicht und beim Wachstum hinweggleitet, *b* Nagelbett.

über die hennagefärbten Nägel der Araber bis zu den gespitzten und rotlackierten Nägeln des 20. Jahrhunderts in Europa und seinen außereuropäischen Kulturprovinzen. Die Einzelheiten, Größen- und Formunterschiede der Nägel bei den einzelnen Individuen sind schon von Haus aus sehr erheblich.

Der Nagelfalz und der Nagelwall gehen in typischer Ausbildung bogenförmig um das Hinterende des Nagels herum. Weiter nach vorne geht an der Seite die Nagelplatte in dicke, aber lockere Hornschichten über, die mit der Hornschicht des seitlichen und geraden Teiles des Nagelwalles zusammen-

hängen. Von der Seite her erhält der Nagel keinen Zuwachs. Der Nagel wächst vom 5. Embryonalmonat ununterbrochen bis ans Lebensende (Pinkus).

Was die Befestigung des Nagels anbetrifft, so hängt die Nagelplatte mit dem Hyponychium und dieses durch seine Leisten mit der derben Bindegewebs-

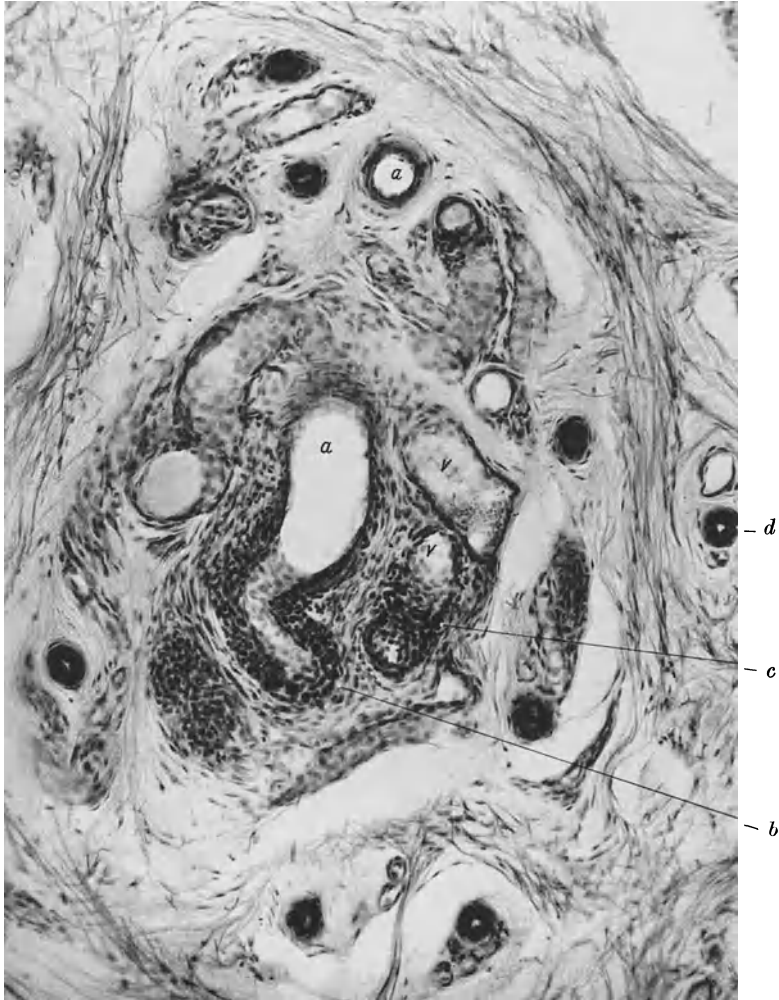


Abb. 867. Hoyer-Großersches Organ; Flachschnitt durch die Fingerkuppe (S). Totaldurchspülung mit Formol-Alkohol. Gallein  $30\ \mu$  Schnitt. P. phot.  $150\times$ . Getroffen ist eine Windung zwischen dem arteriellen Teil *a* und dem venösen Teil *v*; dazwischen *b* der zellreiche Teil, *c* Übergang dieses Teiles in die Vene, *d* Schweißdrüsengang.

konstruktion des Nagelbettes zusammen. Von besonderer Bedeutung ist die Befestigung nach hinten. Von den Hinterenden der Tuberositas unguicularis gehen Bandmassen aus, die sich in der Kutis befestigen und auf denen nach hinten und unten die Nagelwurzel aufruft. Der Nagel sitzt nicht nur fest, sondern auch federnd dem Ende des Fingers auf, gleichzeitig erhebliche mechanische Leistungen ermöglichend und die geringsten Unterschiede in Festigkeit und



Widerstand des Materials zur Wahrnehmung bringend, wobei wir die Wahrnehmung in eigentümlicher Weise in die Spitze der Nagelplatte projizieren.



Abb. 868. Übersicht über ein Hoyer-Großersches Organ, Totalinjektion eines Fingers mit Tusche; Flachschnitt durch die Fingerkuppe, 80  $\mu$ , Karmin, *a* Arterie, *b* Windung der Anastomose, *c* Vene, *d* Schweißdrüse.

Bildung und Wachstum des Nagels gehen vom Nagelfalz und zwar von der Matrix aus. Entsprechend den drei Schichten des Nagels kann man an den Epithelpolstern der Matrix drei hintereinander liegende Zonen optisch differenzieren. Der vorderste Teil schiebt sich über das Hyponychium etwas hinüber, so daß dieses sich verdünnend unter dem Polster zu verschwinden scheint. Die oberste Schicht der Nagelplatte ragt in die Spitze des Winkels, den der Nagelfalz bildet, hinein.

**346. Die Hoyer-Großersche Organe (sog. Arteriovenöse Anastomosen).** In den Endphalangen, vereinzelt in den Tastballen der Grund- und Mittelphalangen, kommen eigentümliche Bildungen der Gefäße vor, die wir hier nach ihren beiden Hauptforschern Hoyer-Großersche Organe nennen wollen (Abb. 867 u. 868).

Es handelt sich um folgendes: Von den kleineren, noch mit mehrfacher und geschlossener Muskulatur versehenen Arterien der Gefäßdrüschenschicht gehen seitliche Äste ab, zuweilen mehrere dicht hintereinander, die nach kurzem, geradem oder leicht gebogenem Verlauf ihre Wand verändern. An Stelle der regelrechten Schichten der Wand,

tritt an dieser ersten Strecke ein dickes Zellpolster, dem innen die Endothelzellen aufliegen. Diese „Epitheloidzellen“ entsprechen nach Clara Muskelzellen, da man alle Zwischenstufen zwischen diesen und jenen finden kann. Von der eigentlichen Muskulatur bleibt ein wenig Ringmuskulatur erhalten, dafür tritt eine bindegewebige Hülle auf. Ebenso verschwindet die *Elastica interna*, einige dünne Fasern liegen zwischen den Zellen des Polsters und außen darauf ein ganz zartes Netz. Diese Strecke macht einige oder wenige Windungen und geht in eine zweite, meist längere Strecke ohne ein solches Polster über, in der die

elastischen Fasern ebenfalls noch spärlich und dünn sind, außen bleibt zunächst die Bindegewebshülle erhalten. Diese verschwindet dann auch und die Wand gleicht einer dünnen Vene, die dann entweder in eine kleinere Vene, z. B. der Begleitnetze der Gefäßscheiden mündet, oder unmittelbar in eine größere des abführenden klappentragenden Systems.

Das Ganze ist von einer Art Bindegewebskapsel umgeben, so daß ein geschlossenes Organ entsteht. Zahlreiche kapillare Gefäße liegen unter der Kapsel, so daß das Organ mit einem Gefäßnetz umspinnen erscheint.

Die Lichtung der Polsterstrecke ist eng und durchspülte Präparate und Injektionspräparate zeigen, daß sie nicht nennenswert zu erweitern ist. Die zweite Strecke ist dann wieder weiter.

Die erste Strecke erinnert an die M. B. Schmidtschen Arterien der Schilddrüse oder die Schweigger-Seidelschen Kapillaren der Milz (Hülsen) (Abb. 441 u. 462).

Die Funktion dieser Gebilde ist völlig dunkel. Daß sie irgend etwas mit der Blutdurchströmung der Endphalangen zu tun haben, ist nicht unmittelbar einleuchtend. Das Gefäßsystem der Tastballen und Finger ist so außerordentlich reich und verfügt über so viele Nebenbahnen und Anastomosen, daß der Sinn dieser Einrichtung gänzlich dunkel bleibt. Der Erfolg einer solchen Anastomose wäre, das Hauptnetz von rückwärts, d. h. von der Venenseite her, zu füllen.

Die Knäule sind in der Endphalanx ungemein zahlreich, vor allem seitlich der Mittellinie. Spärlicher sind sie im Nagelbett. Beim Menschen kommen sie im Knochen der Endphalanx nach Großer nicht vor, was mir nicht ganz sicher erscheint. Bei Säugetieren sind sie hier regelmäßig vorhanden. An den anderen Fingertastballen sind sie seltener. Es scheint, daß sie eben zu den Tastballen gehören und vielleicht mit deren Doppelfunktion als mechanische und Sinnesorgane zusammenhängen.

#### Literatur über die Haut zu Nr. 322—346.

Vor allem Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten, Bd. 1, Teil 1. Anatomie der Haut von Bloch, Pinkus u. Spalteholz. Berlin 1927. (L!). Ferner Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 2. Gewebe. Schaffer: Epithel- und Drüsen-gewebe. Berlin 1927. (L!), Bd. 3. v. Eggeling: Milchdrüse. Berlin (L!). Die Lehr- und Handbücher der Histologie und mikroskopischen Anatomie (s. S. 131).

Ferner: Schmidt, W. J.: Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Licht. Bonn 1924. Biedermann: Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere in Ergebnisse der Biologie, Bd. 1. Berlin 1926. Patzelt: Zum Bau der menschlichen Epidermis. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 5 (1926). (Festschrift für Rudolf Fick); Histologie und biologische Probleme der menschlichen Haut. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 28 (1929). Alverdes: Die apokrinen Drüsen im Vestibulum nasi. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 28 (1932).

Für die arterio-venösen Anastomosen die beiden grundlegenden Arbeiten: Hoyer: Über unmittelbare Einmündung kleinster Arterien in Gefäßäste venösen Charakters. Arch. mikrosk. Anat. 13 (1877). Großer, O.: Über art.-ven. Anastomosen in Extremitäten-enden usw. Arch. mikrosk. Anat. 60 (1902).

Über Hautkapillaren zur Orientierung: Jaensch, Walther: Die Hautkapillarmikroskopie. Halle a. S.: Carl Marhold 1929. (L!). Müller, Ottfried: Die Kapillaren der menschlichen Körperoberfläche. Stuttgart: Ferdinand Enke 1922. Bindegewebsstrukturen und Verläufe. Siehe auch Verh. anat. Ges. 1931; Anat. Anz. 72, Erg.-H. (1931). Jena 1931. Referate von Benninghoff, Heringa, Hehn (L!).

Ferner: Clara, Max: Die arterio-venösen Anastomosen der Vögel und Säugetiere. Erg. Anat. u. Entw.gesch. 27 (1927). Horn, Adelma: Das Epithel der Ausführungsgänge der menschlichen Milchdrüse. Anat. Anz. 70 (1920). Steiner, Karl: Die Entwicklung der Basalmembran des Hautepithels beim Menschen. Z. Zellforsch. 7 (1928). Blechschmidt, E.: Zur Anatomie des Subkutangewebes. Z. Zellforsch. 12 (1930). Pernkopf u. Patzelt: Anatomie und Histologie der Haut. Haut- und Geschlechtskrankheiten, herausgeg. von Arzt und Zieler. Wien u. Berlin: Urban & Schwarzenberg 1933. Clausen u. Alexanderson: Entwicklung der Schweißdrüsen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 30 (1932). Neubert: Menschliches Talgorgan. Z. Anat. 92 (1930). Kanaizuka: Musc. arrect. pili. Fol. anat. Jap. 4 (1926).

## Das Nervensystem.

Baron I. v. Uexküll zu seinem 70. Geburtstage in Verehrung gewidmet.

### Die Elemente (Ganglienzellen und Neuroglia).

**347. Besonderheit des Nervengewebes, Neuron.** Das mehrzellige Tier unterscheidet sich wesentlich von der mehrzelligen Pflanze durch den Besitz eines Nervensystems, d. h. eines besonderen Apparates, der der Leitung und Verarbeitung der durch Reize entstandenen Erregungen dient. Eine allgemeine Fähigkeit der lebenden Substanz, eben der, Einwirkungen von außen und innen, Reize, in Erregungen umzusetzen, diese zu verarbeiten, zu leiten und zur Beantwortung an andere Gewebe abzugeben, ist aufs höchste gesteigert und einer besonderen Erscheinungsform der lebenden Substanz zugewiesen, die wir Neuroplasma nennen wollen. Bei den Wirbeltieren und so auch beim Menschen ist dieses Neuroplasma anatomisch und entwicklungsgeschichtlich an eine besondere Gewebeart gebunden, das Nervengewebe. Dieses Gewebe besteht aus Einzelementen, Zellen, die unbeschadet der Frage, wie sie untereinander und mit anderen Zellen zusammenhängen, eine viel größere anatomische und konstruktive Selbständigkeit besitzen, als wir das bei anderen Geweben bisher kennengelernt haben. Die Epithelzellen, die Muskelemente bilden Gewebmassen, sind Teile, Glieder solcher Massen, in denen die Einzelzelle mehr oder weniger vollkommen als selbständiges Gebilde verschwindet. Die Nervenzellen bilden keine Gewebmassen, sondern Systeme von Einzelwesen wie eine Sternwelt. Sie können sehr zahlreich beieinanderliegen, sie wirken — wie alle Teile des Körpers — zusammen, sie können einzeln zugrunde gehen und hinterlassen dann Lücken, die nicht einfach in der Gewebemasse verschwinden, wie bei einer zugrunde gegangenen Epithelzelle.

Die Theorie vom Körper als einem Zellenstaat (S. 70) hat denn auch in ihrer Anwendung auf das Nervensystem eine besonders scharfe und dogmatische Formulierung erhalten, die als „Neuronentheorie“ durch Jahrzehnte die wissenschaftliche Diskussion beschäftigt hat.

Der Begriff des „Neurons“ hat sich jedoch unabhängig von seiner theoretischen Begründung und dogmatischen Formulierung als äußerst handlich erwiesen, um in die physiologischen Zusammenhänge, den Aufbau der Leitungs- und Reflexbögen, Ordnung und Übersicht zu bringen, insbesondere auch, um viele Krankheitsvorgänge und ihre Folgen darzustellen und abzuleiten. Und so hat sich der Begriff des Neurons in der Neurologie völlig eingebürgert. Unter Neuron versteht man eine Ganglienzelle mit ihren Fortsätzen und Ausläufern. Man findet in den zentralen und peripheren Teilen des Nervensystems das Neuroplasma vor, als Zelleib einer Ganglienzelle und in der Form langgestreckter, fädiger Gebilde, Nervenfasern im weitesten Sinne. Alle solchen neuroplasmatischen Fasern hängen mit Ganglienzelleibern zusammen und sie entstehen als Auswüchse von embryonalen Ganglienzellen. Die zur Ganglienzelle sich entwickelnde Zelle (Neuroblast) breitet sich dabei mit ihren Fortsätzen über gewaltige Teile des Körpers aus, wie es sonst unter den Geweben des menschlichen Körpers unerhört ist. Das Neuron ist also eine „genetische Einheit“. Dieses Gebilde, die Ganglienzelle mit ihren Fortsätzen, bildet weiter einen biologisch einheitlich zusammenhängenden protoplasmatischen Organismus, für den auch der Satz gilt, daß abgetrennte protoplasmatische Teile ohne Kern nicht längere Zeit existenzfähig sind. Der Ausdruck „trophische Einheit“ für diese Tatsache ist insofern irreführend, als es sich nicht um ein Problem der Ernährung, Versorgung mit Kalorien, O<sub>2</sub> und spezifischen Stoffen handelt,

denn der Fortsatz wird an Ort und Stelle und nicht vom kernhaltigen Zellkörper aus ernährt. Es handelt sich also um eine Abhängigkeit anderer Art, die für jeden protoplasmatischen Körper (Zelle, nichtzellige Organismen S. 66) gilt.

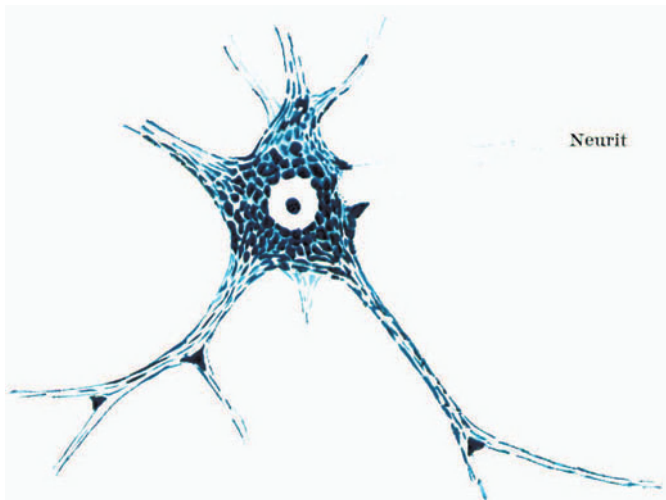


Abb. 869. Multipolare Ganglienzelle, motorische Vorderhornzelle aus der Sakralanschwellung des Menschen. Nissl-Färbung. Neurit mit Implantationskegel, Dendriten, Kern, Nisslsche Körperchen. Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4 (Bielschowsky).

Auch der Satz der Neuronenlehre, daß alle nervösen Vorgänge im Körper an die Neuronen gebunden seien, daß es also, nicht in der Form von Neuronen organisiertes Neuroplasma nicht gäbe, wird von der klinischen Neurologie und Neuropathologie festgehalten und hat sich gegen alle Argumente behauptet. Alles Neuroplasma ist also Teil einer Ganglienzelle, aus ihr heraus entwickelt und dauernd mit ihr verbunden.

Die nicht an Neuroplasma gebundene Erregungsübertragung oder Auslösung bedient sich entweder des Stoffstromes oder ist eine Ausnahme (Reizleitungssystem des Herzens).

**348. Histologie der Ganglienzelle** (Abb. 869—878). Als Typus einer Ganglienzelle kann die „multipolare Ganglienzelle“ gelten. Diese Form wird am häufigsten gefunden, sowohl in allen Kernen und Rinden des Zentralnervensystems, wie auch in den peripheren Ganglien des autonomen Systems.

Andere Formen sind Ausnahmen und Sonderformen. Die größten gehören zu den umfangreichsten Zellen des Körpers überhaupt, die kleinsten erreichen kaum die Größe roter Blutkörperchen. (Motorische Zellen des Rückenmarks:  $130\ \mu$ , nach Kölliker, Betzsche Riesenpyramiden der vorderen Zentralwindung:  $120 \times 60\ \mu$  nach v. Economo; Kleinhirnzellen:  $4-9\ \mu$  nach Kölliker, alles ohne Fortsätze). Der den Kern enthaltende Mittelteil sendet Ausläufer aus, die Dendriten, die innerhalb der grauen Substanz bleiben, einen besonderen

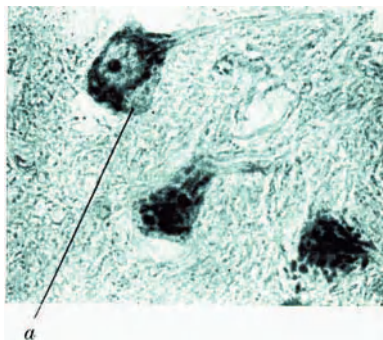


Abb. 870. Motorische Vorderhornzelle aus dem Halsmark (S); Toluidinblau. P. phot.  $350\times$ . a Implantationskegel.

Fortsatz, den Neuriten, der auch die graue Substanz verlassen kann, auf zuweilen weite Strecken in der weißen Substanz verläuft, sowie auch aus dem

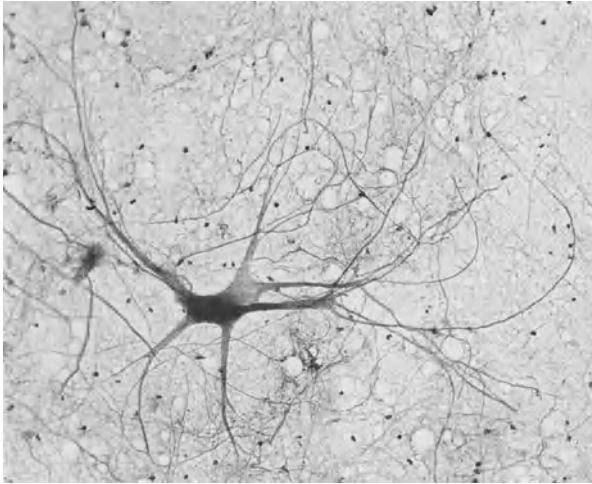


Abb. 871. Multipolare Ganglienzelle, Vorderhorn des Rückenmarks vom Rind, Isolationspräparat. Fortsätze; der Neurit ist nicht zu unterscheiden. P. phot. 120 $\times$ . Präparat Würzburg.



Abb. 872. Ganglienzellen des Ganglion semilunare. Mensch. Versilberung. P. phot. 120 $\times$ . Präparat Würzburg.

Zentralnervensystem heraustreten und die peripheren Nerven bilden kann. Weitere Bezeichnungen dieses Fortsatzes sind Achsenzylinder und Axon.

Am Kern der Ganglienzelle kann man bereits die Zelle erkennen. Er bildet ein kugeliges oder ovales Bläschen mit einem großen basophilen Inhalts-

körper (Pseudonukleolus), der ein umgebildeter, zusammengeballter, chromatischer Apparat ist, um den herum sich nur feine Stäubchen oder Bröckchen basophiler Substanz im Kernraum finden. Es scheint, daß der Pseudonukleolus in der Regel einen echten azidophilen Nukleolus einschließt. Die jugendliche Ganglienzelle (Neuroblast) zeigt die normale (gerüstartige) Kernstruktur, vermutlich steht die Umbildung zum Pseudonukleolus mit dem Verlust der Teilungsfähigkeit in Zusammenhang.

Der fixierte und gefärbte Zelleib (Äquivalentbild S. 61) zeigt die Tigroidsubstanz (Nissl-Substanz), bei anderer Methode die Neurofibrillen.

Die Tigroidsubstanz besteht aus den Nisslschen Körperchen. Es handelt sich um einen Eiweißkörper, der sich mit basischen Anilinfarben (Methylenblau, Toluidinblau, Thionin) färbt. Größe und Anordnung der Teilchen wechselt mit der Zellform. Meist sind die Teilchen rundlich oder viereckig, in gestreckten Zellen und solchen mit einer deutlichen Hauptachse sind sie gestreckt bis fadenförmig. Staubartig feine Körnchen, die zonenähnlich um den Kern herumliegen, finden sich in den Spinalganglienzellen. Die Nisslschen Körperchen erfüllen den um den Kern herumliegenden Zentralteil der Zelle, gehen auch in die Dendriten hinein, und sind hier stets langgestreckt. An den Teilungsstellen findet sich ein dreieckiges Stückchen, mit der Basis an der Teilungsstelle. Im Neuriten finden sich keine Körperchen, schon seine Ursprungsstelle im Zentralteil ist frei davon, der Implantationskegel, der mit gerundeter Basis, die von feinen Körnchen umsäumt wird, gegen das übrige Zytoplasma sich absetzt.

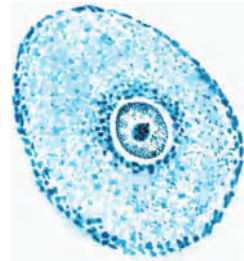


Abb. 873. Spinalganglienzelle mit Zonen, die frei von Nisslschen Körperchen sind. Mensch. Nissl-Färbung. Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4 (Bielschowsky).

Bei Erkrankungen, Schädigungen und groben Reizen verändern sich Größe und Anordnung der Nisslschen Körperchen; das sie darstellende Fixations-Färbungsbild der Zelle ist deshalb für das Studium dieser Dinge besonders wichtig. Wird der Neurit der betreffenden Zelle von ihr, auch in weiter Entfernung abgetrennt, z. B. der motorische Nerv durchschnitten, so verändern sich die zugehörigen Zellen im Vorderhorn des Rückenmarks.

In der fixierten Ganglienzelle und ihren Fortsätzen kann man mit verschiedenen Methoden (Reduktion von Gold- und Silbersalzen, Farbstoffen) fädige Gebilde nachweisen, die den Namen Neurofibrillen erhalten haben und denen man lange Zeit die leitende Funktion des Nervengewebes zuschrieb (s. S. 27). Sie sind entdeckt worden in den Ganglienzellen und ihren Fortsätzen von Würmern (Apáthy), wo sie als drahtartige Stränge im Innern der Ausläufer zur Darstellung zu bringen sind. Beim Menschen erscheinen faserig-fädige Gebilde, die besonders in den Fortsätzen deutlich sind. Im Zelleib werden sie bald als Fasergeflechte, bald als Netzwerke beschrieben und abgebildet. Sie verhalten sich umgekehrt wie die Nisslschen Körperchen. Im Neuriten sammeln sie sich zu einer dichten Masse, so daß dieser meist ganz schwarz erscheint, in den Dendriten lassen sie Lücken frei, die der Anordnung der Nisslschen Körperchen entsprechen. So erscheint das Fibrillenbild als Umkehrung des Nisslschen Bildes: während der Kegel im Nissl-Bild hell erscheint, tritt er im Neurofibrillenbild dunkel hervor. Die Zuspitzung des Neuriten, kurz nach dem Austritt aus der Zelle, tritt auch am Silberbild als Verjüngung in Erscheinung.

Mit der Golgischen schwarzen Reaktion<sup>1)</sup> erhält man Silhouetten der Ganglienzellen, die in bisher durch andere Methoden nicht erzielter Klarheit das

<sup>1)</sup> Schwärzung durch chromsaurer Silber. Camillo Golgi 1883.

ganze System der Ausläufer zeigen können. Das beruht darauf, daß die Methode nicht alle Zellen zugleich darstellt, sondern stets nur einen Teil der vorhandenen. Sie hat zuerst eine wirkliche Anschauung vom Bau und der Anordnung der Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen gebracht und auch die mit den neueren Methoden gewonnenen Bilder der grauen Substanz lesen wir in Wahrheit nach dem Schlüssel, den die Golgi-Methode an die

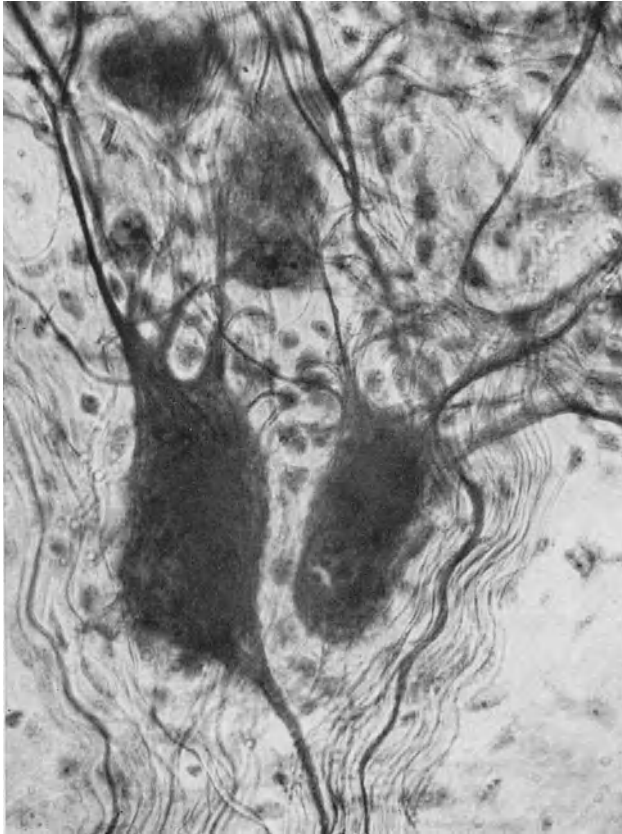


Abb. 874. Multipolare Ganglienzelle des autonomen Nervensystems. Gallenblase vom Hund. Silberfärbung nach Bielschowsky. Präparat Harting. P. phot. 640 $\times$ .

Hand gegeben hat. Von der inneren Struktur der Zellen zeigt diese Methode nichts.

Mit anderen Methoden lassen sich körnchenartige Gebilde in der Ganglienzelle zwischen den Teilchen der Nissl-Substanz nachweisen; was davon als Plastosomen, wie sie in den lebenden Zellen allgemein vorkommen (S. 29) anzusprechen ist, ist nicht bekannt. Daß sich mit entsprechenden Fixierungsmitteln feinkörnige Niederschläge verschiedenster Art erzeugen und mannigfach färben lassen ist selbstverständlich. Die Bedeutung dieser Bilder für die Beurteilung der lebenden Ganglienzelle ist sehr unsicher.

Zentrosomen sind in Ganglienzellen nachgewiesen worden. Die ausgebildete Ganglienzelle teilt sich nicht mehr (S. 125); das Hauptstück des Teilungsapparates ist somit anscheinend noch vorhanden.



Gerade in der Ganglienzelle sind noch Gebilde nachgewiesen worden, von denen es zweifelhaft ist, ob sie im allgemeinen zur Organisation jeder Zelle gehören und deren Natur an sich umstritten ist. Es handelt sich um ein System feiner Hohlräume, schlauchartiger Spalten, die miteinander in Verbindung stehen. Sie lassen sich mit verschiedenen Methoden

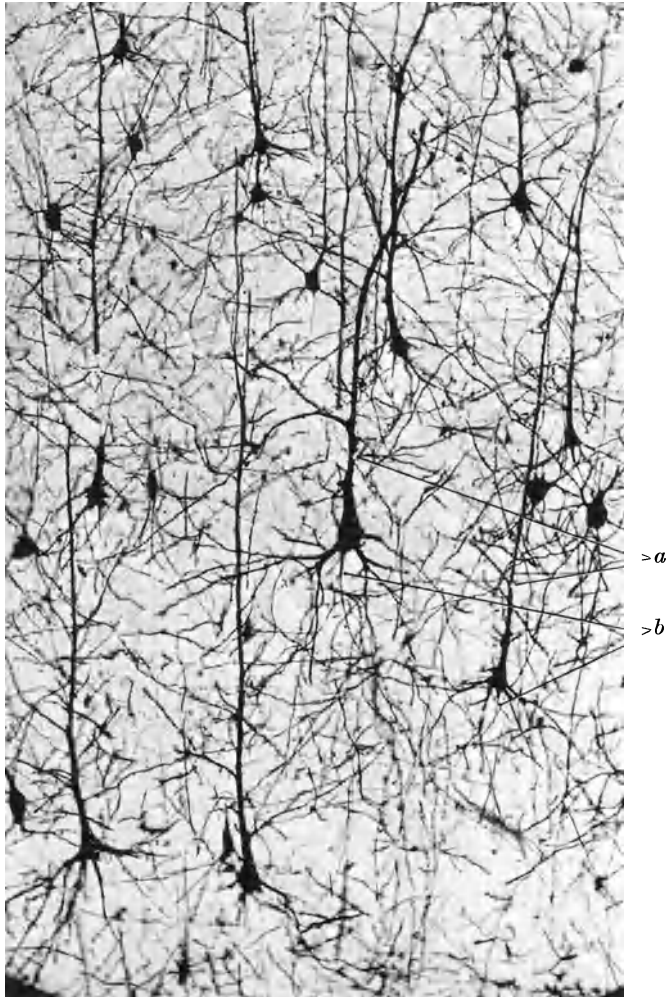


Abb. 875. Pyramidenzellen der Großhirnrinde. Golgi-Präparat Würzburg. P. phot. 120 $\times$ .  
a Gipfeldendrit, b Neurit.

darstellen, unter anderem auch mit der Golgischen Methode mit chromsaurem Silber füllen. Sie heißen darnach auch Golgischer Netzapparat.

Pigment kommt in zahlreichen Ganglienzellen vor. Dunkelbraunes „Melanin“ verleiht einigen Teilen des Nervensystems eine dunklere Farbe (Locus coeruleus am Boden der Rautengrube, Substantia nigra).

In den nicht dunkel pigmentierten Ganglienzellen der Substantia nigra und des Glob. pallidus kommen an sich farblose, aber eisenhaltige Körnchen vor.

Weit verbreitet ist ein gelbes feinkörniges Pigment, das insbesondere in den Zellen der Großhirnrinde und des Thalamus opticus vorhanden ist. Es färbt sich mit Fettfarbstoffen. Im Laufe des Lebens nimmt es zu und wird gewöhnlich



als nicht abgestoßenes Stoffwechselprodukt (Abnützerserscheinung) aufgefaßt. Diese Abnützung wäre dann schon in der Jugend nachweisbar<sup>1)</sup>.

**349. Das Neuroplasma und die Neurofibrillen.** Die Leistung des Neurons, der Ganglienzelle mit ihren Fortsätzen, ist die Leitung und Verarbeitung eines biologischen Vorganges in der lebenden Substanz, der „Erregung“. Sie wird durch einen Reiz ausgelöst, d. h. durch eine Einwirkung auf ein besonderes Reizaufnahmeorgan, den Rezeptor (Sinnesorgan), das den physikalischen oder chemischen Reiz in die Erregung umsetzt. Joh. Müller hat zuerst das Prinzip ausgesprochen, daß diese Erregung immer dieselbe sei und nicht nach der Art der Reize wechsele. v. Uexküll hat es kurz zusammengefaßt: „Mag eine Luftwelle das Ohr treffen, oder eine Ätherwelle die Netzhaut, stets wird die gleiche



Abb. 876. Purkinjesche Zellen der Kleinhirnrinde, Golgi-Präparat Würzburg.  
P. phot. 120 $\times$ . *a* Dendrit, *b* Neurit.

Verwandlung mit ihnen vorgenommen; es tritt eine Erregung auf, die den Nerven entlang gleitet . . . . . im Grunde bleibt sie stets derselbe Vorgang, die verschiedenen Reize werden nicht durch verschiedene Erregungen im Nervensystem unterschieden, sondern durch die Person des Nerven, den sie durchfließen<sup>2)</sup>.

v. Uexküll hat zwischen technischer und mechanischer Biologie unterschieden. Die letztere, die Physiologie s. pr. umfaßt die Leistungen, die durch ein Gefüge von Teilen, eine Konstruktion oder einen Apparat ausgeführt werden. Hierin werden die „maschinellen“ Eigenschaften der Lebewesen erkennbar. Die technische Biologie behandelt den Aufbau in der embryonalen Entwicklung, Betriebsleitung, Wiederherstellung und Regulation des Gefüges und der Leistungen; die „übermaschinellen“ Fähigkeiten des Lebewesens, die an das Protoplasma (Grundplasma mit Kern) gebunden sind. Die Leistung des Nervensystems muß nach diesem Programm zunächst auch als maschinelle Leistung aufgefaßt und studiert werden, indem man z. B. „alle Tiere als Reflexbündel auffaßt, jeden einzelnen Reflexbogen

<sup>1)</sup> Stimmt diese Auffassung, so kommt allerdings für die Menge des Pigments die absolute Zeit in Frage und die Ganglienzelle eines „jüngeren“ Menschen (15 Jahre) hat ebenso lange Zeit funktioniert wie die eines „greisenhaften“ Tieres (z. B. Hund).

<sup>2)</sup> Uexküll, I. v.: Theoretische Biologie, 1. Aufl. 1920, S. 110.

sauber herausarbeitet und dann die zentrale Verbindung aller Reflexbögen studiert“<sup>1)</sup>. Da nun die Entdeckung des Protoplasmas, als der eigentlichen geheimnisvollen Lebenssubstanz durch Max Schultze gerade an eine ähnliche Unterscheidung anknüpft, indem

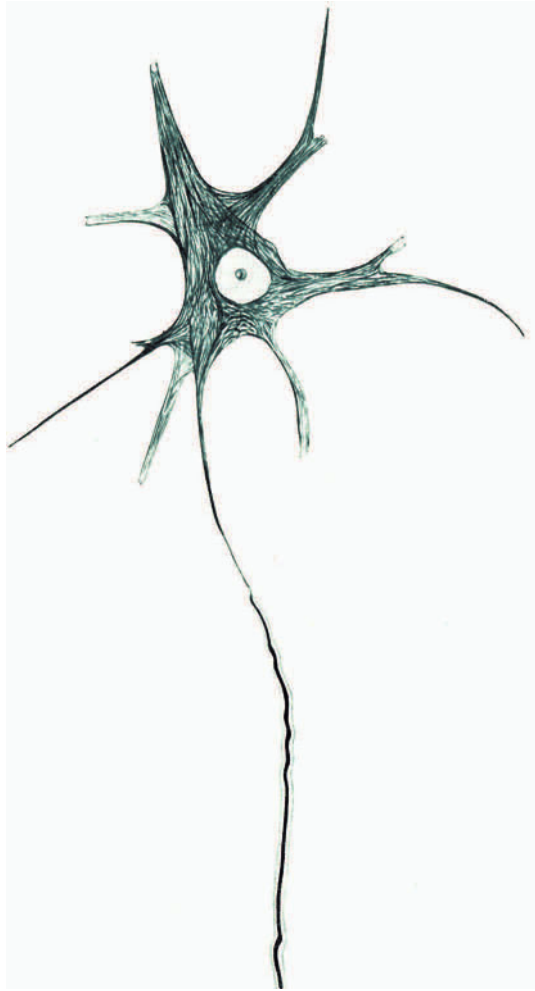


Abb. 877. Riesenpyramidenzelle der motorischen Region des Großhirns, Mensch. Neurofibrillenfärbung nach Bielschowsky. Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4 (Bielschowsky).

im Muskel die fibrillierte Masse, die die Funktion ausübt, von dem Sarkoplasma mit seinen Kernen, das diesen Fibrillenapparat aufgebaut hat, unterschieden wird, so war es fast ein Postulat, nach Ähnlichem auch im Nervensystem zu suchen.

Da gelang es zuerst Apáthy (Arbeiten von 1887—1897 siehe Péterfi L. S. 849), später Ramón y Cajal und Bethe mit verschiedenen Methoden, die früher nur undeutlich gesehenen Fibrillen im Neuriten und in der Ganglienzelle mit allen ihren Fortsätzen darzustellen und an den Präparaten diese Fibrillen von einem Restplasma (Grundplasma in meinem Sinne) zu unterscheiden. Was beim Muskel gelang, die funktionierende maschinelle Struktur von ihrem Erbauer und Erhalter zu trennen, schien

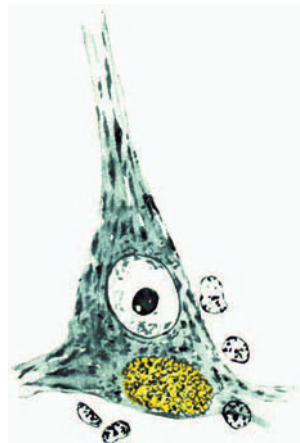


Abb. 878. Riesenpyramidenzelle der vorderen Zentralwindung, Mensch. Toluidinblau. Gelbes Pigment. P. gez. 800×.

also auch beim Nervensystem gelungen. Es ist daher in keiner Weise als unberechtigt oder gar verfehlt zu bezeichnen, nun diesen Fibrillen die am leichtesten zu erkennende Leistung des Neurons, die Leitung der Erregung zuzuschreiben. Ja, v. Uexkülls Unterscheidung der technischen, übermaschinellen Leistung von der maschinellen, des leistenden Gefüges von dem protoplasmatischen Netz, das dieses Gefüge überall umspinnt und durchzieht, knüpft vorzugsweise an diese anscheinend entdeckten Leitungsstrukturen des Nervensystem an<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Uexküll, I. v.: Theoretische Biologie. 1. Aufl. 1920, S. 92.

<sup>2)</sup> Uexküll, I. v.: Theoretische Biologie, 1. Aufl., S. 93 Abs. 1 und 2.

Nun ist „Leitung“ aber nur die kleinere Leistung und auch die „Bahnung“ der Reflexbögen, das Knüpfen und Trennen ist nicht alles. Was in den nervösen Zentren, von denen die Nerven und weißen Leitungsbahnen ja nur abhängige Teile sind, geleistet wird, ist immer auch eine Verarbeitung der verschiedenen Erregungen, die von verschiedenen Stellen einlaufen. Das zentrale Nervensystem ist der Ausgangspunkt für die Beantwortungen dieser Erregungen, für die sich schon bei jedem Tier die Skala vom Reflex über die Tätigkeit zur wirklichen Handlung<sup>1)</sup> nachweisen läßt. Aber die Nervenphysiologie soll ja auch für den Menschen gelten, mit seinem ganzen Reichtum an Antworten jeden Ausmaßes von gänzlicher Unterdrückung bis zu stärkster Entladung, mit der Speicherung und Aufbewahrung von Hinterlassenschaften aller Einläufe und aller Antworten, mit der „historischen Reaktionsbasis“ (Driesch) dieser Antworten. Weiter wirkt diese Basis nun nicht als Zwang zur einfachen Wiederholung früherer Antworten, sondern sie zeigt das frühere abgebaut, zerlegt zu „Elementen“, die, zu neuer Kombination aufgebaut, wirken und die

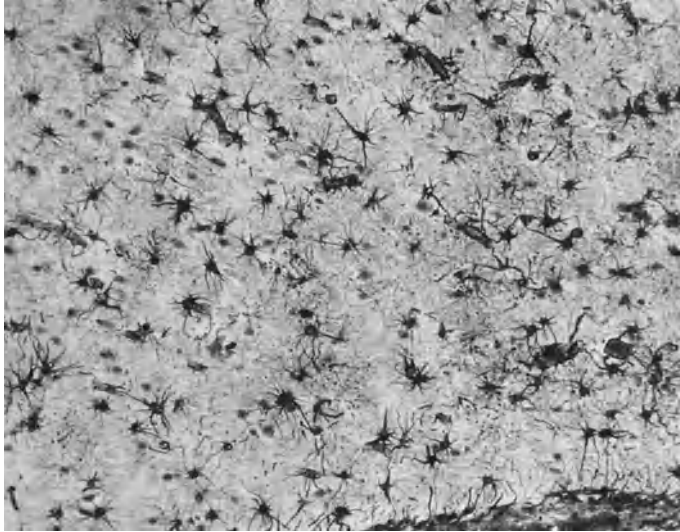


Abb. 879. Astrozyten der Großhirnrinde. Präparat nach Cajal des Hirnforschungsinstitutes München. P. phot. 120×.

neuen Erregungen wieder sofort in Elemente zerlegen und den Neukombinationen einfügen. Dabei hat alles dies, Einlaufendes, Wirkendes aus der Reaktionsbasis, nebst allen Antworten Gestaltscharakter, ist ein Ganzes, mit einer Beziehung zur Biologie, zur raumzeitlichen Einheit (Lebensmelodie) des Geschöpfes, hat einen Sinn und eine Bedeutung.

Gerade dieser Abbau und die Neukombination der Elemente läßt uns sofort auch für die Funktionen der nervösen Zentren bei den übermaschinellen Eigenschaften, dem „Schöpferischen“ jedes eigentlichen Lebensprozesses landen und das Agens, dessen sich das Leben hierbei bedient, ist immer das Protoplasma, Kern- und Grundplasma, und nicht die von ihm aufgebaute Struktur.

Wir sind für die Leistungen der Zentren, d. h. der Hauptmenge der Neurone, also gerade auf ein nicht in mehr oder minder dauernden Strukturen festgelegtes Gefüge angewiesen. Wohl finden wir, daß diese Zentren in der Anordnung ihrer Neurone Gliederung und Organisation zeigen, aber es scheint, als ob jedes nervöse Organ in sich ein „harmonisch-äquivalentielles System der Leistung“ sei, indem nur das ganze Zentrum ausfallen kann, jeder Teil aber mehr oder minder vollkommen die ganze Leistung vollziehen, d. h. ihre Glieder neu unter sich verteilen kann. Insbesondere gilt das für den größten Teil der menschlichen Großhirnrinde, indem sie selbst größere Defekte ertragen und durch Neuverteilung auf den Rest wieder ausgleichen kann.

Für alles das nützt uns die Neurofibrillenstruktur der Neurone so gut wie nichts, kein Netzwerk vorgebildeter Leitungsdrähte kann uns die schöpferische Neukombination, wie

<sup>1)</sup> Uexküll, I. v.: Theoretische Biologie, 2. Aufl. 1928, S. 205f.

sie auch die einfachste Handlung mit ihrer historischen Reaktionsbasis und ihrer individualisierten Zuordnung von Reiz und Antwort (s. Driesch<sup>1)</sup>) zeigt, verständlich machen.

Es hat sich nun gezeigt, daß diese Neurofibrillenstruktur tatsächlich im Leben nicht existiert, sondern ein einheitliches Grundplasma, das Neuroplasma, die Neurone und ihre Teile, Dendriten und Neuriten aufbaut. Die fibrilläre Struktur ist eine Entmischung, die

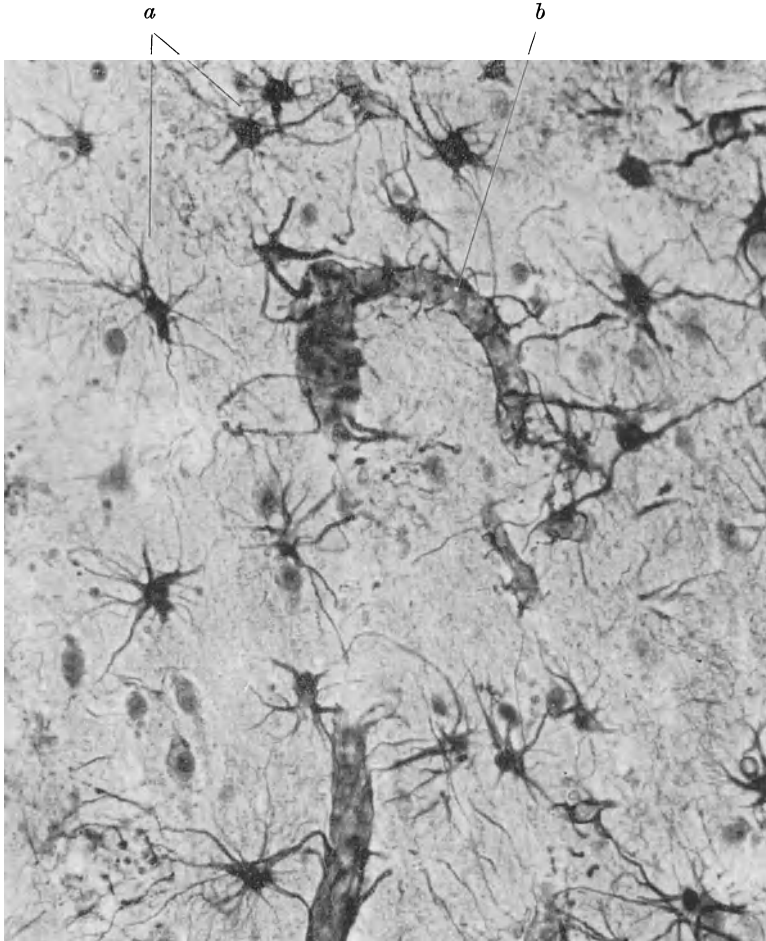


Abb. 880. Dasselbe Präparat stärker vergrößert. P. phot. 350 $\times$ . *a* Astrozyten, *b* Ansatz der Fortsätze an den Gefäßscheiden (marginale Glia und Membrana limitans Gliae).

bei unseren „Fixierungen“ auftritt und die Färbung dieser Fibrillen mit verschiedenen Methoden eine Reaktion dieser, durch die Entmischung entstandenen Gebilde. Diese Reaktion ist typisch für die Substanz der Neurone, das Neuroplasma. Die Leichtigkeit, mit der die Fibrillen sich ausbilden, weist auf eine besondere Ultrastruktur hin. Unter dieser Ultrastruktur wird man eine Anordnung langgestreckter Mizellen in der Längsrichtung der Neuriten und wohl auch der Dendriten vermuten dürfen, ein Stäbchensol, richtiger eine Stäbchengallerte.

Wie sich diese Struktur im Zentralteil des Neurons, der eigentlichen Ganglienzelle verhält, bleibt dabei unsicher. Das Fibrillenbild der Ganglienzelle ist eine sehr umstrittene Angelegenheit. An den meisten „Fibrillen“-Präparaten erblickt man innerhalb des Zentralteiles keine Fibrillen, sondern körnige und diffuse Silberfärbungen. Es wäre wünschenswert

<sup>1)</sup> Driesch, Philosophie des Organischen.

nachzuprüfen, ob auch die klassischen Präparate der besten Techniker wirklich in der menschlichen und Säugetierganglienzelle eine klare Fibrillenstruktur zeigen oder ob es sich mehr um eine Deutung nach Analogie der Bilder in den Axonen handelt, eines vieldeutigen optischen Phänomens an der Grenze des Auflösungsvermögens unserer Mikroskope. Es ist kennzeichnend, daß die klassischen Fibrillenbilder Ramón y Cajals und Bethes in der Literatur seit Jahrzehnten weitergereicht werden. Jedenfalls gelingt es ganz selten, optisch einwandfreie Fibrillenbilder auch in der Ganglienzelle zu erblicken.

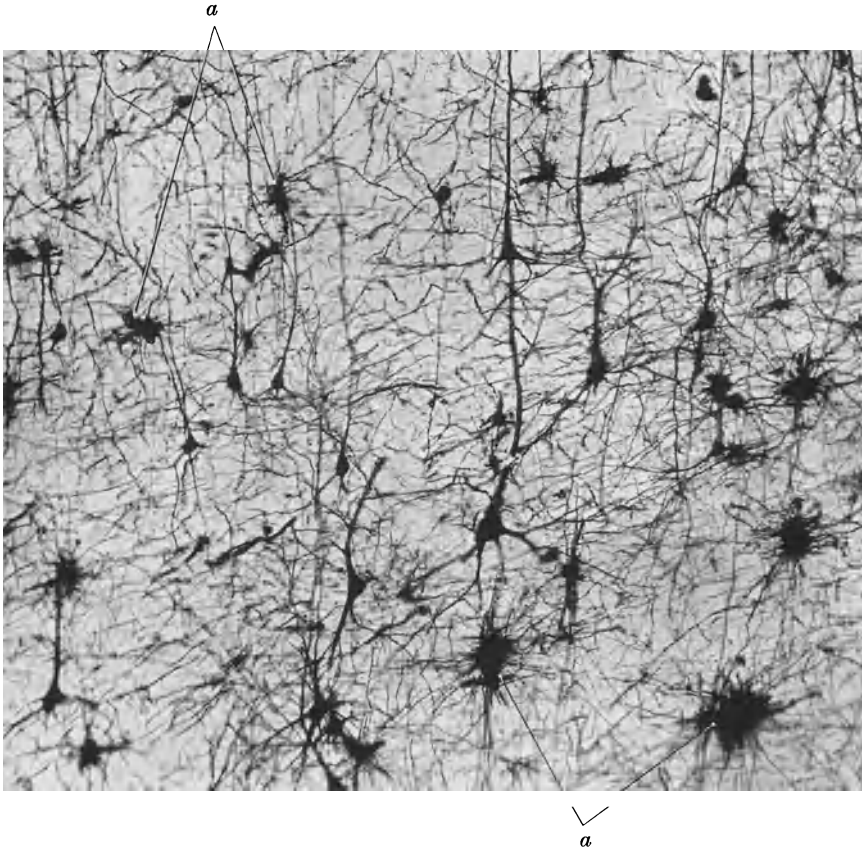


Abb. 881. Großhirnrinde mit Astrozyten im Golgi-Bild. Präparat Würzburg.  
P. phot. 120 $\times$ . a Astrozyten.

Wir haben im Neuron also keine Organelle vor uns<sup>1)</sup>, sondern das Neuroplasma leitet und verarbeitet die Erregung nicht anders, wie das Grundplasma jeder Zelle, nur viel schneller und genauer.

Es bleibt weiterer Forschung überlassen, nachzuprüfen, ob sich der Müllersche Satz von der prinzipiellen Gleichheit des Erregungsvorganges und seiner Sonderung nach der Beteiligung verschiedener Axone und Neurone (S. 750) unter diesen Umständen wirklich aufrecht erhalten läßt. Da der Achsenzylinder keine unterschiedlichen Bahnen in sich wieder enthalten kann, so müßte für jede, nach Qualität und Ortszeichen unterscheidbare Erregung ein gesonderter Achsenzylinder vorhanden sein. Es fragt sich, ob die Zahl der Achsenzylinder dazu ausreicht. Läßt die Organisation des Nervensystems eine solche ausreichende Zahl von Elementen nicht erkennen, so ergibt sich die Nötigung, in derselben Leitung verschiedene Erregungen und einen Empfang durch abgestimmte Resonatoren anzunehmen. Die Organisation würde also in manchem nicht der Nachrichtenübermittlung durch Telephon- und Telegraphendrähte, sondern der durch drahtlose Wellen mit abgestimmten Empfangs-

<sup>1)</sup> Der Abschnitt S. 28 ist nach dieser neueren Auffassung zu ändern.

geräten ähneln. Gerade wie am Empfangsgerät der regulierende und einstellende Mensch sitzt, würde auch das Neuroplasma nicht nur an Sender, Leiter und Empfänger sitzen und sie bedienen, sondern diese Dinge auch zu einem Teil jedesmal aufbauen, wie die Amöbe ihre vergänglichen Organe aus dem Grundplasma. Gerade im Element des Nervensystems, dem Neuron mit seinen Fortsätzen, haben wir also ein System rein protoplasmatischer Gebilde ohne ausgebildetes Dauergefüge neben dem Protoplasma vor uns. Will man sich ein Bild von der Art der übermaschinellen Leistungen des Lebens machen, so gibt die besten Beispiele das eigene Leben und Geistesleben, und das Verhalten unserer Mitmenschen,

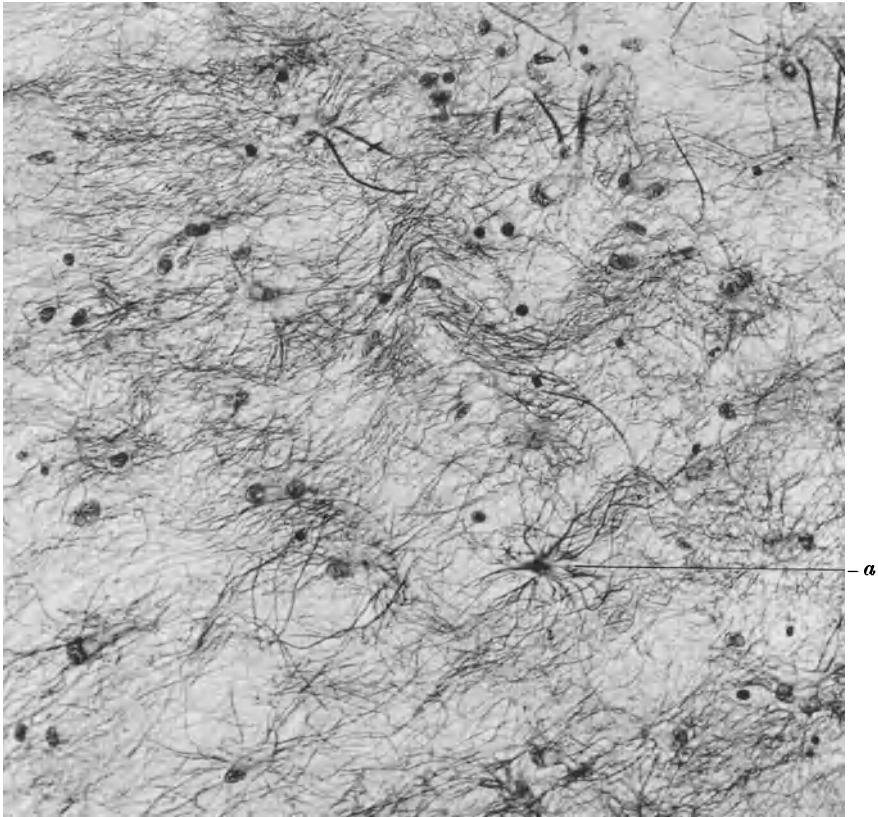


Abb. 882. Großhirnrinde mit Weigertscher Gliafaserfärbung. Präparat von Spatz in München aus Besitz Wetzels. P. phot. 350 $\times$ . a Astrozyten.

eine Seite des Lebens, dessen Organ auf jeden Fall das System der Neurone ist. Diese Seite des Lebens bildet geradezu den Prototyp des lebendigen Geschehens; der Art nach ist kein grundsätzlicher Unterschied, wie der Keim mit einer Störung seiner Entwicklung fertig wird und wie wir selbst ein störendes Erlebnis abreagieren und damit fertig werden.

**350. Die Neuroglia** (Abb. 879—886). Das Nervengewebe, die Ganglienzellen und ihre Fortsätze, treten nun niemals allein auf und im Gegensatz zu jedem andern, spezifische Funktionen ausübenden Gewebe, dem Parenchym, sind sie niemals unmittelbar in ein interstitielles Bindegewebe eingelagert, sondern von einem Hilfs- und Hüllgewebe besonderer Art begleitet, der Glia oder Neuroglia.

Untersucht man z. B. die graue Substanz an einem Präparat (Abb. 959), das die Zentralteile der Ganglienzellen dargestellt zeigt (Nisslsches Bild, Toluidinblaubild, Zellenfärbungspräparat), so findet man das Gewebe zwischen den

Ganglienzellen übersät mit Kernen, bei denen man kaum etwas von einem Zellkörper entdecken kann. Diese Kerne zeigen unter sich ein etwas verschiedenes Aussehen und neben ihnen sind nur noch die Kerne der Kapillaren unterscheidbar.

Bei bestimmten krankhaften Vorgängen werden auch die zu den Kernen gehörenden Zelleiber sichtbar, die vergrößerten Zellen werden zu Phagozyten und können sich beliebig vermehren. Dieses Zwischengewebe ist also reaktions-



Abb. 883. Hortega-Gliazellen der Großhirnrinde der Katze. Originalpräparat von Rio de Hortega. P. phot. 350 $\times$ . a Hortega-Zellen.

fähig und zeigt eine weitgehende Parallele zu dem mesodermalen interstitiellen Gewebe anderer Organe. Der Aufbau der Glia ist durchaus noch nicht völlig geklärt. Nur mit besonderen Methoden gelingt es, in sie Einblick zu gewinnen. Man unterscheidet drei Zellarten: Die Astrozyten sind die größten der Gliazellen. Ihr Protoplasma ist auch im Zellbild gerade eben zu erkennen. Man unterscheidet vielfach zwei Unterarten, faserbildende und protoplasmatische Astrozyten. Die Oligodendroglia wird von den kleinsten Zellen gebildet; ihr Kern ähnelt dem der Lymphocyten. Im Zellfärbungsbild erblickt man von dem geringen Protoplasma gar nichts, sie besitzen einige Ausläufer.

Die Hortega-Glia<sup>1)</sup> zeigt kleine, längliche Kerne und einen weitverzweigten Zelleib. Die ganze Zelle gleicht in Hortega-Präparaten gewissen Mesenchymzellen, besonders auch Chromatophoren. Auch diese Zellen bekommt man nur mit besonderer Methodik zu sehen. Wieweit man diese Zellformen denen des Bindegewebes an die Seite stellen kann, ist ganz unsicher; es liegt nahe, die Astrozyten mit den Fibrozyten zu vergleichen, eine der anderen Zellformen wird man dann vielleicht den Histiocyten an die Seite stellen.

Außer den Zellen sind Fasern nachzuweisen, auch diese nur durch besondere Vorbehandlung und Färbung. Im frischen Objekt sind sie nicht zu sehen. Sie haben mit den kollagenen Fasern des Bindegewebes sicher gar nichts zu tun. Sie stehen zu der einen Art der Astrozyten in Beziehung. Eine besondere Anordnung dieser Fasern ist nur an den Grenzen der Glia gegen anderes Gewebe erkennbar. Neben diesen eigentlich geformten Elementen der Glia wird noch eine formlose Grundmasse beschrieben, die in den Präparaten als ein Netzwerk, das Heldsche Gliaretikulum, erscheint, in das alles andere, Gliazellen und ihre Fortsätze, Ganglienzellen und ihre Fortsätze sowie die Gliafasern hineingebettet

<sup>1)</sup> Genannt nach ihrem Entdecker Rio de Hortega.



und von ihm umflossen erscheint. Alle Gebilde scheinen in dieser Grundmasse zu endigen. Es ist geboten, einen derartigen gestaltlosen Urbrei mit Skepsis zu behandeln. Jedes gerinnbare kolloidale System kann bei seiner Dekomposition, seiner Zerstörung durch eiweißfällende Fixierungsmittel ein solches Bild netzartig zusammenhängender Gelteilchen ergeben. Einen sicheren Schluß, was im Leben, vor der Gerinnung diesem Gebilde entsprach, kann man nicht ziehen. Man wird zunächst an eine Gallerte denken, nach Art der Zwischensubstanz des embryonalen Bindegewebes und Schleimgewebes, vielleicht substanzreicher, die dann bei der Fixierung aus ihrem ultramikroskopischen Mizellarbau in ein im Größenbereich mikroskopischer Erkennbarkeit liegendes Gerinnelwerk übergeht. Dieses Netzwerk ist nur unter ganz bestimmten Bedingungen in den äußersten Schichten der, mit starken Fällungsmitteln (Pikrinsäure, Sublimat) behandelten Hirn- und Rückenmarkstückchen erkennbar. Auch die Gliafasern liegen mit der Gestaltlosigkeit ihres Gefüges im Bereich derartiger Produkte. Die Methode ihrer Färbung ist eine Variation der Fibrinfärbung, mit der man verschiedenartige fädige Gebilde (auch kollagene Fibrillen) darstellen kann. Die Glia gehört sicher zu den schwierigsten und rätselhaftesten Erscheinungen unter den menschlichen Geweben.

Die Glia begleitet auch alle peripheren Nervenzellen und Neuriten (Schwannsche Zellen).

**351. Die Methode der Darstellung der Bestandteile des Nervensystems.** Kein Gebiet der Histologie ist derartig in seinem Erkenntnisstand von rein empirischer Methodik abhängig, wie die Histologie des Nervensystems,

das dabei von allen Organen und Geweben der histologischen Untersuchung die größten Schwierigkeiten macht. Die graue und weiße Substanz des Zentralnervensystems zeigen im frischen Zustande nur wenig Erkennbares. So gut wie alle unsere Vorstellungen über

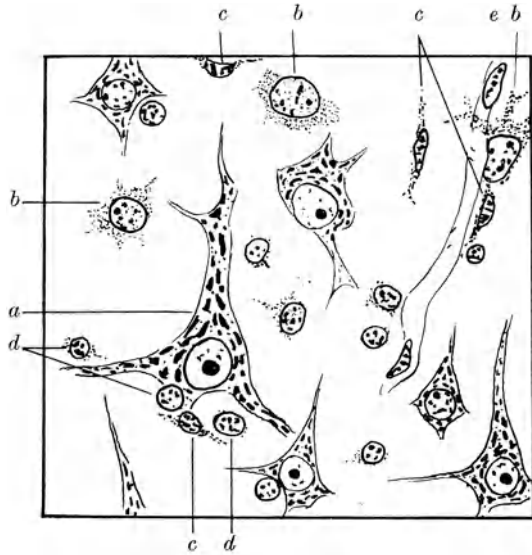


Abb. 884. Großhirnrinde im Nissl-Bild nach Jakob. *a* Ganglienzelle, *b* Astrozyt, *c* Hortega-Zelle, *d* Oligodendroglia (Mikroglia), *e* Kapillare mit Endothelkernen.

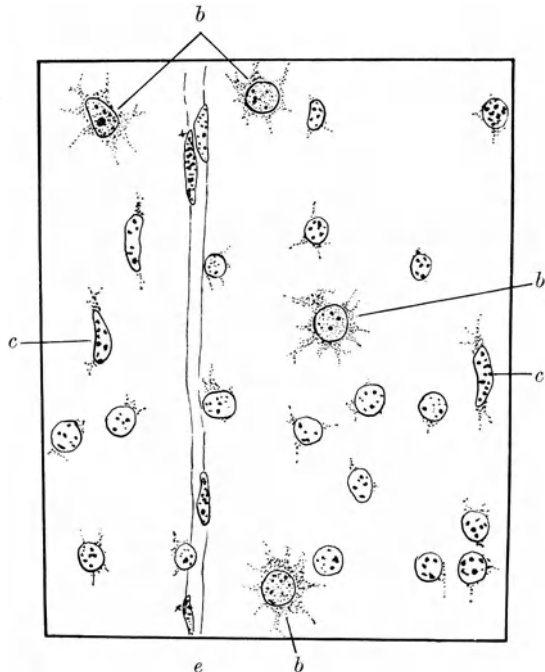


Abb. 885. Marklager der Großhirnrinde im Nissl-Bild nach Jakob. Bezeichnungen wie Abb. 884.



seinen Feinbau sind mit besonderen Methoden gewonnen, denn auch die übliche einfache Methodik des gefärbten Schnittpräparates, wie sie fast allen Abbildungen dieses Buches zugrunde lag, führt uns bei den nervösen Zentralorganen nicht weiter.

Nur das einfache Zellbild, wie es durch Färben der Schnitte mit einem basischen Anilinfarbstoff (Methylenblau, Toluidinblau usw.) zustande kommt, schließt sich an das bei anderen histologischen Objekten übliche an. Aber diese Präparate zeigen nur die Ganglienzellen und ihre Verteilung, nichts von ihren Ausläufern, Verbindungen oder dem Aufbau des ganzen Gewebekomplexes. Alle anderen Methoden werden fast nur für das Nervensystem

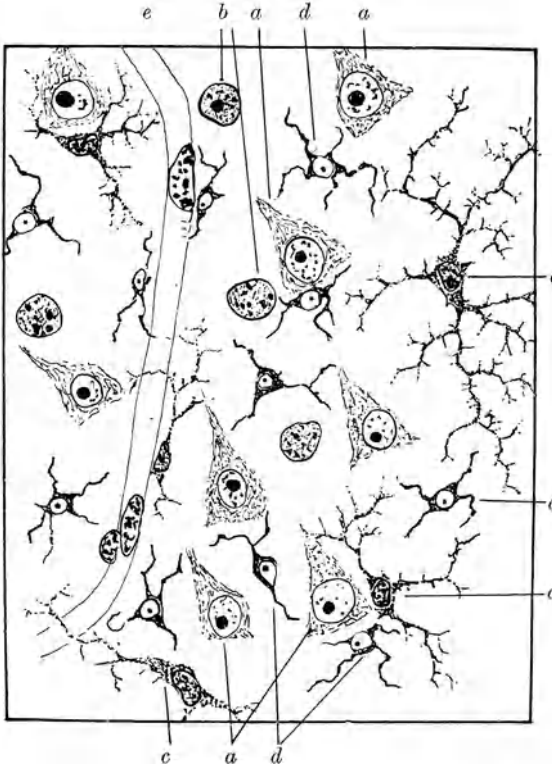


Abb. 886. Großhirnrinde im Hortega-Bild nach Jakob. Bezeichnungen wie Abb. 884; an der Kapillare unten ein Perizyt.

verwandt, sie sind rein empirisch, meist sehr verwickelt und in ihren Ergebnissen außerordentlich unsicher, ohne daß eine wirkliche Einsicht in die Einzelheiten der Maßnahmen, das Warum des Erfolges in einem Falle, des Mißerfolges im anderen Falle möglich wäre.

Es mögen folgende genannt werden:

1. Golgis schwarze Reaktion, durch Erzeugung eines Niederschlages von chromsaurem Silber im Gewebe, das sich in oder um Ganglienzellen mit allen ihren Ausläufern bildet und bald diesen, bald jenen Bestandteil in einigen oder vielen Fällen, ganz oder bruchstückweise befällt. Diese Methode war die erste, die einen Einblick in die Architektur der Ganglienzellensysteme gewährte, auf ihr baute sich vorzugsweise die Neuronenlehre auf.

2. Die eigentlichen Silberfärbungen, meist als Darstellung der Fibrillen bezeichnet, die aber in der Regel nicht zu erkennen sind. Es handelt sich anscheinend um besondere Reaktionen des Neuroplasmas, das sich in der Peripherie nur so darstellen läßt. Die Methoden beruhen darauf, daß das, meist mit Formol fixierte, Gewebe mit einer Lösung von Silber in einfachen oder komplexen Salzen durchtränkt und das Silber dann reduziert wird, wobei es in den verschiedensten Dispersitätsgraden

ausfällt, von dichtem Schwarz über Violett zu braunen und gelben durchsichtigen Färbungen.

Für die Glia sind besonders zahlreiche Methoden ausgearbeitet worden, die teils Silber- und Goldfärbungen mit und ohne besondere Reduktion, teils Beizenfärbungen mit Hämatoxylin und anderen Farbstoffen darstellen. Jede dieser Methoden ist mit einer Fülle empirischer Einzelheiten belastet und eine unsicherer als die andere.

Was alle diese Methoden weiter so unvollkommen macht, ist der Umstand, daß jede jedesmal nur einen Bestandteil zeigt, ohne daß sich die erzielten Bilder gegenseitig ohne weiteres ergänzten, sich auf ein Standardpräparat oder auf den lebensfrischen Zustand beziehen ließen. Es ist entweder dieses zu sehen oder jenes, von dessen Existenz man auf andere Weise keinerlei Kunde erhält. Dabei gelten dann die Präparate als „gut“ oder „gelingen“, die eben das zeigen, was man zu sehen hofft oder erwartet.

Aus dieser Sachlage könnte man ein großes Maß von Skepsis ableiten, gegen vieles oder gar das meiste dessen, was die zu einem besonderen Forschungsfach entwickelte Histologie des Nervensystems in etwa 5 Jahrzehnten mühevollster Arbeit ans Tageslicht gefördert hat. Gewisse Reserven sind wohl in der Tat auch am Platze, vielleicht hier und da mehr, als die Entdeckerfreude des Autors gegenüber seinen Präparaten betätigt. Jedoch muß man folgenden Gedankengang gelten lassen:

Überblickt man die Welt des Lebendigen im großen, so sieht man alles Leben gebunden an individualisierte Gestalten; es gibt kein Leben schlechthin, sondern Tiere und Pflanzen, abgegrenzt im Raum, geformte, untereinander unterscheidbare, zählbare Einzeldinge. Bei der Erforschung des Organismus mit dem Mikroskop ergab sich ein gleichlaufendes Ergebnis. Überall tauchen Formen und Gestalten auf, überall ist die lebende Substanz gegliedert in Gebilde von charaktervoller Gestalt. Das ist nicht selbstverständlich, denn die Mikroskopiker der Frühzeit rechneten mit homogenen Massen, strukturlosen Teilen, Elementarkügelchen, Molekeln usw., keineswegs damit, daß die Welt der Gestalten sich gleichsam nach innen fortsetzt. Der „Bathybius Haeckeli“, ein vermeintlicher zusammenhängender protoplasmatischer Überzug des Meeresbodens ist seinerzeit durchaus ernst genommen worden und es waren erste Forscher, wie Huxley, die ihn beschrieben<sup>1)</sup>.

So ist es ein Grundprinzip der Histologie geworden, überall nach organisch gewachsenen Gestalten zu suchen, an die die Lebensvorgänge der Gewebe gebunden gedacht werden können, und die ganze Neurohistologie beruht auf diesem Prinzip, Methoden zu finden, die Gestaltetes in der so schwer aufzulösenden Masse des Nervensystems erkennen lassen. Die Golgimethode brachte die erste Erfüllung dieses Bestrebens, indem sie an die Stelle der „Ganglienkugeln“, von denen noch Johannes Müller redet, und der undeutliche nKarmenbilder einen üppigen Urwald herrlich ausgeformter Gewächse setzte. So sucht die neuere Neurohistologie mit immer neuen und verwickelteren Methoden auch nach solchen Gestalten in der Glia, die mit den gewöhnlichen Mitteln der mikroskopischen Technik nicht aufzulösen ist. Sie läßt nur solche Präparate gelten, die derartige natürliche Gestalten zeigen, nicht ein beliebiges formloses Etwas, wie es in Massen in solchen Präparaten vorkommt, und sie nimmt jede solche, auch mit der verzwicktesten Methode dargestellte Gestalt als „Entdeckung“. Wenn z. B. die Hortega-Glia auch nur auf die eine höchst unsichere Methode sichtbar gemacht werden konnte, so ist es doch ihr Charakter als organisch gewachsene Gestalt und nicht Willkür, was ihr Geltung verschafft hat.

Die Möglichkeit des Irrtums ist natürlich immer gegeben, solange keine Gegenkontrolle am Lebenden oder mit vielerlei Methoden möglich ist. Es ist auch nicht immer alles echt, was die Methoden zeigen, gerade die Golgimethode zeigt wohl manches, was so nicht vorhanden ist (Moosbesätze der Zellen und ihrer Ausläufer). Im allgemeinen zeigen uns die Bilder eher zu wenig als zuviel. Kritik ist sicher überall nötig, aber das Prinzip ist das allgemeine der Histologie, den Organismus auch nach innen hin in einen Mikrokosmos von Gestalten aufzulösen.

## Das zentrale Nervensystem.

### Allgemeiner Aufbau.

**352. Entwicklung.** Das Material, aus dem Organe und Gewebe des Nervensystems, die Neurone und die Glia, sich entwickeln, wird frühzeitig als Neuralplatte innerhalb des Ektoderms bereitgestellt. Jedenfalls von dem Zeitpunkt an, in dem diese Platte deutlich abgegrenzt ist<sup>2)</sup>, ist die Potenz, Nerven- und Gliagewebe zu bilden, auf sie beschränkt. Die Medullarplatte wird zur Medullarrinne, diese zum Medullarrohr (Abb. 887 u. 888). Rinne und Rohr bestehen aus einem dicken Epithel mit mehreren Lagen von Kernen. Die dem Hohlraum (Ventrikel, Zentralkanal) zugekehrte Seite entspricht der freien Oberfläche des Epithels, die andere Seite der Basis, die mit dem Bindegewebe in Verbindung steht. Dieses Verhältnis wird bei allen weiteren Entwicklungen festgehalten.

Die Ganglienleiste entsteht aus dem Zellmaterial der Verwachsungsstelle der Rinne und liegt zunächst als Zellstreif mehr dorsal, später in die einzelnen Ganglien gegliedert zur Seite des Medullarrohres.

Die Gliederung des Rohres in das Gehirn mit seinen 3, später 5 Abschnitten und das Rückenmark, die Ausgestaltung zu den Formen des ausgebildeten Zustandes übergehen wir und verweisen auf die Lehr- und Handbücher der Entwicklungsgeschichte. Wir beschäftigen uns hier nur mit der histologischen Seite, dem Materialproblem in der Entwicklung (S. 103).

<sup>1)</sup> Er stellte sich bekanntlich als amorpher Niederschlag von Gyps unter der Wirkung des Alkohols auf den in Alkohol aufgehobenen Grundproben heraus.

<sup>2)</sup> Bei Amphibienkeimen, bei denen diese Versuche bisher allein möglich waren, am Ende der Gastrulation.

Die Zellen vermehren sich lebhaft, die Mitosen liegen sämtlich in der Nähe der Ventrikelfläche des Epithels; es entstehen radiäre Zellreihen. Die Zellen sondern sich in das Ventrikelepithel, Ependym, die Neuroblasten (Gangliennutterzellen) und Spongioblasten (Gliamutterzellen). Zunächst verbleibt ein Keimlager, das nach außen vom Ependym liegt und das für die anderen beiden

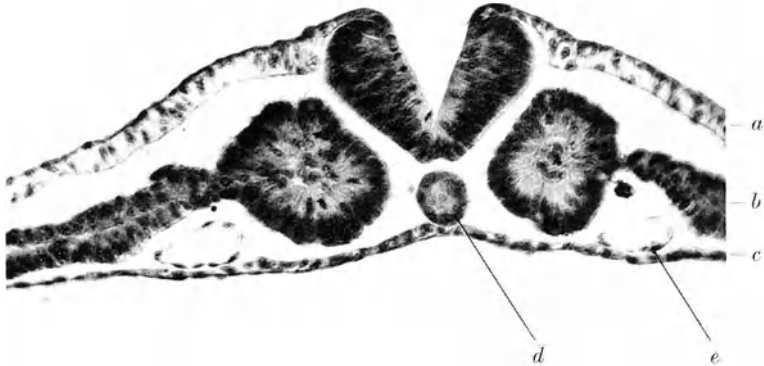


Abb. 887. Entenembryo 48 Stunden bebrütet, Medullarrinne. P. phot. 280 $\times$ . *a* Ektoderm, *b* Mesoderm, *c* Entoderm, *d* Chorda dorsalis, *e* Gefäßanlagen (paarige Aorta). An der Medullarrinne Mitosen.

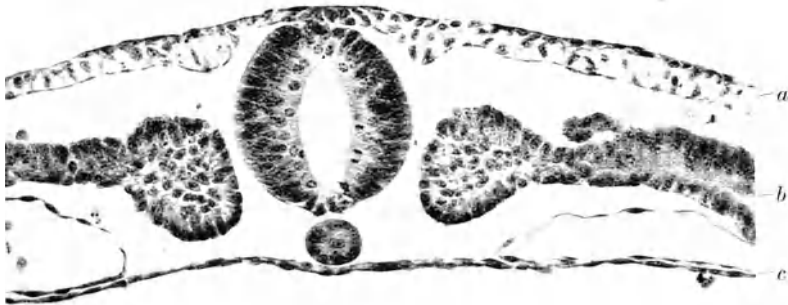


Abb. 888. Entenembryo 60 Stunden. Medullarrohr. P. phot. 280 $\times$ . Beachte die Mitosen im Medullarrohr und ihre Lage an der Innenseite. Bezeichnung wie Abb. 887.

Arten von Zellen den Nachwuchs liefert. Die Zahl der Neuroblasten ist beschränkt, sie nimmt schon vor der Geburt nicht mehr zu; ob sie für jeden Teil des Nervensystems feststeht, ist nicht nachzuweisen. Die Gliazellen können sich zeit lebens weiter vermehren (Narbenbildung im Zentralnervensystem, pathologische Prozesse).

Im Rückenmark erscheinen Vorder- und Hinterhorn als zwei Neuroblastenlager (Abb. 889), das Vorderhorn wird zuerst kenntlich, auch ist es größer, dann erscheint das Hinterhorn, und es entsteht dann die bekannte Querschnittsfigur des Rückenmarks. Boden und Dach des Rohres bleiben stets dünn, so daß zwischen Links und Rechts nur die beiden schmalen Kommissuren übrig bleiben.

Der Neuroblast wandelt sich zum Neuron um, durch Auswachsen der Fortsätze, zuerst der Neuriten, später der Dendriten. Ein Teil der Neuriten verbleibt innerhalb des Zentralorgans; andere wachsen heraus und bilden die

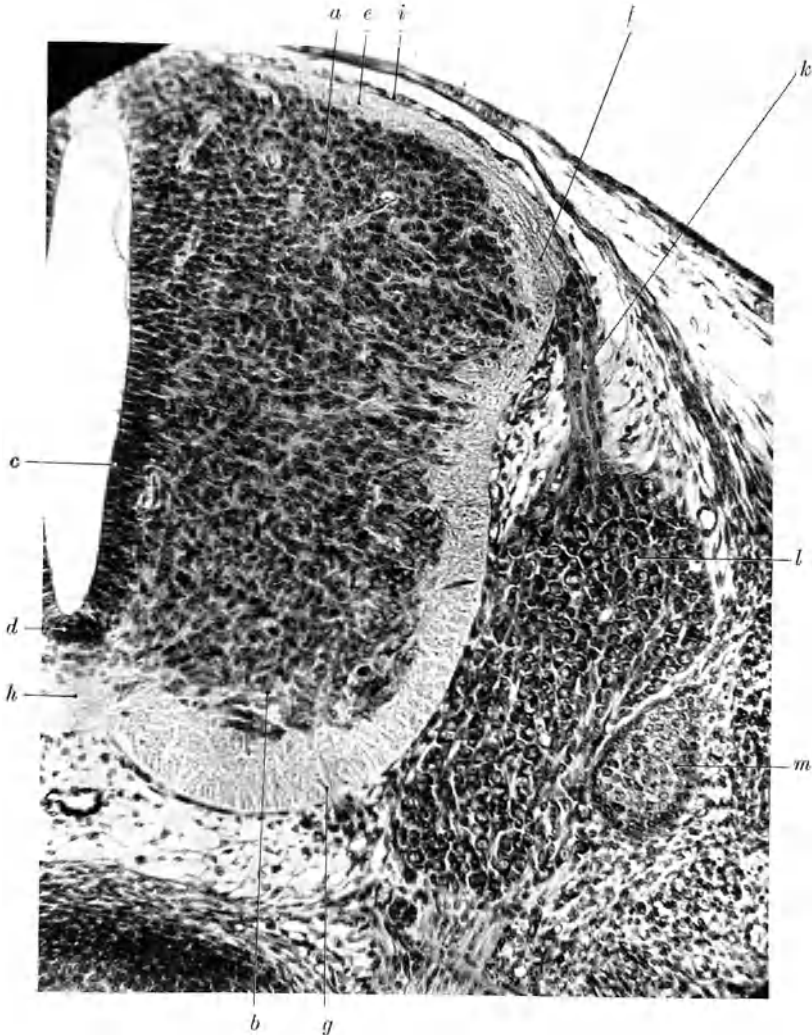


Abb. 889. Maus, Fetus, Rückenmark. P. phot. 100 $\times$ . Häm.-Kongorot. *a* Anlage des Hinterhorns, *b* des Vorderhorns, *c* Ependym, *d* Ependymkeil an der Bodenplatte des Canalis centralis, *e* Anlage des Hinterstranges, *f* einstrahlende Hinterwurzel, das dunkle, das „ovaläre Bündel“, das sind die Neuriten der Hinterstrangbahnen, *g* vordere ausstrahlende Wurzel, *h* vordere weiße Kommissur, *i* Pia mater, *k* Hinterwurzel, *l* Ganglion spinale, *m* Arcus vertebrae.

peripheren Nerven. Der Vorgang ist beidemal grundsätzlich derselbe und kann in der Kultur (S. 47) verfolgt werden (Abb. 890—892). Der auswachsende Neuroplasmafortsatz, in dem durch Darstellung der Fibrillen stets auch die besondere Struktur des Neuroplasmas nachgewiesen werden kann, gleicht einem langen Pseudopodium. Sein Ende zeigt die „Wachstumskeule“ und tastet sich gleichsam mit amöboiden Bewegungen vorwärts. Hierbei benutzt er wohl

immer irgendein Leitgewebe, im Zentralorgan die Glia, außerhalb Protoplasma-  
brücken der Organanlagen oder Mesenchymzellen.



Abb. 890. Lebende Nervenfasern, von Ganglienzellen des Rückenmarkes beim Frosch auswachsend mit Endkeule. Nach 25 $\frac{1}{2}$  Stunden. (Nach HARRISON.)

Die Glia entsteht durch Auswachsen der Ependymzellen und Spongioblasten zu einem Netzwerk von Zellen mit Protoplasmafortsätzen. Die Stellen der weißen Substanz werden zunächst durch solche Gliaschleier vorgebildet (am Rückenmark als „Randschleier“). Innerhalb dieser Schleier wachsen dann die Neuriten in den verschiedenen, den Leitungsbahnen entsprechenden Richtungen aus (Abb. 893).

Die Markscheiden der Neuriten erscheinen erst in späteren Embryonalstadien. Diese „Markreifung“ ist in verschiedenen Teilen verschieden, z. B. an die verschiedenen Bahnen gebunden, so daß man daraus den Verlauf einiger Bahnen hat feststellen können. Im Rückenmark ist die Markreifung vor der Geburt vollendet, im Gehirn nicht.

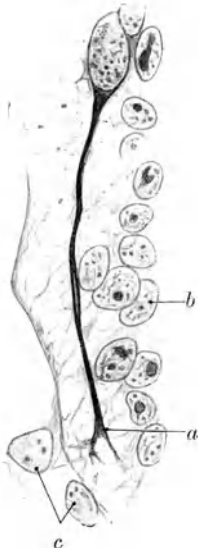


Abb. 891. Mittelhirn vom Forellenembryo. Neuroblast mit im Randschleier auswachsenden Neuriten.  
a dessen Endkeule,  
b Glioblasten,  
c Mesenchymzellen.  
(Aus HELD, 1909.)  
Molybdänhämatoxylin.

Das Material der Ganglienleiste verhält sich wie das des übrigen Medullarrohres, es sondert sich in Nerven- und Gliamutterzellen, unter reichlicher Vermehrung. Die Neuroblasten senden zwei Neuriten aus, die sich erst später vereinigen (bipolare, pseudo-unipolare Zellen). Die Fortsätze wachsen als sensibler Anteil der peripheren Nerven nach außen; als hintere Wurzel treten sie in den Randschleier ein, hier ein charakteristisches Bündel (Abb. 889) bildend, die erste Andeutung der Hinterstränge. Die andere Zellart verhält sich von der des Neuralrohres verschieden. Sie bildet die Zellen der Schwannschen Scheide, die auch alle peripheren Ganglienzellen umkleiden (periphere Glia). Auch die Neuriten der Vorderwurzel erhalten ihre Begleitzellen aus der Ganglienleiste. Ein Teil der Neuroblasten wandert<sup>1)</sup> aus, und zwar längs des Ramus visceralis, und liefert sämtliche peripheren Ganglienzellen des autonomen Nervensystems.

Die Ganglien des Hirnteiles der Ganglienleiste verhalten sich wie die des Rückenmarks, sie liefern die Ganglienzellen der Kopfnervenganglien.

Das Zentralnervensystem ist also seiner Entwicklung nach ein innen hohles, zuerst rein epitheliales, dann aus den Abkömmlingen dieses Epithels aufgebautes Organ. Das Mesenchym liegt zunächst nur an der Außenfläche, an der Basis des Epithels (Abb. 902);

in alle Vertiefungen, Furchungen und Spalten dieser Außenfläche geht es hinein und füllt sie aus. In die eigentliche Wand des Rohres gelangt das mesenchymale System nur als Begleiter der Gefäße, bleibt aber immer völlig von der Glia getrennt. Die Nervenzelle steht nur mit der Glia in Berührung, ihr Stoffwechsel vollzieht sich also durch die Glia hindurch.

<sup>1)</sup> Wie alle Embryonalzellen sind auch die Neuroblasten amöboid beweglich (S. 78), die Formbildung beruht auf aktiven Wanderungen und Gruppierungen der Embryonalzellen.

**353. Bau der grauen Substanz.** Bekanntlich unterscheidet man nach der Farbe am frischen Zentralnervensystem graue und weiße Substanz. Die weiße Substanz hängt durch das ganze Organ zusammen; die graue ist in voneinander getrennte Teile gegliedert, die als Rinde die Großhirn- und Kleinhirnaußenfläche überziehen, um die Hohlräume des Hirnstammes und des Rückenmarks das vom Conus medullaris bis zur Lamina terminalis zusammenhängende Höhlengrau bilden, an das sich auch die grauen Säulen des Rückenmarks anschließen, schließlich als Kerne in der weißen Substanz des Gehirns verteilt liegen (vgl. für weiteres die Lehrbücher der Anatomie).

Alle diese grauen Massen (Grisea) sind — wie auch die weiße Substanz — in den Grundzügen gleichartig aufgebaut. Sie bestehen aus erstens den Neuronen und der Glia, die wir zusammen die Nervensubstanz<sup>1)</sup> nennen wollen, und



Abb. 892. Rhombenzephalon vom Schweineembryo. Neuroblasten bilden eine Nervenwurzel. (Aus Held, 1909.) Silberfärbung.

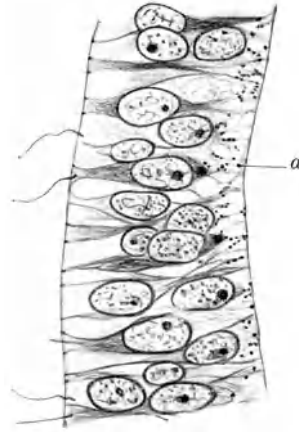


Abb. 893. Mittelhirn vom Forelleneembryo. a Randschleier mit Neuriten im Querschnitt. (Aus Held, 1909.) Molybdänhamatoxylin.

zweitens den Blutgefäßen mit den zugehörigen Bestandteilen des mesenchymalen Systems.

Wie schon früher (S. 758) erwähnt, ist es nicht möglich, alle diese Bestandteile auf einmal in voller Ausdehnung und in ihren Beziehungen zueinander zu Gesicht zu bekommen. Betrachtet man ein Nisslsches Zellfärbungspräparat (Abb. 959), so sieht man verstreute Ganglienzellen mit den Anfängen ihrer Fortsätze, neben ihnen einige Gliakerne und zwischenhinein verstreute weitere Gliakerne sowie einige Kapillaren. Die dazwischen liegenden weiten Räume scheinen von einer gleichmäßigen, zunächst nicht weiter auflösbaren Masse erfüllt, der Punktsubstanz oder Molekularsubstanz der alten Histologie.

Nissl hatte an die Existenz dieser grauen Zwischenmasse weitreichende Folgerungen geknüpft, die vor allem als Argument gegen die von ihm bekämpfte Neuronenlehre dienen sollten. Er schrieb diesen Massen eine wesentliche Rolle neben den Ganglienzellen für die Leistung der nervösen Funktionen zu. So ganz verständlich ist dieses Argument auch für seine Zeit nicht, da gerade die Golgipräparate diese Räume erfüllt zeigten von dem System der Dendriten, das gerade für die Großhirnrinde zwischen sich nur verhältnismäßig geringe Räume übrig läßt (Abb. 875).

Die verschiedenen Präparate lassen uns zu folgender Vorstellung kommen: Astrozyten und Gliafasern bilden zunächst ein überall zusammenhängendes

<sup>1)</sup> Im Gegensatz zum Nervengewebe, das nach herrschendem Sprachgebrauch nur das System der Neurone umfaßt.

Netz feinmaschigen Gewebes<sup>1)</sup>. Es ist anzunehmen, daß in den Maschen dieses Gewebes sich eine flüssige oder dünn gallertige Grundsubstanz befindet, die vor allem auch den Stoffverkehr vermittelt. In dieses gliöse Grundgewebe sind die Ganglienzellen mit ihren Ausläufern eingelagert; wie, ist im einzelnen unbekannt. Die Ganglienzellen sind begleitet und umgeben von der Mikroglia, den Oligodendrogliazellen, die mit ihren Leibern mehr oder minder vollständige Hüllen um den kernhaltigen Teil der Ganglienzellen bilden, die Dendriten aber anscheinend nicht weiter begleiten. Die Rolle der zerstreuten Hortega-Glia ist unbekannt.

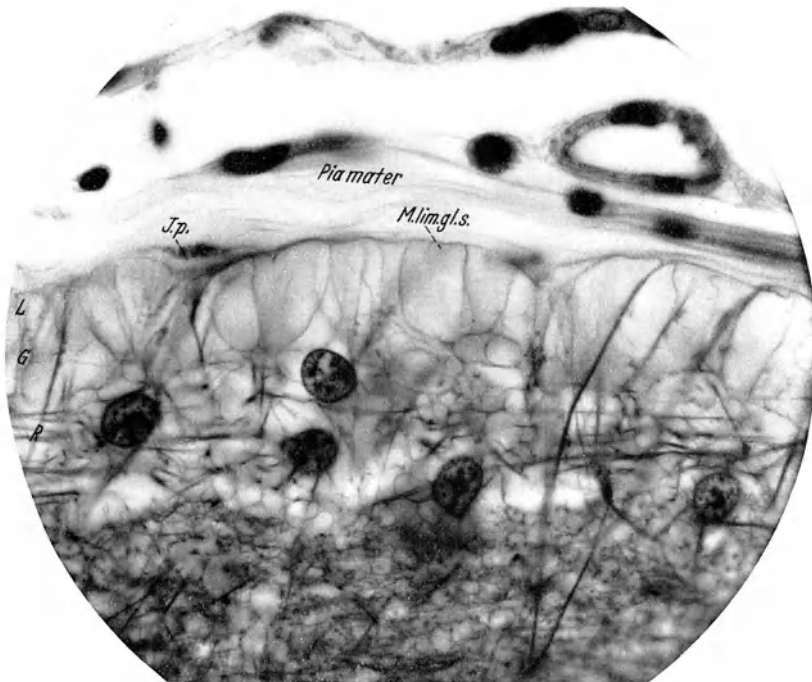


Abb. 894. Oberfläche des Großhirns mit der marginalen Glia. (Nach Held, 1909.) Reproduktion nach der Originalplatte. *Pia mater* und *I. p.* Intima Piae; *L.* Limitans Gliae; *G.* Grenzschicht; *R.* Rindenschicht der Glia; *M. lim. gl. s.* Membrana limitans Piaae superficialis. Bezeichnungen nach Held.

Sie liegen wohl zwischen den übrigen Elementen im gliösen Grundgewebe verteilt.

Das gliöse Grundgewebe der Nervensubstanz grenzt sich gegen das mesenchymale System stets scharf ab, und zwar durch eine Verdichtungsschicht, die Membrana limitans Gliae (Abb. 894). Diese Grenzhaut findet sich sowohl an den Außenflächen, der Epithelbasis des alten Medullarrohres, wie auch an den Gefäßen. Die Gefäße bringen an ihrer Außenseite einen Hohlraum mit, Virchow-Robinschen Raum (s. S. 781), der zu den Liquorräumen gehört. Auch gegen diese Räume ist die Nervensubstanz durch die Limitans Gliae abgegrenzt. Unter dieser Grenzhaut ist die Glia besonders locker aufgebaut, sie enthält Hohlräume und das ganze Grenzsystem wird als marginale Glia (Held) bezeichnet. Die Neurone halten sich von diesem Grenzgewebe auch mit ihren Ausläufern fern, ebenso die Kapillaren, so daß unmittelbar unter

<sup>1)</sup> Außerordentlich viel feinmaschiger als alle mesenchymalen Systeme.

der Außenfläche und um die Virchow-Robinschen Räume der Gefäße herum eine von Neuroplasma und Kapillaren freie schmale Zone vorhanden ist.

Die Nervensubstanz ist also eine Gewebemasse epithelialer Herkunft, die durch ein Gefäßnetz mit den die Gefäße umgebenden Liquorspalten kanalisiert ist (Gefäßkanäle) (Abb. 895). Einen ähnlichen Bau haben wir bei den Drüsen mit innerer Sekretion gefunden, wo besonders die Thymusdrüse eine gewisse Parallele bildet. Auch hier eine Gewebemasse aus zweierlei Bestandteilen mit einem retikulären Gewebe nicht mesenchymaler Herkunft und einem Gefäßnetz mit mesenchymalem Begleitgewebe.

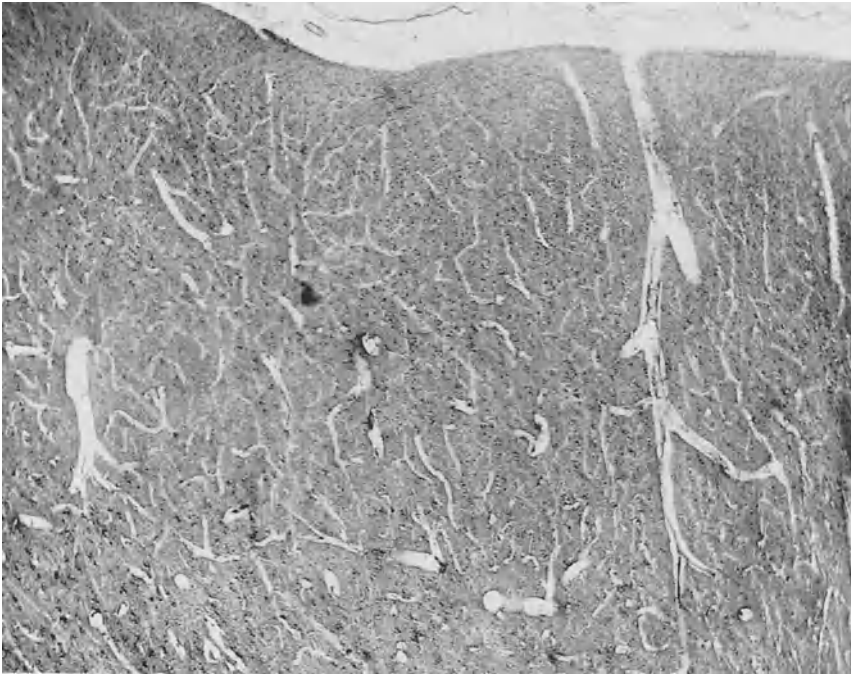


Abb. 895. Kanalisation der Nervensubstanz durch das Gefäßnetz. Großhirnrinde. Heidsches Hämatoxylin. P. phot. 50 $\times$ .

Das Bindegewebssystem ist stets durch eine Membran (einer Basalmembran vergleichbar) gegen die marginale Glia abgesetzt, die Membrana limitans Piae (Abb. 894 u. 913, weiteres s. unter Hüllen S. 780).

Die Dendriten bleiben stets innerhalb der grauen Substanz. Bei den Neuriten hat man darnach zwei Arten von Ganglienzellen unterschieden, solche mit langem Axon, der die graue Substanz verläßt, und solche mit kurzem Axon, der innerhalb dieser Substanz bleibt.

Die innerhalb der grauen Substanz bleibenden Neuriten können in der Rinde weithin verlaufen. Zu diesen Neuriten, die zu den Zellen derselben grauen Substanz gehören, treten nun die, die aus der weißen in die graue Substanz hineinlaufen. Diese haben zunächst noch Markscheiden, auch die Neuriten, die die graue Substanz alsbald verlassen, umgeben sich mit solchen, und schließlich können auch die weithin innerhalb der grauen Substanz verlaufenden Neuriten Markscheiden erhalten (weiße Tangentialstreifen der Großhirnrinde). So findet man also auch stets zahlreiche markhaltige Fasern in den grauen Massen (Abb. 896).



Die Form und Anordnung der Zellen, wie sie das Zellfärbungsbild ergibt, ist für viele der grauen Massen (Grisea) kennzeichnend. Man spricht so von „Zytoarchitektonik“ der grauen Substanzen. Auch die Anordnung der marksheidenführenden Neuriten in ihnen dient der Kennzeichnung und Gliederung, Myeloarchitektonik, schließlich auch die der Gefäße, Angioarchitektonik.

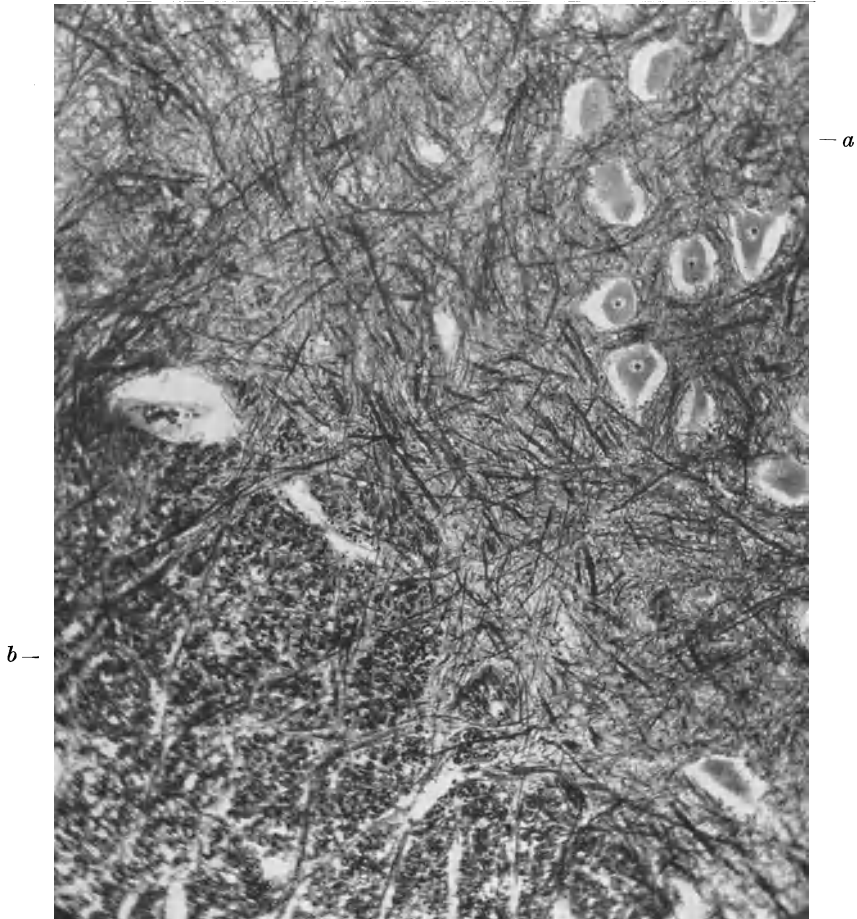


Abb. 896. Rückenmark vom Menschen, Markscheidenfärbung nach Weigert. Präparat Würzburg. P. phot. 110 $\times$ . *a* graue, *b* weiße Substanz.

Eine vollständige Darstellung alles Neuroplasmas im Präparat, d. h. sämtlicher Zelleiber, Dendriten und Neuriten mit allen ihren Ästen ergibt ein sehr unübersichtliches Bild und eine fast vollständige Ausfüllung jener obengenannten leeren Räume zwischen den Zellen (Abb. 897 u. 898).

Wie stehen nun alle diese neuroplasmatischen Teile miteinander in Verbindung? Die Lehre von diesen Verbindungen, Synapsen, gehört zu den umstrittenen Gebieten der Neurologie und wird als „Synaptologie“ bezeichnet.

Verbindungen der Ganglienzellen untereinander sind möglich durch die Dendriten und Neuriten. Es ist wahrscheinlich, daß in den grauen Massen

sehr viele Ganglienzellen durch ihre Dendriten miteinander in Verbindung stehen, ob diese Verbindung dauernd ist, also die Zellen eine Art von Synzytium bilden oder nur vorübergehend, indem die amöboid beweglichen Fortsatzenden sich vereinigen und trennen, ist unentschieden.

Da diese Verbindung auf jeden Fall Sache eines vielvermögenden Neuroplasmas, nicht die eines starren Neurofibrillennetzes ist, so ist diese Frage nicht von entscheidender Bedeutung. Für eine dauernde Vereinigung, d. h. dafür, daß die Neurone ein zusammenhängendes protoplasmatisches System,

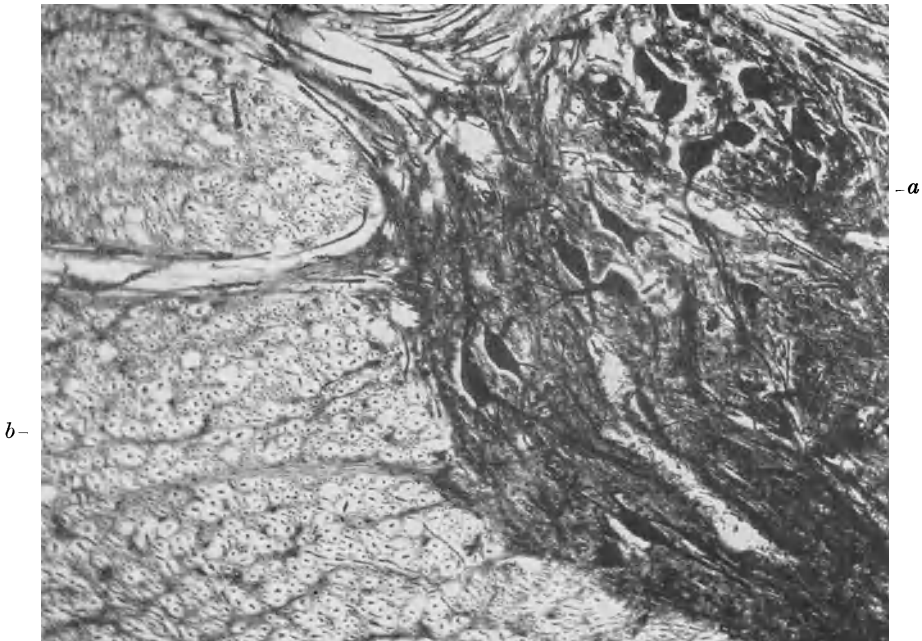


Abb. 897. Rückenmark, Mensch. Silberfärbung, Präparat Ph. Stöhr jun. P. phot. 120 $\times$ .  
a graue, b weiße Substanz.

ein Synzytium bilden, sprechen verschiedene Befunde. In früher Embryonalzeit hängen die Neuroblasten zusammen (Held) und auch durchlaufende Neurofibrillen lassen sich in ihnen darstellen. Im Explantat solchen embryonalen Nervengewebes wachsen die Neuroblasten als Synzytium (Bauer L. ! S. 849). Im autonomen Nervensystem hat Stöhr den vollständigen neuroplastischen Zusammenhang der Dendriten wenigstens äußerst wahrscheinlich gemacht.

Ich besitze ein Toluidinblaupräparat einer Medulla oblongata, in dem zwei (abnorm) große Ganglienzellen der Substantia reticularis durch dicke Dendriten zusammenhängen.

Wir dürfen also annehmen, daß die Neurone innerhalb der grauen Substanzen sich auf größere oder kleinere Strecken hin durch ihre Dendriten gleichsam die Hände reichen und ein neuroplastisches Netzwerk bilden, in dem die einzelnen Neurone aber wohl umschriebene und trennbare, z. B. durch die Golgimethode einzeln darstellbare Personen bilden.

In dieses System laufen nun die Neuriten hinein, entweder von auswärts oder von weiter entfernten Stellen derselben grauen Masse. Ihre Verbindung mit den Zelleibern und den Dendriten ist verschiedener, sicherlich mindestens

von dreierlei Art; diese Verbindungen sind dann die eigentlichen „Synapsen“, besondere Endorgane, die nur den Neuriten zukommen (s. auch S. 840).

Als Kletterfasern werden Verzweigungen von Neuriten bezeichnet, die an den Dendritenbäumchen entlang laufen (Parallelkontakt). Faserkörbe sind Aufzweigungen um die Zelleiber herum (Abb. 899 u. 900).

Weiterhin gelingt es auf den Zellkörpern und den Dendritenursprüngen Endfüßchen oder Endschlingen darzustellen (Abb. 901). Wieweit diese mit den beiden anderen Verbindungsformen zusammenhängen, ist unsicher. Diese

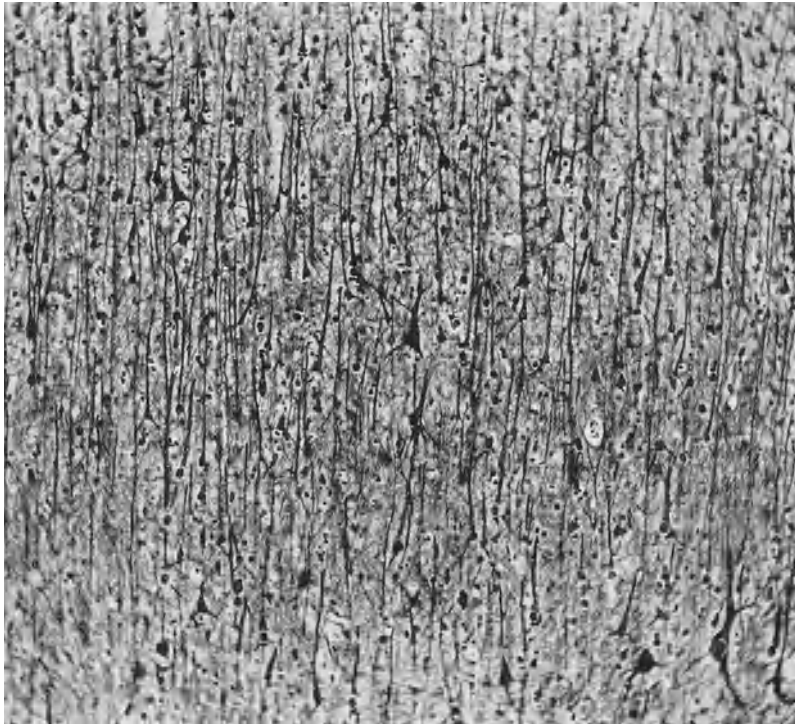


Abb. 898. Großhirnrinde, Mensch. Silberfärbung. Präparat Ph. Stöhr jun. P. phot. 120×.

Endschlingen liegen sicher den Oberflächen der Zellen dicht an, oder in ihrer Außenschicht darin. Um sie herum wird ein durch Silbersalze schwächer färbbares „periterminales Netzwerk“ beschrieben, das von dem Grundplasma der Ganglienzelle nicht mehr zu trennen ist.

Wir dürfen bei diesen Bildern nicht vergessen, daß die Neurofibrillenbilder Kunstprodukte sind, indem das Neuroplasma sich entmischt, in die Fibrillen und einen Restbestand, eben jenes andere Gebilde. Jedenfalls zeigen die Bilder, daß die Neuroplasmen der zulaufenden Neuriten und der Ganglienzellen in engster Verbindung stehen, ja wahrscheinlich miteinander zusammenfließen.

**354. Bau der weißen Substanz** (Abb. 896 u. 897). Die weiße Substanz besteht aus den mit Markscheiden umkleideten Neuriten, die in ein Gliagewebe eingebettet sind, das dem der grauen Substanz wohl im wesentlichen gleicht. Jedenfalls kommen alle drei Gliazellarten darin vor. Ganglienzellen, Dendriten und nackte Neuriten fehlen. Wir besprechen die Markscheide beim peripheren Nerven. Hier sei nur bemerkt, daß es sich um einen Lipoidmantel handelt,

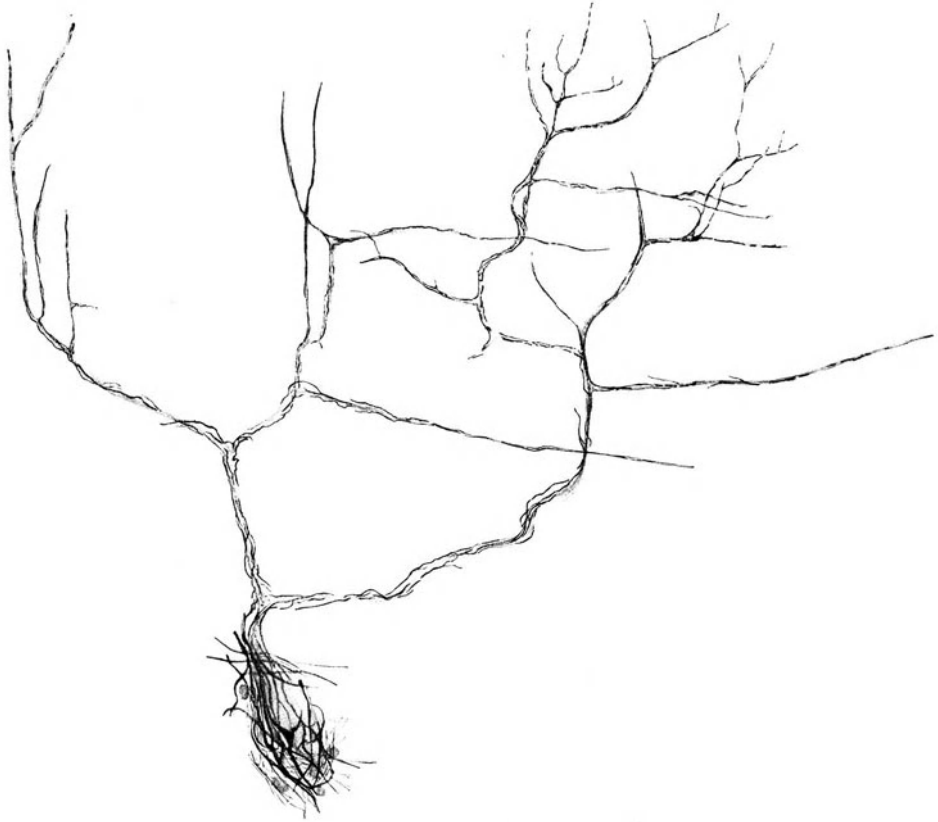


Abb. 899. Kletterfasern an den Dendriten einer Purkinjeschen Zelle. Silberfärbung.  
Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4 (Bielschowsky).

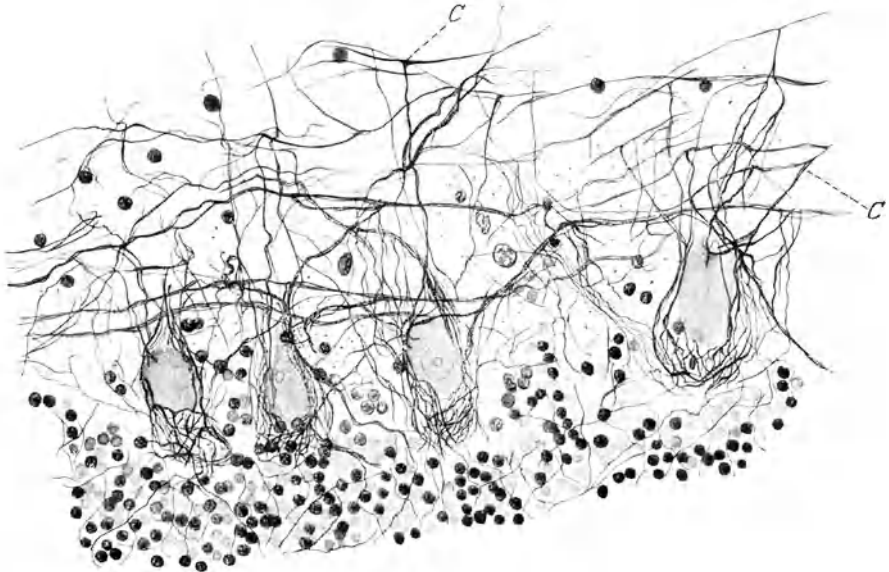


Abb. 900. Faserkörbe um die Purkinjeschen Zellen. Silberfärbung.  
Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4 (Bielschowsky).

in dem auch ein Eiweißkörper (Neurokeratin) vorkommt. Durch seine starke Lichtbrechung verleiht das „Myelin“ der weißen Substanz ihr Aussehen. Eine besondere Hülle um die Markscheide fehlt, sie wird dicht umspinnen vom

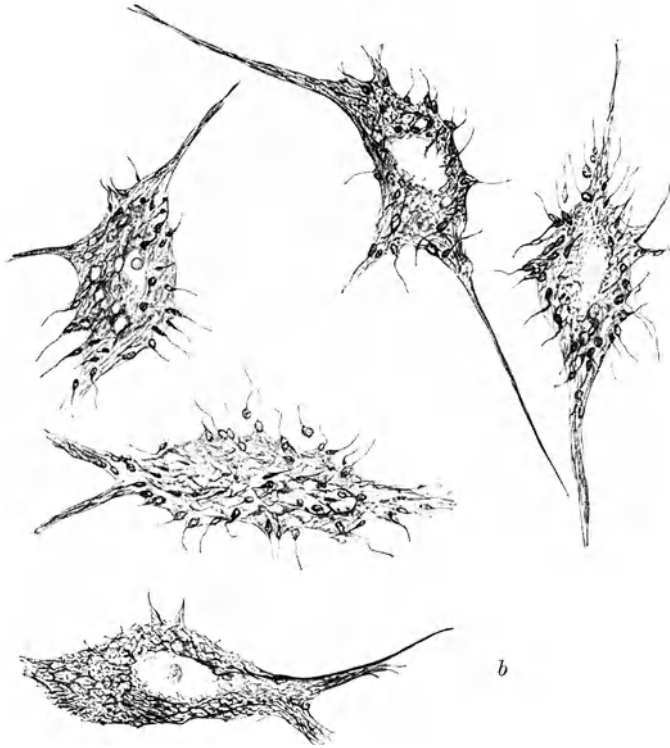


Abb. 901. Zellen aus dem Cochleariskern. Endschlingen auf und in der Oberfläche.  
*b* Eintritt der Endschlingenfibrillen in das oberflächliche Netz der Zelle.  
 Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4 (Bielschowsky).

Netzwerk der Glia. Daß daneben auch die Markscheide im zentralen Nervensystem von besonderen Scheidenzellen (Schwannschen Zellen) wie im peripheren Nerven umgeben wird, ist wahrscheinlich. Da sich die Neuriten in dem Netzwerk der Spongioblasten entwickeln, darf man annehmen, daß diese Gliahülle nahezu geschlossene Membranen um den Markmantel bildet.

#### Hirnhäute, Liquor, Blutgefäße.

**355. Entwicklung.** Das Medullarrohr ist zunächst eingebettet in das allgemeine Mesenchym, das als gleichmäßige Masse den Raum zwischen beiden Unterflächen der ektodermalen Epithelien, Medullarrohr und Hautektoderm, erfüllt (Abb. 902). Aus diesem Mesoderm wird eine innere Masse als Kapsel und Hüllapparat für das Zentralnervensystem abgegliedert, die im Kopfe vor allem diese Aufgabe, im Rumpfe auch die des Bewegungsapparates zu übernehmen hat. Im Rumpfe entstehen die knorpeligen Neuralbögen mit ihren Zwischenbändern, am Kopfe das Kranium mit seinen knorpeligen und häutigen Anteilen, die dann in der bekannten Weise (S. 227 f.) zur knöchernen Kapsel umgebildet werden. Alles was nach innen vom Knochen liegt, rechnet man zu den „Hirnhäuten“. Diese osteo-fibröse Hirnkapsel entsendet Platten in den Binnen-

raum, das Tentorium cerebelli und die Falx cerebri, die mit dem inneren Periost des Schädels zusammenhängen, und mit diesem beim Ablösen der Kalotte im Zusammenhang bleiben. Dieses Periost haftet an der Schädelbasis fest, an der Kalotte nur lose am Knochen. Bei der Eröffnung des Schädels von oben bleibt dieses ganze innere Periost im Zusammenhang erhalten und ist so zu dem Namen der „harten Hirnhaut“ gekommen, ein Name, der deshalb nicht unberechtigt ist, weil der ganze Schädel eben die Hülle, der Panzer für das Gehirn ist. Der innere Teil des Mesenchyms wird zur weichen Hirnhaut

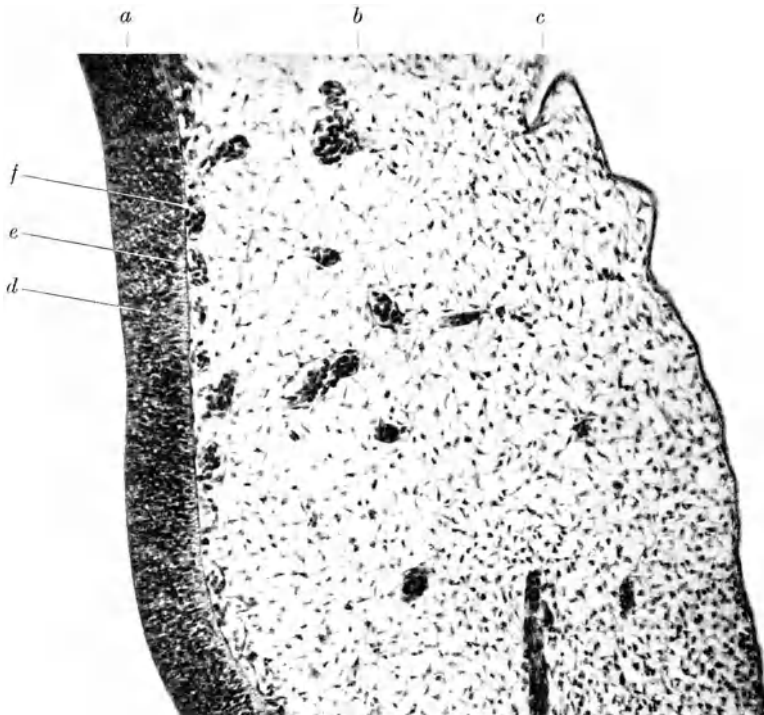


Abb. 902. Frontalschnitt durch die Medulla oblongata eines Entenembryos von 96 Stunden. P. phot. 150 $\times$ . *a* Wand des Medullarrohrs, *b* Mesenchym, *c* Hautektoderm, *d* Lager der Neuroblasten und Spongioblasten, *e* Randschleier, *f* Limitans Piae; darauf Gefäße.

(Leptomeninx, Pia und Arachnoidea) die die unmittelbare Hülle, das Ernährungssystem und den Liquorapparat liefert. Ihre beiden Teile, Pia und Arachnoidea hängen eng zusammen. Über Einzelheiten der räumlichen Anordnung an den Gehirnteilen, die Lage und Anordnung der Zisternen vgl. die Lehrbücher der Anatomie und L. S. 849.

**356. Wirbelkanal und Rückenmarkshäute (Abb. 903).** Die Gliederung der harten Hüllen des Rückenmarks in den knöchernen gelenkigen Kanal mit seinen Bändern und seinem Periost sowie einen lose darin liegenden Dural sack des Rückenmarks hängt mit der Beweglichkeit der Wirbelsäule zusammen, die diesem Sack ausgiebige Lage- und Formänderungen und damit Spannungen zumutet. Durch die doppelseitige Anheftung des Sackes durch die Scheiden der austretenden Nerven, erhält die Belastung ihre Besonderheiten, die von Segment zu Segment entsprechend der Beweglichkeit der Wirbelsäule und dem Winkel der abgehenden Nerven wechseln. Der Wirbelkanal ist mit Venenplexus und Fett-

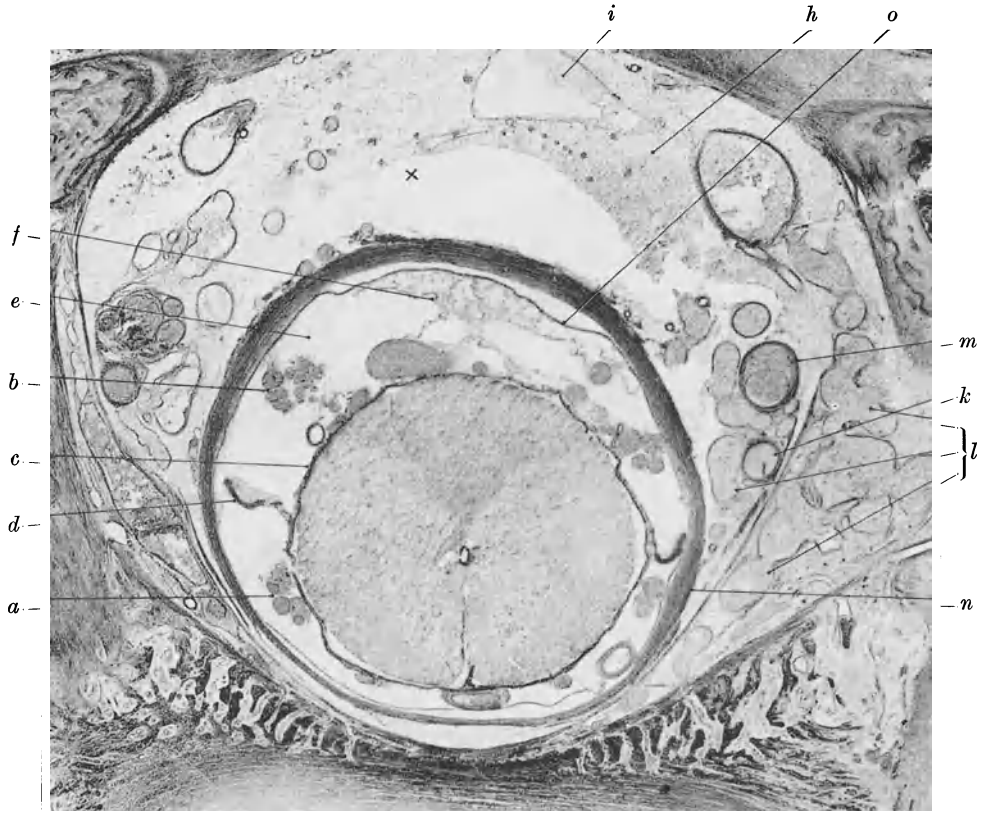


Abb. 903. Fet vom Menschen im 9. Monat. Wirbelkanal mit Rückenmark, Häm. P. phot. 13,5 $\times$ . *a* Vordere Wurzel, *b* hintere Wurzel, *c* Pia mater, *d* Ligamentum denticulatum, *e* Subarachnoidalraum, *f* Septum dorsale der Arachnoidea, *g* Epiduralraum, *x* Schrumpfung, *i* sog. Lymphraum, *d. h.* mit Endothel ausgekleideter Raum im Epiduralraum, *k* Arterie, *l* Venen des Epiduralraumes, *m* vereinigte Wurzeln auch auf der anderen Seite sichtbar, *n* Dura mater; unten Wirbelsäule mit Zwischenwirbelscheibe und Ansätzen der Bögen. *o* Arachnoidea.

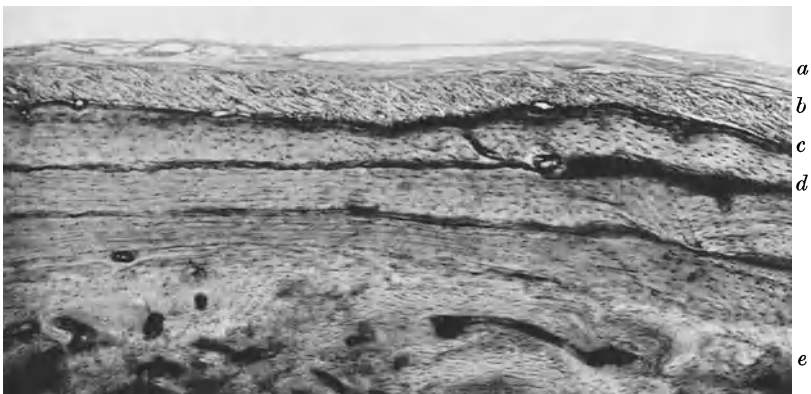


Abb. 904. Dura mater auf dem Felsenbein, Mensch (S). Gallein. P. phot. 57 $\times$ . *a* Innenschicht der Dura mit Venen, *b* Außenschicht der Dura, *c* Kambiumschicht (s. S. 220, Abb. 251), *d* innere Kortikalis des Felsenbeines, *e* innere Masse des Felsenbeines.

läppchen ausgefüllert (Epiduralraum), wohinein also der Duralsack gebettet ist. Die Dura selbst besteht aus straffem, derbem Bindegewebe, dessen Fasermassen nicht zu Sehnenfäden geformt und zellarm sind, durchzogen von feinen elastischen Netzen. Ihre Schichten zeigen verschiedenen Faserverlauf, wechselnd nach der Segmenthöhe, auch stimmen die verschiedenen Teile desselben Querschnitts nicht in der Schichtung überein. Gefäße sind vorhanden, wie sie im

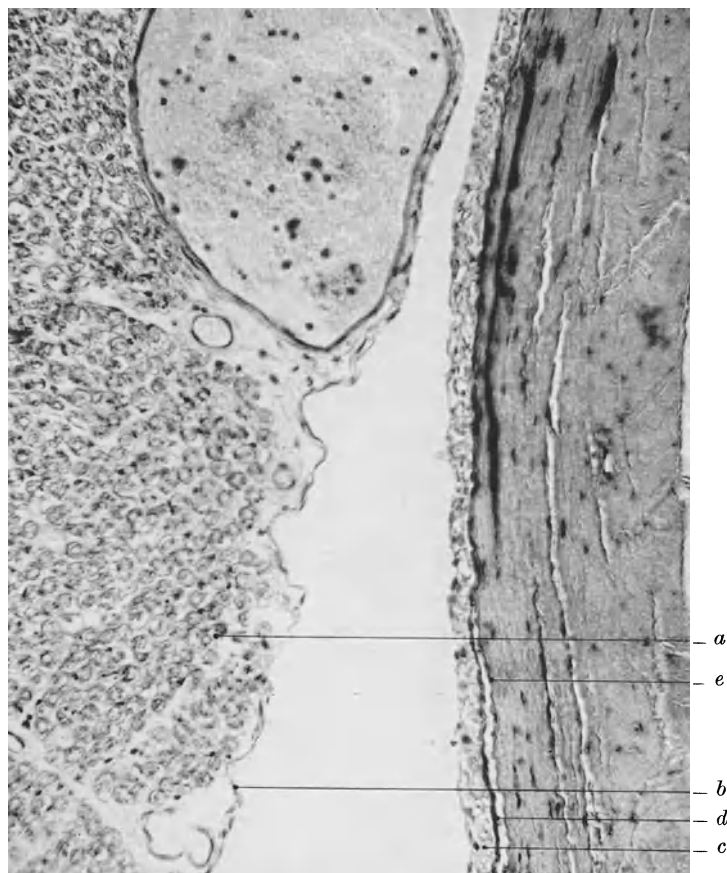


Abb. 905. Querschnitt durch den Duralsack mit der Cauda equina. Mensch. Säurealizarinrot-Mallory, Wetzel präp. P. phot. 225 $\times$ . *a* Wurzelfasern, *b* Pia der Wurzel, *c* Arachnoidea, der freie Raum zwischen *b* und *c* der Arachnoidalraum, *d* Epithel der Arachnoidea, *e* Innenfläche zum subduralen Spalt der Dura.

einzelnen verlaufen, ist unbekannt. Einzelne Arterien liegen in spitz auslaufenden Spalten des Gewebes, die mit dem Gefäß parallelen Muskelbündeln erfüllt sind.

357. Schädel und Dura mater cerebri (Abb. 904). Die Dura mater cerebri ist das innere Periost der Schädelkapsel. Die innere Schicht des Schädeldaches und die Decklamellen der Schädelbasis sind von der Dura aus gebildeter periostaler Knochen. Abbau und Anbau wechseln auch hier, so daß man durchaus nicht nur parallel geschichtete Lamellen findet, sondern Lakunen, ausgefüllte Lakunen, größere Abtragungsf lächen, wie bei anderen Periostoberflächen. Die Kambiumschicht des Periosts ist undeutlich entwickelt, es fehlt ein dichteres Gefäßnetz,



Zellreichtum und Sharpey'sche Fasern (S. 220, Abb. 251). Diese Schicht ist sehr locker und haftet wenig am Knochen, so daß die Dura mater sich leicht ablöst.

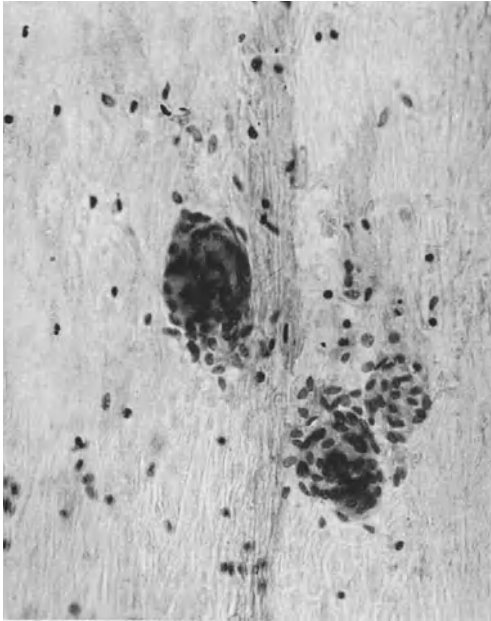


Abb. 906. Epithelknötchen der Arachnoidea des Rückenmarks. Mensch. Totalpräparat der Arachnoidea von außen gesehen. Gallein. P. phot. 280 $\times$ .

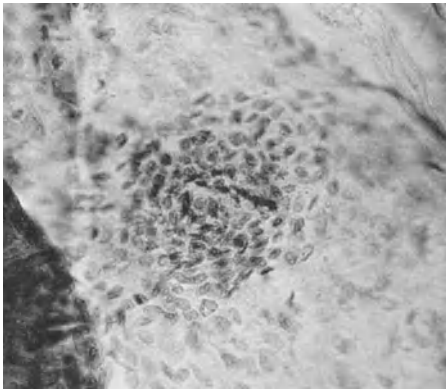


Abb. 907. Epithelhäufchen der Arachnoidea des Großhirns. Mensch. Totalpräparat von außen gesehen. Häm. P. phot. 280 $\times$ .

Es bleiben aber doch allerlei Fäserchen hängen und die Außenfläche der Dura, wie sie bei der Schädelsektion zustande kommt, ist mikroskopisch eine deutliche Abrißfläche. Nach innen von dieser feinfalzigen Kambiumschicht sind zwei derbe fibröse Schichten zu unterscheiden, das Stratum fibrosum anderen Periosts; davon besteht die äußere wieder aus mehreren undeutlich voneinander gesonderten Schichten. Diese und die Kambiumschicht führen feine Netze elastischer Fasern. Die innerste Schicht, die der Dura die spiegelglatte Innenfläche verleiht, steht dem Sehngewebe näher, Zellreichtum, Kernreihen, dichte Packung der Fibrillen. Sie enthält keine elastischen Fasern.

Gefäße findet man zunächst außen, die Arteriae und Venae meningeeae, die Knochengefäße sind. In den Außenschichten liegt ein sehr weitmaschiges Netz von Kapillaren, in der Innenschicht ein dichtes Netz von Venen, in die auch die äußeren Kapillaren einmünden. Die Sinus sind schon S. 319 erwähnt.

Die Durafalten (Tentorium, Falx) zeigen mehrere Schichten, die mit denen der Knochendura zusammenhängen; es scheint, daß in einiger Entfernung vom Knochen nur die beiden inneren sehnenartigen Schichten übrig bleiben.

**358. Die weichen Hüllen von Gehirn und Rückenmark.** Die weichen Hüllen des Zentralnervensystems (Leptomeninges) lassen sich nicht durchgehends scharf in Pia und Arachnoidea trennen. Es handelt

sich vielmehr um ein einheitliches Organ aus Bindegewebe, mit großen und kleinen Hohlräumen darin, in denen sich der Liquor cerebrospinalis befindet und in das auch die Gefäße hineingelagert sind. Schnitte geben kein vollständiges Bild, sie müssen durch das Studium des ganzen Objekts unter der binokularen Lupe mit Präparation und Injektion ergänzt werden.

Das ganze weiche Hüllensystem breitet sich zwischen zwei Grenzhäuten aus, der äußeren Grenzhaut, für die man den Namen Arachnoidea gelten lassen kann, und einer inneren Grenzhaut, der schon (S. 764) erwähnten Intima Piae, die der Limitans Gliae unmittelbar anliegt (Abb. 894 u. 913).

Die „Pia mater“ ist dann diese Grenzhaut mit einer mehr oder minder großen Menge des zwischen den beiden Grenzhäuten liegenden Gewebes. Die Intima Piae ist entwicklungsgeschichtlich eine Basalmembran, eine bindegewebige Haut an der Basis eines zunächst epithelialen Gebildes. Sie ist aus kollagenen Fibrillen aufgebaut und unter anderem durch ihre Doppelbrechung unter dem Polarisationsmikroskop nachweisbar; sie erinnert an die bindegewebige Glashaut des Haarbalges, nur ist sie noch feiner.

Die äußere Grenzhaut besteht ebenfalls aus Bindegewebe, aber aus deutlichen Fibrillenbündeln, die sich nach verschiedenen Richtungen überkreuzen. An der Außenseite, also der glatten Durafläche gegenüber, ist sie von einer geschlossenen platten Zellschicht, dem Arachnoidealepithel überzogen. In dichter oder lockerer Verteilung finden sich darin Zellhäufchen, die an der Hirnarachnoidea größer sind als an der des Rückenmarks. Dadurch ist die Oberfläche nicht glatt, sondern mit Rauigkeiten versehen (Abb. 906—907).

Dieses Epithel liegt der Dura mater an, so daß nur ein feiner Spalt (Subduralraum) übrig bleibt. Außer am Sinus sagittalis (s. unten), an den Austrittsstellen der Hirnnerven und einigen Stellen der Sinus petrosi, wo Venen in diese einmünden, sind Dura und Arachnoidea voneinander geschieden. Es scheint, als ob die Innenfläche der Dura nicht überall eine geschlossene Zellschicht trüge, wenn es auch hier und da so aussieht. Das Bild der Dura ähnelt der Innenfläche sehniger Teile der Gelenkkapseln, die auch zum Teil das blanke Kollagen, zum Teil einen dünnen Zellbelag, zum Teil eine dünne Synovialhaut der Gelenkinnenseite zugehren. Von einem von Endothel umschlossenen Lymphraum kann beim Spalt zwischen Dura und Arachnoidea jedenfalls nicht die Rede sein.

Zwischen den beiden Grenzhäuten breitet sich weiteres Gewebe aus (Abb. 908 u. 909), das an verschiedenen Teilen des Zentralnervensystems sehr verschieden gebaut ist. In dieses Gewebe sind die Blutgefäße hineingehängt, Arterien und Venen mit zahlreichen Anastomosen, aber ohne Kapillaren. Ein Kapillarnetz ist also in der Leptomeninx nicht vorhanden, sondern nur ein Netz postkapillarer Venen.

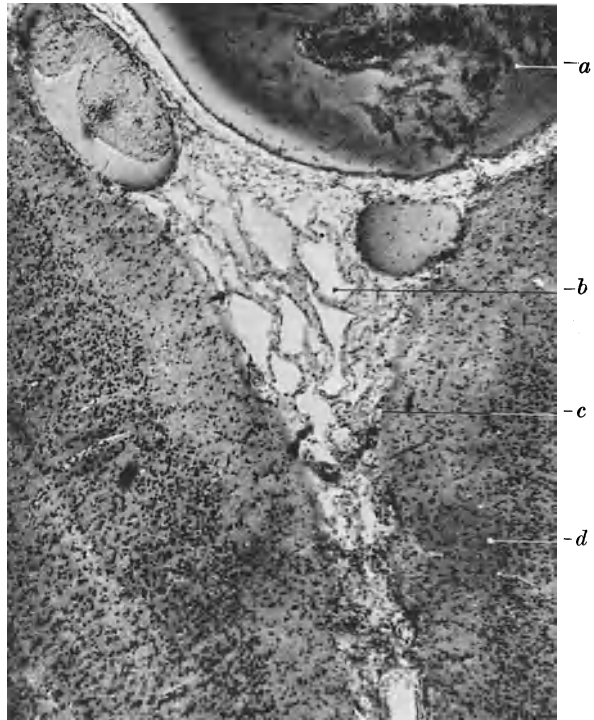


Abb. 908. Liquorräume am Furcheneingang des Großhirns. Häm. P. phot. 57 $\times$ .  
a Vene, b Liquorräume, c Limitans Piae, d Rinde.

Außer der äußeren gibt es keine zusammenhängenden Zellschichten an den Hirnhäuten; die im Inneren der Arachnoidalräume beschriebenen Auskleidungen sind nicht vorhanden und wahrscheinlich Verwechslungen mit dem äußeren Epithel.

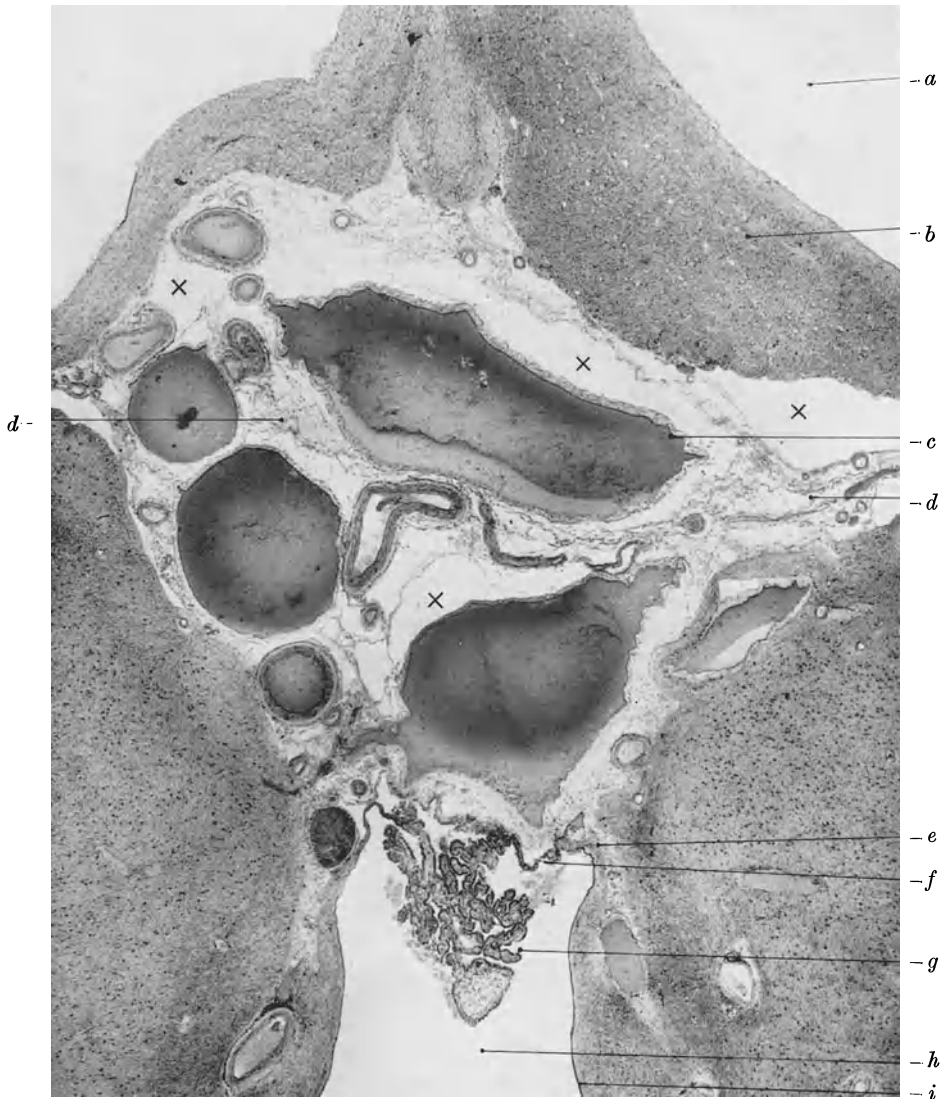


Abb. 909. Liquorräume der Fissura transversa. Häm. Dasselbe Gehirn wie Abb. 908. P. phot. 26 $\times$ . *a* Ventriculus lateralis, *b* Fornix, *c* Vena magna cerebri (Galen), *d* Liquorräume,  $\times$  Schrumpfungsräume, das Gewebe der Leptomeninx hat sich vom Gehirn oder den Gefäßen abgelöst, *e* Taenia, *f* Chorioidealplatte, *g* Plexus chorioideus Ventriculus III, *h* Ventriculus III, *i* Ependym des Ventriculus III.

In verschiedenen Teilen des Zentralnervensystems ist das Zwischengewebe zwischen den beiden Grenzhäuten, der Arachnoidea und der Limitans piae mit den Liquorräumen sehr verschieden gebaut.

Am Rückenmark (Abb. 903 u. 905) liegt diesem zunächst eine derbere Schicht von Bindegewebe zusammen mit der Intima Piae auf (Pia mater). Ebenso verhält sich die Hirnbasis. Während aber beim Rückenmark die Gefäße mehr innerhalb dieser Schicht liegen, liegen sie an der Hirnbasis nur lose und verschieblich darauf und nur streckenweise mit ihr fester verbunden. Die Arachnoidea des Rückenmarks ist von der Pia durch einen stellenweise ziemlich weiten Raum getrennt; sie ist die gefäßlose Haut der üblichen Beschreibung. Dorsal liegt ein breites gefäßloses Septum, für das ebenfalls die Bezeichnung „Spinnweben“ zutrifft<sup>1)</sup>.

Rechts und links spannt sich dann das Ligamentum denticulatum aus. Eine Außenkante aus straffem Bindegewebe verbindet sich zwischen den Nervenaustritten mit der Dura, indem Fasern aus dieser in das Ligament eintreten. Einwärts ist das Gewebe zarter, besonders gegenüber der Anheftungsstelle. Im Dorsalseptum liegen kleinere Liquorkammern; im übrigen kann man drei längsverlaufende Liquorräume unterscheiden, die um das Ligamentum denticulatum außen herum und durch die Geweblücken der Trennungswände in Verbindung stehen.

Am Gehirn sind die Spalten zwischen den Hirnteilen zum Teil sehr eng und nur durch eine Bindegewebsplatte mit Gefäßen ausgefüllt, ebenso die Furchen des Kleinhirns (Abb. 910). Die Furchen des Großhirns zeigen an den Eingängen größere Liquorräume, die sich verschieden weit in die Tiefe erstrecken. Die individuelle Ausbildung nicht nur verschiedener Gehirne, sondern auch der verschiedenen Furchen desselben Gehirns scheint bedeutend.

Am mit Tusche injizierten Gehirn eines Greises, das deutliche Altersschrumpfung zeigte, fanden sich in vielen Spalten zwei Blätter, so daß beim Klaffen des Sulcus auf jeder Seite eine gefäßführende Haut übrig blieb.

Über den Verbindungskuppen stehen die größeren Liquorräume der Furcheneingänge untereinander in Verbindung. Wenn man diese Räume ansticht und ausspritzt, so läuft die Injektionsmasse nicht nur in den Furchen schnell weiter, sondern breitet sich auch über die Windungen zur nächsten Furche hin aus. Die größeren Gefäße sind an Bindegewebsplatten in diese Räume hineingehängt, die kleineren liegen der Rinde auf und biegen in diese hinein um. Am oberflächlichsten liegen die größeren Venen (Abb. 908).

**359. Die Arachnoidalzotten (Granulationes arachnoidales Pacchioni).** Zu beiden Seiten des Ansatzes der Falx cerebri an der Dura, jedoch in einigem

<sup>1)</sup> Spinnweben nicht wie die Netze der Radnetzspinnen (z. B. Epeira), sondern wie die der Hausspinnen (Tegenaria) in Gebäudecken.



Abb. 910. Von Pia mater erfüllter Spalt zwischen Brachium conjunctivum und Kleinhirn.

Häm. v. Gieson. P. phot. 110×.

*a* Brachium, *b* Kleinhirn, *c* Pia mater, *d* auseinandergewichen (Kunstprodukt); es handelt sich um eine einheitliche Gewebeplatte.

Abstände davon, finden sich eigentümliche Auswüchse der weichen Hirnhaut, die Arachnoidalzotten (Abb. 911 u. 912). Es handelt sich um Zotten

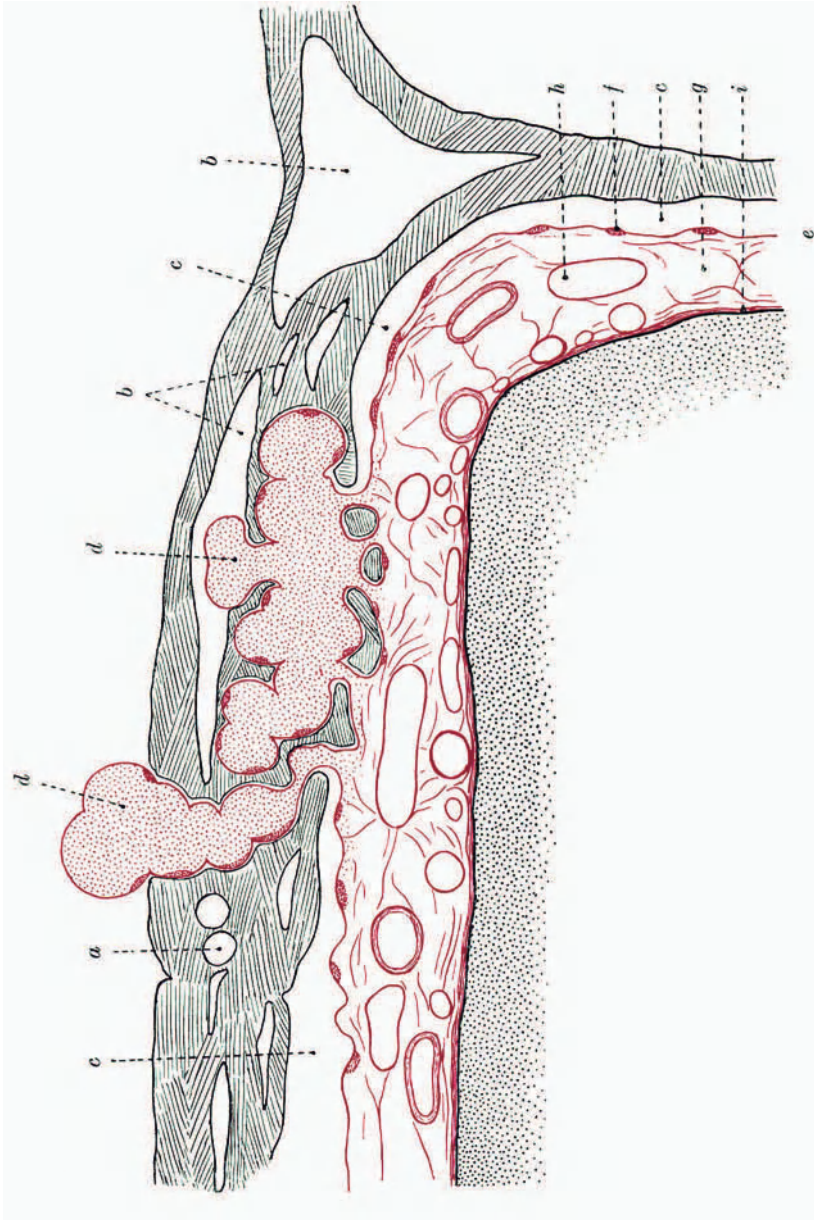


Abb. 911. Schema der Arachnoidalzotten. Skizze P. nach Präparaten; Zeichnung Freytag. Dura schwarz; Leptomeningx rot; Gehirn schwarz punktiert. *a* Arteria und Vena meningea, *b* venöse Sinus der Dura, *c* subduraler Spalt, *d* Arachnoidalzotten durch die Dura bis in den Knochen und in den Sinus ragend, *e* Arachnoidea mit Epithel, *f* Epithelhäufchen, *g* Subarachnoidalraum, *h* Pia mater, *i* Pia mater.

oder gestielte Blasen, die mannigfach verzweigt und ausgebuchtet in Vertiefungen und Buchten der Dura hineinragen. Zuweilen ist ein großer Teil der Dura von diesen blasigen Gebilden erfüllt, die in mancher Hinsicht an Plazentarzotten<sup>1)</sup> erinnern. Vielfach brechen sie in die Sinus ein, oder durchwachsen die Dura und verursachen die bekannten Vertiefungen im Knochen.

<sup>1)</sup> Noch mehr an pathologisch entartete solche Zotten, „Blasenmole“.

Sie enthalten keine Gefäße, sondern bestehen nur aus einem, dem fetalen Schleimgewebe z. B. des Nabelstranges gleichenden weichen Bindegewebe. Die Hohlräume dieses Gewebes nehmen bei der Injektion des Subarachnoidalraumes einiges von der Injektionsmasse auf, sie stehen also mit diesem in Verbindung,

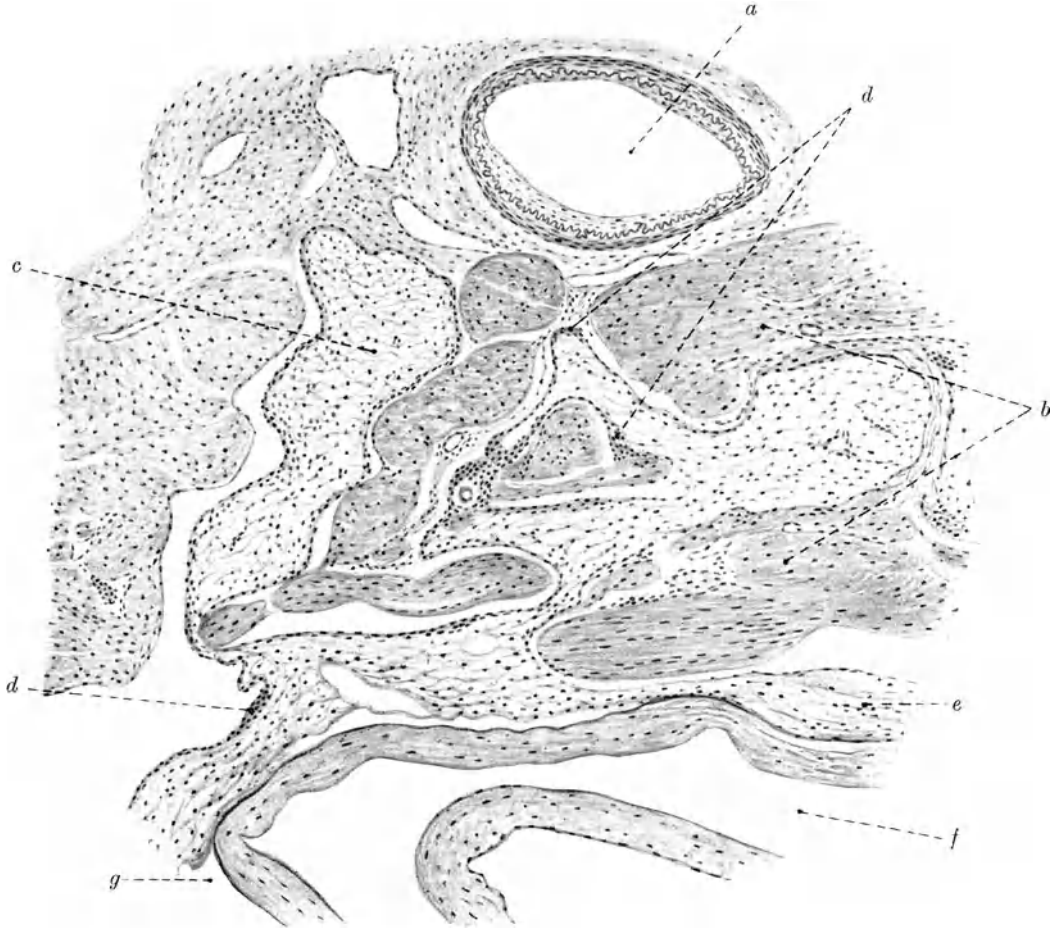


Abb. 912. Arachnoidalzotten im Schnitt. Häm. Freytag gez. 85 $\times$ . *a* Arteria meningea, *b* Duragewebe, *c* Arachnoidalzotte, *d* Arachnoidalepithel mit Zellhäufchen, *e* Arachnoidalgewebe, *f* Piavene, *g* Subarachnoidalraum.

so daß der Liquor cerebrospinalis Zutritt zu ihnen hat. Um richtige Aussackungen dieses flüssigkeitsführenden Raumes handelt es sich jedoch nicht.

Wie die ganze Arachnoidea sind sie von einschichtigem Epithel überzogen und auch die Epithelknötchen finden sich auf ihnen; es scheint, als ob diese zuweilen kleine Sprossen der Zotten bildeten (Plazentarzottenbilder). Wo die Dura und ihre Hohlräume einen Zellbelag besitzen, liegen die beiden Schichten aufeinander, anderenfalls die Zellschicht der Arachnoidea auf den Fasern der Dura. Innerhalb der Sinus habe ich nur eine Zellschicht gesehen, ob dies das Endothel des Gefäßes oder das Epithel der Arachnoidalzotte ist, bleibt fraglich.



**360. Die Blutgefäße der grauen und weißen Substanz.** Aus dem Gefäßsystem der weichen Hirnhaut senken sich die Gefäße gewöhnlich genau senkrecht zur

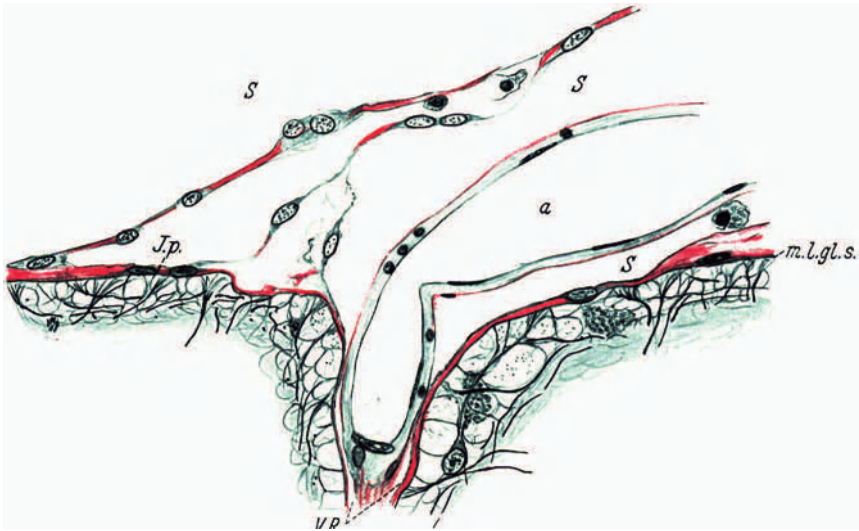


Abb. 913. Eintritt eines Gefäßes in die Großhirnrinde. (Aus Held, 1909.) *S* Subarachnoidalraum, *J. p.* Membrana intima Piae, *m. l. gl. s.* Membrana limitans Gliae superficialis, *a* Arterie, *V. R.* Virchow-Robinscher Raum.

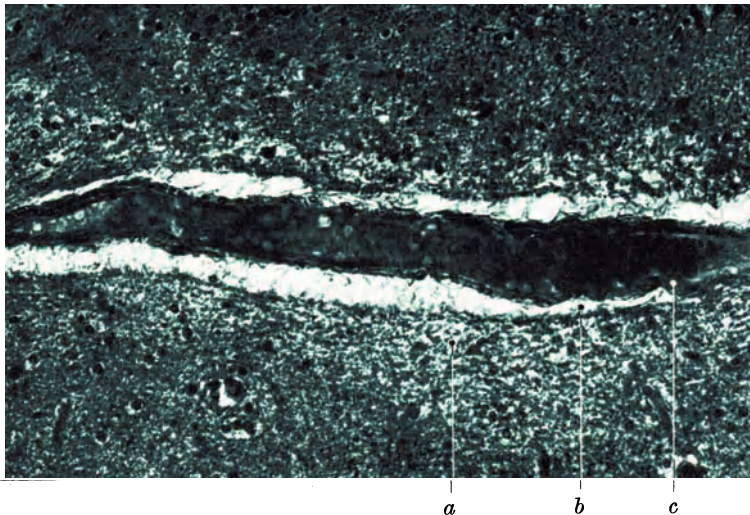


Abb. 914. Arterie im Virchow-Robinschen Raum. Häm.-Eos. P. phot. 280 $\times$ .  
*a* Marginale Glia, *b* Virchow-Robinscher Raum, *c* Wand der Arterie.

Oberfläche in die Tiefe der Hirn- und Rückenmarkssubstanz ein. Hierbei nehmen sie Teile der weichen Hirnhaut mit sich und dies ist das einzige Bindegewebe des Zentralnervensystems<sup>1)</sup>. Auch der Liquorraum wird mitgenommen, so daß

<sup>1)</sup> Es scheint mir nicht ganz sicher, ob am Rückenmark nicht auch gefäßlose Bindegewebstrabekel vorhanden sind.

das Gefäß innerhalb der Nervensubstanz von einem Liquorraum, dem schon erwähnten Virchow-Robinschen Raum umgeben ist. Mit einem Trichter mündet dieser Raum bei den größeren Gefäßen in den Liquorraum der Hülle ein, bei kleineren Gefäßen kann die Verbindung aus schmalen Spalten zwischen derben Bindegewebtsbündeln bestehen (Abb. 895, 913 u. 914).

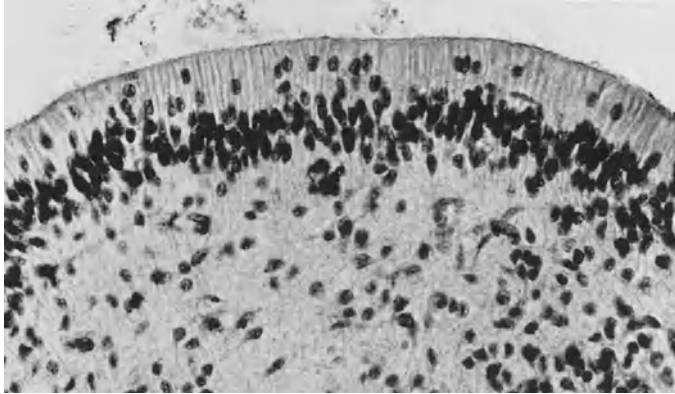


Abb. 915. Ependym des III. Ventrikels, Fet im 6. Monat. Häm. P. phot. 280×.

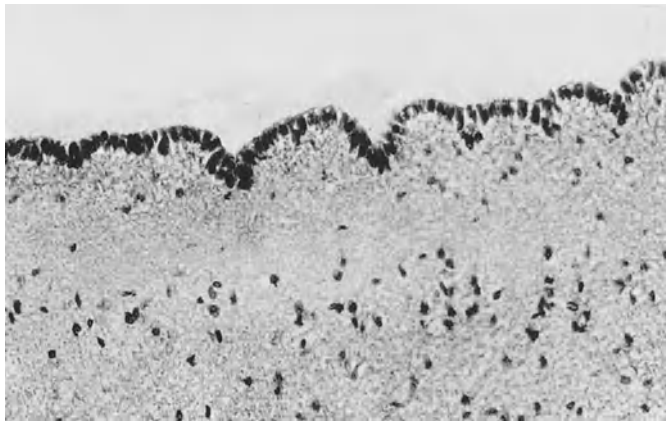


Abb. 916. Ependym des III. Ventrikels, Erwachsener. Häm. P. phot. 280×.

Die Wand des Raumes wird von der Intima Piae gebildet, zwischen dieser und der Gefäßoberfläche [Media, eine irgendwie erhebliche Adventitia fehlt (S. 311)] spannt sich ein zarter Schleier aus, der vielleicht aus Zellfortsätzen besteht, jedenfalls nicht überall kollagene Fasern enthält. Wieweit sich der Liquorraum des Gefäßes auf die Kapillaren erstreckt, ist nicht sicher. Eine aus Kollagen bestehende Intima Piae ist jedenfalls an den Kapillaren nicht nachzuweisen.

Arterien und Venen verlaufen im Zentralnervensystem getrennt. Zwischen ihnen spannt sich das Kapillarnetz aus, dessen Gestalt nach den verschiedenen grauen und weißen Gebieten verschieden ist (Angioarchitektonik). Graue und weiße Substanz werden von denselben zu- und abführenden Gefäßen versorgt, die z. B. am Großhirn durch die Rinde ins Mark hineinlaufen.



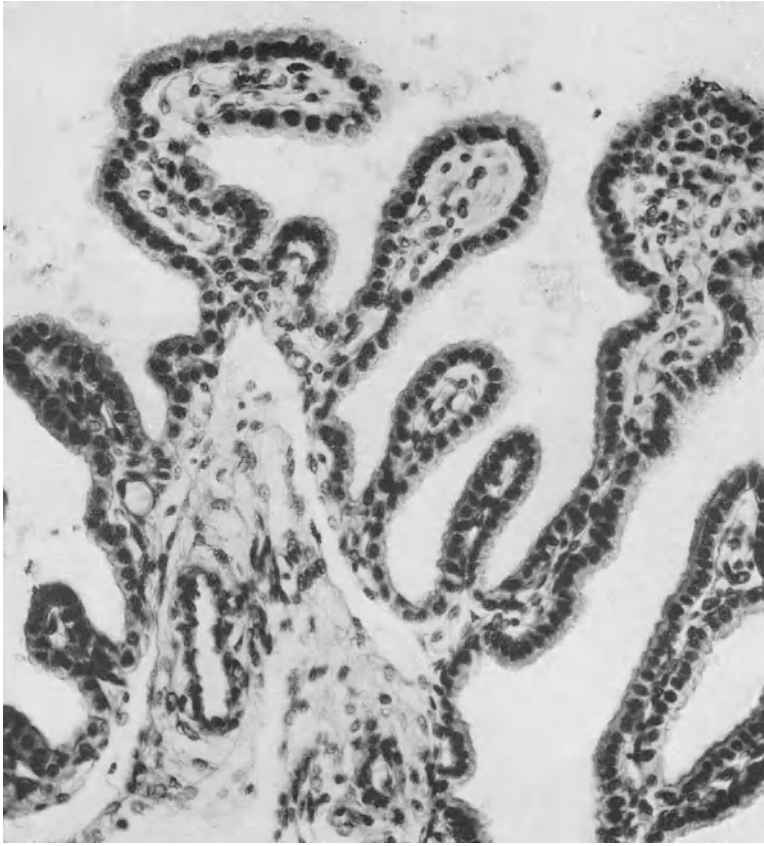


Abb. 917. Plexus chorioideus, Fet im 6. Monat. Häm. P. phot. 280 $\times$ . Zotten mit einschichtigem Epithel.

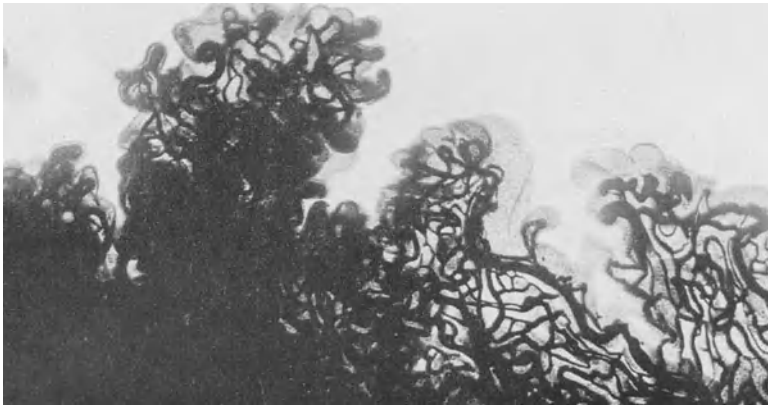


Abb. 918. Totalpräparat des injizierten Plexus chorioideus vom Pavian, Seitenventrikel, Karmin. P. phot. 57 $\times$ .

**361. Binnenräume, Telae chorioideae.** Auch die Binnenräume des Gehirns sind vom Liquor erfüllt und beide Liquorräume hängen am 4. Ventrikel durch 3 Öffnungen (For. Magendii und 2 For. Luschkae, s. Lehrbücher der Anatomie) zusammen. Die Ventrikel sind vom Ependym ausgekleidet, einem einschichtigen, kubischen Epithel (Abb. 915–917). Beim Fetus ist es wesentlich höher und soll dort auch beim Menschen Flimmerhaare besitzen, die von älteren Autoren auch vom Erwachsenen von einigen Stellen

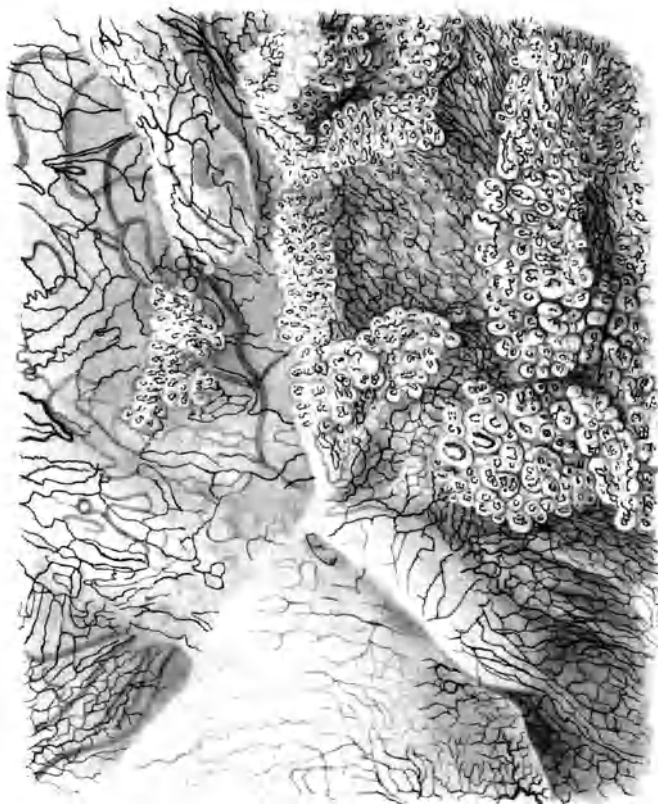


Abb. 919. Chorioidealplatte und Zotten von einer blasigen Auftreibung, Mensch. Tuscheinjektion, Seitenventrikel am Hinterhorn. Freytag gez. 16 $\times$ .

beschrieben sind. Mit Silbermethoden (nach Golgi u. a.) zeigt dieses Epithel an seiner Basis lange Fortsätze, vorzüglich beim Embryo und Fetus, die sich dem Gliasystem zugesellen. Wieweit sie beim Erwachsenen bestehen, bleibt unsicher. Hier findet man unter dem Ependym eine faserreiche Gliaschicht, dann erst Nerven- und Gliagewebe, unsere Nervensubstanz (S. 763).

Wie oben dargestellt, ist das Zentralnervensystem seiner Entwicklung nach ein Rohr, dessen Wände eben zur Nervensubstanz werden. An jedem Ventrikel besteht eine Strecke der Wand nicht aus Nervensubstanz, sondern aus einem einschichtigen, kubischen Epithel. Wie an der ganzen Oberfläche des Zentralnervensystems ist auch hier das Bindegewebe der Pia vorhanden, dem dieses Epithel aufliegt.

Wir haben also das vor uns, was wir S. 141 eine „Haut“ genannt haben, ein aus Epithel (Endothel, Mesothel) und Bindegewebe aufgebautes Organ, die Chorioidealplatte. Im Bindegewebe liegt ein engmaschiges Kapillarnetz; die dazu gehörigen besonderen Gefäße liegen etwas tiefer im lockeren Gewebe. Das Bindegewebe gehört zur Pia, das lockere Gewebe zum arachnoidalen Gewebe, das den Liquorraum zwischen den beiden Grenzhäuten durchzieht. Die Platte bildet Oberflächenvergrößerungen aus, beim Menschen Knöpfchen oder niedere Kämmen mit Knöpfchen. Dazu kommen nun Faltungen der ganzen Platte, so daß das Schnittbild einem Baume gleicht (Abb. 917). Es handelt sich aber stets um langgestreckte Gebilde, die mit den Knöpfchen, die höchstens zu sehr kurzen, fingerförmigen Zotten auswachsen, besetzt sind (Abb. 918). In jedes Knöpfchen ragt eine Kapillarschlinge hinein, stets ist aber das flächenhafte

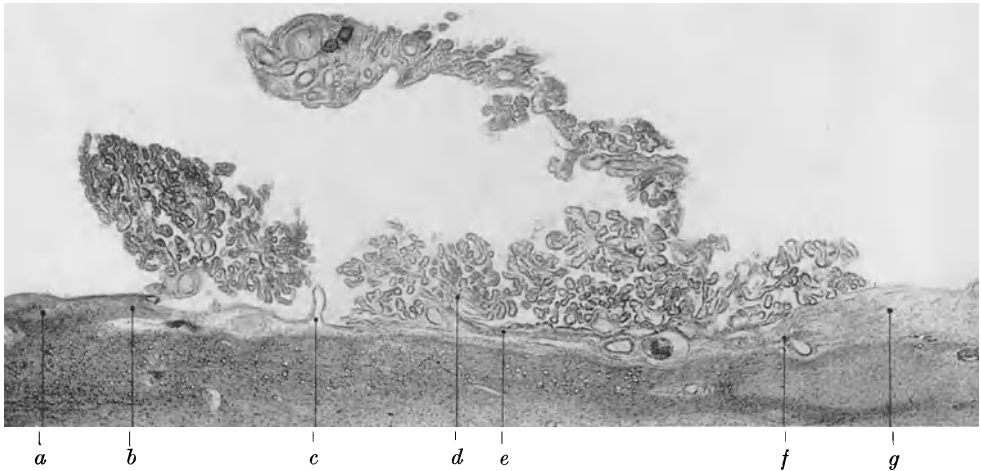


Abb. 920. Seitenventrikel, Mensch. Mittelteil auf dem Thalamus. Häm. P. phot. 20 $\times$ .  
*a* Lamina affixa, *b* Taenia, *c* Falte der Chorioidealplatte, *d* Zotte, *e* Chorioidealplatte, *f* Taenia fornicis, *g* Fornix.

Netz der gefalteten Platte ausgebildet. Blasenartige Vortreibungen der Platte ins Innere der Ventrikel hinein scheinen nicht selten zu sein (Abb. 919).

Diese Platten sind gleichsam eingefaßt von im Querschnitt dreieckigen bandartigen Gebilden, wobei die Spitze des Dreiecks in die Platte, die Basis in die Substanz des Gehirns übergeht; dies sind die Taenien. Am Unterhorn des Seitenventrikels schieben sich nun die beiden Taenien zusammen und die Platte ragt als große Längsfalte mit allen darauf ragenden weiteren Falten und Zöttchen und Höckerchen in den Ventrikel hinein, ihn ziemlich weit ausfüllend. Die größeren Gefäße liegen am Eingang dieser Falte und senden ihre Äste in die Falte hinein, das weitere gleicht dem oben geschilderten Zustande, nur daß die ganze Platte eben zusammengeschoben ist (Abb. 920—922).

**362. Die Entstehung des Liquors, Blut- und Nervensubstanz und Blut-Liquorschranke.** Es hat von jeher nahe gelegen, die Chorioidealplatten mit ihren Knöpfchen und Zöttchen, ihrem Kapillarnetz und ihrem hohen drüsenartigen Epithel als Bildungsstätten des Liquor cerebrospinalis anzusehen. Der Vergleich mit dem Glomerulus z. B. einer fetalen Niere oder dem Vornieten-Glomerulus innerhalb der Bauchhöhle<sup>1)</sup> liegt nahe. Daß der Liquor von den Ventrikeln

<sup>1)</sup> z. B. bei Kaulquappen.

in die Arachnoidalräume hinein strömt, scheint erwiesen; das Ependym kommt für die Bildung keineswegs in Betracht, da für eine solche Ausscheidungsleistung das erforderliche Gefäßnetz fehlt. (Man vgl. z. B. die Gefäßnetze der Schweißdrüsen Abb. 828). Daß noch andere Quellen des Liquors fließen, ist möglich, nämlich das Kapillarnetz des Gehirns und Rückenmarks selbst, von

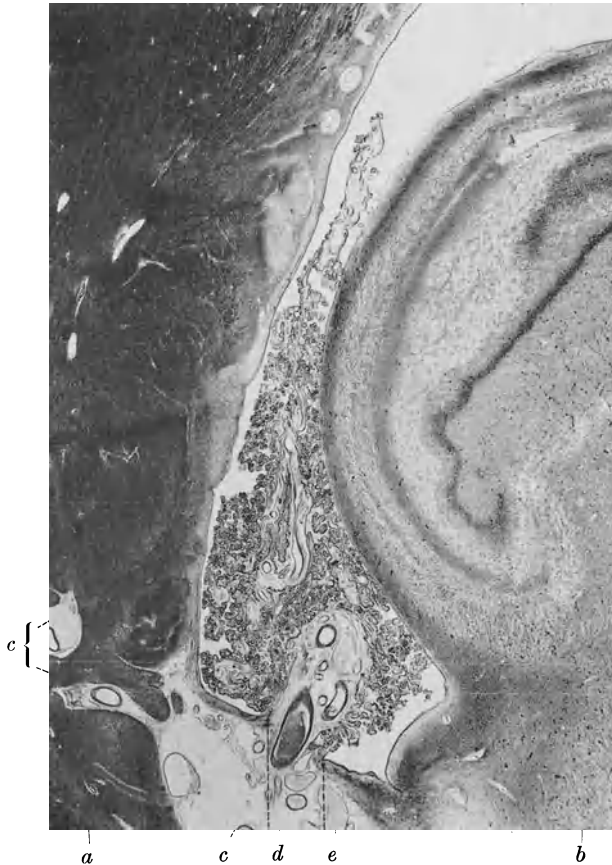


Abb. 921. Unterhorn des Schläfenlappens mit Plexus chorioideus. (Aus Wetzel, 1934.) Gallein. *a* Hirnstamm, *b* Hippocampus, *c* Eintritt eines Gefäßes in den Stamm mit Mündungstrichter des Virchow-Robinschen Raumes, *d* Taenia des Hirnstammes, *e* Taenia fornicis; zwischen den beiden Tánien Eintritt der Gefäße zwischen die vorgestülpten Blätter der Chorioidealplatte; links von den Tánien das Bindegewebe der Fissura transversa (Untereinde).

wo auf dem Wege über die Virchow-Robinschen Räume ein Strom in den Liquor externus hinein zu münden scheint. Hier hat man Veranlassung genommen, von einer „Blut-Liquorschranke“ zu sprechen, da dem Blute unmittelbar beigemischte Substanzen u. a. Farbstoffe, nicht in den Liquor übergehen, auch z. B. nicht in der Nervensubstanz gespeichert werden. Werden diese Stoffe jedoch dem Liquor einverleibt, so wirken sie wesentlich stärker auf die Nervensubstanz oder werden dort gespeichert. Daraus geht hervor, daß die Limitans Gliae jedenfalls nichts mit dieser Schranke zu tun hat,

denn der Liquor ist von der Nervensubstanz genau so durch die Limitans Gliae geschieden, wie das Blut.

Auch die Wege, die der abfließende Liquor benutzt, sind nicht sicher bekannt. Vermutlich sind es die Lymphbahnen, da Verbindungen mit den Lymphknoten

nachzuweisen sind. Der Weg über die Scheiden der austretenden Nerven scheint gerade an den Austrittsstellen der Nerven aus Schädel und Rückgratskanal versperrt.



Abb. 922. Recessus lateralis des IV. Ventrikels, Mensch. Gallen. P. phot. 50 $\times$ . *a* Ventrikelhohlraum, *b*<sub>1</sub> und *b*<sub>2</sub> Taenien; dazwischen oben die Wand des Rezessus, *c* Chorioidealplatte mit Gefäßen und Zotten.

### Die einzelnen Abschnitte des Zentralnervensystems.

**363. Abgrenzung des Stoffes.** Bei der Darstellung des Feinbaus des Zentralnervensystems ist die Grenze gegen die anatomische Gesamtdarstellung wesentlich schwieriger zu ziehen, als bei anderen Organismen. Wir wollen uns hier auf das beschränken, was sich dem Auge unmittelbar darbietet, wenn wir dessen Wirkungsbereich durch optische Systeme aller Vergrößerungen und die dazugehörigen Präparationsmethoden erweitern. Die Gliederung des Zentralnervensystems, die Gestalt und den Zusammenhang der Hohlräume, die Verteilung der grauen und weißen Substanz setzen wir als aus der anatomischen Darstellung bekannt voraus; jedoch auch die Lehre von den Leitungsbahnen muß der anatomisch-physiologischen Gesamtdarstellung überlassen bleiben. Wenn wir mit Elze (1931/32) als konstruktives Bauelement des Zentralnervensystems den Leitungsbogen, aus Bahnen, Kernen, peripherer Leitung und zusammenfassenden übergeordneten Integrationsorten gelten lassen, so kann eine solche Betrachtungsart doch unsere Aufgabe hier nicht sein. Für die Feinbauanalyse stehen die Neurone und ihre Anordnung in den grauen Massen im Vordergrund. Der Aufbau der weißen Substanz ist überall derselbe und auch die Glia zeigt für unser jetziges Wissen keine Unterschiede in den einzelnen Teilen des Gehirns und

Rückenmarks. So bleibt also für die mikroskopische Anatomie der einzelnen Teile des Zentralnervensystems nur die der grauen Massen, die Form, Zahl und Anordnung ihrer Neurone (Zytoarchitektonik), der zu- und ableitenden markhaltigen Neuriten (Myeloarchitektonik) und die Verbindungen der Neurone untereinander und mit den zuleitenden Bahnen (Synaptologie)<sup>1)</sup>.

Aus diesem umfangreichen Gebiet, das für die einzelnen Teile des Zentralnervensystems sehr ungleich ausgearbeitet ist, können hier nur einige Proben des Wichtigsten gegeben werden. Da wir uns hier wie sonst zunächst an das unmittelbar Anschauliche halten, so beschränken wir uns auf eine Übersicht im Text und ausführlich erläuterte Abbildungen.

<sup>1)</sup> Diese Dreiteilung nach C. u. O. Vogt.

Diese Beschränkung ist um so eher möglich, als wir mit Elze bei den grauen Massen nicht nur der Leistung, sondern auch dem Bau nach zwei Arten unterscheiden können: Die erste Art sind die Kerne, welche Ausgangsstellen der peripheren efferenten Nerven (motorische Ursprungskerne) und Endstellen der peripheren afferenten Nerven (sensible Endkerne) sind, oder aber Umschaltstellen, niedere Zentren und Scheitelpunkte von Leistungsbögen. Sie sind Teile eines meist als „nieder“ bezeichneten Reflex- oder Antwortapparates, jedenfalls nicht eines Apparates, der die Antworten auch verschluckt und zu späterer Antwort aufspeichert, wobei man sich allerdings diese Leistungen verwickelt genug und nicht alles schöpferischen Neubaus und eigener Initiative bar vorzustellen hat. Alle diese Kerne gehören der Regel nach einem oder wenigen Funktionskreisen an, ihre Leistungen bewegen sich in einem vergleichsweise engen Rahmen. Der Bau dieser Kerne ist zytoarchitektonisch einförmig: eine Gruppe meist gleichartiger Neurone kann sich über größere oder kleinere Bereiche, dicht oder locker angeordnet hinziehen (Abb. 923 u. 924). Zuweilen sind zwei Zellarten ineinander geschachtelt (Nucleus ruber). Auch die Verknüpfung der Zellen untereinander ist verhältnismäßig einförmig und gleichartig.

Anders und viel mannigfaltiger gebaut sind die „Integrationsorte“. Es gibt deren drei, zwei ausgedehnte: die Großhirnrinde und die Kleinhirnrinde, und ein kleiner, der obere

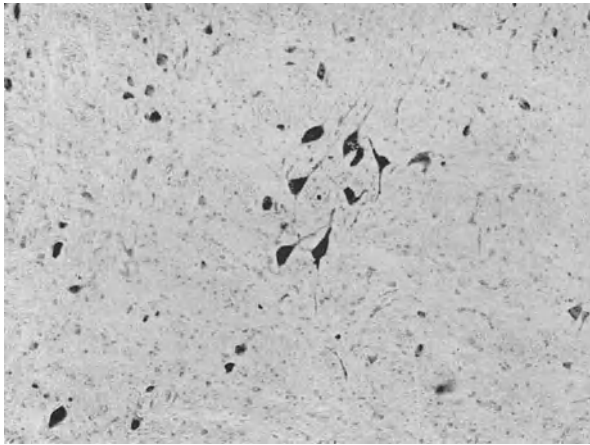


Abb. 923. Nucleus ambiguus N. X. Medullarquerschnitt, Toluidinblau. P. phot. 85×.

Hügel der Vierhügelplatte (nach Elze). Sie zeichnen sich durch einen Schichtenbau aus und einem Aufbau nach zwei Richtungen, in tangentialer Richtung entsprechend der Flächenausdehnung der Schichten und in vertikaler Richtung senkrecht dazu. Die Neuriten, markhaltige und marklose, halten sich streng an diese Verlaufsrichtung, es gibt kein beliebiges Kreuz und Quer wie etwa in der grauen Substanz des Rückenmarks. Die Zellformen dieser Schichten sind mannigfaltig, wir haben einige unter den besonderen Formen bereits kennen gelernt.

**364. Das Rückenmark (Abb. 925—932).** Die nervöse Substanz des Rückenmarks besteht aus zwei Halbzylindern, die nur in der Mitte, um den Zentralkanal herum durch schmale Brücken, eine weiße (vordere) und zwei graue (vordere und hintere) Kommissuren zusammenhängen. Die innere graue Masse ist so auf den beiden Flügeln mit ihren drei Hörnern (Columnae) angehäuft.

Der Zentralkanal ist eng oder verschwindet ganz in einen unregelmäßigen Haufen von Zellen (Ependym- und Gliazellen). Im jungen und embryonalen Rückenmark sind langgeschwänzte Ependymzellen darstellbar.

Die Zytoarchitektonik des Vorderhorns wird gekennzeichnet durch die zu zahlreichen Kernen aufgeteilten großen motorischen Zellen der vorderen Spinalnervenzurzen. Das Hinterhorn ist äußerlich reicher gegliedert. Von der Piaoberfläche ist es durch eine besondere Zone (Lissauerse Randzone) getrennt. Um den Hauptkern (Nucleus proprius corn. post.) liegen konzentrische

Schichten, deren innere die wieder in mehrere Zonen gegliederte Substantia gelatinosa Rolandi bildet, die außen von einer Schicht besonderer Zellen (Cellulae postero-marginales) überlagert wird. Die Zwischenmasse zwischen Vorder- und Hinterhorn enthält als Hauptkerne die Clarkesche Säule und den

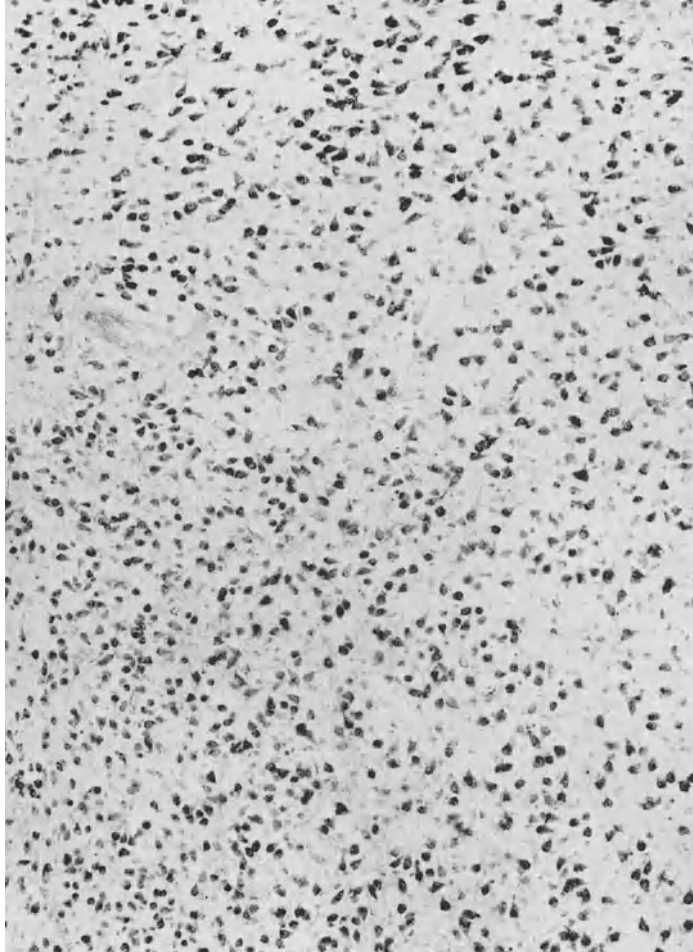


Abb. 924. Nucleus amygdalae. Querschnitt des Schläfenlappens; Toluidinblau.  
P. phot. 50×.

Kern des Seitenhorns. Als *Formatio reticularis* wird eine stark von längsverlaufenden markhaltigen Nervenbündeln durchsetzte graue Masse hinter dem Seitenhorn bezeichnet. Alle zytoarchitektonischen Gruppierungen ändern sich von Segment zu Segment in charakteristischer Weise.

Die Myeloarchitektonik der grauen Substanz wird zunächst von den ein- und ausstrahlenden Wurzeln bestimmt. Die Hinterwurzel tritt an der Grenze von grauer und weißer Substanz nach medial von der Lissauerschen Randzone ein und in starken Bündeln von medial in die graue Substanz, die vordere Wurzel geht in vielen, auch auf die Länge des Rückenmarks weiter verteilten Bündeln

aus dem Vorderhorn heraus und durch die weiße Substanz hindurch. Im übrigen zeichnet sich die graue Substanz durch die Fülle kreuz- und querlaufender markhaltiger Fasern aus (Abb. 896).

Die weiße Substanz ist durch die Gestalt der grauen in die drei Stränge gegliedert, innerhalb derer das mikroskopische Bild keine weitere Gliederung zeigt. Die verschiedenen Stränge und ihre Bedeutung wird vorzüglich durch den

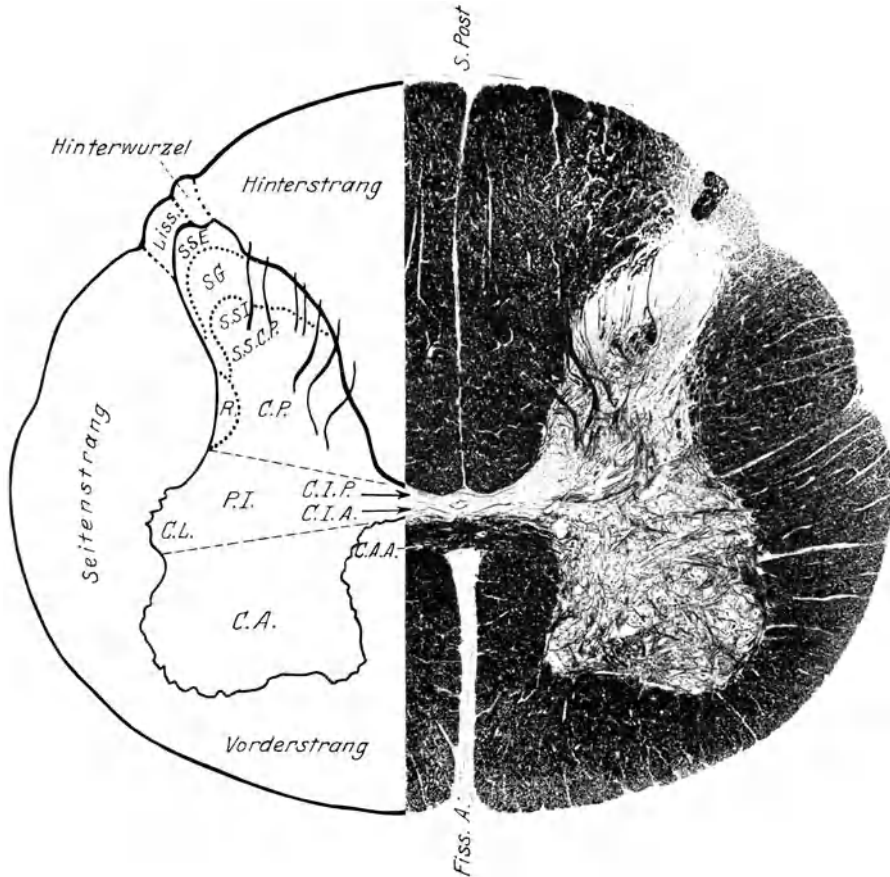


Abb. 925. Querschnitt des menschlichen Rückenmarks. Markscheidenfärbung nach Weigert, aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4, Bok. C. A. Cornu anterius; C. A. A. Commissura ant. alba; C. I. A. und C. I. P. Commissurae griseae (intergriseae) ant. et post.; C. L. Cornu laterale; C. P. Cornu posterius; R. Substantia reticularis; S. S. C. P. Substantia spongiosa corn. post.; S. S. I.—S. S. E. Schichten der Substantia gelatinosa (Rolando); Liss. Randzone (Lissauer); Fiss. A. und S. Post. Fissura anterior und Sulcus posterior.

Tierversuch im Verein mit der Beobachtung des kranken Menschen und nachheriger Untersuchung des erkrankten Rückenmarks festgestellt. Vorder- und Seitenstrang hängen um das Vorderhorn herum zusammen, Seiten- und Hinterstrang werden durch die schon erwähnte Lissauersche Randzone getrennt, die hauptsächlich aus marklosen und markarmen Neuriten besteht und deshalb am Markscheidenpräparat hell bleibt. In der weißen Substanz finden sich verstreute Ganglienzellen.



Die Blutgefäße treten von der Pia aus im ganzen Umfang des Rückenmarks in dieses ein, ein größeres Längsgefäß findet sich ventral außen, kleinere in der Tiefe des Sulcus anterior. Eine besondere Angioarchitektonik, die zur Gliederung der grauen und weißen Substanz in Beziehung stände, läßt sich nicht nachweisen. Das Kapillarnetz der grauen Substanz ist dichter als das der weißen.

**365. Der Hirnstamm** (Abb. 933—939). Der aus Medulla oblongata, Brücke, Mittelhirn und Zwischenhirn bestehende Hirnstamm ist durch die axial

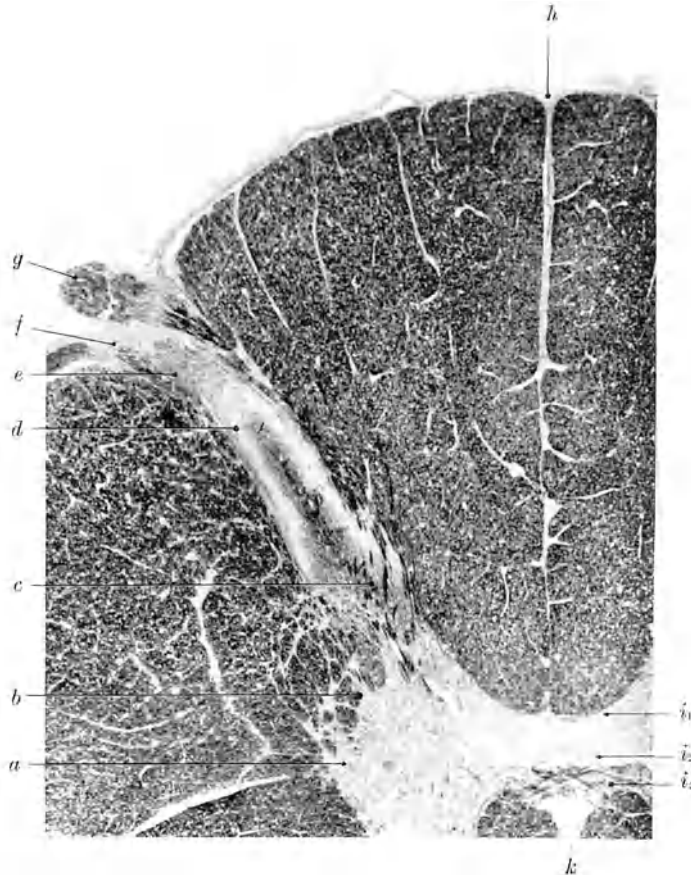


Abb. 926. Hinterer Teil des Thorakalmarkes, Mensch, Markscheidenfärbung nach Weigert. P. phot. 17 $\times$ . *a* Seitenhorn, *b* Substantia reticularis spinalis, *c* einstrahlende Wurzelfasern, *d* Substantia gelatinosa (Rolando), *e* markhaltiges Außenteil derselben, *f* Lissauersche Randzone, *g* Hinterwurzel, *h* Sulcus und Septum posterius, *i*<sub>1</sub>—*i*<sub>3</sub> die drei Kommissuren, *k* Fissura anterior.

verlaufende Ventrikelfolge und die Hirnnerven gekennzeichnet. Die graue Substanz schließt sich als Höhlengrau zunächst an die des Rückenmarks an. Zu diesem Anteil gehören auch die Hirnnervenkerne, von denen einige sich auch aus dem Zusammenhang dieses Graus lösen (Nucleus ambiguus, solitarius) oder weit nach außen verlagert, nur in loserem Zusammenhang damit stehen. (Nucleus descendens, N. V.)

Da einem Teil des Hirnstammes das Dach aus Nervensubstanz fehlt (Ventrikel III und IV) und durch die Tela chorioidea ersetzt ist, so liegt das Höhlen-

grau meist am Boden oder zur Seite des Ventrikels, nur im Gebiet des Aqueductus Sylvii umschließt es den Ventrikel vollständig.

Die weiße Substanz umgibt diese grauen Massen vollständig, wird aber durch zahlreiche Kerne unterbrochen, z. B. Olivenkerne, Brückenkerne, roter Haubenkern. Hierzu kommt noch eine besondere Bildung, die sich von der Medulla oblongata bis zum Ende des Mittelhirns erstreckt und die als Haubenregion

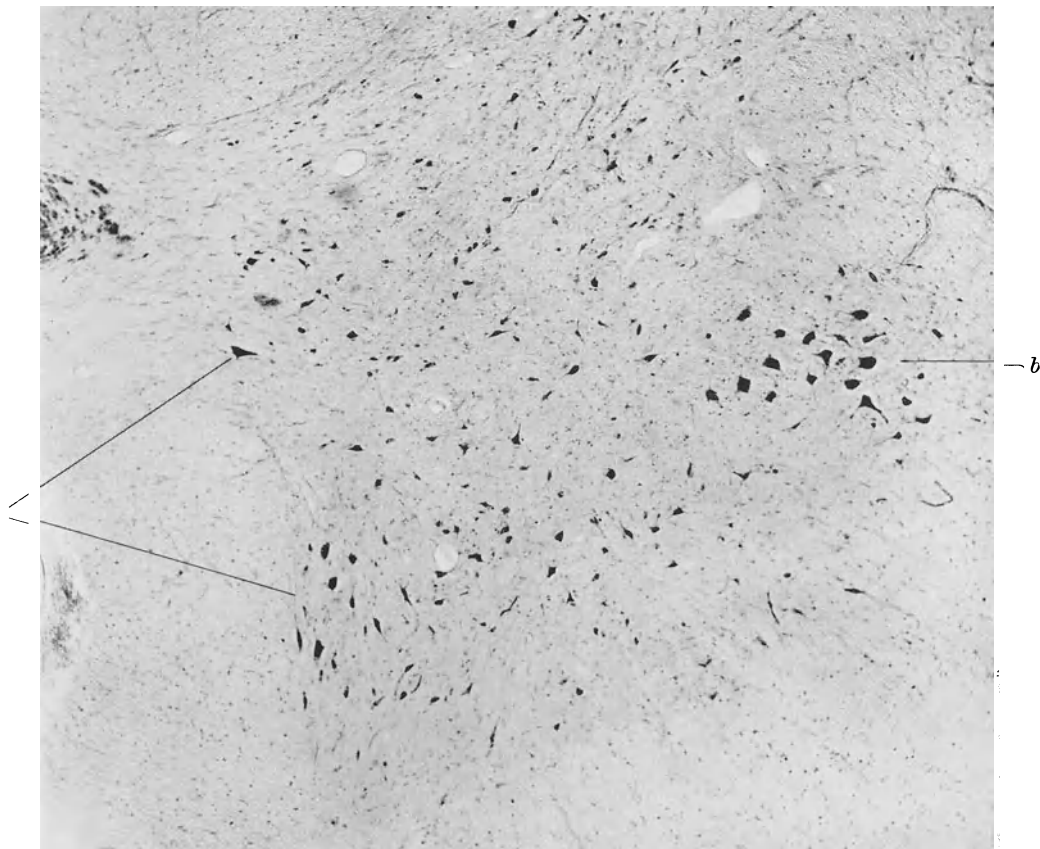


Abb. 927. Halsmark, Anschwellung, Mensch (S). Toluidinblau. Dasselbe Objekt wie Abb. 870. P. phot. 47 $\times$ . *a* Zentralkanal, *b* lateraler, *c* medialer motorischer Vorderhornkern.

(Tegmentum) oder Substantia reticularis bezeichnet wird. Auf dem Markscheidenbild tritt sie als lockere, daher mehr graue Fasermasse hervor. In die Bündel, der hier der Länge nach verlaufenden Bahnen sind Ganglienzellen eingestreut. Die rundlichen Bündel der Markfasern werden durch ein Netz von Ganglienzellen mit Glia getrennt, so, daß die Dendriten dieser Zellen die Bündel umschließen (vgl. Sehne und Flügelzellen). Im ganzen kommt ein leidlich regelmäßiges Bild über die ganze Substantia reticularis zu Stande (Abb. 935).

Das zytoarchitektonische Bild der Kerne ist einförmig, jeder Kern enthält ein wenig anders gestaltete multipolare Zellen, ist in sich aber in der Regel einheitlich. Auch hier zeichnen sich die motorischen Ursprungskerne durch die Größe und charakteristisch multipolare Form ihrer Zellen aus.

Eine ganze Reihe der Kerne des Hirnstammes enthält pigmentierte Zellen, bald mehr schwarz, bald rötlich. Es handelt sich um das allgemeine Pigment des Säugetierkörpers (Haare, Augen usw.), das Melanin. Solche pigmentierte Zellen finden sich am Boden der Rautengrube (Ala cinerea, Locus coeruleus) und im Mittelhirn (Substantia nigra, Nucleus ruber).

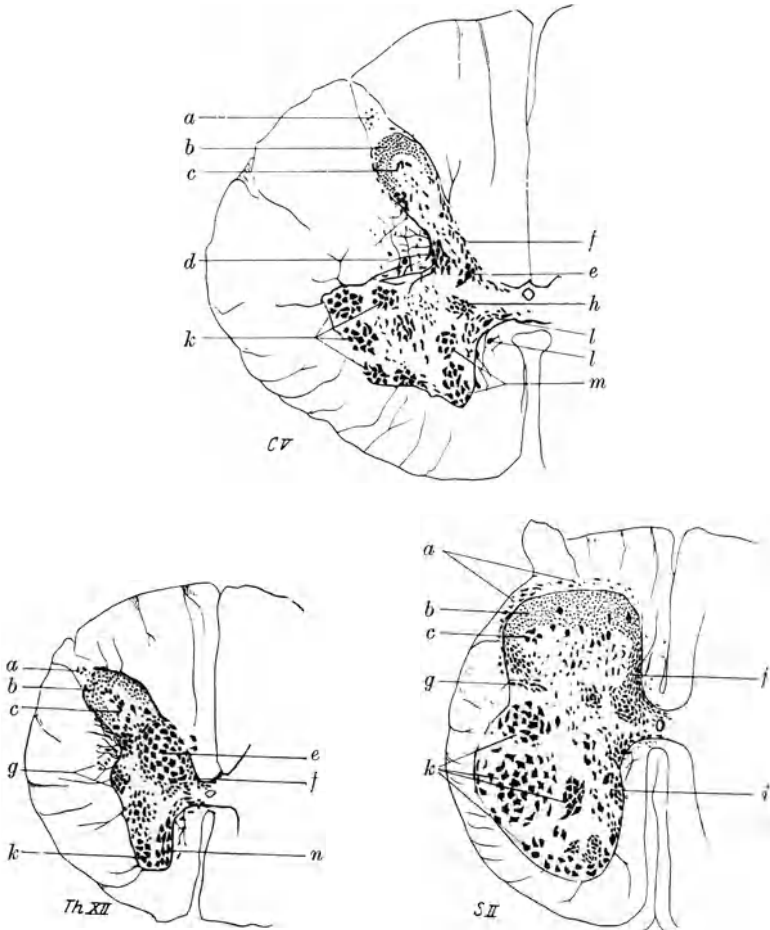


Abb. 928. Zytoarchitektur des Rückenmarks. Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4, Bok. 5. Zervikal-, 12. Thorakal- und 2. Sakralsegment. *a—n* Die verschiedenen Zellgruppen (Kerne). *a* hintere Randzellen, *b* Substantia gelatinosa, *c* Hinterhornkerne (sensibel), *d* Substantia reticularis, *e* Clarke'sche Säule, *f* Kern der hinteren Kommissur, *g* Seitenhornkern (autonom), *h* Mittelkern, *i* medialer autonomer Kern, *k, l, m, n* motorische Vorderhornkerne.

Die zwei Zellarten des Nucleus ruber sind schon oben erwähnt (Abb. 939). Von der Substantia nigra wird eine verwickeltere Zytoarchitektur beschrieben. Der obere Hügel der Vierhügelplatte gehört zu den übergeordneten „Integrationsorten“ und zeigt eine an die „Rinden“ erinnernde Schichtung.

In Betreff der Myeloarchitektur der Kerne ist zu bemerken, daß nicht nur Fasern, die mit den Kernen selbst zu tun haben, in ihnen zu finden sind,

sondern daß auch vielfach Bahnen und aus- oder eintretende Nerven durch sie hindurch gehen und sie gleichsam zersprengen (Nucleus ruber, N. III).

Während die beiden Hälften des Rückenmarks nur durch schmale Kommissuren verbunden sind, sind die des Hirnstammes breit aneinander geheftet, und durch die ganze Dicke des Stammes zieht sich ein System von Kommissurenfasern, die in der Mitte eine besondere Häufung von querverlaufenden und schräg sich kreuzenden Fasern ergeben, die Raphe der Schnittbilder. In dieser Raphe finden sich an vielen Stellen (z. B. Medulla oblongata, Mittelhirn) Züge von Ganglienzellen.

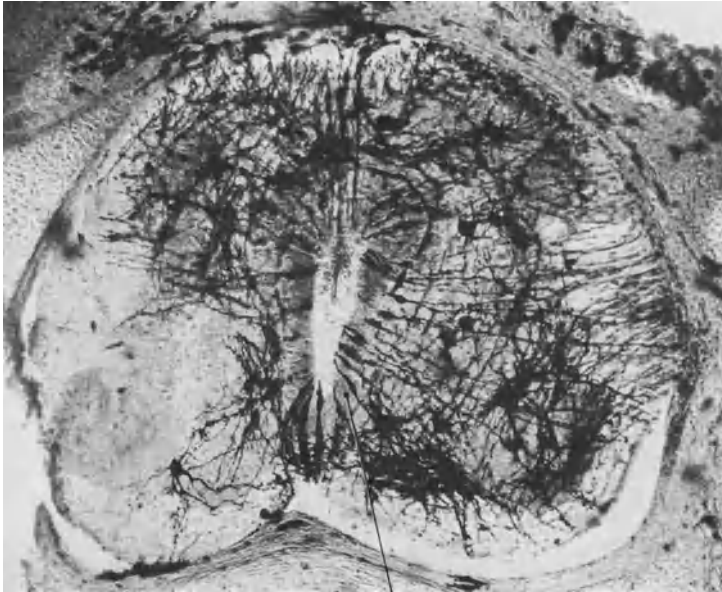


Abb. 929. Rückenmark vom Hühnerembryo am 7. Bebrütungstag. Golgi. Originalpräparat von Ramón y Cajal. Sammlung Würzburg. P. phot. 95×. *a* Ependymzellen.

Die Hauptmasse der weißen Substanz bilden die großen längsverlaufenden Bahnen. Quere Bahnen sind für die Brücke, zirkulär außen verlaufende für die Medulla oblongata charakteristisch.

**366. Kleinhirn (Abb. 940—948).** Am Kleinhirn finden wir graue und weiße Substanz, verteilt als graue Rinde, weißes Mark und in diesem liegende graue Kerne. Die Rinde ist über das ganze Organ gleich gebaut und zeigt auch bei den verschiedenen Säugetieren den gleichen Bau. Man unterscheidet drei Schichten, Molekularschicht, Ganglienschicht und Körnerschicht.

Die Zytoarchitektonik läßt erkennen: In der Molekularschicht kleine Ganglienzellen (Sternzellen), die in äußere und innere gegliedert werden; in der Ganglienschicht die Purkinjeschen Zellen, besonders große Ganglienzellen mit zwei großen Dendriten, die sich in Ebenen senkrecht zum Verlauf der Furchen ausbreiten (Ebene der Purkinjeschen Zellen, „Spalierobstbäume“) und ihren Achsenzylinder ins Mark hinunter senden (zum Nucleus dentatus); in der Körnerschicht erstens sehr zahlreiche kleine Ganglienzellen, von denen man im Zellfärbungsbild nur die runden für Ganglienzellen atypischen (den Normalkernen gleichenden) Kerne sieht. Vom Zelleib und den Nisslschollen

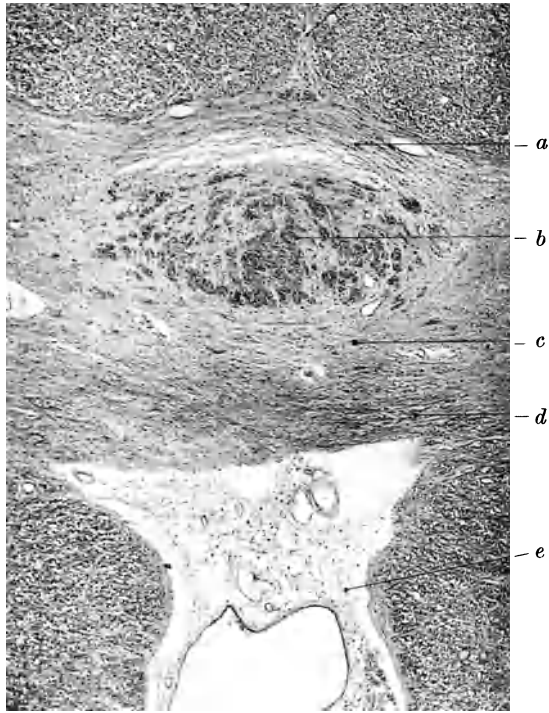


Abb. 930. Zentralkanal des Halsmarkes, Mensch (S). E.-Häm. nach Weigert. P. phot. 50×. *a* Graue hintere Kommissur, *b* Zellhaufen des Zentralkanals, *c* vordere graue, *d* vordere weiße Kommissur, *e* Fissura anterior mit Pia-gewebe und Gefäßen, *f* Septum posterius.

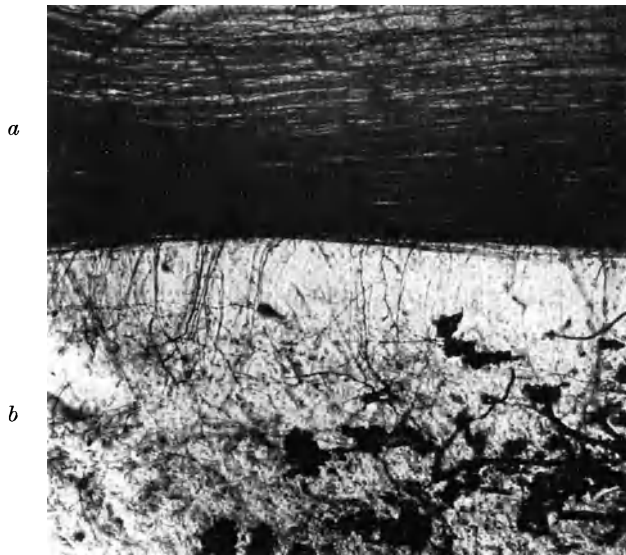


Abb. 931. Längsschnitt durch das Rückenmark einer 1 Monat alten Katze, Golgi. Originalpräparat von Ramón y Cajal. Sammlung Würzburg. P. phot. 95×. *a* Hinterstrang, *b* Kollateralen zum Hinterhorn.

sieht man nichts. Zwischen diesen Kernen, bis in die Schicht der Purkinjezellen hinein, liegen locker verstreut die Golgizellen, große Ganglienzellen, mit eigentümlich verzweigten Dendriten. Ferner liegen in dieser Schicht

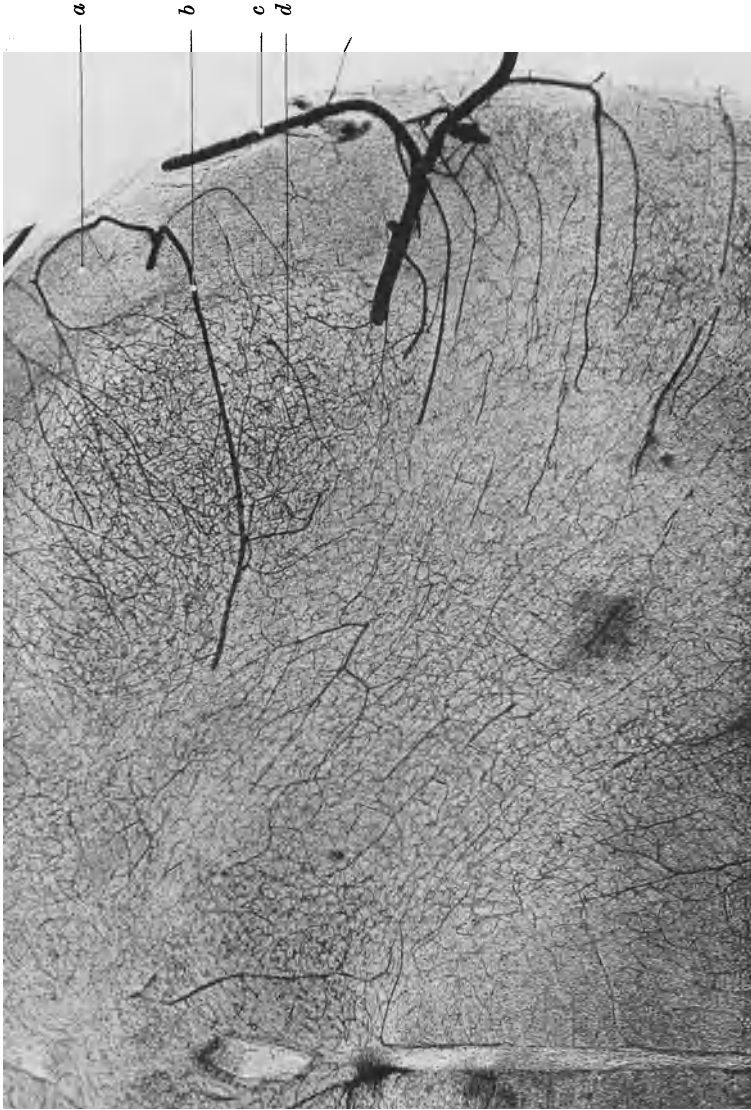


Abb. 932. Blutgefäße des Rückenmarks, Kaninchen. Injektionspräparat von Thiersch. P. phot. 28 X.  
 a Weiße Substanz, b Radiargefäß, c Piaergefäß, davon gehen ab große und kleine Radiargefäße, d Kapillarnetz der grauen Substanz.

eigentümliche Körner, die sich mit Eosin und anderen sauren Farbstoffen färben, deren Bedeutung unbekannt ist (Eosinkörper).

Was die Verbindungen der Ganglienzellen der Kleinhirnrinde miteinander und mit einstrahlenden Fasern anbetrifft, so kann man die Purkinjezellen als die Hauptzellen, alle anderen Einrichtungen als Verbindungs- und Anschlußapparat mit diesen Zellen und dieser Zellen untereinander auffassen. Wir nennen folgende: Tangentialfasern der Molekularschicht, die parallel der Erstreckung der Furche (senkrecht zur Ebene der Purkinjeschen Zellen) verlaufen; die

Axone der Körnerzellen, Verbindung der Purkinjeschen Zellen senkrecht zu deren Ebene; Tangentialfasern derselben Schicht senkrecht zum Furchenverlauf, in den Ebenen der Purkinjeschen Zellen, also über Berg und Tal verlaufend, die die Axone der Sternzellen sind und mit Faserkörben mit den Purkinjeschen Zelleibern in Verbindung treten (vgl. auch Abb. 899 u. 900); Kletterfasern, tangential aus der Marksicht einstrahlende Axone, die an den Dendriten der



Abb. 933. Medulla oblongata. Markscheidenfärbung. Präparat Würzburg. P. phot. 6×. *a* Ansatz der Chorioidealplatte, *b* Corpus restiforme, *c* graue Substanz am Boden der Rautengrube (*d*), *e* Substantia reticularis, *f* obere Nebenolive, *g* Olive, *h* untere Nebenolive, *i* Nucleus et radix N. V., *k* Pyramide, *l* Fibrae arcuatae ext., *m* Fissura anterior.

Purkinjeschen Zellen entlang klettern, zuführende Axone von anderen Teilen des Zentralnervensystems; Moosfasern, die Axone der Golgizellen, die sich zwischen den Körnerzellen der Molekularschicht aufzweigen.

Die Myeloarchitektonik zeigt das zentrale Marklager der Windung, von dem die Radiärfasern durch die Körnerschicht in die Molekularschicht ausstrahlen, dies sind die Kletterfasern, die beim Eintritt in die Molekularschicht die Markscheide verlieren. In der Körnerschicht liegt dann noch ein Geflecht markhaltiger Fasern, das sich oberhalb und unterhalb der Purkinjeschen Zellen verdichtet (Plexus intragranularis, Plexus supraganglionaris und infraganglionaris). Die Molekularschicht enthält keine Markfasern.

In der Kleinhirnrinde kommt eine besondere Art von Gliazellen vor (Fañanzellen).

Die Kerne des Kleinhirnmarks zeigen den S. 787 angegebenen Bau, im Nucleus dentatus und fastigii kommen zwei Zellformen, große und kleine vor, im Nucleus emboliformis und globosus nur eine Art.

**367. Großhirn** (Abb. 949—964). Auch am Großhirn haben wir eine graue Rinde, ein weißes Mark und in diesem die Kerne des Corpus striatum. Mark und Kerne zeigen dasselbe oder ein ähnliches Bild, wie bei den anderen Hirnteilen.

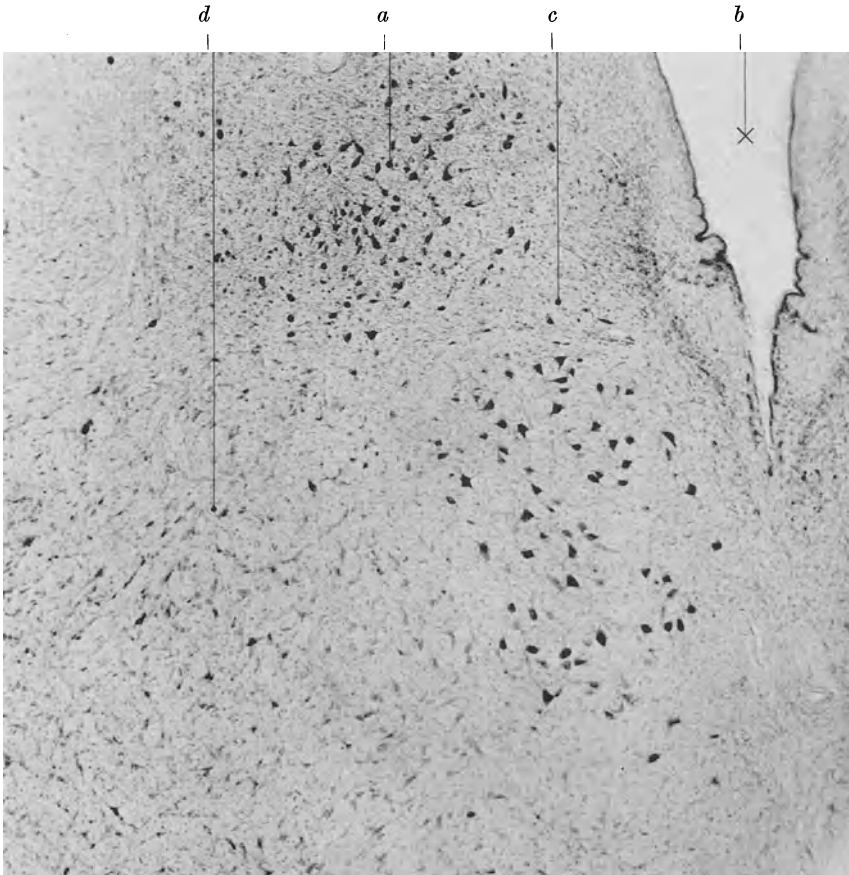


Abb. 934. Medulla oblongata am unteren Ende der Rautengrube, Toluidinblau. P. phot. 47 $\times$ . *a* Nucleus alae cinereae, *b* Ventriculus IV (unteres Ende), *c* Nucleus N. XII, *d* Substantia reticularis.

Der Bau der Rinde ist jedoch von großer Mannigfaltigkeit. Wir unterscheiden zunächst zwei Regionen: die Rinde vom 6-Schichtentypus, Isokortex oder Neokortex<sup>1)</sup>, und die nicht nach diesem Typus gebaute Rinde, Allokokortex oder Paläokortex<sup>1)</sup>. Beim Menschen umfaßt der Allokokortex die Region an der Basis des Stirnlappens am Ursprung des Lobus olfactorius, einen dünnen grauen Belag auf dem Corpus callosum und den Zug von Windungen und Gestaltungen des Oberflächenreliefs, der am Hinterende (Splenium) des Balkens beginnt und am Uncus hippocampi endet, als wichtigste Teile den Gyrus hippocampi und die

<sup>1)</sup> Die Namen Neo- und Paläokortex beziehen sich auf das Auftreten dieser Großhirnregion in der Reihe der Wirbeltiere, wo sich der Neokortex nur bei Säugetieren und auch hier nur bei den höher entwickelten Formen in einiger Ausdehnung findet.



Fascia dentata enthält, und die unmittelbare laterale Begrenzung der Fissura chorioidea am Unterhorn bildet. Dies ist die Riechregion des Gehirns, in der auch die Projektionsfasern des Geschmackapparates enden. Alles übrige gehört zum Isokortex, zur 6-Schichtenrinde.

Diese beiden Regionen der Großhirnrinde zeigen nun in sich wieder eine Gliederung nach dem feineren Verhalten ihres Aufbaues. Sowohl der kleine Bereich des Allokortex, wie der große des Isokortex ist durch intensives Studium des Zellaufbaues (Zytoarchitektonik) wie des Verhaltens der markhaltigen Fasern (Myeloarchitektonik) in zahlreiche Felder gegliedert werden. Diese Rindenfelderung pflegt man auf das Bild der Hirnoberfläche einzutragen und gewinnt

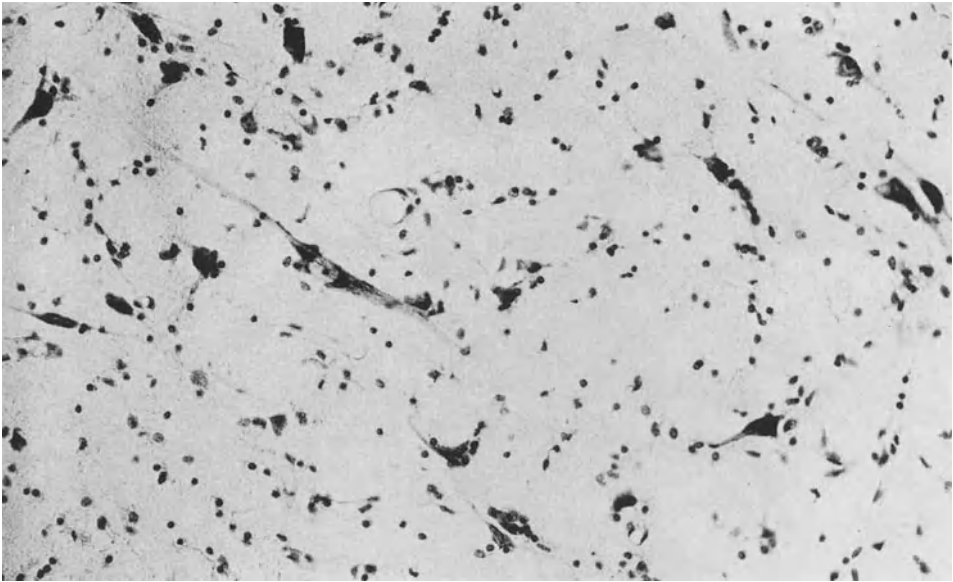


Abb. 935. Substantia reticularis der Medulla oblongata, Nissl-Färbung. Präparat des Institutes für Hirnforschung, München. P. phot. 240 $\times$ .

so eine „Hirnrindenkarte“, die etwa einer geologischen Landkarte entspricht. Die Hirnrindenfelder sind die eigentlichen Unterorgane der Großhirnrinde, das Relief aus Windungen und Furchen steht zu dieser Gliederung nur in äußerlicher Beziehung, es dient der Rindenvermehrung; die Felderung steht in konstanter Beziehung zu dem Oberflächenbild, ohne in ihrer Verteilung etwa mit den Windungen übereinzustimmen. Die Gliederungen in Rindenfelder nach dem Zellaufbau, nach dem Markscheidenbild und nach der Markreifung der zu- und ableitenden Fasersysteme in der Entwicklung, decken sich in den wesentlichen Verhältnissen.

Der Zellbestand der Großhirnrinde ist nach den Feldern verschieden, wobei fraglich ist, wieweit einzelne Zellformen sich auf bestimmte Felder beschränken und ihnen eigentümlich sind. Das Zellfärbungsbild (nach Nissl und verwandten Methoden) läßt drei Zellformen erkennen, die Pyramidenzellen, die Körnerzellen und die multiformen Zellen. Die Methode von Golgi oder die vitale Methylenblaufärbung zeigt besonders unter den letzteren beiden Artengruppen eine weit größere Mannigfaltigkeit, jedoch genügen jene anderen Unterscheidungen, um die Gliederung der Felder durchzuführen.

Die charakteristische Zellform der Großhirnrinde ist die Pyramidenzelle, ein kegelförmiges Gebilde, dessen Spitze stets gegen die Rindenoberfläche



Abb. 936. Brücke, Markscheidenbild. Präparat Würzburg. P. phot.  $6\times$ . *a* Ventriculus IV, mittlerer Teil unter dem Kleinhirn, *b* Brachium pontis ad cerebellum, *c* austretende Fasern N. V., *d* tiefe Querfasern, *e* Pyramidenfasern, dazwischen Querfasern und Kerne (s. Abb. 937), *f* oberflächliche Querfasern, *g* Raphe.

gerichtet ist; diese Spitze läuft in den großen Spitzendendriten aus, der sich wie das Wasser eines Springbrunnens in Äste ausbreitet. An der Basis laufen nach allen Seiten die Basisdendriten ab; der Neurit geht von der Basis aus und steigt ins Mark hinunter, vorher gibt er horizontal verlaufende Kollateralen ab. Die

ganze Zelle ist ein mächtig nach allen Seiten um die Achse des Kegels hin ausgebreitetes Gebilde. Diese Zellform kommt in sehr verschiedener Größe vor, ganz große Formen finden sich in der vorderen Zentralwindung (Riesenspyramiden) große, mittlere und kleine über die ganze 6-Schichtenrinde.

Die übrigen Zellen sind mannigfacher, jedoch enthüllt erst die Golgi-methode ihren Formenreichtum (Abb. 954). Nach dem Verhalten des Neuriten

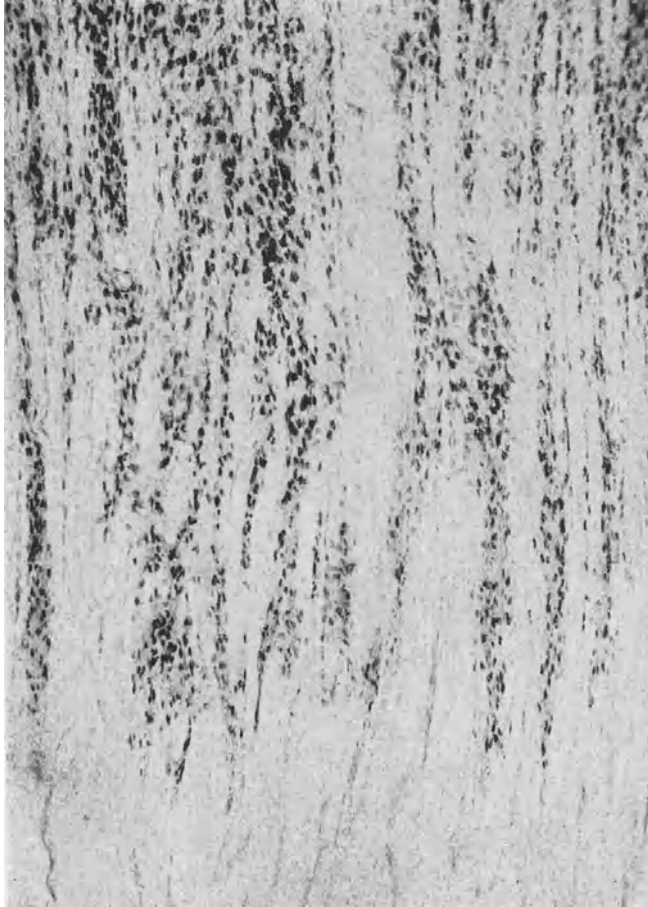


Abb. 937. Brücke, Flachschnitt durch den unteren Teil in der Gegend der Pyramidenbahn, Kerne, Toluidinblau. P. phot. 50×.

kann man unterscheiden: 1. Zellen, deren Neurit sich in der näheren Umgebung reich verästelt, vergleichbar den Zellen des Golgischen Typus der Kleinhirnrinde, die der Großhirnrinde sind jedoch kleiner. Diese Zellen liefern wohl die Hauptmenge der „Körnerzellen“. 2. Zellen mit horizontal verlaufenden Neuriten; hierher gehören flach ausgebreitete Zellen der I. Schicht, auch Körnerzellen der IV. Schicht. 3. Zellen mit aufsteigenden Neuriten, ein wenig häufiger Typ, zu dem Körnerzellen der IV. Schicht gehören. 4. Zellen mit absteigenden Neuriten, hierher die Spindelzellen der VI. Schicht (auch die Pyramidenzellen), die Grenze gegen kleine und unregelmäßige Formen der Pyramidenzellen ist willkürlich.

Wir unterscheiden folgende 6 Schichten, die mit römischen Ziffern bezeichnet zu werden pflegen<sup>1)</sup>:

I. Molekularschicht, plexiforme Schicht; sie ist arm an Ganglienzellen, in ihr verzweigen sich die Dendriten zahlreicher Ganglienzellen und die



Abb. 938. Hirnstamm quer, Vorderende der Rautengrube mit: *a—d* Velum medullare anterius (Kleinhirnbau); *a* Stratum moleculare, *b* Purkinje-Zellen, *c* Körner, *d* Marklager und Ependym, *e* Ventriculus IV, *f* Brachium conjunctivum, *g* Radix mesencephalica N. V, *h* Locus coeruleus, *i* Lemniscus lateralis, *k* Lemniscus medialis, *l* Substantia reticularis, *m* Fasciculus longitudinalis medialis, *n* Raphe, *o* graue Substanz am Boden der Rautengrube. Gallein, P. phot.

Endausbreitungen aufsteigender Neuriten. Die Zellen sind kleine birnförmige oder spindelige horizontal gestreckte Zellen. Die meisten der sichtbaren Kerne sind solche der Glia und der Gefäße.

<sup>1)</sup> Hier schließen wir uns der v. Eonomoschen Gliederung und Beschreibung an.



Abb. 939. Zellen des Nucleus ruber nach einem Toluidinblaupräparat. P. gez. 330 $\times$ . Große und kleine Zellen; die kleine Zelle rechts mit Pigment.

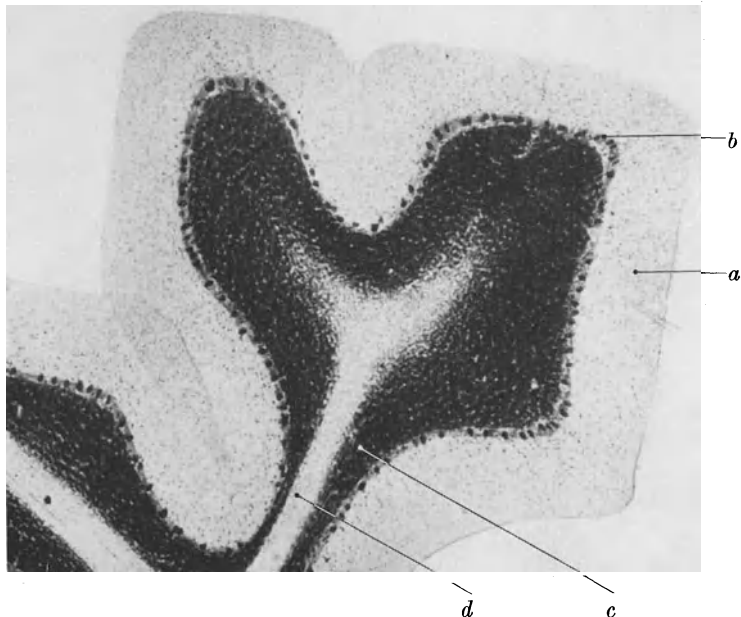


Abb. 940. Kleinhirn, Mensch, Toluidinblau, ein Lättchen, loser Schnitt. P. phot. 24 $\times$ . *a* Stratum moleculare, *b* Stratum ganglionare (Purkinje-Zellen), *c* Stratum granulosum, *d* Marklamelle.

II. Äußere Körnerschicht, sie besteht aus zahlreichen dichten kleinen Zellen mit kleinem Zelleib, die sich auf dem Golgibild als verschiedenartige Zellformen erweisen.

III. Äußere Pyramidenschicht, Pyramidenzellen verschiedener Größe lockerer Anordnung, die meist von außen nach innen an Größe zunehmen, wonach diese Schicht weiter untergeteilt werden kann.

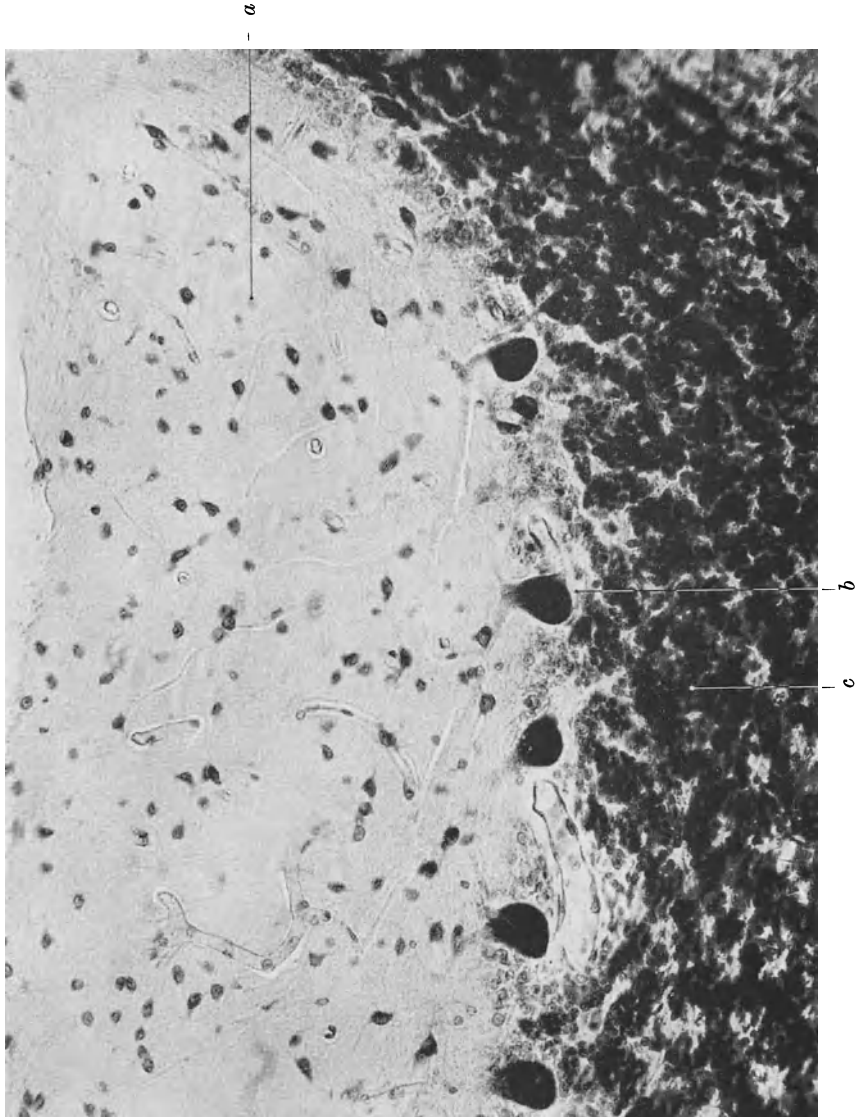


Abb. 941. Kleinhirn wie Abb. 940. P. phot. 250 $\times$ . *a* Stratum moleculare, *b* Purkinjesche Zelle mit Implantationskegel, *c* Stratum granulosum.

IV. Innere Körnerschicht, die der Schicht II im ganzen gleicht.

V. Innere Pyramiden, wieder mit locker angeordneten Pyramidenzellen.

VI. Die Schicht der Spindelzellen oder multiformen Zellen. Sie ist gegen Schicht V nicht scharf abgesetzt. Ihr gehören neben Pyramidenzellen die Spindelzellen und unregelmäßigere Formen an.

Die Zellmassen dieser Schichten werden durch die radiär zur Windung einstrahlenden Bündel markhaltiger Fasern gegliedert zu radiären Reihen oder Säulen. In den tieferen Schichten, wo diese Bündel am dichtesten sind, ist diese Reihengliederung am deutlichsten, sie wechselt entsprechend den

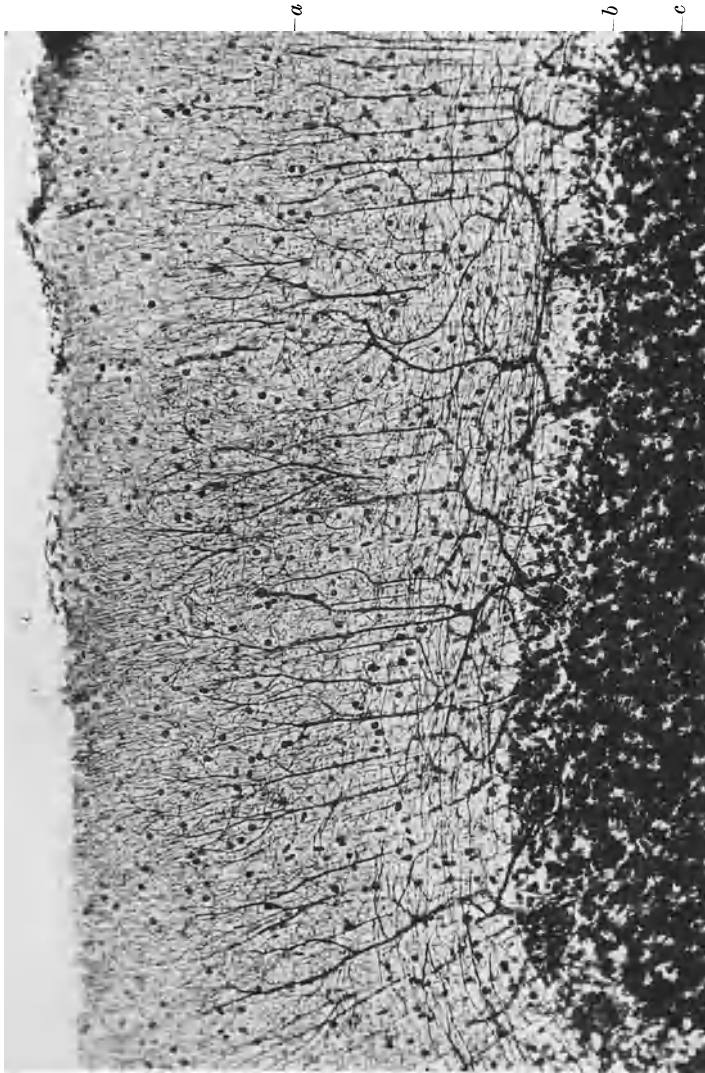


Abb. 942. Kleinhirn, Mensch, Silberfärbung. Präparat Stöhr. P. phot. 150  $\times$ . a Stratum moleculare, b Stratum granulosum, c Stratum ganglionare.

verschiedenen Feldern. In der VI. Schicht werden die Zellen naturgemäß durch diese Bündel weiter voneinander getrennt als in den höheren.

Über die Verbindungen der Schichten und Zellformen sind wir beim Großhirn nicht so genau unterrichtet wie beim Kleinhirn. Zunächst steigen die Spitzendendriten fast aller Pyramiden, zum mindesten der größeren zur I. Schicht auf; hinzu kommen die einstrahlenden Radiärfasern, die bis zur I. Schicht aufsteigen. Diese Elemente bilden ein außerordentlich dichtes Geflecht, wozu noch die in dieser Schicht befindlichen Zellen mit ihren Dendriten und Neuriten

kommen. Da weder von den aufsteigenden Neuriten noch Dendriten in den übrigen Schichten, die sie durchlaufen, Seitenzweige fehlen, so werden die einzelnen Schichten aufs innigste aneinandergefügt.

Die Tangentialverbindungen werden durch Systeme in dieser Richtung verlaufender markhaltiger Nervenfasern aufgebaut, deren Zugehörigkeit zu bestimmten Neuronen unsicher ist. Hinzu kommen die Kollateralen der auf- und besonders der absteigenden Neuriten (z. B. der Pyramiden), die dann allerdings regelmäßig ins Mark absteigen und die betreffende Windung verlassen.

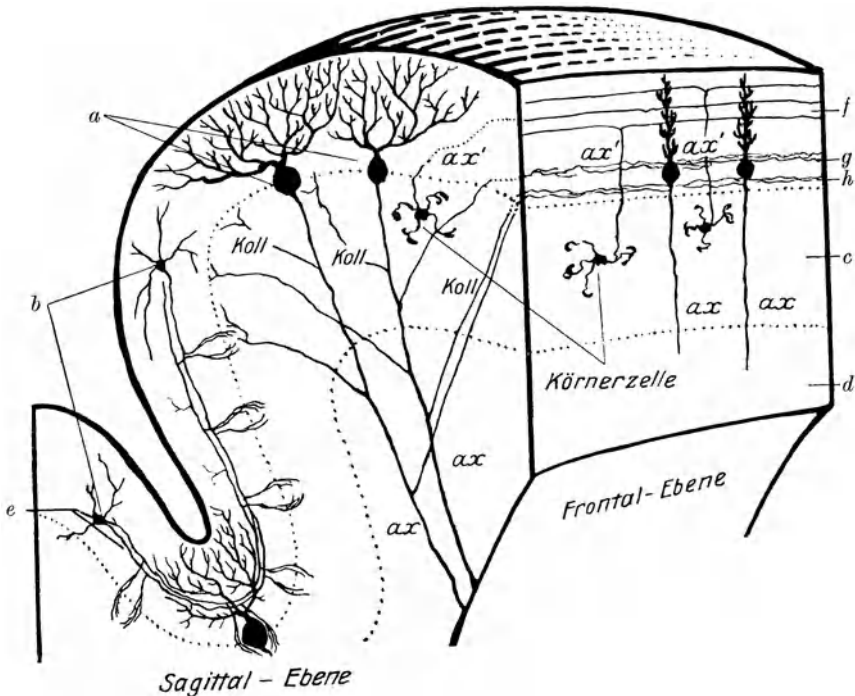


Abb. 943. Schema der Kleinhirnrinde. (Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4, Jakob.) *a* Purkinjesche Zellen, *ax* deren Achsenzylinder, *Koll.* Kollateralen davon, *b* Korbzellen, *ax'* deren Achsenzylinder, *c* Körnerschicht, *d* Marklager, *e* Tangentialfasern (Achsenzylinder der Korbzellen und rückläufige Achsenzylinderkollateralen der Purkinjeschen Zellen), *f* Parallelfasern (Achsenzylinder der Körnerzellen), *g, h* Plexus supra- und infraganglionaris.

Die Verbindungen der Neurone sind in der Großhirnrinde anscheinend so zahlreich, daß eine Gliederung kaum möglich erscheint.

Die Myeloarchitektonik, die Anordnung der markhaltigen Fasern ergibt für die einzelnen Felder ebenso kennzeichnende Bilder, wie die Zytoarchitektonik<sup>1)</sup>. Die überwiegende Zahl der in der Rinde befindlichen Fasern verläuft in zwei Hauptrichtungen, der radiären und der horizontalen oder tangentialen. Beide Faserarten zeigen in den verschiedenen Schichten der Rinde eine ungleiche Zahl und auch eine ungleiche Dicke. So kann man also auch nach den Fasern die Schichten gliedern. Dabei sind die horizontalen Fasern wichtiger. An der einzelnen Stelle ist die Mehrzahl der horizontalen Fasern annähernd gleich dünn (Grundfasern), dazu kommen mehr oder weniger dicke Fasern (Einzelfasern).

<sup>1)</sup> Die folgenden Sätze nach O. Vogt 1919.



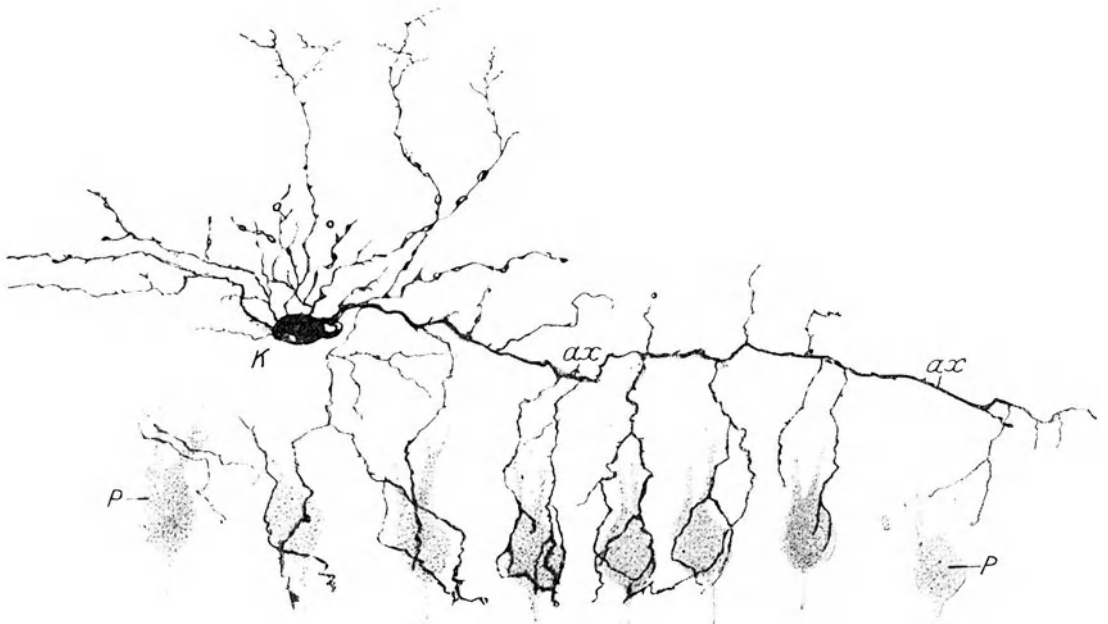


Abb. 944. Korbzellen vom Menschen, Golgi. (Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4, Jakob.) *K.* Korbzelle, *P.* Purkinjesche Zelle, *ax.* Achsenzylinder der Korbzelle.

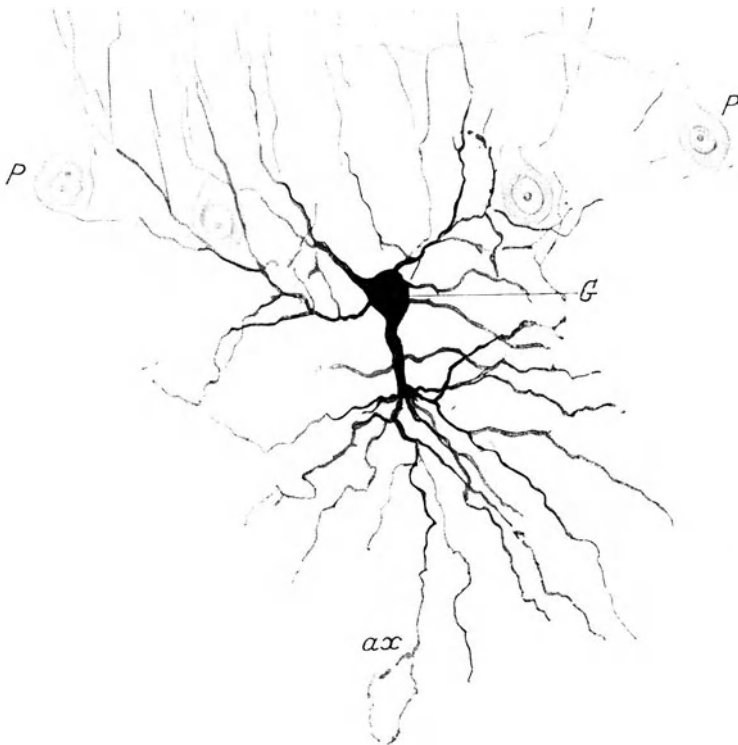


Abb. 945. Golgi-Zelle vom Menschen mit kurzem Achsenzylinder. (Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4, Jakob.) *G.* Golgi-Zelle, *ax.* deren Achsenzylinder, *P.* Purkinjesche Zelle.

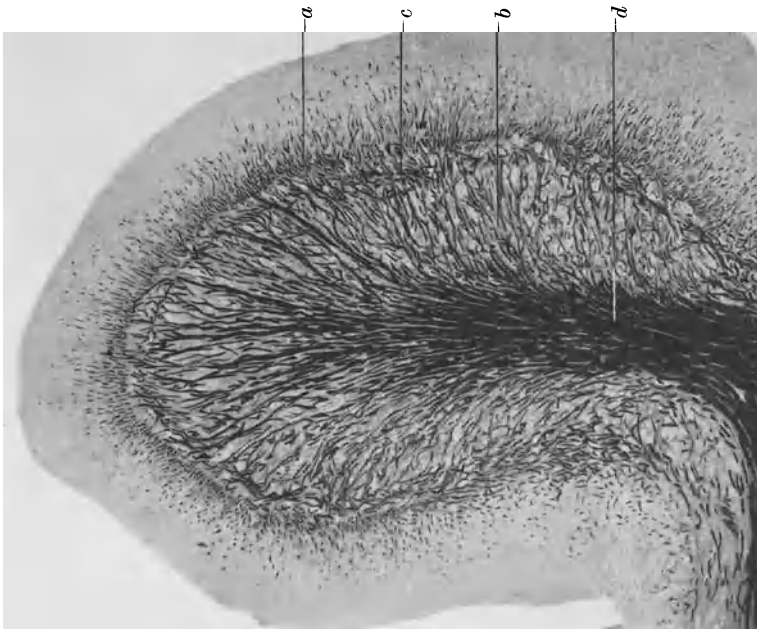


Abb. 947. Kleinhirn, Mensch, Flocculus, Markscheidenfärbung, Myeloarchitektur. *a* Plexus supraganglionaris, *b* Plexus infraganglionaris, *c* Radiärfasern der Körnerschicht mit infraganglionärem Plexus, *d* Marklamelle. (Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4, Jakob.)

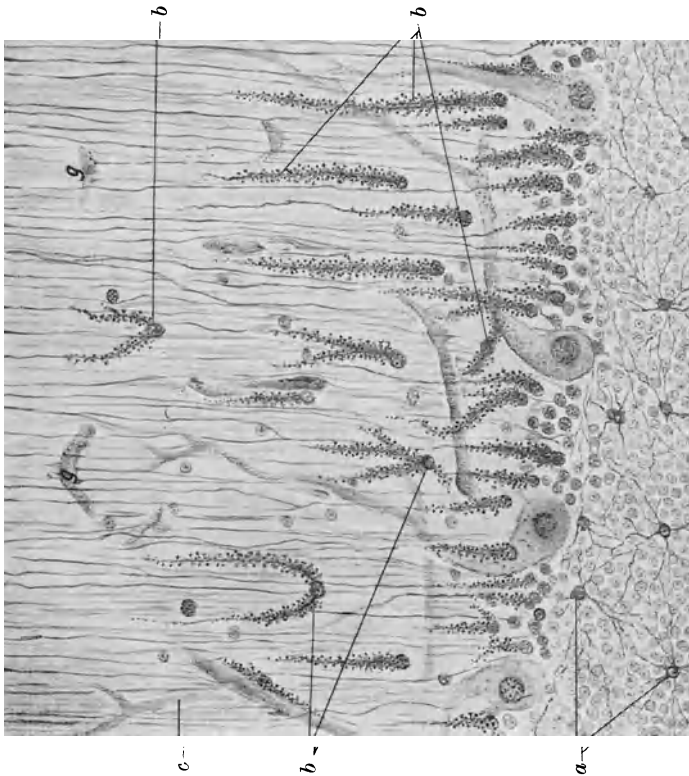


Abb. 946. Gliapräparat nach der Cajalschen Goldsublimatmethode von der Kleinhirnrinde des Menschen. *a* Astrozyten, *b* Fibrinazellen, *c* Gefäß. (Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. 4, Jakob.)



Abb. 948. Kleinhirn, Mensch. Thierschsches Injektionspräparat. P. phot. 28 $\times$ .  
*a* Piagefäß im Sulcus, *b* Stratum granulosum, *c* Stratum moleculare.

Auch unter den Radiärfasern kommen öfter Fasern verschiedener scharf getrennter Dicke vor.

In der Zahl der abgrenzbaren Schichten, der Dichtigkeit und Dicke der Fasern unterscheiden sich die Felder, auch hier ist es gelungen (O. Vogt) ein Grundschema aufzustellen, von dem die vorkommenden Arten der Schichtung

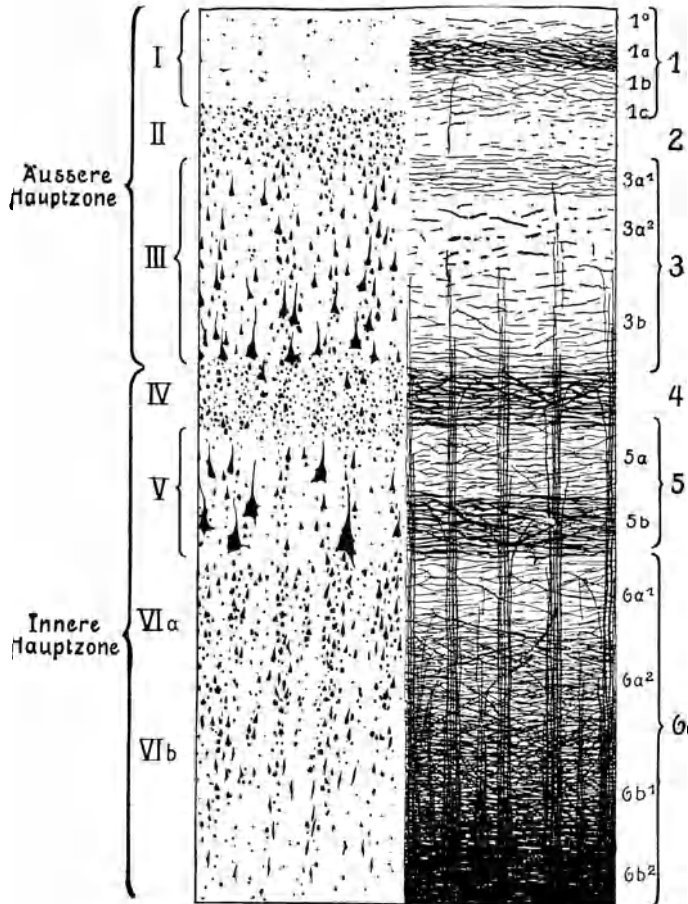


Abb. 949. Schema der Zyto- und Myeloarchitektonik. (Aus v. Economo, Zellaufbau 1927.)  
I—VI und 1—6 die 6 Schichten, mit Unterteilungen.

sich als Variationen des Grundschemas ableiten lassen. Diese Faserschichten zeigen zu den Zellschichten bestimmte, vielfach konstante, dabei nicht ohne weiteres aus der Lage ableitbare grob-mechanische, Beziehungen. Die Beziehung von Zyto- und Myeloarchitektonik zeigt Abb. 949.

Das Studium der Zyto- und der Myeloarchitektonik führt zu den verschiedenen „Hirnkarten“, in die die Architektonik nach den größeren und den feineren Unterschieden eingetragen wird. Iso- und Allokokortex als eine Gliederung war oben genannt. Im Isokortex kann nach dem Vorkommen der Körnerzellen die agranuläre Rinde von der granulösen, mit kaum anderen als Körnerzellen unterschieden werden, dazwischen liegen dann Mitteltypen.

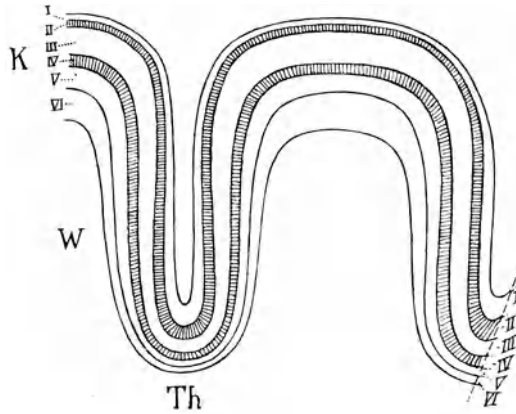


Abb. 950. Schema des Verhaltens der 6 Schichten in der Furche und auf der Windung. (Nach v. Economo.) *K* Kuppe, *W* Wand, *Th* Tal.

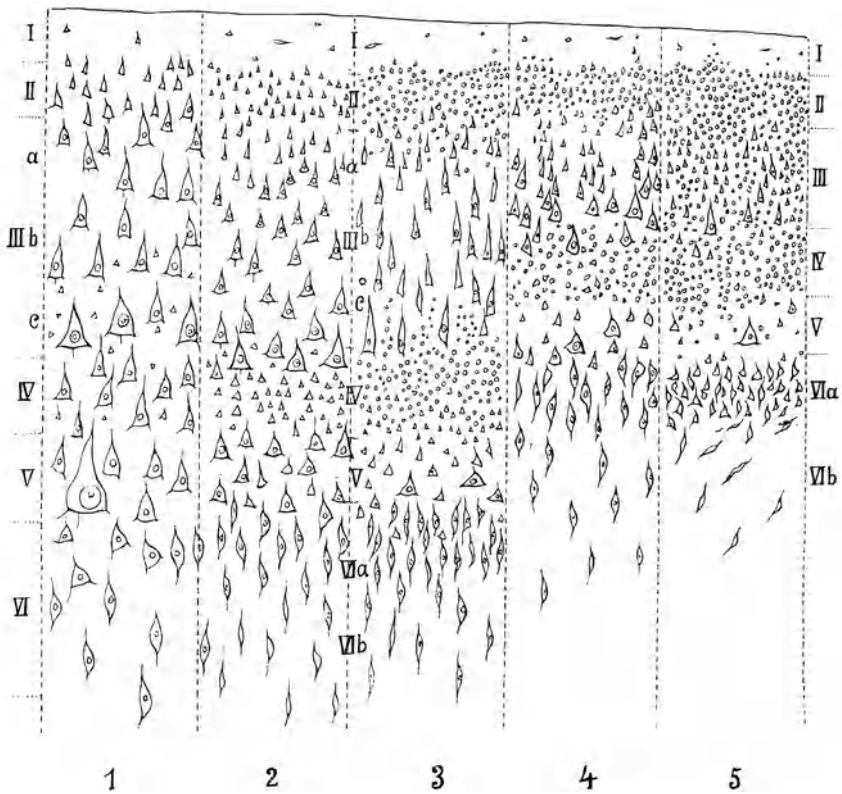


Abb. 951. 5 verschiedene Typen des Zellaufbaues. 1 Agranuläre Rinde, 5 granulöse Rinde. (Aus v. Economo.)

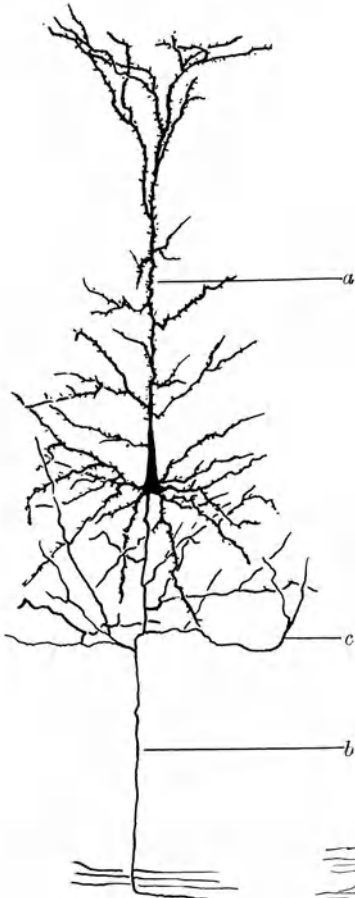


Abb. 952.

Abb. 952. Pyramidenzelle mit allen Fortsätzen nach Golgi-Präparaten. *a* Spitzendendrit, *b* Neurit, *c* Kollaterale des Neuriten, die Dendriten mit Härchen besetzt. (Aus Ramón y Cajal.)



Abb. 953.

Abb. 953. Spindelzellen der VI. Schicht. Neuriten glatt. (Aus Ramón y Cajal.)

Abb. 954. Zellen der Molekular- und Körnerschicht. (Aus Ramón y Cajal.)

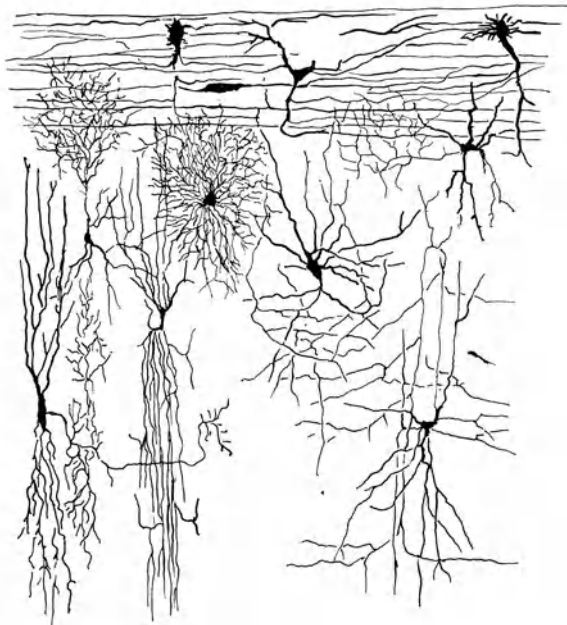


Abb. 954.

Das Schema Abb. 951 zeigt 5 Grundtypen, deren Verteilung eine Art Übersichtskarte gibt. Schließlich kann man alle unterscheidbaren Felder eintragen und kommt so zu einer Detailkarte, wobei zu jedem Kartenfeld durch Beschreibung

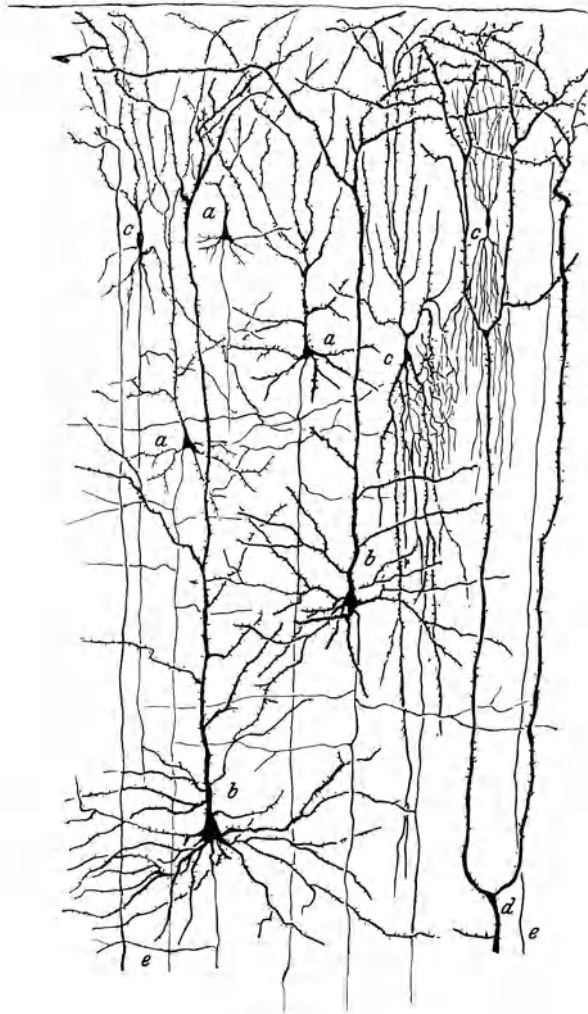


Abb. 955. Die drei oberen Schichten der Hirnrinde eines 1 Monat alten Kindes nach Golgi-Präparaten aus Ramón y Cajal. *a* Kleine Pyramide, *b* größere Pyramide der III. Schicht, *c* Körnerzellen verschiedener Art, *d* Spitzendendrit einer großen Pyramide der IV. Schicht, *e* aufsteigende feine Dendriten der tiefen Schichten; beachte die absteigenden Neuriten und ihre Kollateralen.

und Abbildung die Architektonik der zugehörigen Rinde nach Zell- und Faserbild zu liefern ist. Das ist allmählich eine umfangreiche Wissenschaft geworden und die Zahl der unterschiedenen Felder ist bereits recht groß (weit über 50 im Isokortex).

**368. Die Epiphyse** (Abb. 965). Über die Lage der Epiphyse und ihre Verbindung mit dem Gehirn vgl. man die Lehrbücher der Anatomie. Das Organ

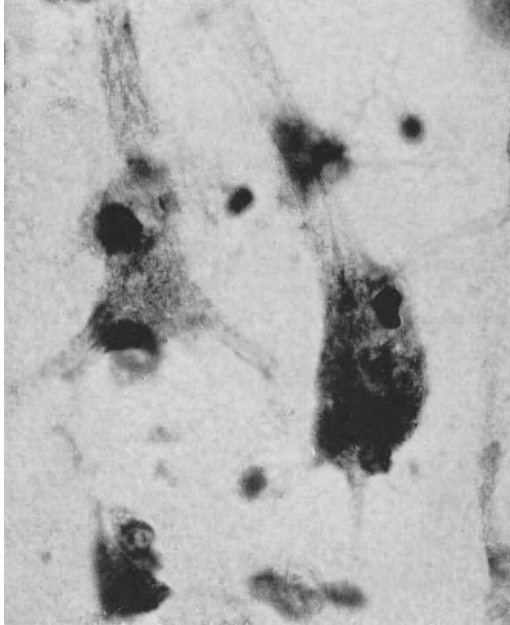


Abb. 956. Pyramidenzelle mit Implantationskegel und Gliabegleitzellen. Toluidinblau.  
P. phot. 800 $\times$ .

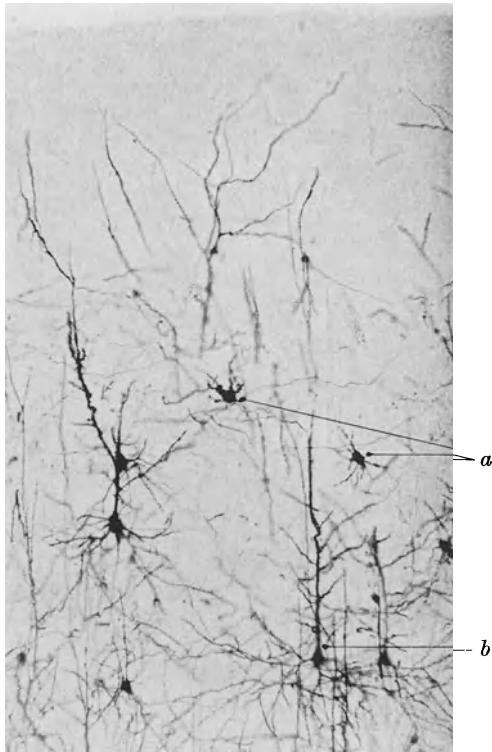


Abb. 957. Golgi-Bild der Körnerzellen; Golgi-Präparat Würzburg. P. phot. 108 $\times$ .  
*a* Körnerzellen, *b* kleine Pyramidenzelle.



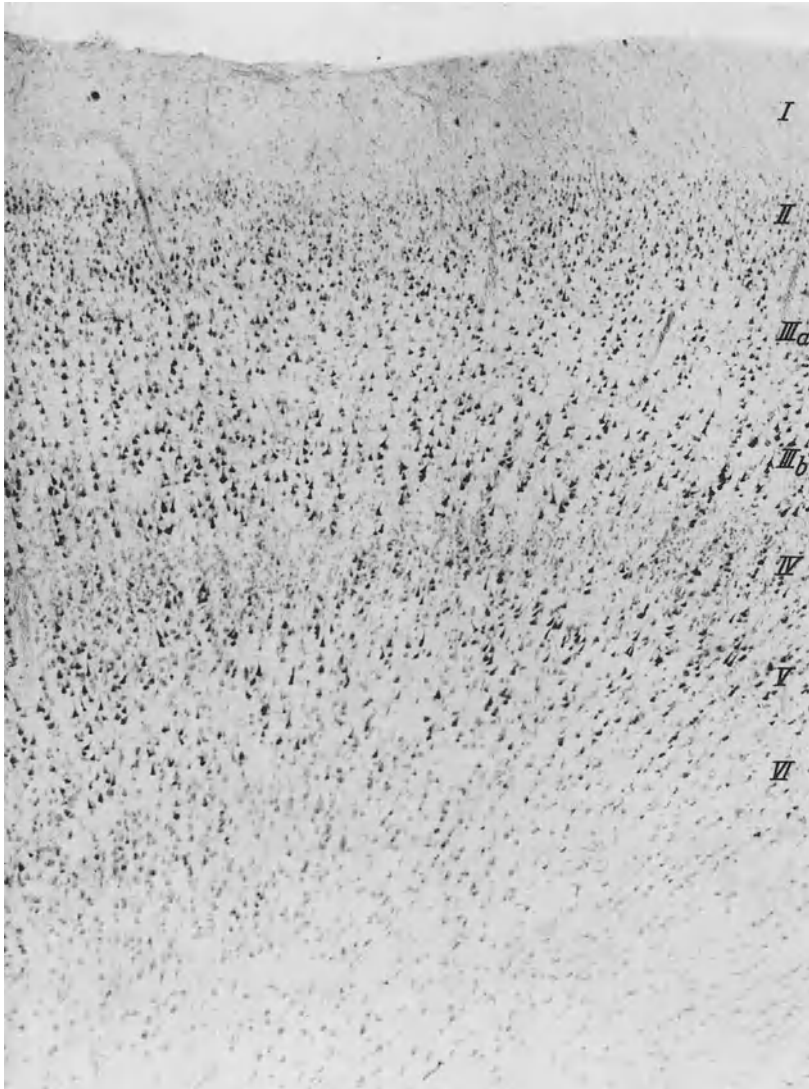


Abb. 958. 6 Schichtenrinde in typischer Ausbildung vom Gyrus temporalis medius; *TE*, Area temporalis propria, Toluidinblau. P. phot. 57 $\times$ . Schichten I—VI, III in typischer Weise unterteilt, in eine Schicht kleinerer IIIa und größerer Zellen IIIb.

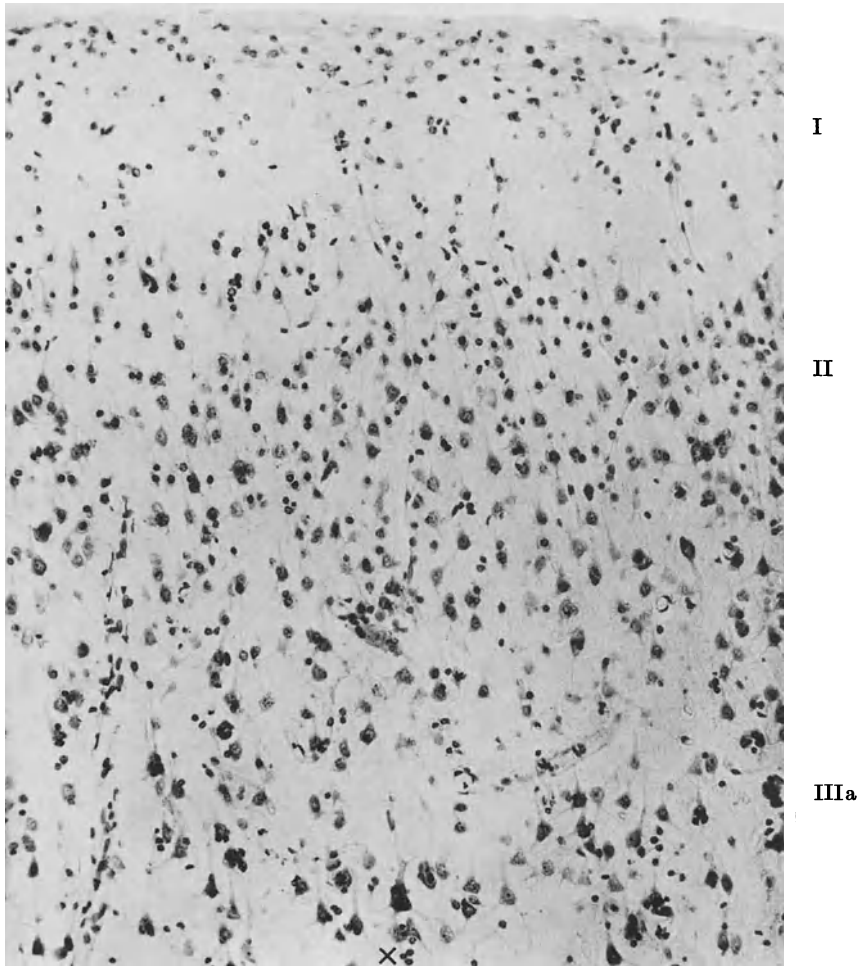
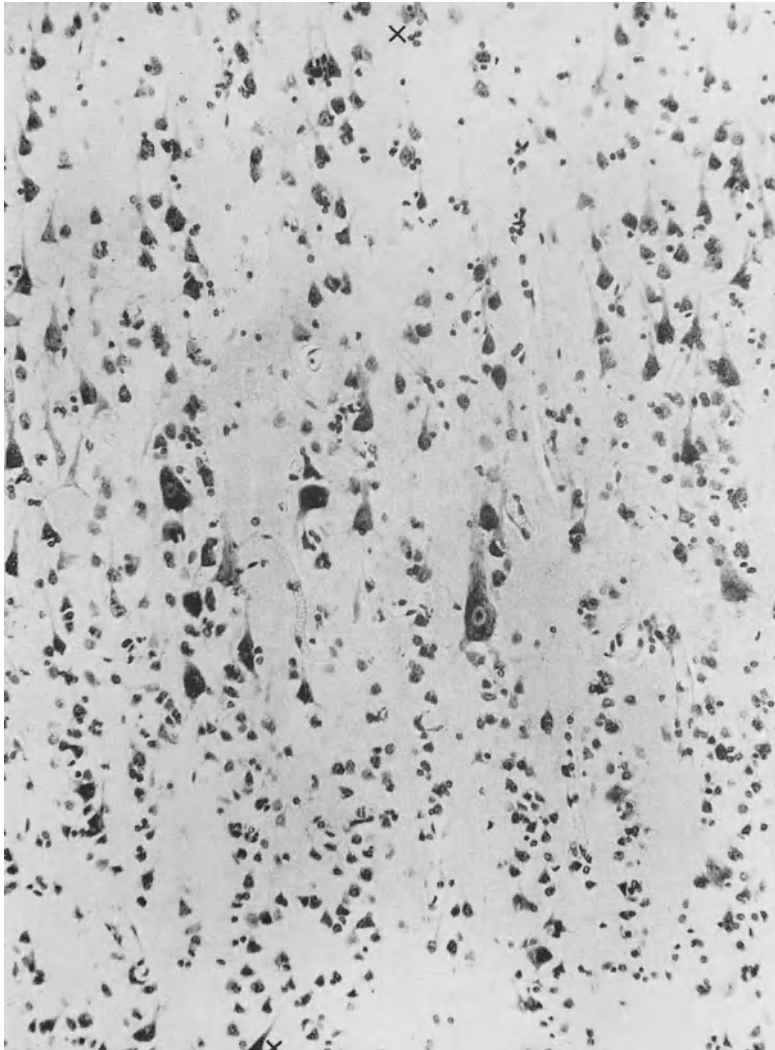


Abb. 959a.

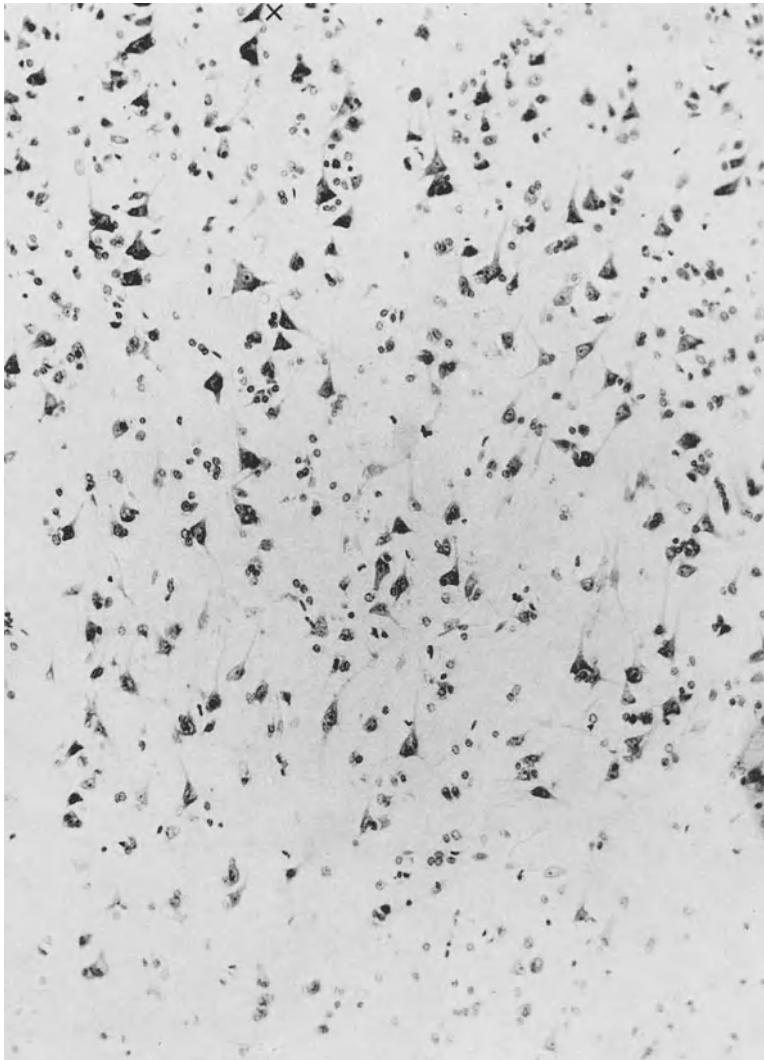
Abb. 959 a—c. Kuppe der hinteren Zentralwindung PG. Toluidinblau. P. phot. 150×. Übersicht über die Zellformen. Aufnahmeserie; die mit × bezeichneten Stellen decken einander. Schichtenbezeichnung I—VI am Rande; in Schicht VI beachte man die „multiformen“ Zellen.



IIIb

IV

Abb. 959b.



V

VI

Abb. 959c.

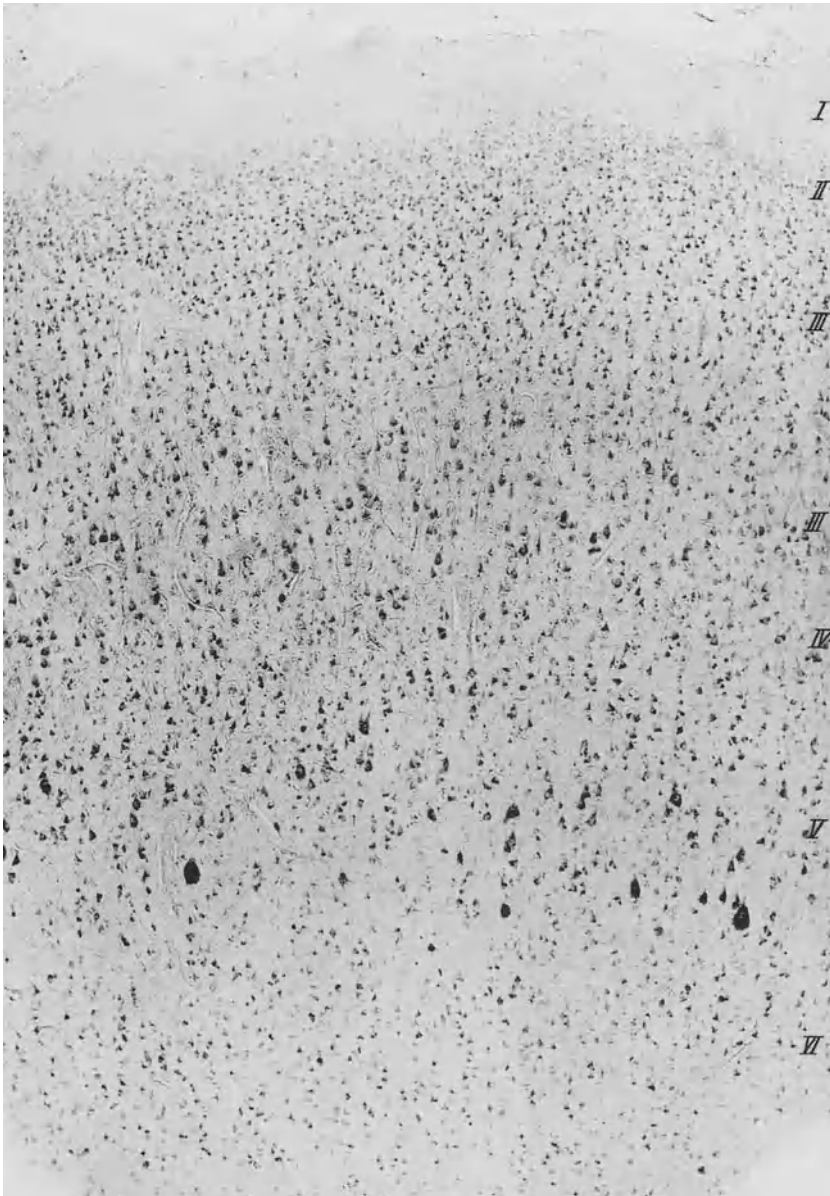


Abb. 960. Gyrus praecentralis, vordere Wand des Sulcus centralis. P. phot. 57 $\times$ . FAY. Riesenzellenregion; die Körnerzellen der IV. Schicht sehr undeutlich; III in IIIa und IIIb gegliedert.

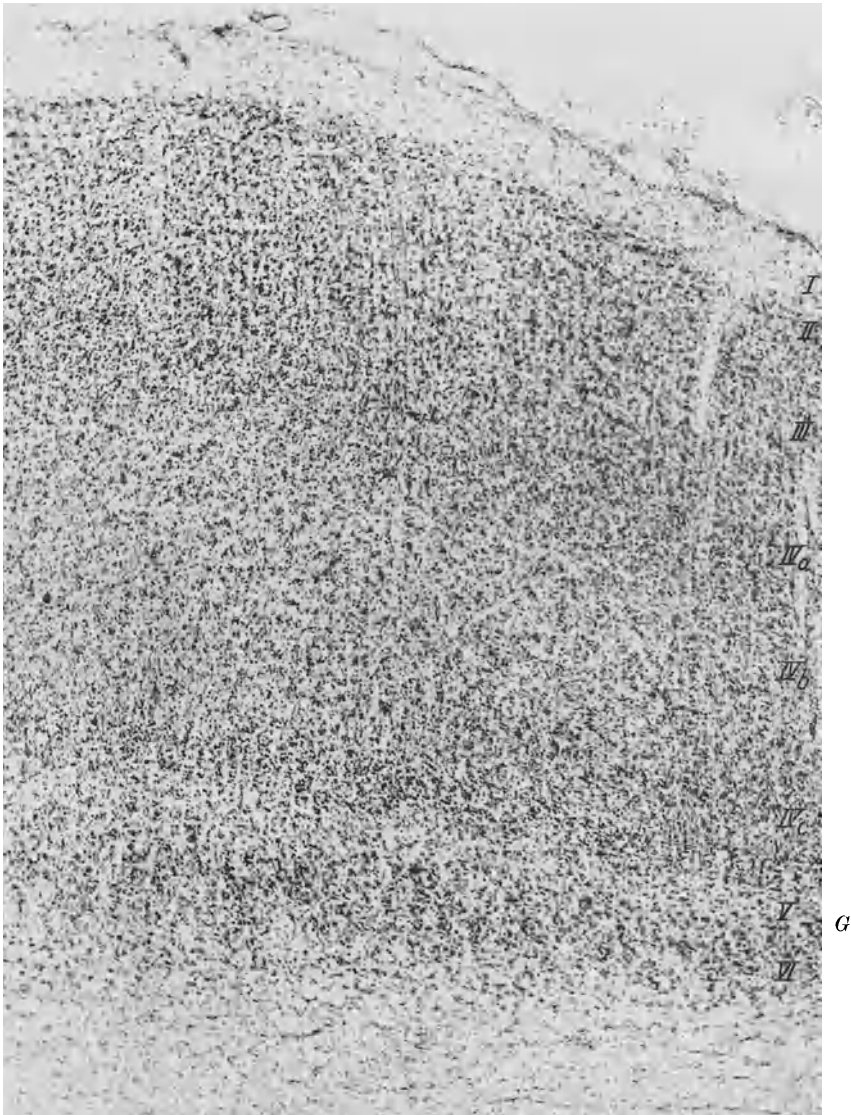


Abb. 961. Area striata (OC) in der Fissura calcarina. Toluidinblau. P. phot. 57 $\times$ . An Stelle der Schichtung aus Körnern und Pyramiden tritt eine allgemeine Verkörnclung ein mit drei hellen Streifen, diese liegen in Schicht III (hier wenig deutlich), IVb und V. Der weiße Streifen in V (G) ist der Gennarische Streifen, das Kennzeichen der Area „striata“.

wird meist als Drüse mit innerer Sekretion aufgefaßt und manches erinnert an den Bau einer solchen, wenn auch der typische „endokrinische Bau“ (S. 383) nicht verwirklicht ist. Ein Zipfel des III. Ventrikels ragt in das Organ hinein, jedoch nicht bis an die Spitze, so daß der Hauptteil keinen Hohlraum im Inneren besitzt. Die Epiphyse besteht aus einem kernreichen Gewebe, das

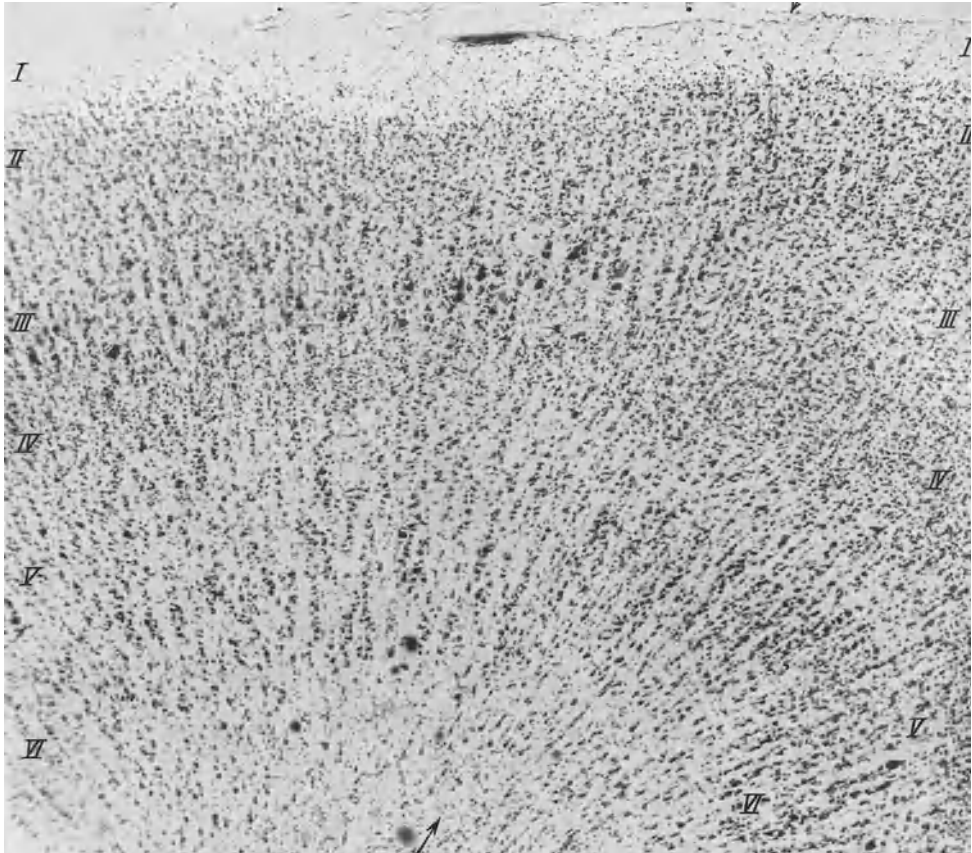


Abb. 962. Übergang der Area striata (OC) in die Area peristriata (OB) mit dem Grenzgebiet der großen Pyramiden in der III. Schicht. P. phot. 57 $\times$ . Der helle Streifen in III hier gut sichtbar. Die beiden Pfeile zeigen die Grenze an.

durch Bindegewebshalken und Septen in rundliche aber unregelmäßige Ballen aufgeteilt ist. In diesem Bindegewebe verlaufen die Gefäße; es steht mit der Pia in Verbindung. Das kernreiche Gewebe läßt epithelähnliche Zellen und Anordnungen nicht erkennen, es soll aus Gliagewebe mit eingelagerten anderen Zellen bestehen. Ob innerhalb dieser Gewebekugeln ein Kapillarnetz vorkommt, ist unsicher. Etwa vom 17. Jahre ab soll das Organ Rückbildungserscheinungen zeigen, bei der Zellen zugrunde gehen und der „Hirnsand“ auftritt, rundliche unregelmäßige harte Körper, die aus Kalk- und Magnesiasalzen mit einer organischen Grundlage bestehen.

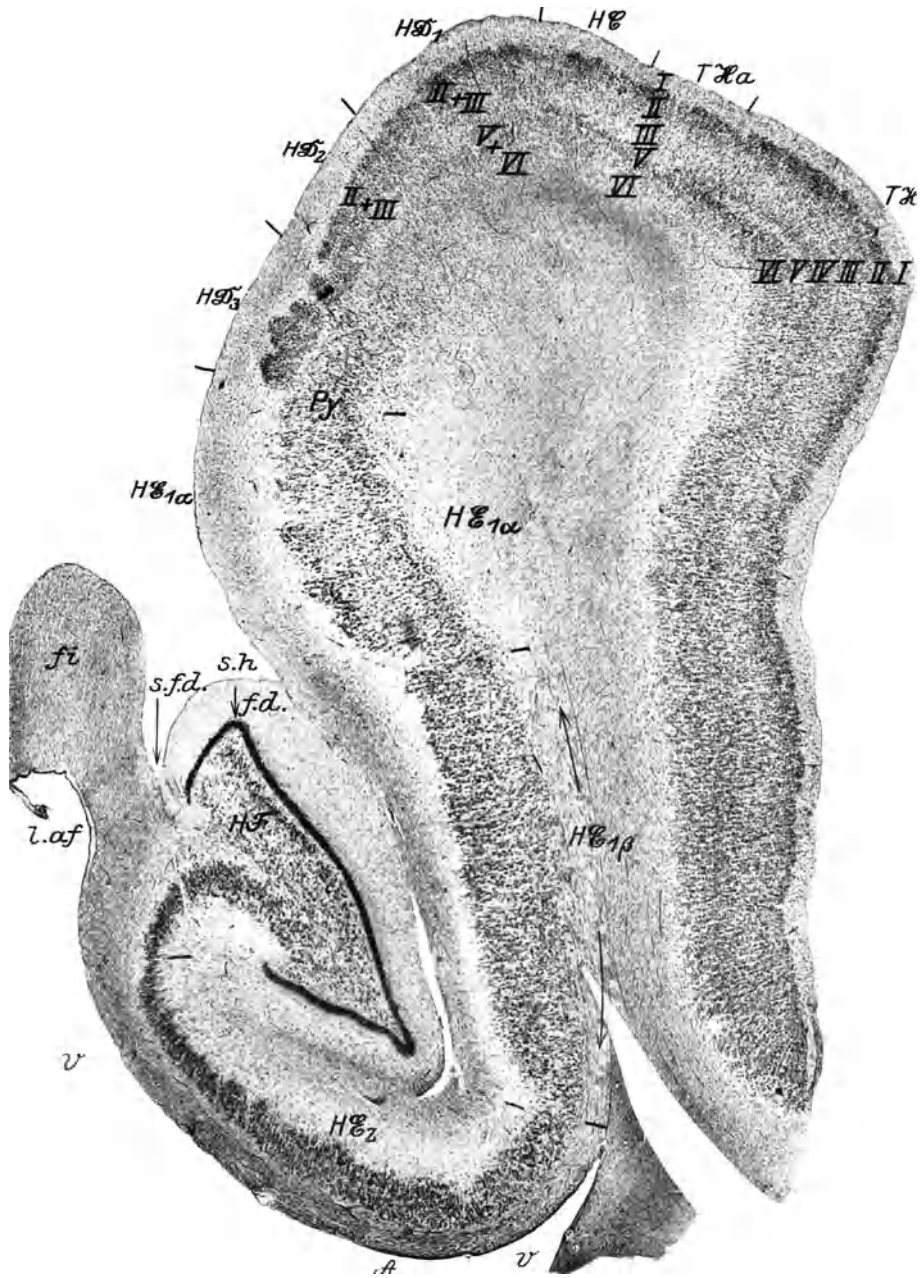


Abb. 963. Frontalschnitt durch die Mitte des Gyrus hippocampi. Aus v. Economo, 11 $\times$ . V. Ventrikel, A. Ammonshorn, Fi. Fimbria hippocampi, Fd. Fascia dentata, sfd. und s.h. Sulcus fasciae dentatae und hippocampi, l.af. Lamina affixa, HE 1 $\alpha$ -TH Forderung des Gyrus hippocampi; rechts unten die 6-Schichtenrinde des Schläfenlappens. Beachte die Unterteilung des Gyrus hippocampi in Einzelfelder.





Abb. 964.

Abb. 964. Großhirn vom Pavian mit Tusche injiziert. Toluidinblau,  $80\mu$  Schnitt. Zytoarchitektonik und Angioarchitektonik, keine Deckung beider. Zellsäulen der Rinde. *a* Rinde, *b* Mark. P., phot. 108 X.

Abb. 965. Epiphyse vom Menschen, Wetzel präp. Azanfärbung. P., phot. 110 X: *a* Pia, *b* Bindegewebssepten mit der Pia zusammenhängend, dazwischen das Epiphysegewebe, *c* Konkremente in der Pia.

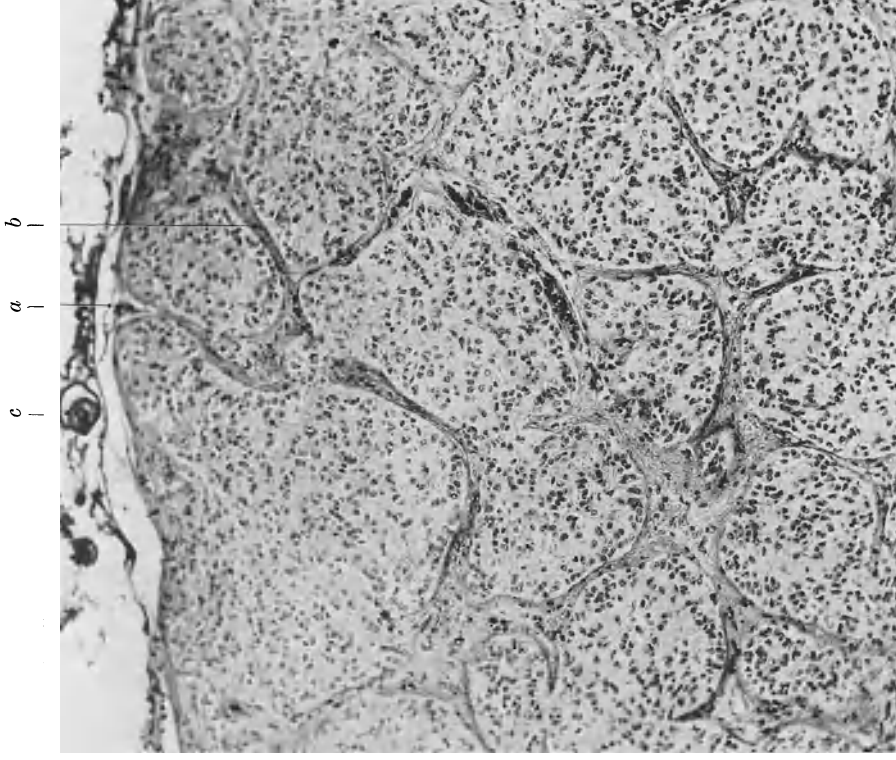


Abb. 965.

## Das periphere Nervensystem.

### Bahnen und Ganglien.

**369. Entwicklung** (Abb. 890, 891 u. 892, 966). Wir haben früher (S. 760) kennengelernt, wie sich das Zellmaterial des Neuralrohres in Neuroblasten und Spongioblasten (Glioblasten) aufteilt, aus denen die Elemente der Nervensubstanz hervorgehen. Sie bauen auch das periphere Nervensystem auf, nur daß

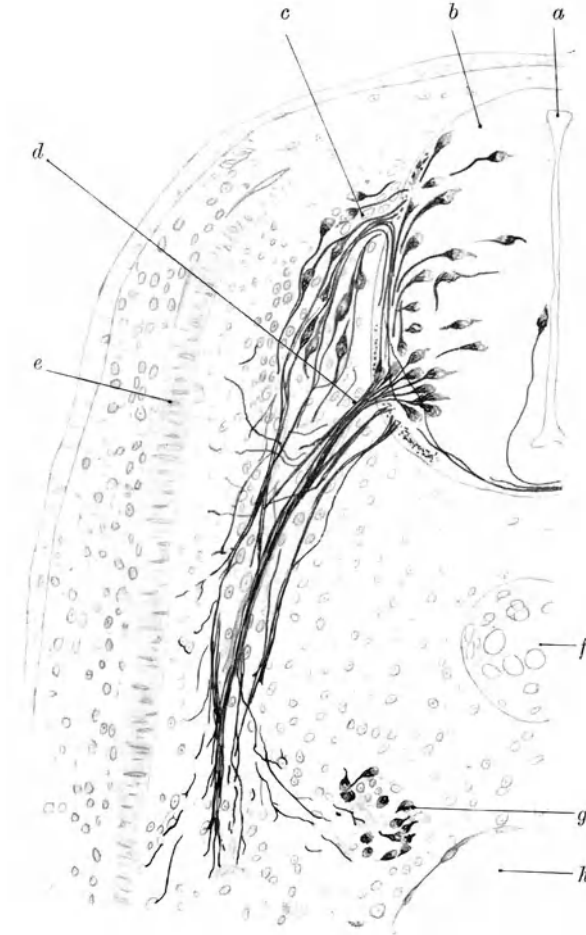


Abb. 966. Hühnerembryo 60 Stunden alt, Neuralrohr, Silberfärbung. (Nach Held, 1909.)  
*a* Zentralkanal des Neuralrohres, *b* Wand des Neuralrohres, darin die Neuroblasten, *c* Neuroblasten des Spinalganglions, *d* Vorderwurzel, *e* Muskelanlage, *f* Chorda dorsalis, *g* Ganglion des Grenzstranges, *h* Aorta.

hier das Bindegewebe sich reichlich beteiligt. Die Neuriten der Neuroblasten des Vorderhorns und der Hirnnervenkerne durchsetzen den Randschleier und die Membrana limitans der Pia und gelangen ins Mesenchym. So entsteht die periphere Bahn, die auf vorgeschriebenem Wege ihre Endstellen erreicht. Dasselbe gilt für die Neuroblasten der sich in die einzelnen Ganglien aufteilenden Ganglienleiste, die, zunächst als bipolare Zellen einen Fortsatz als hintere

Wurzel in das Rückenmark (S. 761, Abb. 889) senden, den anderen mit der Vorderwurzel zusammenschließen. Auch hier geht die Wachstumskeule voraus und sucht gleichsam in amöboider Bewegung den Weg. Diesen zunächst nackten Neuriten legen sich periphere Gliazellen an (Schwannsche Zellen), die dem Ganglion spinale entstammen. So entsteht ein Bündel neuroplasmatischer Fortsätze, die von Gliazellen begleitet und umscheidet werden und auch eine mesodermale Hülle bekommen (Kabelstadium der Nerven). Die Gliazellen der Peripherie wandern ebenfalls aus den Spinalganglien (Material der Ganglienleiste) aus und benützen als Weg die Bahnen der Neuriten.

**370. Zerebrospinales und autonomes Nervensystem.** Wir gliedern das periphere System in das zerebrospinale und das autonome System. Das erstere enthält nur

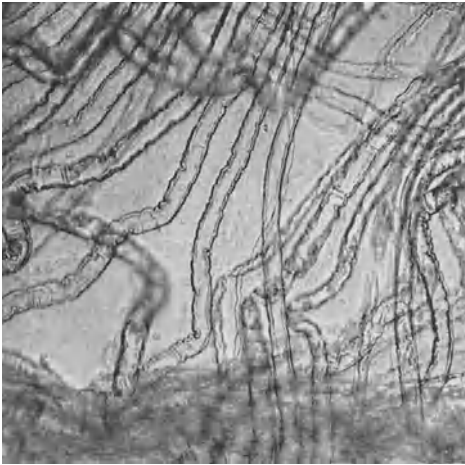


Abb. 967. Nervenfasern aus dem Plexus ischiadicus vom Frosch, frisch in Ringer-Lösung, abgeblendetes Hellfeld. P. phot. 170×.

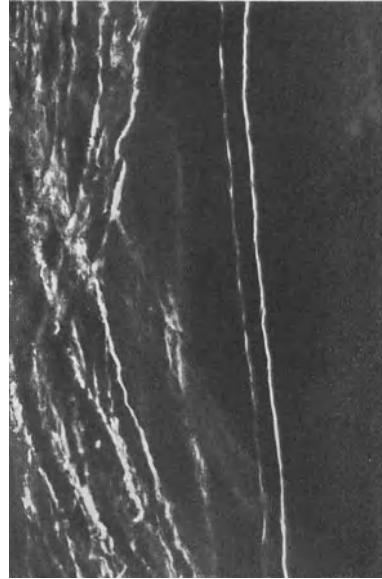


Abb. 968. Dasselbe wie Abb. 967 im Dunkelfeld. P. phot. 280×. Beachte, daß der Achsenzylinder optisch völlig leer ist.

in den Spinal- und entsprechenden Hirnnervenganglien periphere Zentren, das autonome System ist gerade durch die Menge der peripheren Ganglien ausgezeichnet, die, je weiter peripher, um so reichlicher durch Verbindungsbahnen in netzartigem Verlauf (Plexus) unter sich und mit den betreffenden Organen verbunden sind. Die Zerebrospinalnerven sind weißglänzend, die peripheren Teile des autonomen Systems sind graurötlich und glanzlos. Sie können in frischem Zustand schwierig vom Bindegewebe zu unterscheiden sein, beim konservierten menschlichen Material (Alkohol, Formol), sind sie ohne weiteres und leicht herauszupräparieren. Weiteres sehe man in den Lehrbüchern der Anatomie nach, prä- und postganglionäre Bahnen usw.).

**371. Die weißen Nervenfasern.** Wir haben S. 768 darauf hingewiesen, die Markscheide des Neuriten an dieser Stelle zu behandeln. Alle auf weitere Strecken im Zentralnervensystem verlaufenden Neuriten werden von einer fetthaltigen Substanz umhüllt, die durch ihr hohes Lichtbrechungsvermögen der weißen Substanz des Gehirns und Rückenmarks, den weißen Markstreifen in den grauen Massen, den peripheren Nerven die weiße Farbe verleiht. Es handelt sich um sog. „Edelfette“, phosphorhaltige Fettsubstanzen, die mit Wasser-

und Eiweißkörpern ein verwickeltes kolloides System bilden, dessen Masse auch als „Myelin“ bezeichnet wird. Am ganz frischen Zupfpräparat in Ringer-Lösung ist dieses Mark optisch leer, auch der von ihm eingeschlossene, sehr viel

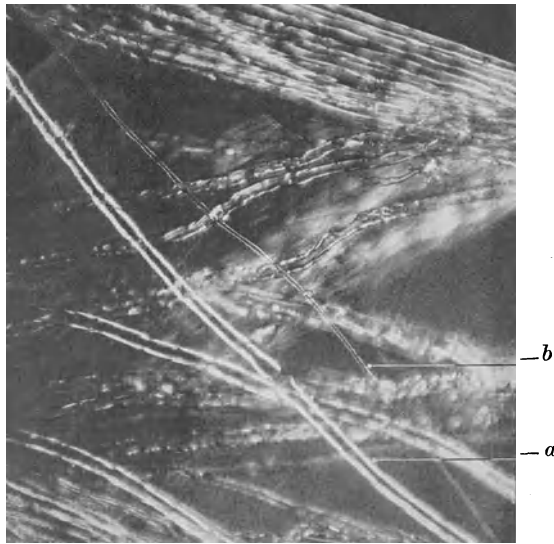


Abb. 969. Plexus ischiadicus vom Kaninchen, frisch in Ringer-Lösung in polarisiertem Licht. Achsen entsprechen den Seiten. Diagonallage zweier Nervenfasern. P. phot. 160 $\times$ .  
*a* dicke, *b* dünne Faser, auch eine Ranviersche Einschnürung und Schmidt-Lantermansche Kerben sind sichtbar.

schwächer brechende Achsenzylinder ist optisch leer, so daß das Bild eines zylindrischen Hohlraumes entsteht (Nervenröhren der alten Histologen). Die relative und absolute Dicke des Myelinmantels wechselt (Abb. 967 u. 968).

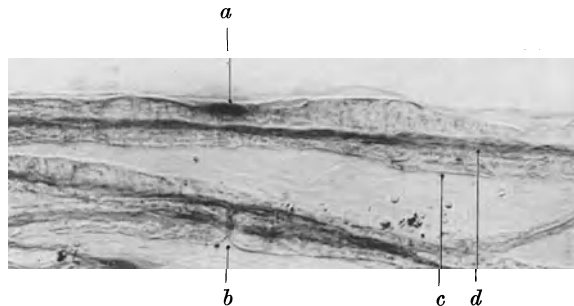


Abb. 970. Nervenfasern vom Kaninchen, isoliert und mit Karmin gefärbt. Präparat Würzburg. P. phot. 350 $\times$ . *a* Schwannscher Kern, *b* Einschnürung, *c* Neurilemma, *d* Achsenzylinder.

Das Myelin zerfällt an Zupfpräparaten in der Regel schnell, es treten Tropfen, Schlieren, kurz Entmischungen mannigfacher Art auf, „Myelinfiguren“. Der Fettkörper des Myelins löst sich in Äther, Benzol u. dgl. Dann bleiben die Eiweißkörper als „Neukeratingerüst“ in sehr wechselnder Form zurück, in der Längsansicht erscheint ein Maschenwerk, im Quer-

schnitt konzentrische Schichtungen oder radiäre Stäbe (Radspeichenstruktur). Alles sind gleichermaßen Kunstprodukte.

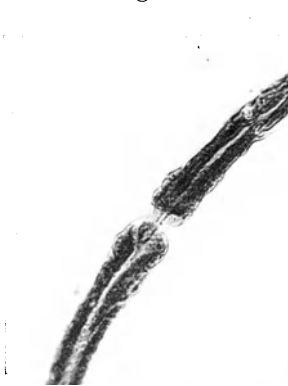


Abb. 971. Nervenfasern aus dem Plexus ischiadicus vom Frosch.  $\frac{1}{2}\%$  Osmiumsäure, Glycerin.

Ranviersche Einschnürung. P. phot. 350 $\times$ .

Das Myelin schwärzt sich bei Behandlung mit Osmiumtetroxyd in wässriger Lösung (Osmiumsäure). Dies ist eine charakteristische Reaktion und dient dazu, die Markscheiden gut sichtbar zu machen. Auf diese Weise wird die Markscheide auch am besten erhalten. Bei anderen Konservierungsmitteln, z. B. Formol, treten sehr viel stärkere Entmischungen mit Myelinfiguren auf. Die Markscheide bricht stark doppelt, und zwar stehen die Achsen radiär zur Faser (Abb. 969). In bezug auf die Nervenfasern ist also die Scheide negativ einachsige, doppelbrechend. In Diagonalstellung zu den gekreuzten Nikols erscheint die Markscheide dadurch leuchtend hell, nimmt man aber ein Gipsplättchen Rot I hinzu, so kommt bei Deckung der Achsen von Gips und Faser die Subtraktionsfarbe (gelb), bei dazu senkrechter Lage die Additionsfarbe (blau) heraus. Dies ergibt für dünne ganze Nervenbündel (z. B. vom Plexus ischiadicus vom Frosch) ein charakteristisches Bild. Legt man den Nerven parallel zur Achse des Gipsplättchens unter das Mikroskop, so erscheint er leuchtend gelb auf rotem Grunde, umgeben von blauen Rändern; das sind die Scheiden des Nerven aus kollagenen Fasern, die ja positiv einachsige doppelbrechend sind (Abb. 973).

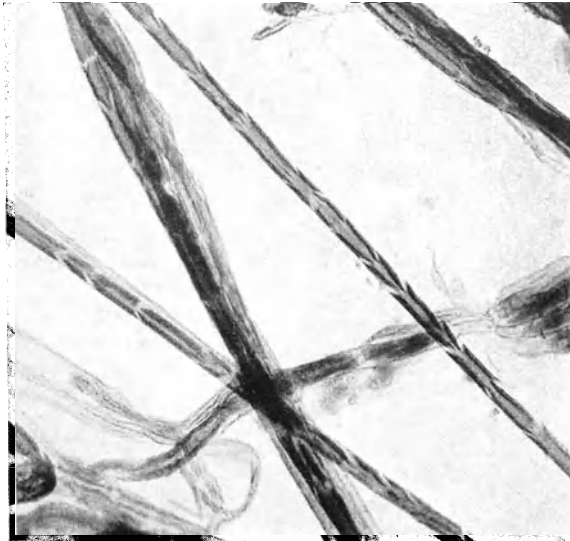


Abb. 972. Dasselbe Präparat wie Abb. 971. Schmidt-Lantermannsche Kerben. P. phot. 170 $\times$ .

Nach Behandlung mit Osmiumsäure bleibt die Doppelbrechung erhalten, nach anderen Konservierungsmitteln (Formol, Alkohol) verschwindet sie.

Die Myelinscheide ist von Zeit zu Zeit unterbrochen, der Nerv ist hier also dünner (Ranviersche Einschnürung). Die Strecke zwischen zwei Ein-

schnürungen heißt „interannuläres Segment“. Die Ranviersche Einschnürung ist auch am ganz frischen Nervenpräparat sichtbar (Abb. 969 u. 971).

Dies ist nicht der Fall bei den „Schmidt-Lantermanschen Einschnürungen“ (Abb. 972). Man erhält sie am besten, wenn man die Faser nach Behandlung mit Osmiumsäure in Glycerin einige Zeit aufbewahrt (nach  $\frac{1}{2}$  Stunde). Es handelt sich um trichterartige Unterbrechungen des Myelins. Was diese

Gebilde zu bedeuten haben, ist ganz unsicher.

Nach der älteren Darstellung ist der Myelinmantel von einer besonderen Hülle, dem Neurilemm umgeben, auch Schwannsche Scheide genannt. Diese Darstellung ist in der Form nicht richtig.

Das Myelin wird anscheinend von besonderen Zellen der Glia gebildet, die am

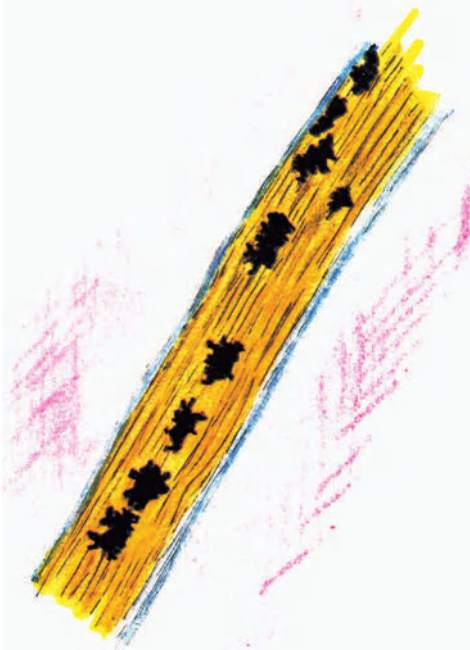


Abb. 973. Kleiner Nerv vom Plexus ischiadicus vom Frosch, Ringer-Lösung, polarisiertes Licht, Gyps Rot I, Gyps- und Nervenachse parallel. Das Mark erscheint in der Subtraktionsfarbe: gelb; die kollagene Hülle (Perineurium) in der Additionsfarbe: blau; der Untergrund rot; das Schwarze sind Chromatophoren. Kollagen und Myelin haben also entgegengesetzte Lage der optischen Achsen. Farbstiftskizze P.

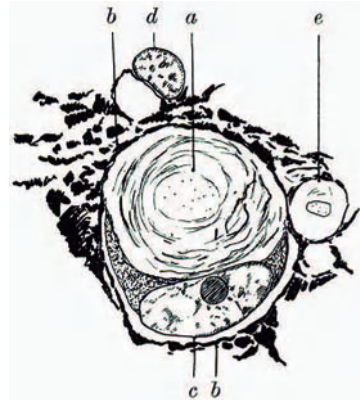


Abb. 974. Aus dem Plexus brachialis vom Menschen (S). Säurealizarinrot-Mallory. P.gez. 2000 $\times$ . Eine dicke Nervenfasern mit Schwannscher Zelle. *a* Achsenzylinder, rundherum die Reste des Myelinmantels, *b* Neurilemm, *c* Kern der Schwannschen Zelle, *d* Kern des Endoneuriums, *e* dünne Nervenfasern.

peripheren Nerven schon lange bekannt sind und Schwannsche Zellen heißen. Sie begleiten die Neuriten und hüllen sie ein (Leitgewebe). Diese Zellen speichern das oben geschilderte Myelin; auf ein interannuläres Segment entfällt eine solche Zelle, in jedem Segment findet sich stets ein Schwannscher Kern. Das Myelin kann spärlicher und reichlicher sein. Auch im Zentralnervensystem sind die Schwannschen Zellen und interannulären Segmente nachgewiesen (Plenk). Hier ist diese Scheide von der faserigen Astrozytenglia umhüllt, auch Mikrogliazellen sollen die Markscheiden begleiten.

Am peripheren Nerven liegt dieser, von den Schwannschen Zellen umhüllte Neurit im Bindegewebe, das sich mit einer deutlichen Membran um jeden markumscheideten Neuriten herum absetzt. Diese Membran läßt sich sowohl mit

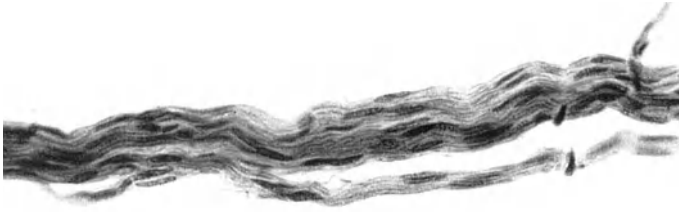


Abb. 975. Zupfpräparat eines grauen Nerven der Leberpforte vom Menschen. E. Häm.  
P. phot. 280×.

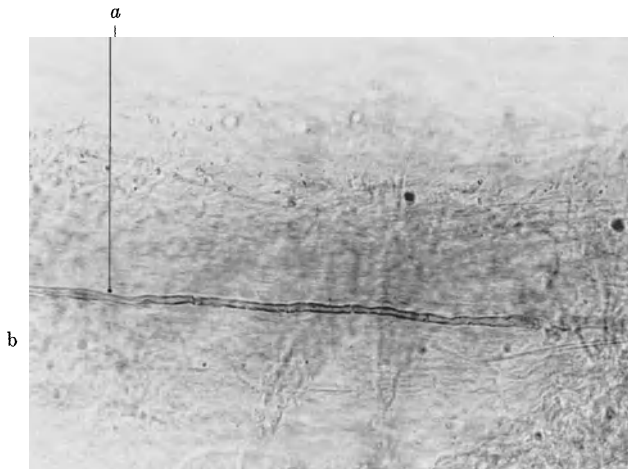
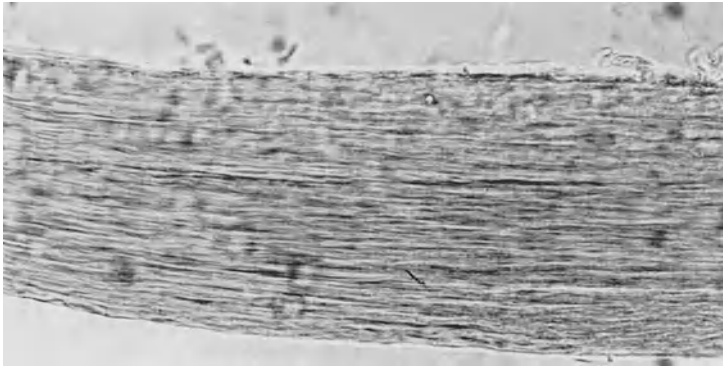


Abb. 976 a u. b. Grauer Nerv der Leberpforte vom Kaninchen. Lebensfrisch auf dem  
Objekträger ausgebreitet. Fixiert mit  $\frac{1}{2}\%$  Osmiumsäure, Glycerin (wie Abb. 972). Zwei  
Äste eines Stammes; in dem einen verläuft eine weiße Faser. a Weiße Nervenfasern.  
P. phot. 350×.

Silberfärbungen, mit denen man jedes faserige Gewebe färben kann, nachweisen,  
wie auch mit den übrigen kollagenen Färbungen, z. B. der Mallorischen Färbung  
Diese dichte Scheide heißt in der älteren Literatur Henlesche Scheide, in der

neueren wird sie als Neurilemm bezeichnet und mit der Schwannschen Scheide zusammengeworfen. Sie ist von dem Endoneurium (s. unten) ebensowenig zu trennen wie das Sarkolemm von dem Perimysium internum. Im Muskel hängen Neurilemm und Sarkolemm unmittelbar zusammen, sie sind völlig gleichartige Gebilde.

An den Ranvierschen Einschnürungen geht das Neurilemm über die Einschnürung hinweg.

Über den Bau der peripheren Nervenfasern erhalten wir also folgendes Bild: Der Achsenzylinder ist vom Myelinmantel umgeben, der in die interannulären Segmente aufgeteilt ist. Zu jedem Segment gehört eine periphere Gliazelle (Schwannsche Zelle), die den Myelinmantel wahrscheinlich aufgebaut

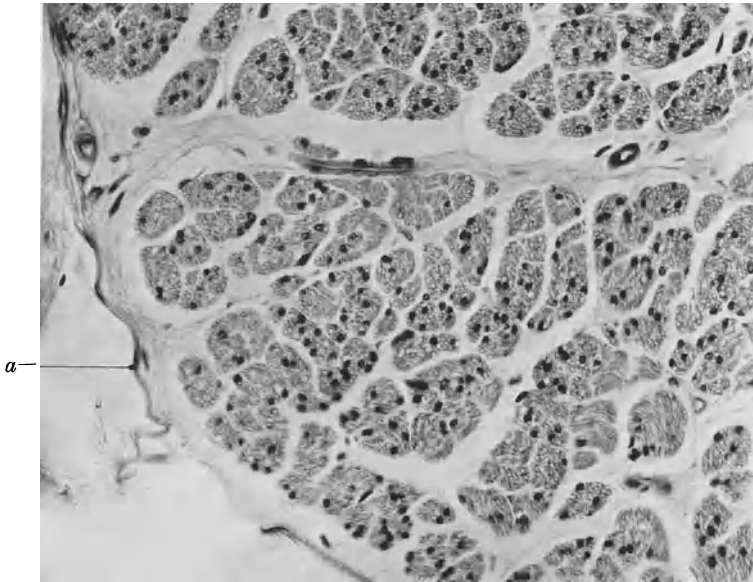


Abb. 977. Querschnitt eines grauen Nerven der Leberpforte. Mensch. Helds Häm.  
a Perineurium. P. phot. 280 $\times$ .

hat; das Ganze ist dann von einer feinen Faserhülle, dem Neurilemm umgeben, diese begleitet die Faser vom Austritt aus der Nervensubstanz bis zu einer bestimmten Endstelle.

**372. Degeneration und Regeneration der weißen Nervenfasern.** Wird die Nervenfasern durchtrennt, so geht neben dem neuroplasmatischen Achsenzylinder, der als abgetrennter Zellfortsatz allein nicht lebensfähig ist, auch die Markscheide zugrunde. Sie zerfällt zu Kugeln und Ballen und ergibt bei der Behandlung mit Osmiumsäure (Schwärzung) ein charakteristisches Bild. Die Schwannschen Zellen jedoch bleiben am Leben und reihen sich, wohl unter Vermehrung, zu Bändern auf (Büngnersche Bänder), innerhalb der durch Neurilemm und Endoneurium gebildeten Röhren. Längs dieser Büngnerschen Bänder wachsen dann die neuen Neuriten aus dem zentralen Stumpf der abgetrennten Nerven ein.

**373. Die grauen Nervenbündel (Abb. 975—977).** Das Element der oben erwähnten grauen Nerven unterscheidet sich grundsätzlich von dem des weißen



Nerven. Zunächst ist ein wohlabgegrenztes, der weißen Nervenfasern entsprechendes Element überhaupt nicht sicher nachzuweisen. Der Querschnitt zeigt unregelmäßige Felder mit Kernen darin. Die hellen Felderchen sind die Neuriten (s. aber auch unten), d. h. die Neuroplasmafortsätze von Nervenzellen, die sich auch mit den Neurofibrillenmethoden nachweisen lassen. Aus diesen grauen Bündeln, die auch in jedem peripheren Zerebrospinalnerven

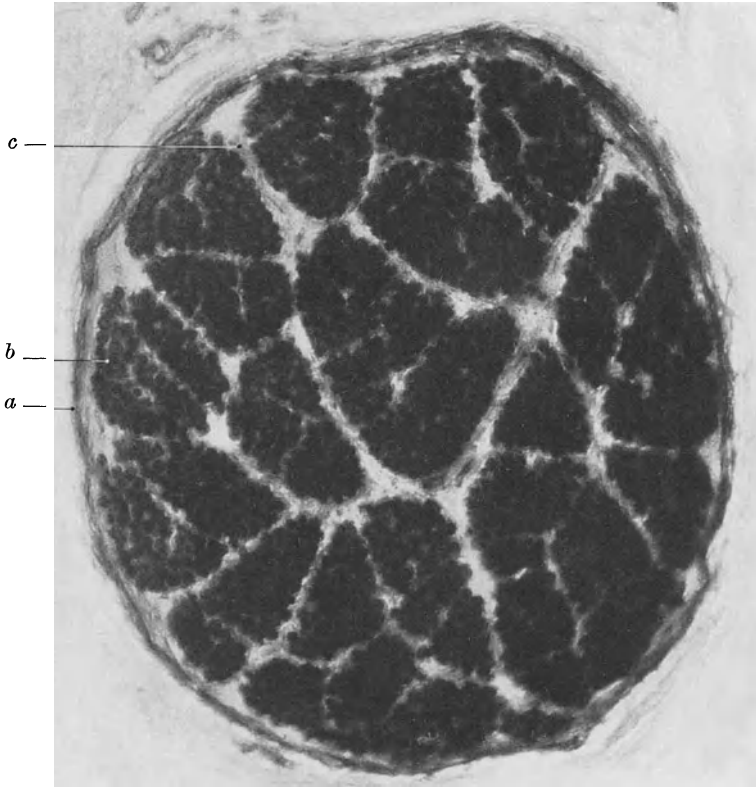


Abb. 978. Querschnitt eines Stranges des N. medianus von einer mit Formolalkohol durchspülten und in Formol aufgehobenen Leiche (Hinger, S.). 80  $\mu$  Gefrierschnitt in Glycerin nach Galleinfärbung. Die Marscheiden sind dunkel gefärbt, dadurch treten die Unterteile des Innenzylinders hervor. Zwischen ihnen die Septen, die aus ganz zartem Bindegewebe bestehen. Das Bild zeigt anscheinend annähernd den Zustand im Leben. P. phot. 120 $\times$ . *a* Perineurium, *b* Teile des Innenzylinders mit den gefärbten Marscheiden, *c* Septen.

vorkommen, können weitere „Fasern“, die den markhaltigen Fasern gleichzustellen wären, nicht abgegrenzt werden. Kerne sind im Bündel reichlich vorhanden und über den Querschnitt wie der Länge nach dicht und annähernd gleichmäßig verteilt. Das Bündel wird einem jungen embryonalen Nerven im Kabelstadium verglichen, auch das Bild der Büngnerschen Bänder mit dem darin ausgewachsenen neuen Neuriten ist ähnlich.

**374. Der Aufbau der Nerven (Abb. 978—983).** Der „Nerv“ der Anatomie, z. B. der Nervus medianus, ist ein lockeres, oft ziemlich weit im Bindegewebe verteiltes Bündel meist drehrunder Stränge, die eigentlich erst das sind, was in der Histologie unter einem Nerven verstanden wird, in dem eine Zahl von

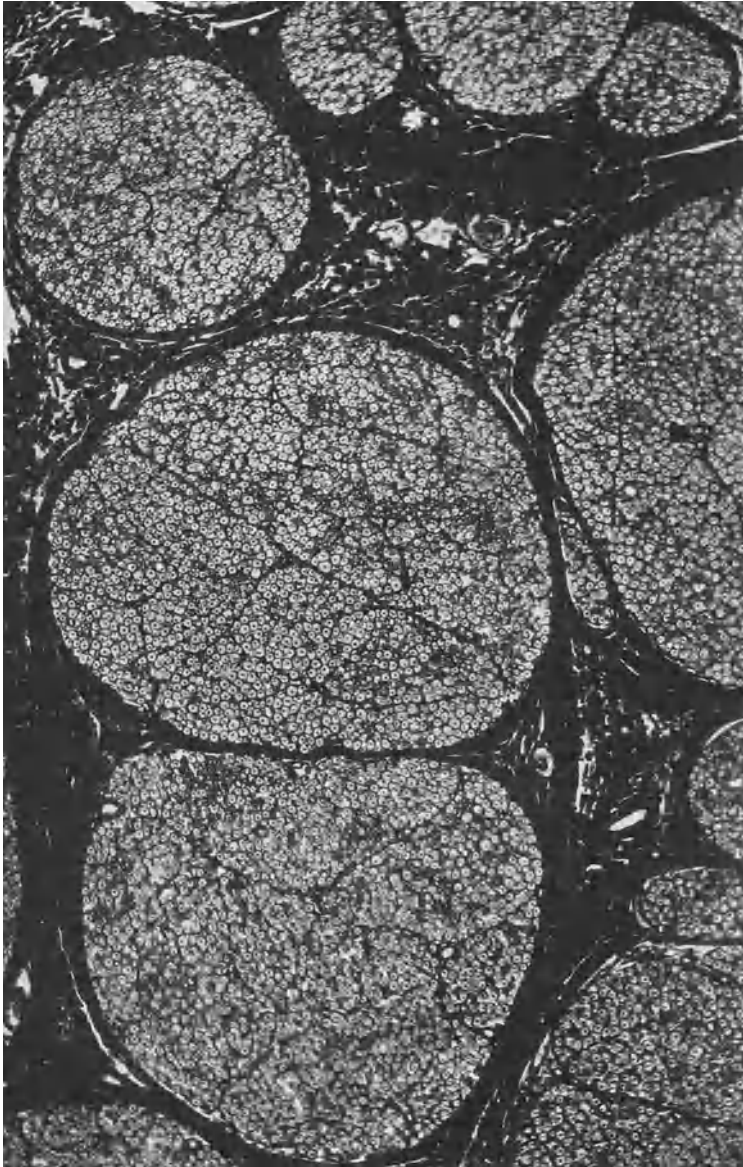


Abb. 979. Querschnitt des N. peroneus. Fix. Susa, Paraffineinbettung, Azanfärbung Neubert präp. P. phot. 76 $\times$ . Irgendeine Gliederung im Bindegewebe ist hier nicht zu erkennen; Umgebung, Perineurium, Septen, Endoneurium erscheinen als gleichartige zusammenhängende Bindegewebsmasse, was nicht dem wirklichen Zustand entspricht. Solche Bilder haben den Vergleich mit dem Aufbau des Muskels nahegelegt, der nicht zu ziehen ist.

weißen Nervenfasern oder grauen Bündeln oder beides gemischt zu einem nach außen abgeschlossenen Gebilde vereinigt sind, das wir als „Nervenstrang“ bezeichnen wollen. Die Stränge werden nur lose von ringsherum verlaufenden Bindegewebszügen zusammengehalten; sie sind, meist von reichlichem Fettgewebe umgeben, verschieblich in die zwickelartigen Bindegewebsräume zwischen die Muskeln und sonstigen Organen eingelagert.

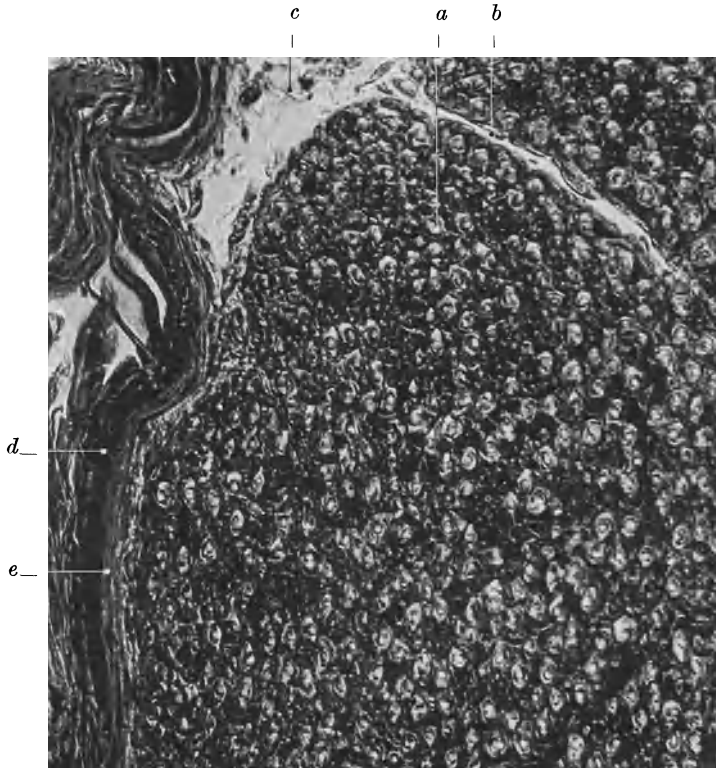


Abb. 980. Nervenstrang aus dem Plexus brachialis, Zelloidinchnitt. Der Innenzylinder ist geschrumpft. Gallein-Mallory. P. phot. 350 $\times$ . Kollagen ganz dunkel. Das Bild soll die kompakte Masse des Innenzylinders zeigen, der sich von den Septen und dem Gewebe des Spaltes unter dem Perineurium absetzt. Der Innenzylinder steckt nur lose im Perineurium. *a* Innenzylinder, *b* Septum, *c* zartes Gewebe unter dem Perineurium, durch Schrumpfung des Innenzylinders zum Spalt erweitert, *d*, *e* die beiden Schichten des Perineuriums, *d* hell, die zellreiche, *e* dunkel, die faserreiche.

Ein solcher Nervenstrang besteht aus einer Hülle (Perineurium) und einem Inhalt, der nur lose in der Hülle liegt, so daß man sie von einem Stückchen Nervenstrang leicht herunterziehen kann.

Daraus ergibt sich der beste Weg zur Zupfpräparation: Man hält das zylindrische Stückchen an einem Ende fest und fährt mit der Nadel der Länge nach hindurch, dabei streift man in der Regel die Hülle ab. Was nachbleibt, kann man dann mit zwei Nadeln ohne jeden Widerstand auseinanderbreiten. Die einzelnen Anteile des Plexus ischiadicus des Frosches bestehen aus je einem solchen Strang.

Den Inhalt des Perineuriums wollen wir den Innenzylinder nennen. Er besteht aus dichtem Bindegewebe, mit derben kollagenen Fasern, aber ohne elastische Netze. Wahrscheinlich kommen als Zellen nur Fibrozyten vor, die

Mastzellen, die im Nerven nicht fehlen und die man auch über den Längsschnitt locker verteilt findet, zeigt der Querschnitt nur in den Septen (s. unten) und in dem Spalt zwischen Perineurium und Innenzylinder. Im Endoneurium liegen

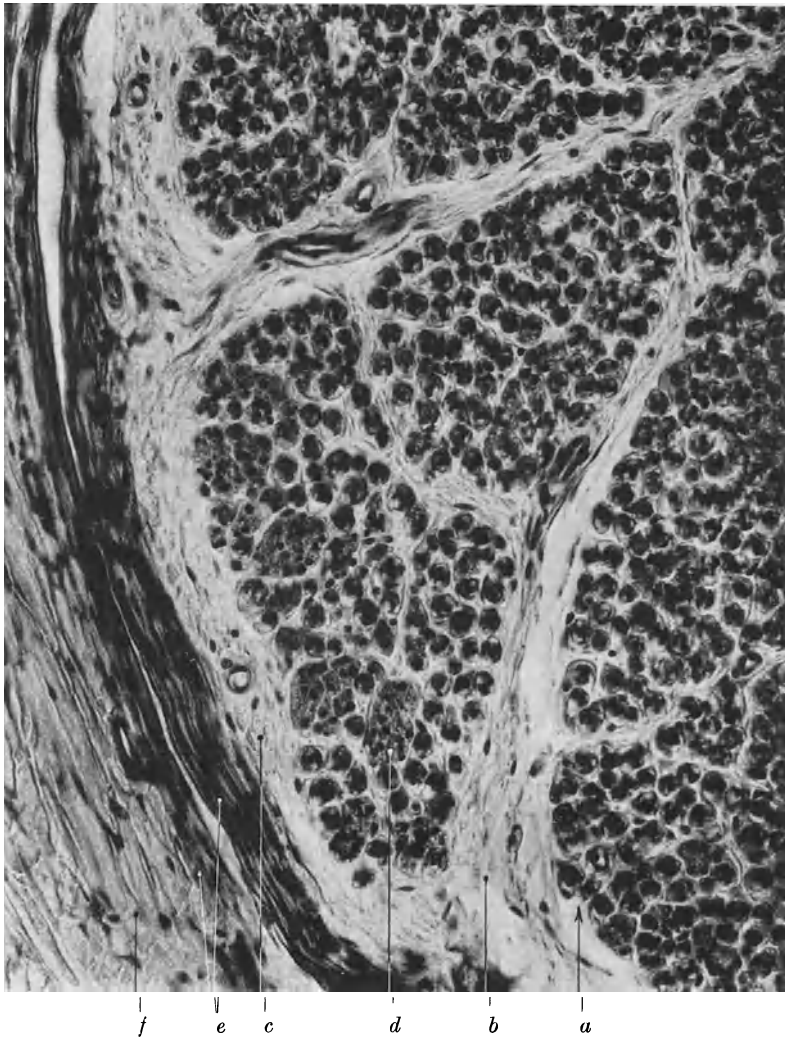


Abb. 981. Plexus brachialis, Zelloidinschnitt, Chromgallein. Das Kollagen ist ungefärbt. P. phot. 280 $\times$ . *a* Nervenfaserbündel des Innenzylinders, *b* Septum, *c* Gewebe des Spaltes unter dem Perineurium, *d* graue Bündel, *e* Perineurium, zellreich, *f* umhüllendes Bindegewebe.

zahlreiche Fibrozytenkerne von spindelförmiger Gestalt. Auch im Längsschnitt kann man diese zugespitzten dunklen Kerne von den größeren, platten, an den Enden abgerundeten Kernen der Schwannschen Zellen unterscheiden. In dickeren Strängen wird der Innenzylinder durch Septen geteilt.

Das Perineurium besteht aus einer Bindegewebshülle; außen liegen derbe lockere meist der Länge nach verlaufende Bindegewebsfasern mit feinen elastischen Netzen, Mastzellen und Gefäßen, die man Adventitia nennen kann;

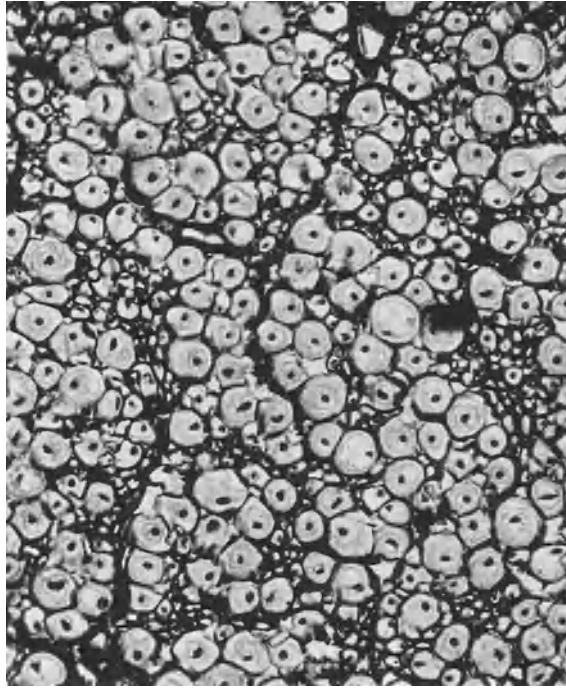


Abb. 982. Wie Abb. 979. P. phot. 350 $\times$ . Man erkennt die einzelnen Nervenfasern sehr verschiedener Größe.

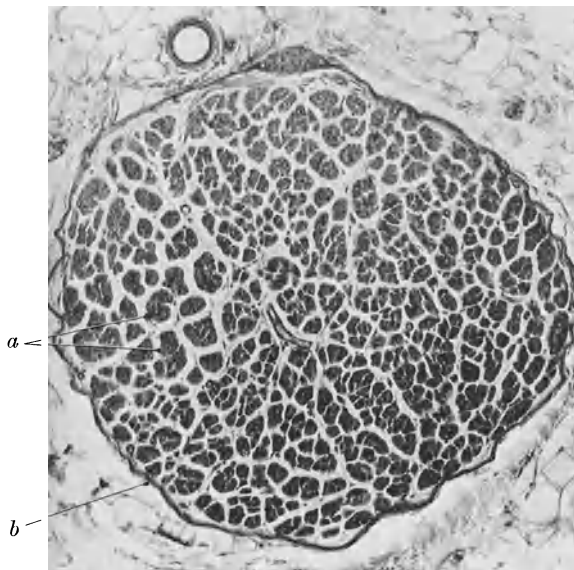


Abb. 983. Grauer Nerv der Leberpforte des Menschen. Chromgallein. P. phot. 95 $\times$ . Der Aufbau gleicht im ganzen dem der Abb. 978. Der einzelne Teil des Innenzylinders entspricht aber je einem grauen Bündel. Die Einheiten des grauen und des weißen Nerven entsprechen sich also nicht. *a* Graue Bündel, *b* Perineurium, zwischen den Bündeln lockeres Gewebe, mit Gefäßen, vgl. Abb. 977.

nach innen folgt eine dichte konzentrisch geschichtete Hülle mit zahlreichen Zellen. In deren äußerem Teil überwiegen die kollagenen Fasern, im inneren die Zellen, so daß man bei Bindegewebsfärbungen, z. B. bei der van Giesonfärbung diese Zone gelb oder grau (Eisenhämatoxylin) fast wie eine Arterienmedia, bei der Malloryfärbung (Azan mit Säurealyzarinblau) rötlich bekommt. Der äußere Teil dieser zirkulären Schicht gibt auch zwischen gekreuzten Nikols eine stärkere Aufhellung als die zellreiche Innenschicht. Elastische Fasern kommen in dieser ganzen zirkulären Schicht nicht vor. Ob die Innenseite einen geschlossenen Zellbelag trägt ist unsicher, für den Nerven des Menschen meines Erachtens abzulehnen.

Vom Frosch gibt Schaffer eine Abbildung, auch in v. Moellendorffs Handbuch von Stöhr ohne Kommentar übernommen, die durch Silberfärbung der Zellgrenzen ein richtiges Endothel des Perineuriums darstellt. Ähnliche Bilder zeigen von Neubert angefertigte Präparate vom Froschnerven. Die allerdings etwas weniger scharfen Zellgrenzen liegen deutlich tiefer als die Chromatophoren, also an der Innenseite. Beim Frosch ist es mir auch gelungen, einen solchen Nervenstrang (Plexus ischiadicus) mit verdünnter Tusche durch Einstich zu injizieren. Die Flüssigkeit dringt eine Strecke weit im Nervenstrang vor und hört dann mit langen ausgefranzten Enden auf. Es ist also möglich, daß beim Frosch wirklich ein „Lymphraum“ unter dem Perineurium vorhanden ist. Da diese Tiere auch anderswo solche Lymphräume haben (z. B. unter der Haut), wo wir dergleichen nicht besitzen, so ist eine Übertragung des Befundes auf den Menschen nicht ohne weiteres erlaubt. Beim Kaninchen ging es nicht. Hier sind die sehr dünnen Stränge auch mit der feinsten Kanüle nur schwierig anzustechen und dann lief die Flüssigkeit nicht aus der Kanüle. Zwischen den Strängen läuft sie allerdings im interstitiellen Gewebe schnell weiter.

Zwischen Perineurium und Innenzylinder findet sich beim Menschen ein zartes Bindegewebe mit Gefäßen, elastischen Netzen und Mastzellen, und zu diesem Gewebe gehören auch die Septen zwischen den Einzelteilen des Innenzylinders. Dieser Spalt ergibt am Querschnitt des Nerven ein recht verschiedenes Bild. Wie weit er im Leben ist, ist schwierig festzustellen, die Fixationsbilder, die eine vollständige Ausfüllung des Perineuriums ergeben, können ebensogut auf Quellung beruhen, wie die durch Schrumpfung der Innenzylinder, unter Faltung des Perineuriums erzeugten größeren Spalten. Wahrscheinlich ist ein mit wasserreichem Gewebe erfüllter Spalt (der Verschiebe- oder Gleitschicht der Muskeln entsprechend) vorhanden. Zuweilen erinnert das Bild an die Virchow-Robinschen Räume der Hirngefäße.

Die ganze Frage nach dem Aufbau der Nerven ist deshalb wichtig, weil im Nerven offenbar ein Saftstrom vorhanden ist. Dessen Richtung ist allerdings umstritten und man weiß nicht woher der Strom kommt, und wohin er führt. Der unter dem Perineurium

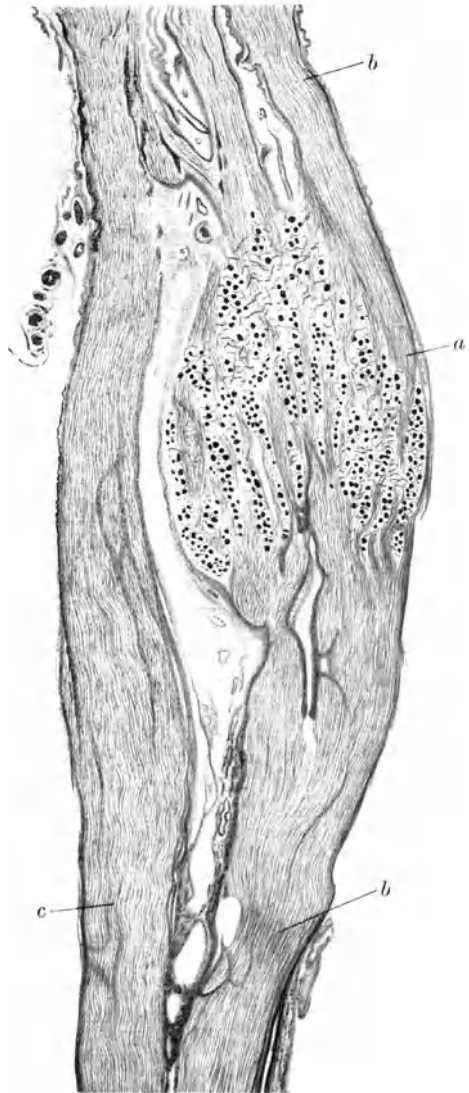


Abb. 984. Spinalganglion vom Kind im Längsschnitt. (Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. IV/1, Stöhr.) 8×. a Ganglion, b hintere Wurzel, c vordere Wurzel.

angeblich vorhandene Lymphraum, dessen Natur für den menschlichen Nerven, wie oben gezeigt, sehr unsicher ist, soll der Ort dieses Stromes sein. Eine Verbindung mit dem Subarachnoidalraum — dann enthielte der Nerv Liquor cerebrospinalis — wird allerdings bestritten. Ganz sicher ist das auch nicht.

**375. Die Spinal- und Hirnnervenganglien** (Abb. 984—986). Die Nervenstränge der hinteren Wurzel der Spinalnerven zeigen im Foramen intravertebrale die bekannte Anschwellung, das Ganglion spinale. Die beiden Wurzeln

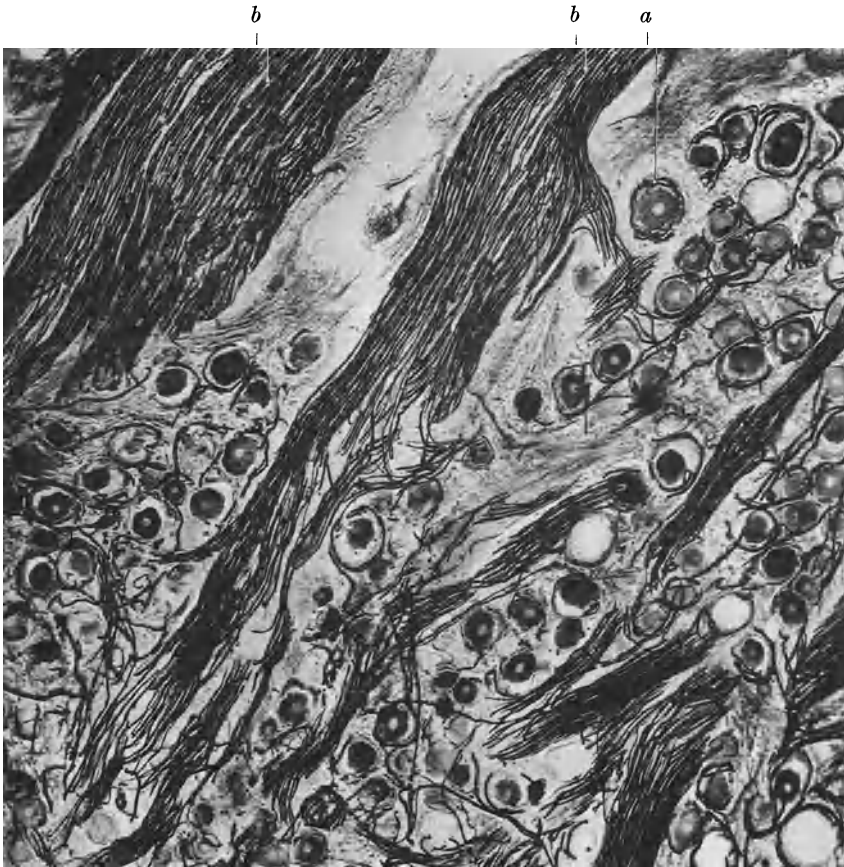


Abb. 985. Ganglion semilunare vom Menschen, Silberfärbung. Kadanoff präp.  
P. phot. 85×. *a* Zelle mit Neuritis, *b* Wurzelbündel.

werden hier eng von der Dura mater umschlossen, die eine derbe Bindegewebshülle um das Ganglion bildet, hinter dem Ganglion dann sehr schnell dünn wird und verschwindet, so daß die aus den Strängen aufgebauten Äste der Spinalnerven dann im lockeren Hüllgewebe liegen. Die Ganglienzellen liegen in zwei dichteren Ansammlungen außen auf den Wurzelfasern, in Zügen auch im Inneren. Beim Ganglion Gasseri werden die Wurzelbündel durch Haufen von Ganglienzellen aufgeteilt; beim Vagus finden sich bis weit herunter, bis unter die Abgangsstelle des Laryngeus superior, Längsreihen und einzelne Ganglienzellen.

Die Nervenfaserbündel mit ihrem Endoneurium weichen auseinander, in den Lücken liegen die Zellen. Jede ist von einer Hülle Schwannscher Zellen



(Satelliten) umgeben, außen auf diesen liegen ein paar zarte Bindegewebsfäserchen, eine eigentliche Bindegewebshülle besteht nicht, vielmehr liegen außen darauf noch zahlreiche Schwannsche Zellen, die zu den abgehenden Neuriten gehören.

Die Zellen sind die sog. pseudounipolaren Ganglienzellen des sensiblen Systems. Sie sind nicht alle von derselben Art. Schon bei einfachen Färbungen (Hämatoxylin u. ä.) erkennt man kleinere dunkle und größere blasse Zellen. Mit der Nisslschen Färbung des Tigroids lassen sich mehr Formen unterscheiden. Der Fortsatz verläßt mit einem Implantationskegel die Zelle und macht dann mehrere Windungen um die Zelle. Die Mehrzahl der Zellen gibt hierbei Kollateralen ab, die sich unter der Schwannschen Scheide der

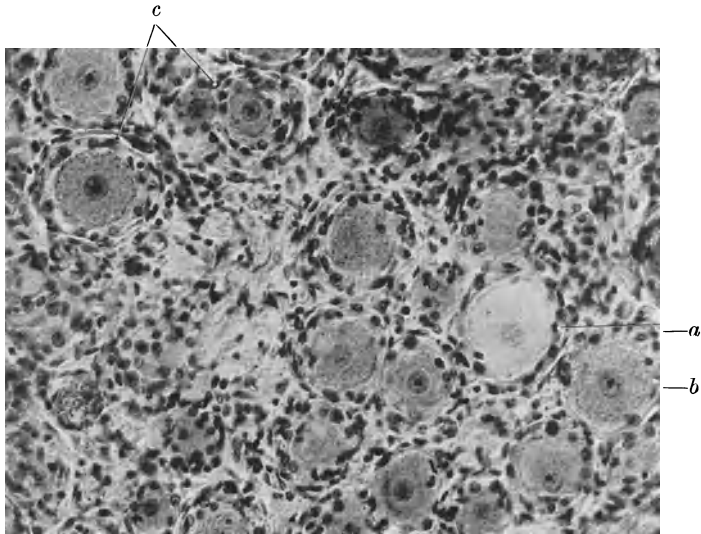


Abb. 986. Ganglion semilunare vom Menschen. Präparat Würzburg. Häm. P. phot. 350 $\times$ .  
*a* Helle, *b* dunkle Zelle, *c* kleine und große Zellen mit Satelliten.

Zelle oder in der näheren Umgebung der Zelle verzweigen. Der Fortsatz teilt sich dann T-förmig, ein Ast bildet die Wurzel, der andere den sensiblen Anteil des peripheren Nerven. Die Lage dieser Windungen zu der Schwannschen Kapsel der Zelle ist unsicher, die Silberfärbungen zeigen die Hüllen nur sehr unvollkommen. Wahrscheinlich gehören die außen auf der Kapsel liegenden Zellen schon zum gewundenen Stück der Nervenfasern. Es kommen auch multipolare, zum autonomen System gehörige Ganglienzellen im Spinalganglion vor.

**376. Die Ganglien und Nerven des autonomen Systems.** Die Ursprungsfasern des autonomen Systems sind weiße Nervenfasern wie die der zerebrospinalen Nerven. Die Rami viscerales (communicantes albi) der Spinalnerven, die autonomen Hirnnerven, z. B. der Vagus, unterscheiden sich nicht von anderen weißen Nerven. Im Grenzstrang sind die grauen Anteile reichlicher, in der Peripherie des Eingeweidesystems (Leberpforte, in den Mesenterien, um die Milzarterie [sog. N. lienalis]) haben wir dann rein graue Nerven vor uns. Die physiologisch-pharmakologische Forschung hat gezeigt, daß die Ursprungsfaser zunächst in einem der Ganglien des autonomen Systems (präganglionäre Bahn) endet und von dort eine neue Bahn, die sog. postganglionäre Bahn, das Erfolgsorgan



erreicht. Es ist durchaus naheliegend, die weißen Fasern des autonomen Systems mit der präganglionären, die grauen Bündel mit der postganglionären Bahn zu identifizieren. Die grauen Bündel der Zerebrospinalnerven (S. 829) würden sich dann als die postganglionären autonomen Bahnen erklären, die sie auf dem Wege der Rami communicantes grisei erreichen. Ein bindender anatomisch-histologischer Nachweis für diese Anschauung hat sich allerdings bisher nicht erbringen lassen.

Die Ganglien des autonomen Systems sind multipolare Ganglienzellen (Abb. 989 u. 990), die sich allerdings von denen des Gehirns und Rückenmarks erheblich unterscheiden. Es handelt sich um rundliche oder ovale Zellen,



Abb. 987. Unipolare Zelle mit T-förmiger Teilung des Fortsatzes aus einem Ganglion spinale vom Menschen. (Aus Braus-Elze: Anatomie, Bd. III.)

deren oft zahlreiche Fortsätze meist wie Stacheln unmittelbar aus dem Zellkörper herauskommen. Sind diese Fortsätze nicht gefärbt, was bisher nur mit Silbermethoden gelingt, so sieht die Zelle fast rund aus und gleicht einer Spinalganglienzelle; Bilder wie Abb. 869 oder Abb. 870 erhält man von autonomen Ganglienzellen niemals. Die Zellen sind von Hüllen Schwannscher Zellen umgeben, eine bindegewebige Hülle fehlt hier ebenso wie bei den Spinalganglienzellen.

Unter den Fortsätzen der Zellen der peripheren autonomen Ganglien ist eine Unterscheidung zwischen Neuriten und Dendriten unmöglich. Die Fortsätze sind alle gleichartig, Nisslsche Körperchen finden sich in keinem, aber auch der Implantationskegel fehlt. Diese Fortsätze breiten sich zunächst in der Umgebung der Ganglienzelle aus und verbinden sich mit den Fortsätzen anderer Zellen.

Was also im Zentralnervensystem für die Dendriten nur vermutet werden kann, der neuroplastische Zusammenhang dieser Fortsätze zu einem System, läßt sich für die peripheren autonomen Neurone mit größerer Sicherheit behaupten (Stöhr). Die gleiche Art von Fortsätzen setzt aber auch die Bahn zusammen, z. B. die Kommissuren zwischen den Knotenpunkten der Auerbachschen Plexus im Darm und die eigentlichen grauen Nerven, die nur langgezogene Teile gleicher Plexus sind (Abb. 991).

Ein autonomes Ganglion besteht also aus einer Gruppe von Ganglienzellen, jede umgeben von einem Mantel Schwannscher Zellen; ebensolche Zellen finden sich reichlich im Ganglion verstreut, es ist anzunehmen, daß keiner der Fortsätze freiliegt, sondern auch hier das Neuroplasma in einer Hülle von Hilfszellen steckt. Das Ganglion hat eine Bindegewebskapsel, enthält überhaupt zahlreiche Züge von Bindegewebe.

Die Zellformen wechseln, ohne daß es gelingt besondere Zellarten abzugrenzen, denen man auch eine besondere Funktion beilegen könnte. Als Dogielsche Zellen werden große Zellen bezeichnet, deren einer Fortsatz dicker und länger ist und sich dem Nerven zugesellt (Abb. 991). Auch dieser Fortsatz kann nicht sicher als Neurit von den anderen unterschieden werden.

Synapsen fehlen in den autonomen Ganglien nach Stöhr ganz, es sind nur die unmittelbaren neuroplastischen Verbindungen nachzuweisen (Abb. 992).

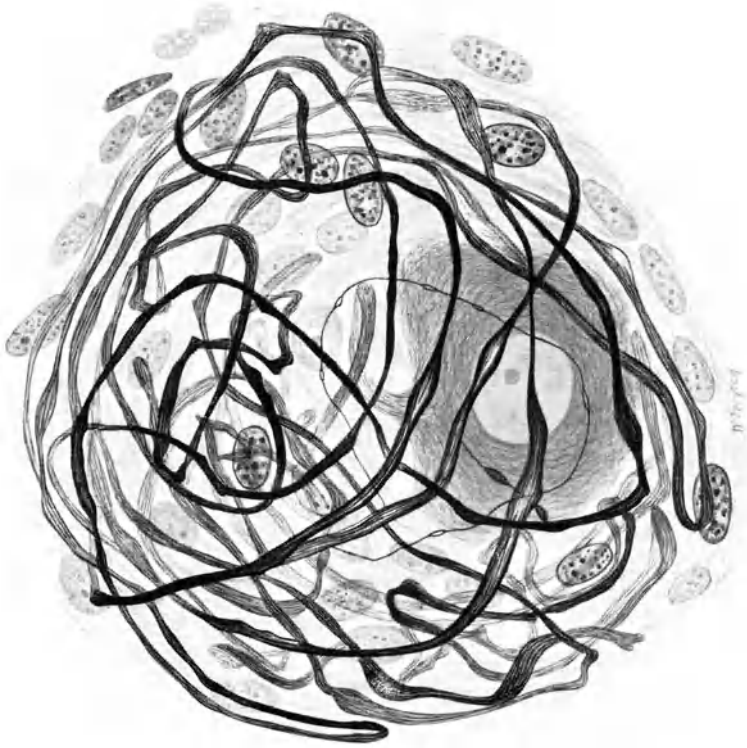


Abb. 988. Zelle aus dem Ganglion semilunare, Silberfärbung. 1000 $\times$ .  
 (Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. IV/1, Stöhr.)

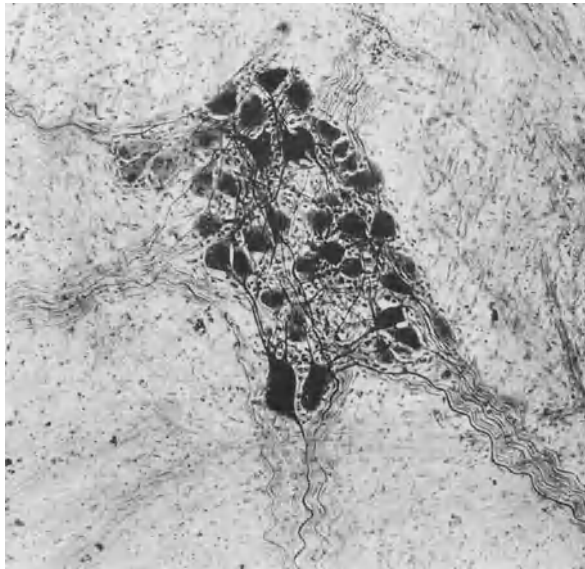


Abb. 989. Ganglion der Harnblase vom Hund. Dr. Harting präp. P. phot. 120 $\times$ .  
 Abb. 874 zeigt eine Zelle stärker vergrößert.

Aus mehr zentralen Ganglien werden „Endplättchen“ als Synapsen beschrieben. Vielleicht ist die Vermutung berechtigt, daß die präganglionäre Faser, die ein

*a*

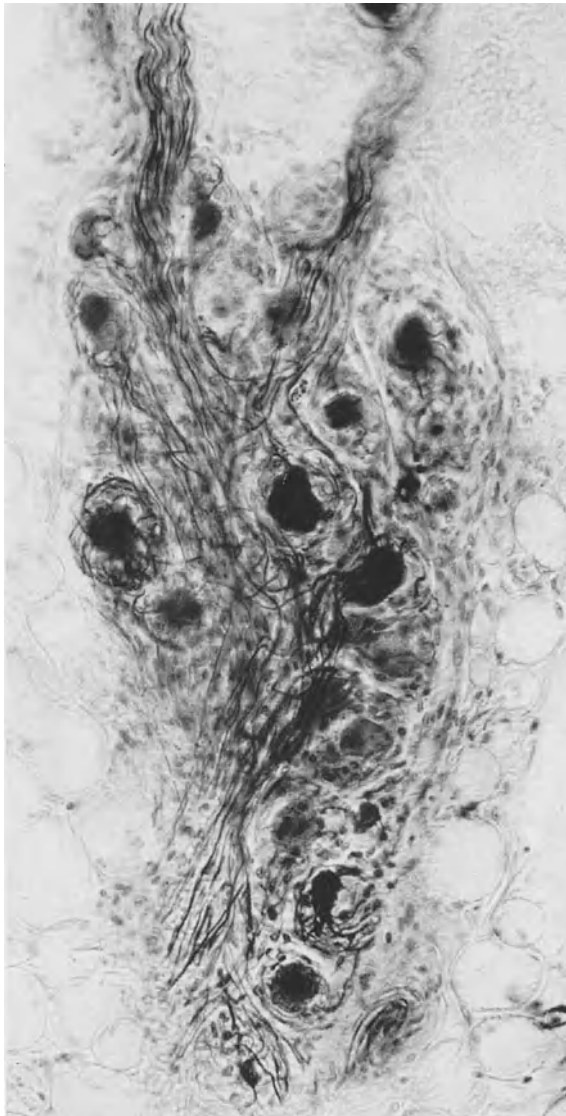


Abb. 990. Subseröses Ganglion der Herzwand vom Menschen. Dr. Sato (Laboratorium Stöhr) präp. Silberfärbung. P. phot. 210 $\times$ .

echter Neurit ist, wie die Neuriten des Zentralorgans durch synaptische Apparate sich mit den Ganglienzellen der Peripherie verbindet und von hier aus dann ein neuroplasmatisches Netz beginnt, in dem man auch nicht ganz berechtigt ist, von einer postganglionären Faser zu sprechen, sondern das als System von Ganglien und Kommissuren der geschilderten Art sich bis zum Erfolgsorgan

hin ausbreitet. Die präganglionäre Faser innerviert also nicht eine bestimmte neue Zelle — das Bild der Neuronenkette reicht hier in keiner Weise aus — sondern ein neuroplasmatisches System, allerdings an einer bestimmten Stelle und mit einem, letzten Endes auch hier in der Anordnung der Teile dieser Netze begründeten Erfolg.

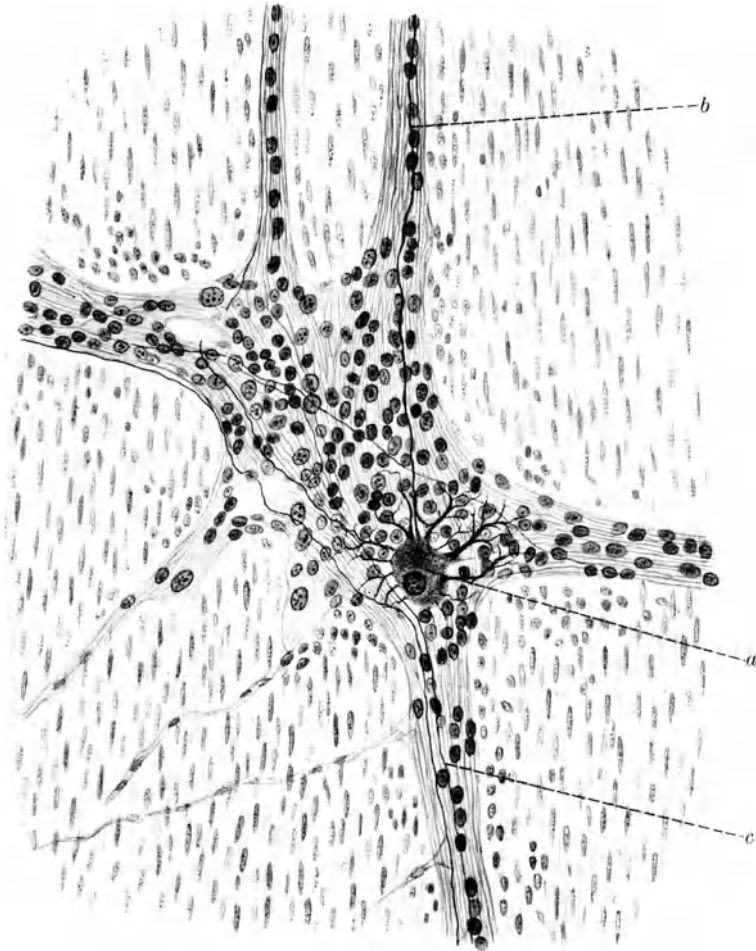


Abb. 991. Ganglion des Auerbachschen Plexus vom Menschen (Stöhr präp.). Freytag gez. 200 $\times$ . *a* Zelle des „Dogielschen Typus“, *b* deren großer Fortsatz (Neurit?), *c* grauer Nerv (Kommissur). (Vergleich der *b* enthaltenden Kommissur mit Abb. 976 b?)

Die grauen Nerven bilden Geflechte miteinander. Jeder Strang ist von einem Perineurium umgeben, das man beim Zerzupfen genau so abziehen kann wie beim weißen Nerven. Die einzelnen grauen Bündel sind dann durch zartes endoneurales Gewebe getrennt, das den Septen des weißen Nerven entspricht. Ein eigentliches Endoneurium fehlt, denn in diesen zarten, die Gefäße führenden Septen liegen unmittelbar die grauen Bündel, die ja die Aufbaueinheiten der grauen Leitungsbahn sind. Diese grauen Bündel sind also als Bündel von Fortsätzen der peripheren Ganglienzellen anzusprechen, die von Schwannschen Begleitzellen umhüllt werden (Abb. 991 *c*).

Allerdings kann man mit Bindegewebsfärbungen (van Gieson) rote Fasern innerhalb der grauen Bündel nachweisen. Auch hat das graue Bündel eine ziemlich starke positiv einachsige Doppelbrechung<sup>1)</sup>, die der von der Markscheide befreite Neurit der weißen Nerven nicht hat. Enthält also das graue Bündel auch kollagene Fasern, so ist es unmöglich, von den Kernen, die das Bündel so reichlich durchsetzen, zu sagen, was Bindegewebs- und was Schwannsche Kerne sind.

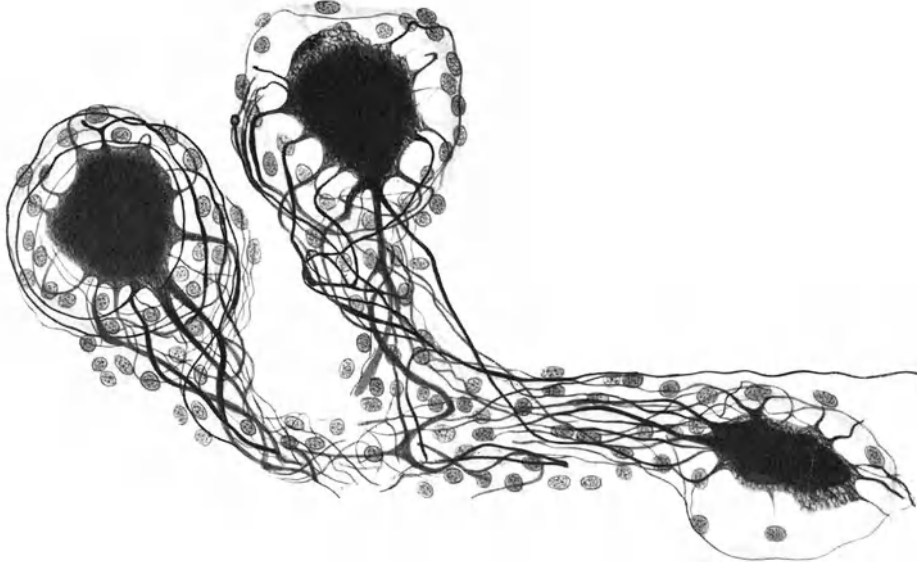


Abb. 992. Drei Nervenzellen mit Knäuelbildung ihrer Fortsätze vom Ganglion cervicale supremum des Menschen. Silberfärbung.  
(Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. IV/1, Stöhr.)



Abb. 993. Übersicht über ein kleines Ganglion der Harnblasenwand vom Menschen. Silberfärbung.  
(Aus Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. IV/1, Stöhr.)

In bezug auf das Perineurium und den darunter befindlichen Raum gilt dasselbe Problem wie beim weißen Nerven.

In mancher Hinsicht ähnelt das vegetative periphere Nervensystem dem der Wirbellosen. Auch bei diesen scheint ein typisches neuronales Bahnsystem nicht vorhanden zu sein. Jedenfalls gelang es Bethe am Ganglion eines Krebses (Carcinus, Taschenkrebs) die Ganglienzellen durch einen Schnitt zu entfernen, ohne zum mindesten den Durchgang der Erregung durch dieses Ganglion zu

<sup>1)</sup> Beobachtet an Formolmaterial von zerzupften Nerven der Leberpforte; auch sehr kleine Bündel nach Art der Abb. 975 zeigen noch dieselbe Doppelbrechung.

stören. Die Anordnung der Zellen ist dabei dieselbe wie in der Abb. 993, die Zellen umgeben ein „Neuropil“, d. h. ein Netzwerk der neuroplasmatischen Fortsätze. Am zerebrospinalen Nervensystem unterbricht der Ausfall der Zelle die ganze Leitung, z. B. Zerstörung der Ganglienzellen der Muskelkerne des Rückenmarks bei der Poliomyelitis mit Lähmung und Degeneration der zugehörigen Muskeln. Es scheint also mehrere Arten der Organisation eines neuroplasmatischen Reizleitungs- und Bearbeitungssystems zu geben, von denen zwei bei den Wirbeltieren im zerebrospinalen und im peripheren autonomen Nervensystem verwirklicht sind.

### Die Verbindung der Nervenfasern mit den Erfolgsorganen.

**377. Die motorischen Endigungen am quergestreiften Muskel (Abb. 994—996).** Die aus dem Zentralnervensystem auswachsenden Neuriten (Abb. 892) nehmen sofort die Verbindung mit den Muskelanlagen auf; jedenfalls ist dies bei den Anlagen der Rumpfmuskeln, den Myotomen, deutlich. Die weitere Entwicklung läuft dann in dem Zusammenhang ab, der die Biologie dieser Teile dauernd beherrscht, nämlich dem Zusammenhang, der aus dem Kern im Zentralorgan, der peripheren Bahn und den quergestreiften Fasern besteht. Die in den Muskel eintretenden Nerven laufen im inneren Primysium weiter, teilen sich zwischen den Bündeln verschiedener Ordnung auf und treten schließlich in die letzten Bündel ein. Die Nervenfasern liegen dann schließlich einzeln im Zwischenbindegewebe der Muskelfasern, bestehen aber immer noch aus Neurit, segmentierter Markscheide, Schwannschen Zellen und Neurilemm.

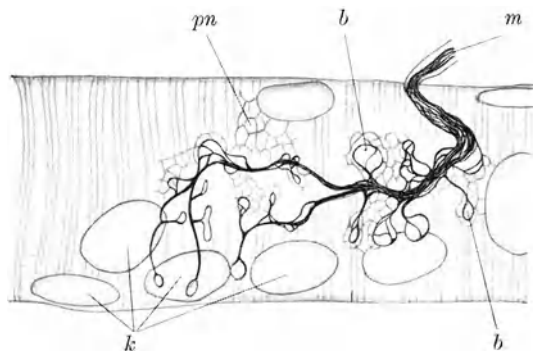


Abb. 994. Motorische Endplatte mit Schlingensbildung und periterminalen Netzwerk. Zunge der Fledermaus. Bielschowsky-Methode. Vergr. 2100×. *k* Kerne, *m* Nervenfasern, *b* Endfüße, *pn* periterminalen Netzwerk.

(Nach Boeke aus Stöhr in Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. IV/1.)

Wie der Nerv im einzelnen zwischen Muskelhilus und Ende an der Muskelfaser verläuft und sich teilt, ist wenig bekannt. Sicher sind weniger Nervenfasern beim Eintritt in den Muskel vorhanden als Muskelfasern im Muskel; wahrscheinlich ist das bei den einzelnen Muskeln verschieden. Die Wirkungseinheit des Muskels ist nicht die Einzelfaser, sondern das letzte Bündel paralleler Fasern; wenn die Faser tatsächlich nach dem Alles-oder-Nichts-Schema auf die Erregung antwortet, beruht die verschiedene Kraft (Moment, Querschnittsspannung) des Muskels und der letzten Bündel nicht auf verschiedener starker Erregung, sondern auf der verschiedenen Anzahl erregter Fasern<sup>1)</sup>. Solange man an die Existenz der Neurofibrillen als getrennter Leitungselemente festhalten konnte, war es nicht von besonderer Bedeutung, wie diese eigentlichen Leitungsdrähte zu den Kabeln der Neuriten vereinigt sind und sich wieder trennen. Nervenzelle, Neurit und alle seine Verzweigungen bilden jedoch eine neuroplasmatische Einheit, von der wir nicht annehmen dürfen, daß die durchlaufende Erregung sich auf die Äste verschieden verteilt. Die biologisch-histologische Einheit des Nerv-Muskelsystems ist damit: eine Ganglienzelle des zentralen Kerns, eine Nervenfasern mit ihren sämtlichen Ästen und sämtlichen daran hängenden Muskelfasern, und dieses System hat stets denselben Erregungszustand, es kontrahieren sich also alle dazu-

<sup>1)</sup> Ganz ohne Schwierigkeiten ist diese Vorstellung für das was im Muskel bei der Kontraktion vor sich geht, nicht. Das Verhalten der nichterregten Fasern bei der Formänderung während der Kontraktion bleibt ungeklärt.

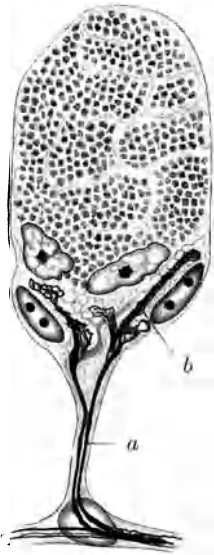


Abb. 995. Querschnitt durch eine Muskelfaser der Mäusezunge nach Boeke 1925. *a* Nervenfasern, *b* Endplatte, Sohlenplattenkerne (periphere Glia) und Muskelkerne verschieden.

gehörigen Muskelfasern gleichzeitig und gleich stark. Damit wird die Verteilung dieser so zusammengehörigen Muskelfasern auf den Muskel und seine elementaren Bündel eine konstruktive Angelegenheit ersten Ranges. Das gilt um so mehr, je mehr der Muskel durch fächerförmige Verteilung seiner Bündel auf eine große Ursprungsfläche als eine Mannigfaltigkeit erscheint, nicht nur der Größe, sondern auch der Richtung seines Momentes nach. Die Verteilung der Nerven im Muskel, also das Verbreitungsgebiet der einzelnen Neuriten in ihm, erweist sich ebenso wie der Aufbau des Muskels aus Fasern und Faserbündeln verschiedener Ordnung als biologisch bedeutsam. Diese Dinge gehören zu dem „Gebiet der vernachlässigten Dimensionen“ in der Anatomie, dem Aufbau des Körpers innerhalb einer Größenklasse, die jenseits des gewöhnlichen Präparierverfahrens liegt, aber durch die üblichen Methoden des histologischen Präparates nicht erfaßt wird. Es ist aber für die lebendige Wirkung des Organs von ganz besonderer Wichtigkeit.

Der Neurit verteilt sich also im Muskel und innerviert viele Fasern. Kurz vor der Verbindung mit der Muskelfaser verschwindet die Markscheide, die Schwannschen Zellen bleiben erhalten, sind anscheinend sogar vermehrt, auch ist die Segmentierung der Markscheide vorher verändert. Das Sarkolemm und das Neurilemm gehen kontinuierlich ineinander über, beide sind ja aus kollagenen Fibrillen gewebte Häutchen.

Der Neurit verbindet sich mit der Muskelfaser, die Stelle ragt als kleiner Buckel vor und wird als motorische Endplatte bezeichnet. In ihr liegen zahlreiche Kerne, die wohl Muskelkerne sind, sich aber von den Kernen der Schwannschen Zellen, die bis zur Endplatte reichen, nicht immer sicher unterscheiden lassen.

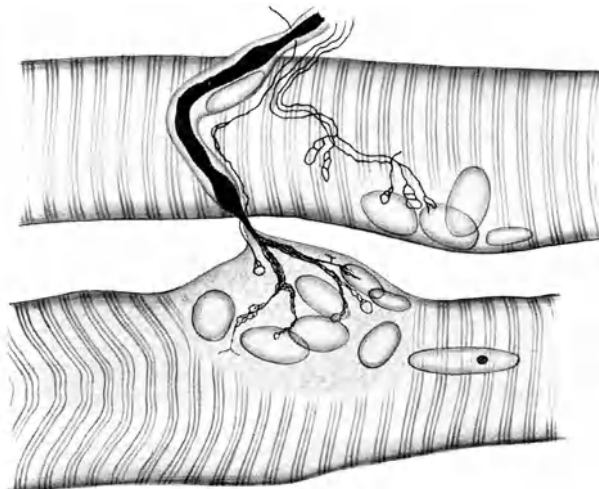


Abb. 996. Doppelinnervation aus einem *M. obliquus superior* der Katze nach Boeke 1927. Die dünne Faser ist die autonome.

Das Neurofibrillenbild zeigt Schlingen und Netze (Abb. 994). Um die dunkelgefärbten Neurofibrillen erscheint dabei noch ein heller gefärbtes Netzwerk, das periterminale Netzwerk Boekes, das gegen das Sarkoplasma nicht abzugrenzen ist. Wir dürfen mit Boeke in diesem Formol-Silberprodukt ein

Zeichen dafür sehen, daß Neuroplasma und Sarkoplasma in der motorischen Endplatte miteinander in sehr nahe Berührung treten.

Daß das Neuroplasma und das Sarkoplasma jedoch nicht einfach zu einem zusammenhängenden Gebilde ineinanderfließen, beweist der Durchschneidungsversuch. Der neuroplasmatische Anteil der Endplatte geht zugrunde; im Silberbild verschwinden Neurofibrillen und periterminales Netzwerk und treten mit der Regeneration des Neuriten wieder auf.



Abb. 997. Nervenplexus aus dem menschlichen Ziliarmuskel des Auges. Nach Boeke 1933. Endschlingen auf den Muskelementen. *a* ein sensibles Körperchen.

Neben den Endplatten der Zerebrospinalnerven kommen noch kleinere Endplatten feiner markloser Nerven, anscheinend an jeder Muskelfaser vor. Sie zerfallen nicht mit, wenn der Nerv des Muskels in genügend weiter Entfernung vom Muskel (z. B. am Hirnaustritt der Augenmuskelnerven) durchschnitten wird (Abb. 996). Es handelt sich um autonome postganglionäre graue Fasern. Ihre Bedeutung für Leben und Wirksamkeit der Muskelfaser ist umstritten.

**378. Die Endigungen des autonomen Nervensystems (Abb. 997—1000).** Die größeren, meist aus postganglionären Fasern bestehenden Stränge des autonomen Systems bilden an den Eingeweiden und am Kopfe ein Geflecht, das in Begleitung oder in der Nähe der Gefäße einherzieht (Leberpforte, Milznerv, Mesenterien). Einzelne Bahnen hierin abzugrenzen, gelingt bisher nicht.



Treten diese Nerven nun in die Erfolgsorgane ein, so wird das Netzwerk feiner und verwickelter (Plexus der Darmwand, Abb. 569). Auch die autonomen Anteile der zerebrospinalen Nerven in Körperwand und Extremitäten gehen schließlich in einen autonomen Plexus über, den sympathischen Grundplexus von Boeke. Überall im Bindegewebe der Haut (auch in den Papillen Abb. 1004), um die Blutgefäße, Drüsenlobuli und quergestreiften Muskelfasern läßt er sich

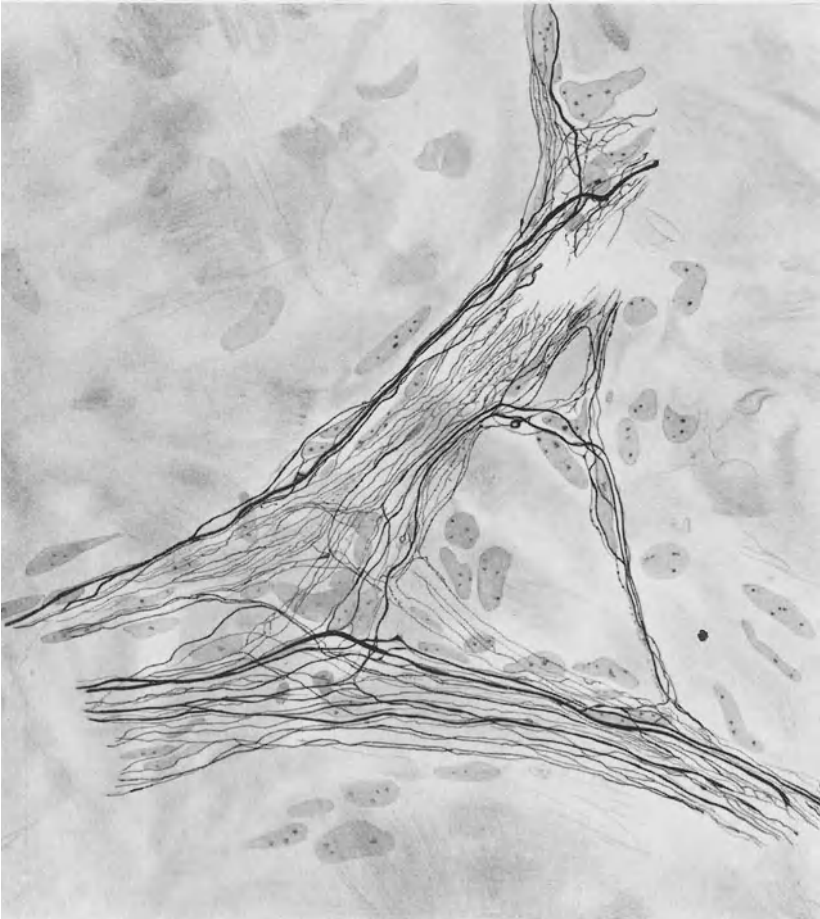


Abb. 998. Autonomer Plexus aus der Chorioidea des Auges, Verzweigungsstelle.  
(Nach Boeke 1933.)

nachweisen und auch in der Subserosa und Submukosa und innerhalb der Schleim- und Muskelhäute der Eingeweide ist er vorhanden (Boeke 1933). Er besteht aus einem Plasmodium mit eingestreuten Schwannschen Kernen, also wohl aus peripherer Glia als Leitgewebe. Das Neurofibrillenbild zeigt eigentümliche netzartige Anordnungen. Die feineren Maschen dieses Netzes liegen der glatten Muskulatur aller Organe, auch der Gefäße, den Kapillaren, aber auch der Epidermis (Haarwurzelscheide) dicht an. Besondere Endorgane nach Art der Muskelendplatten sind nicht vorhanden. Kleine Ösen und Ringe werden nicht von allen als Endorgane anerkannt; sie sind vielleicht nur an einigen glatten Muskeln vorhanden (*M. ciliaris*), an anderen nicht (Gefäße, Darm, Blase).

Am Herzen finden sich bei kaltblütigen Tieren (Reptilien) richtige kleine Endorgane mit Schlingenbildung und einem periterminalen Netzwerk, wenn auch ohne Kerne, die mit den von Boeke abgebildeten frühen Entwicklungsstadien der motorischen Endplatten eine gewisse Ähnlichkeit haben. Bei Säugtieren findet man solche Gebilde nicht oder nur ganz selten, dafür den typischen autonomen Grundplexus, der zunächst zum interstitiellen Gewebe, dem Gefäß- und Bindegewebsapparat des Herzmuskels die gleichen Beziehungen hat, wie an anderen Stellen des Körpers. Er tritt aber auch in Verbindung mit den

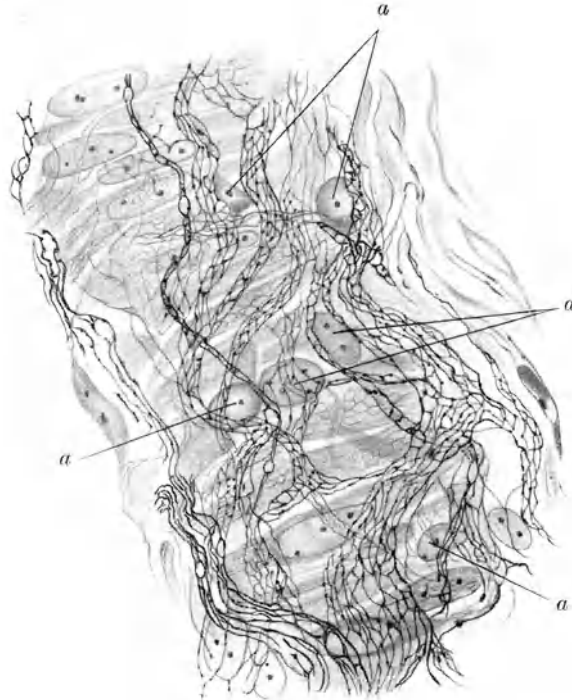


Abb. 999. Flachschnitt durch die Media einer kleinen Arterie. Glatte Muskulatur und autonomer Plexus. Nach Boeke 1933. *a* Kerne des Leitgewebes (Schwannsche Kerne).

Herzmuskelementen und dringt, unter Bildung periterminaler Netzwerke, in das Sarkoplasma ein.

In den Drüsen tritt der Boekesche Plexus in besonders ausgedehnte Verbindung mit dem Protoplasma der Drüsenzellen. Auch die Talgdrüsen der Haare werden in dieser Weise innerviert.

Von besonderer Bedeutung ist die Beziehung des Boekeschen Plexus zu den Elementen des Bindegewebes; ja an den Fettzellen weist Boeke eine besondere Innervation nach. So sind also alle ortsfesten Gewebeelemente des menschlichen Körpers an das autonome Nervensystem angeschlossen.

Hier ist auf eine S. 293 bei den Kapillaren angeschnittene Frage zurückzukommen. Dort wurde gesagt, daß die kontrahierten Kapillaren als solche nicht mehr kenntlich wären, ihre Kerne also bei der gewöhnlichen Färbung und Betrachtung des Bindegewebes unter den Kernen dieser Zellelemente verschwinden. Die Leitzellkerne, Schwannschen Kerne, des Boekeschen Plexus müssen aber ebenfalls an jedem Kernfärbungspräparat kenntlich sein. Die Lehre vom Zellbestand des Bindegewebes [Maximow<sup>1)</sup>] weiß von diesen

<sup>1)</sup> Vgl. v. Moellendorffs Handbuch, Bd. 2. 1927.

Elementen nichts. Bei der Dichtigkeit des Boekeschen Netzes müssen diese Kerne zahlreich sein. Es ist außerordentlich schwierig, die verschiedenen Forschungsgebiete der Histologie näher aneinanderzuschließen. Es ist dringend erwünscht, die mit verschiedenen Methoden und unter verschiedener Fragestellung erhobenen Befunde und erzielten Präparatenbilder irgendwie zur Deckung zu bringen, denn schließlich besteht der Körper nicht aus getrennten Forschungsgebieten, sondern ist eine lebendige Einheit.

Jede Zelle des Körpers wird also vom autonomen Grundplexus Boekes erreicht, untersteht also zwei regulierenden, den Körper zu einheitlich wirkender Ganzheit zusammenschweißenden Systemen, dem Nervensystem und dem hormonalen System des Säftestromes. Begibt sich eine Zelle auf die Wanderschaft, so löst sie sich damit nicht nur aus ihrer bisherigen Umgebung und dem

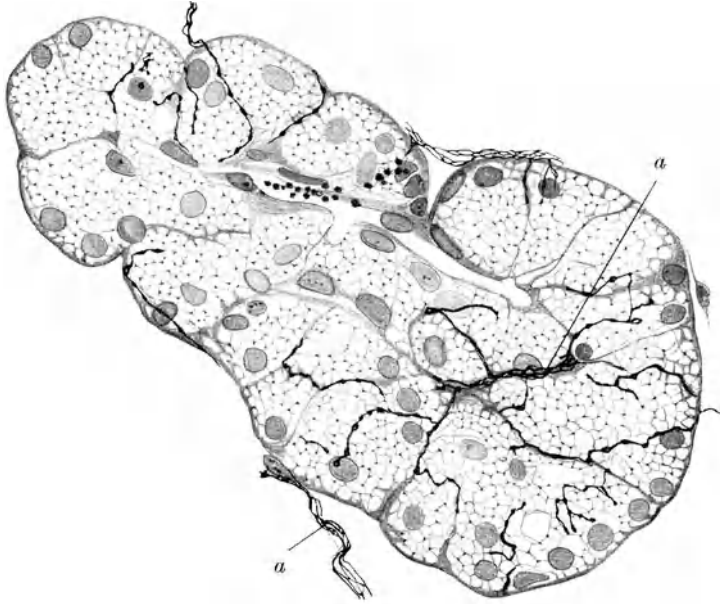


Abb. 1000. Drüsentubulus der Tränendrüse vom Igel nach Boeke 1934.  
a autonomer Grundplexus.

Verbande mit gleichartigen Zellen los, sondern entzieht sich auch der Einwirkung des autonomen Nervensystems, an das sie nun nicht mehr angeschlossen ist.

Früher in diesem Buche geäußerte Anschauungen, daß das Bindegewebe nur vom Säftestrom erreicht werde, die vor den Boekeschen und Stöhrschen Arbeiten geäußert wurden, sind also danach zu korrigieren.

Jenseits des Boekeschen autonomen Grundplexus, sowohl in der Lage zu den übrigen Gewebeelementen, wie in der Größenordnung, fängt ein durchaus zweifelhaftes Gebiet an. Stöhr verlegt hierhin sein Terminalretikulum, dessen nicht mit seinem, vom Leitzellsynzytium umschlossenen Grundplexus, identischen Teil Boeke durch sein periternales Netzwerk erklärt sieht.

Es muß hier daran erinnert werden, daß die dunkleren oder blasseren Liniensysteme der Präparate zunächst einmal Silberniederschläge sind, die aber zu Strukturen der lebenden Materie in konstanter Beziehung stehen und ausgedeutet werden. Solange irgendwie ein Anschluß an das im Leben Erkennbare möglich und „gewachsene Gestalten“ sichtbar sind, um so größer ist die Sicherheit dieser Deutung. Je mehr sich diese Dinge dem völlig Formlosen im kleinsten Größenbereich nähern, um so mehr verschwindet die Möglichkeit ihrer Deutung. Wir sehen durch unsere „Fixierungsmittel“ die gröberen Gestalten der inneren Formenwelt erhalten; ihre Wirkung aber beruht darauf, daß in dem lebendigen Gefüge der Materie von kolloidaler Größenordnung eine Zerstörung eintritt, daß ein Trümmerfeld ausgefallter Eiweißkörper von sehr viel gröberer Struktur erscheint, in dem die Silbersalze sich in gewissen Figuren niederschlagen und reduzieren lassen. Die Neurofibrillen sind

streng genommen ein Kunstprodukt, das auf einer gesetzmäßigen Entmischung des besonders strukturierten Neuroplasmas beruht. Mit Neurofibrillen, mit dem Terminalretikulum und auch mit dem periterminalen Netzwerk befinden wir uns mit Sicherheit zwischen den Trümmern, die das Formol aus der lebenden Substanz gemacht hat. In einem Größenbereich, der mit Sicherheit nicht mehr lebensrechte Formen zeigt, allzuviel aus zarten Silbernieder-schlägen schließen zu wollen, deren Eignung zu solchen Schlüssen, ob gutes oder schlechtes Präparat, man selbst erst danach entscheidet, scheint solange schwierig, als jede Kenntnis darüber fehlt, wie die Methoden eigentlich wirken, solange es nicht gelingt, mit anderen Methoden auch nur das Allergeringste von diesen Dingen zu erkennen, oder gar im lebenden Zustand irgendetwas zu sehen zu bekommen. Die Kunst, einem so schwierigen Gebiet überhaupt etwas Sichtbares abzugewinnen und in gewissen Bereichen zu einer so großen Sicherheit der Darstellung der Strukturen zu gelangen, büßt dabei nichts von unserer Bewunderung ein. Aber was jenseits des schon so schwierig zu erfassenden Grundplexus liegt, darüber vermögen auch die schönsten Präparate im Grunde kaum etwas auszusagen. Dies hängt weder mit größerer oder geringerer Erfahrung zusammen, sondern mit der physikalisch-chemischen Natur der lebenden Substanz.

### Literatur zum Nervensystem.

Die Neurologie ist ein umfangreiches Sonderfach mit entsprechend großer Literatur. Klinische, pathologisch-anatomische und anatomisch-histologische Arbeiten lassen sich darin nicht scharf trennen. Für die hier behandelten histologischen Probleme nehme man zuerst zur Hand: 1. Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 4, Nervensystem. 2. Teil bisher noch nicht erschienen (L.); ferner 2. Handbuch der Neurologie, herausgeg. von Lewandowsky. Berlin bis 1929. 3. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, herausgeg. von Bethe u. Bergmann, Bd. 9. 1929 (vor allem Abh. Péterfi) und Bd. 10. 1927. 4. Handbuch der Psychiatrie, herausgeg. von G. Aschaffenburg. Leipzig u. Wien 1927.

5. Bethe, A.: Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903. — 6. Parker, G. H.: The neurofibril hypothesis. Quart. Rev. Biol. 4, 155 (1929). — 7. Ramón y Cajal, S.: (Betrifft die Makroglia). Travaux Labor. Recherch. biol. Madrid 27, 389 (1932). — 8. Held, H.: Die Lehre von den Neuronen und vom Neurencytium und ihr heutiger Stand. Fortschr. naturwiss. Forschg, N. F. H. 8. — 9. Bárány, B.: Historische Entwicklung der Untersuchungsmethoden und der Kenntnis vom Bau des Nervensystems. Acta med. scand. (Stockh.) 59. — 10. Weimann: Studien am Zentralnervensystem mit der Mikrophotographie im ultravioletten Licht. I. Mitt. Z. Neur. 98, 347 (1925). — 11. Schmidt, W. J.: Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Licht. Bonn 1924. — 12. Penfield: Cytology of the Nervous System (Handbuch) New York 1932. — 13. Müller, L. R.: Lebensnerven. Berlin. Verschiedene Auflagen, für Histologie und Anatomie wenig ausgiebig (L.). — 14. Spielmeyer: Histopathologie des Nervensystems. Berlin 1922. — 15. Jakob: Normale und pathologische Anatomie und Histologie des Großhirns in Aschaffenburgs Handbuch, s. oben. — 16. Ramón y Cajal, S.: Histologie du Système nerveux de l'homme et des Vertébrés, I u. II. Paris 1909 u. 1911, grundlegend. — 17. Elze, C.: Leitungsbögen und Integrationsorte des Nervensystems. Z. Anat. 94 (1931).

Entwicklung: 18. Agduhr, E.: Studien über die postembryonale Entwicklung der Neurone usw. J. Psychol. u. Neur. 25, H. 2 (1920). — 19. Held, H.: Die Entwicklung des Nervensystems der Wirbeltiere. Leipzig 1909 (L!) grundlegend. — 20. Bauer, K.: Beobachtungen über das Wachstum der Nerven in vitro. Z. mikrosk.-anat. Forschg 28 (1932); dazu 21. Bisceglie u. Juhasz-Schäfer: Gewebezüchtung in vitro. Berlin 1928. — 22. Erdmann, Rh.: Praktikum der Gewebepflege usw. (Gewebezüchtung), 2. Aufl. Berlin 1930. In diesen letzteren weitere Literatur über Explantation des Nervengewebes.

Aufbau der Zentralorgane: 23. Held, H.: Neuroglia marginalis. Mschr. Psychiatr. 26 (1909). — 24. Held, H.: Über den Bau der Neuroglia usw. Abh. sächs. Ges. Wiss. Leipzig 49 (1904). — 25. Held, H.: Das Grundnetz der grauen Hirnsubstanz. Mschr. Psychiatr. 65 (1927). — 26. Boeke, I.: The nature of interneuronal connections (Synapsis). Akad. Wetensch. Amsterd. Proc. 32 (1929).

Großhirn: 27. Economo, C. v.: Zellaufbau der Großhirnrinde. Berlin 1927. — 28. Pfeiffer, R. A.: Grundlegende Untersuchungen für die Angioarchitektonik des menschlichen Gehirns. Berlin 1930.

Häute: 29. Bluntschli, H.: Beobachtungen über die Hirnwindungen, Hirnvenen und die Pacchionischen Granulationen bei den Primaten (ältere L.). Gegenbaurs Jb. 41 (1910). — 30. Jacobi, W.: Saftspaltensystem der Dura. Arch. Psychiatr. 70 (1924). — 31. Jacobi, W.: Gefäß- und Liquorstudien am Hirn des lebenden Hundes. Arch. Psychiatr. 73 (1925). — 32. Arbeiten in russischer Sprache über Liquor-Lymphverbindungen s. Ber. Biol. 8, 501 (1928); 10, 676 (1929). — 33. Hassen, G. B.: Villi of the spinal arachnoid. Arch. of Neur. 23 (1930). — 34. Borghese, E.: Ricerche sui villi arachnoidei spinali.

Monit. zool. ital. **43** (1932). — 35. Gatta, R.: Contributo alla conoscenza delle granulazioni arachnoidali nell'arachnoide spinale dell'uomo Monit. zool. ital. **44** (1933). — 36. Lanz, T. v.: Über die Rückenmarkshäute. Roux' Arch. **118** (1928). — 37. Behnsen: Farbstoffspeicherung im Zentralnervensystem der weißen Maus in verschiedenen Alterszuständen. Z. Zellforsch. **4** (1927).

Peripheres Nervensystem: 38. Hirt, A.: Aufbau des Spinalganglions und seine Beziehungen zum Sympathicus. Z. Anat. **87** (1928). — 39. Boeke, J.: Innervationsstudien. Z. mikrosk.-anat. Forsch. I. **33**, 23; II. **33**, 47; III. **33**, 233; IV. **33**, 276 (1932); V. **34**, 330 (1933); VI. **35**, 551 (1934). — 40. Boeke, J.: De- und Regeneration des peripheren Nervensystems. Dtsch. Z. Nervenheilk. **115** (1930); weitere Arbeiten desselben Autors s. Handbuch der mikroskopischen Anatomie. — 41. Stöhr jr., Ph.: Mikroskopische Anatomie des vegetativen Nervensystems. Berlin 1928. — 42. Stöhr jr., Ph.: Mikroskopische Studien zur Innervation des Magen-Darmkanals. Z. Zellforsch. I. **12** (1930); II. **16** (1932); III. **21** (1934). — 43. Hartung, K.: Über die Beteiligung des Vagus an der Bildung der intramuralen Nervengeflechte des Ösophagus. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **35** (1934). — 44. Anufriew: Die Herznerven der Katze. Z. Anat. **86** (1928). — 45. Schabadasch, A.: Die Nerven des Magens der Katze. Z. Zellforsch. **10** (1930). — 46. Schabadasch, A.: Zur Theorie und Praxis der Fixierung der Methylenblaufärbung des Nervensystems. Z. Zellforsch. **10** (1930) (L.). — 47. Folksom u. Bergstad: Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung von Konzentrationen und osmotischem Druck auf periphere Nerven bei Formfixierung. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **2** (1925) (L.).

## Organe der Reizaufnahme (Rezeptoren, Sinnesorgane).

**379. Allgemeines.** Das Bauelement des Nervensystems ist der Leitungsbogen (S. 786). Seine Mitte, das Zentralnervensystem, seine Schenkel, die peripheren Nervenbahnen, sowie sein Ende, die Verbindung mit den Erfolgsorganen, haben wir betrachtet. Der Anfang des Bogens ist immer ein Rezeptor, ein Sinnesorgan. In diesem Rezeptor wird die äußere Einwirkung in eine Erregung umgewandelt. Die Einwirkung wird zum spezifischen Reiz, zu dessen Aufnahme und Umwandlung in Erregung der Rezeptor gebaut ist. Für die Erregung, die im Rezeptor entsteht und durch den Nerven zum Zentralorgan läuft, gilt, daß „die Person des gereizten Nerven“ (S. 750) für die Verschiedenheit des Reizerfolges, also auch für die Spezifität der Empfindung verantwortlich ist. Diese hat also mit dem Erregungsanlaß, dem Reiz, unmittelbar nichts zu tun, insbesondere da sie durch sehr verschiedene Reize ausgelöst werden kann. Wenn also trotzdem gerade die Reize, Licht, Schall, Druck, Temperatur unterschieden werden können, so beruht dies eben hauptsächlich auf dem Bau der Rezeptoren. Hierbei ist zweierlei zu unterscheiden: 1. Der eigentliche Rezeptor (Sinneszelle, Nervenendigung) hat für besondere Reize eine besonders niedere Schwelle oder spricht auf einzelne überhaupt nicht an. Diese Beziehung können wir dem Organ in keiner Weise ansehen. 2. Durch Hilfsapparate werden die spezifischen Reize dem eigentlichen Rezeptor zugeleitet. Diese Apparatur ist der besondere Gegenstand der Anatomie und Histologie der Sinnesorgane. Für den eigentlichen Rezeptor und die in ihm beginnende Leitungsbahn handelt es sich dann darum, ihre Anwesenheit, Lage, Anordnung usw. auszumachen; zur Leistung kann hier dann aber eine besondere Beziehung nicht mehr hergestellt werden. Je weniger wir also von besonderen Hilfsapparaten vorfinden, wozu auch die Lage im Körper gehört, um so weniger wissen wir auch über die Bedeutung des Rezeptors etwas auszusagen.

So kommt also durch die Eigenart des Rezeptors die konstante Beziehung zwischen äußerem Vorgang und der zunächst organismuseigenen spezifischen Empfindung zustande und die Tatsache, daß wir die Sinnesorgane nach jenen verschiedenen Einwirkungen zu gliedern pflegen.

Die alte Gliederung der fünf Sinne bringt das „Gefühl“ als Sammelsinn einer großen Fülle verschiedener Sinnesorgane und spezifischer Empfindungen

und läßt den Gleichgewichtssinn aus, dem kein Projektionsfeld in der Großhirnrinde zukommt und der daher einer nicht experimentierenden, sondern auf Selbstbeobachtung sich aufbauenden Forschung (Griechen) entgehen mußte.

Die Entwicklung der Sinnesorgane zeigt zwei Beziehungen zu den afferenten Bahnen. 1. Die afferente Bahn oder ihr Beginn ist Teil einer Sinneszelle, wie beim Auge und beim Geruchsorgan, die Verbindung zwischen Rezeptor und Bahn ist also dasselbe, wie bei der Synaptologie der Zentralorgane. 2. Der Neurit wächst aus dem Zentralorgan aus und erreicht früher oder später den Rezeptor, z. B. Epithelzellen der Schleimhaut. Hier ist das Verbindungsproblem dasselbe wie bei den effektorischen Verbindungen. Das Neuroplasma der Neuriten verbindet sich mit der Zellsubstanz der Rezeptorzellen.

### Haut- und Schleimhautrezeptoren.

**380. Übersicht.** Die Sensibilität der Haut und der zu deutlich lokalisierbaren hellen Empfindungen fähigen Schleimhäute umfaßt eine Menge von Qualitäten, die jeweils einer bestimmten Stelle zugeordnet sind (Kaltpunkte usw.). Für jede dieser Qualitäten einen besonderen Rezeptor aufzufinden, ist eines der Ziele der Histologie dieser Organe. Das ist bisher keineswegs gelungen. Wir unterscheiden drei Arten von Endigungen afferenter Nerven in den Häuten und Schleimhäuten. 1. Verbindungen der Nerven mit dem Epithel, sog. intraepitheliale Nervenendigungen; 2. unter dem Epithel und im Bindegewebe liegende Körperchen, sog. eingekapselte Endigungen; 3. sog. freie Endigungen, d. h. nicht eingekapselte Endigungen im Bindegewebe. Diese letzteren sind neuerdings wieder unsicher geworden, insofern es gelingt, mit verbesserten Methoden der Silberfärbung sehr viel feinere Nerven darzustellen, als es mit älteren Methoden, z. B. Goldchlorid, gelang. Es muß also die Möglichkeit offen gelassen werden, daß manche dieser sog. freien Endigungen noch gar nicht die Endigungen sind. Mancher der beschriebenen Teile wird sich wohl auch als zum sympathischen Grundnetz Boekes gehörig ausweisen.

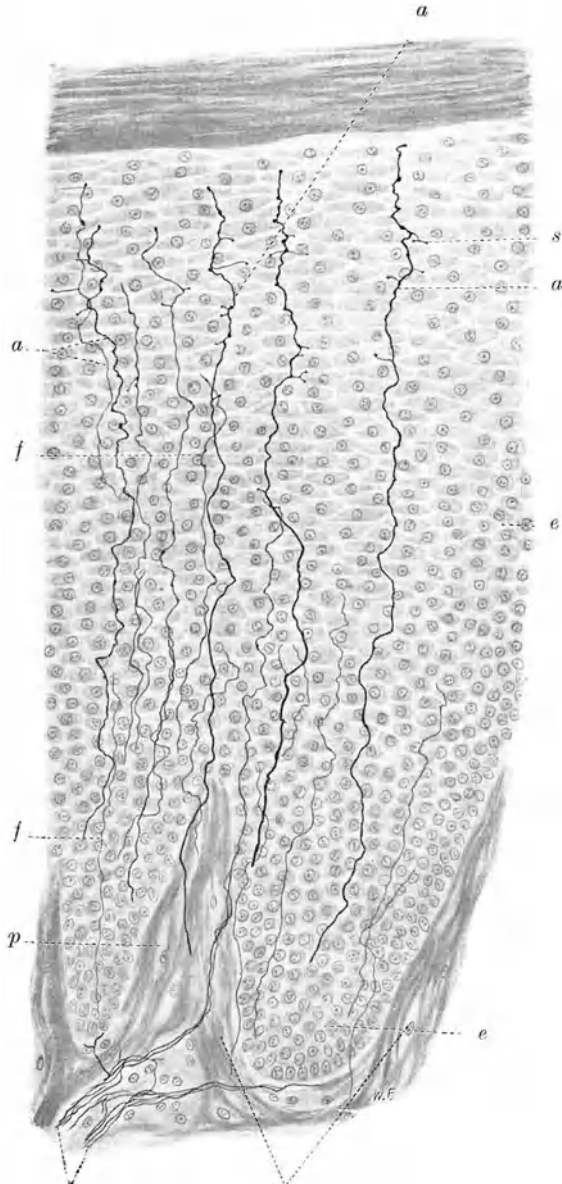
**381. Intraepitheliale Endigungen.** Ein Teil der Nerven der Haut und der Schleimhäute endet im Epithel (Abb. 1001 u. 1002). Am besten sind diese Nerven von den verhornten Plattenepithelien bekannt. Sie steigen hier bis zur Oberfläche des Stratum germinativum auf, enden also dicht unter der Hornschicht. Diese Nerven werden für die Organe der Schmerzempfindung gehalten. Eine Blase (Brandblase, Fußsohle, Mundhöhle) hebt die Hornschicht ab, das nun freiliegende Stratum germinativum (Schleimschicht!) ist ungemein schmerzempfindlich. Das erklärt sich aus der Lage dieser Enden.

Das letzte Ende dieser Fasern ist umstritten. Wahrscheinlich verbindet sich auch hier das Neuroplasma der Nerven mit den Zellen (Boeke); bei der ständigen Bewegung im Epithel baut sich dann der Nervenendapparat dauernd um. Vielleicht kommt beides vor: freie Enden zwischen den Zellen und Verbindung mit den Epithelzellen.

Als Tastzellen (Merkelsche Tastzellen) werden besondere Zellen bezeichnet, die in der Basalschicht der Epidermis liegen. Der zutretende Neurit umspinnt sie mit einem dichten Netz (Tastmeniskus) und verbindet sich dann mit dem Zytoplasma (periterminales Netzwerk). Sie kommen reichlich vor in den Rüsseln von Schwein und Maulwurf, auch in der Schnauze des Hundes. Angeblich sollen sie in der Epidermis des Menschen verbreitet sein.

Vor ihrem Eintritt ins Epithel bilden diese Nerven Knäule und Geflechte unter diesem.

Von besonderer Bedeutung sind die Nerven des Haares, da die Haare empfindliche Sinnesapparate darstellen; bei Säugetieren sind einzelne Haare als



Nervengeflecht innerhalb des Coriums 2 Papillen des Coriums

Abb. 1001. Intraepitheliale Nerven. Haut, Flotzmaul (Nasenspiegel), Kalb. Gelatine-Silbermethode. — Br. *a* dicke, *f* feine Nervenfasern, *s* Seitenästchen, *e* Epithel, *p* Papille.  
(Aus Kadanoff, Z. Anat. u. Entw., Bd. 73, 1924, S. 434.)

Sinnesorgane besonders ausgebildet (Schnurhaare, Sinushaare). Die epitheliale Wurzelscheide ist dicht von Nerven umspinnen, die auch ins Epithel der äußeren Wurzelscheide eintreten.

382. Die „eingekapselten“ Nervenendigungen. Der Prototyp der sog. eingekapselten sensiblen Empfangsapparate ist das Meissner'sche Tastkörperchen (Abb. 1003 u. 1004). Solche Körperchen finden sich in

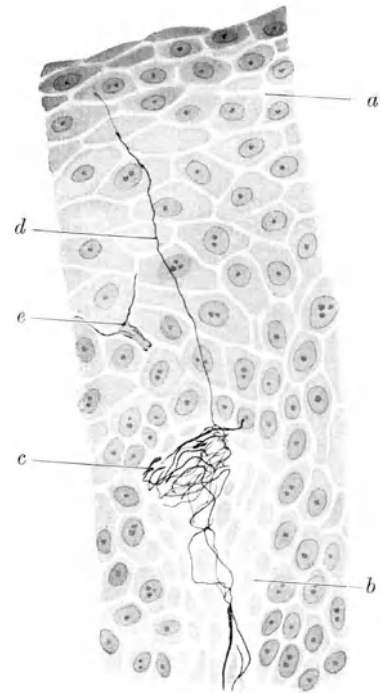


Abb. 1002. Nervenendigung in der Gaumenschleimhaut vom Menschen nach Kadanoff, 1928, 560 $\times$ . *a* Epithel, *b* Papille der Mukosa, *c* Nervenknäuel, *d* intraepitheliale Nervenfasern, *e* sog. Langhans'sche Zelle; s. S. 677.

den Papillen, am reichlichsten an der Hohlhand und den Fingerbeeren. Sie liegen in den äußersten Spitzen der Papillen mit ihrer eigenen Spitze dem Epithel fest angepreßt. Die Hauptmasse des spitzovalen Paketes bilden helle

Zellen, die wie ein unregelmäßiger Haufen verschieden großer weicher Kissen übereinandergeschichtet sind.

In diese Zellmasse tritt der Nerv meist von der Seite her ein und schlängelt sich zwischen ihnen hindurch, gibt Äste ab und Buckelchen, die mit den Zellen in Verbindung treten; das Silberpräparat zeigt die periternalen Netzwerke, die die protoplasmatische Verbindung anzeigen. Die Zellen sind im Präparat hell mit großen Kernen; sie sind wahrscheinlich Elemente der peripheren Glia (Schwannsche Zellen). Eine sehr dünne

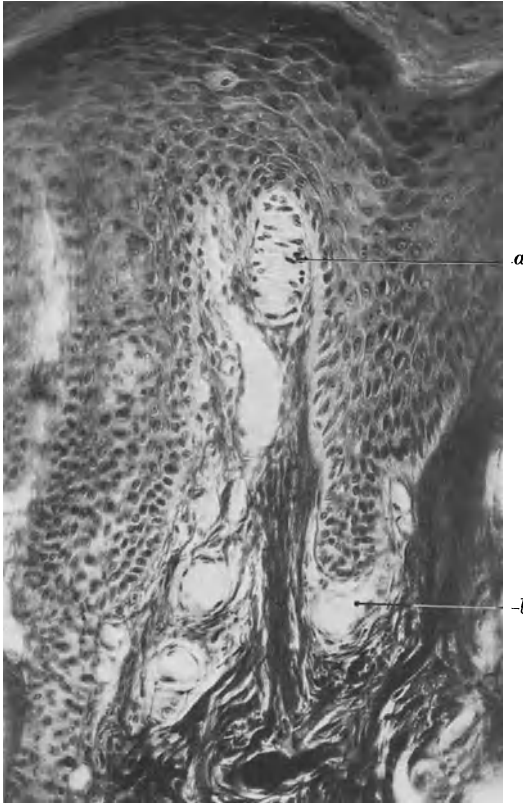


Abb. 1003. Meissnersches Tastkörperchen von der Hohlhand eines 6jährigen Kindes. Häm. v. Gieson. P. phot. 320×.  
a Körperchen, b Blutgefäße.

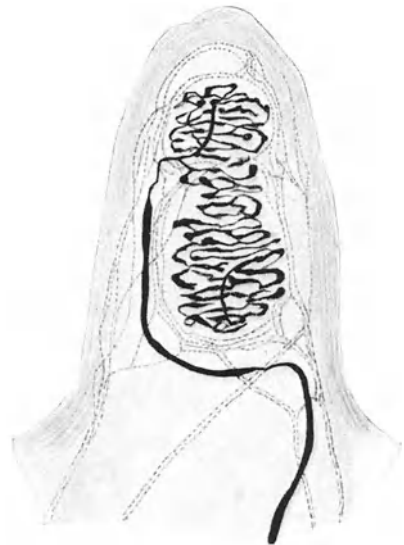


Abb. 1004. Meissnersches Körperchen vom Menschen mit Nervenendigung im Innern (dunkel), umgeben vom autonomen Grundplexus (heller). (Aus Boeke 1933 nach Crevatin.)

bindegewebige Kapsel umgibt das Körperchen, an der Spitze fehlt sie, hier berühren die hellen Zellen unmittelbar das Epithel.

Als Krausesche Endkolben (Abb. 1005) werden im Bindegewebe der Haut und Schleimhaut liegende Knöpfchen bezeichnet, die von einer stärkeren Bindegewebskapsel umgeben, in ihrem Innern ein Nervenknäuel zeigen. Ob und in welcher Form und Verbindung mit den Nerven sich im Innern Zellen befinden, ist unsicher. Diesen Körperchen wird die Aufnahme des Kältereizes zugesprochen (Kaltempfänger).

Größere Gebilde finden sich in den äußeren Geschlechtsorganen, Glans penis und Klitoris (Abb. 1006—1008). Hier handelt es sich wieder um einen Haufen von Zellen (periphere Glia), die zu unregelmäßigen Gruppen zusammengeballt sind und zwischen denen der Nerv endigt. Eine bindegewebige Hülle ist nur schwach



ausgebildet. Diesem Gebilde wird die spezifische Empfindung dieser Organe zugeschrieben. Hier hätten wir ein gutes Beispiel des Müllerschen Gesetzes der spezifischen Sinnesenergie vor uns. Der Reiz ist derselbe, der anderswo zur Tast- und Druckempfindung wird, hier eine neue Qualität auslöst. Es kommt also deutlich auf die „Person des gereizten Nerven“ an.

Weit verbreitet sind die Lamellenkörperchen (Vatersche oder Pacinische



Abb. 1005. Typischer Krause-scher Endkolben vom Brustwarzenhof. Operation. Silberfärbung nach Belonoschkin 1933.

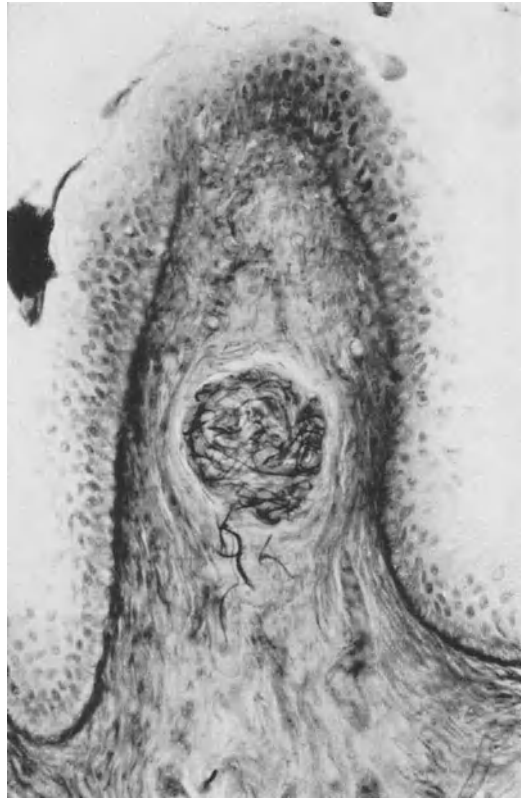


Abb. 1006. Genitalnervkörperchen von der Klitoris des Menschen. Kadanoff präp. P. phot. 320 $\times$ . S. Abb. 783.

Körperchen) (Abb. 1009—1011). Sie bestehen zunächst aus einem langgestreckten Innenkolben aus hellen Zellen mit der Aufzweigung des Neuriten. Wenn die Zellen auch etwas anders angeordnet sind, so ist ein grundsätzlicher Unterschied gegenüber den Meissnerschen Körperchen nicht vorhanden. Das Besondere ist der Hilfsapparat aus Bindegewebe. Durch ein System konzentrischer Hüllen schwillt das Gebilde zu beträchtlicher Größe an. Die Hüllen gehen von der Scheide der hinzutretenden Nervenfaser aus und laufen dann um den Innenkolben herum, innen mit weiteren, außen mit geringeren Abständen. Diese Schalen bestehen aus platten Zellen, ob die Brücken zwischen den Lamellen Kammern abschließen, ist ungewiß. Zwischen den Lamellen ist Flüssigkeit vorhanden, das ganze Gebilde prall gefüllt und von knorpelartiger Konsistenz. Die Zellenhüllen werden durch feine zirkuläre kollagene Fasern verstärkt, innen



Abb. 1007. Genitalnervkörperchen von der Klitoris des Menschen. Kadanoff präp. P. phot. 320×.

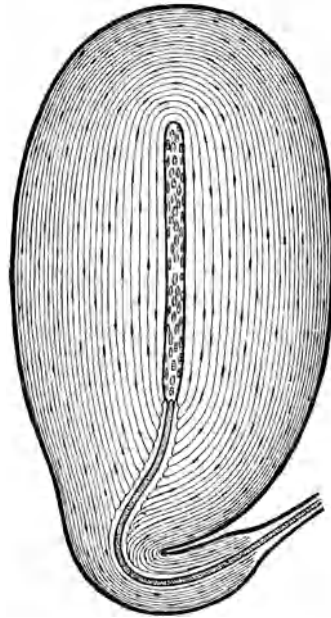


Abb. 1009. Schema eines Lamellenkörperchens nach Skizze P. Freytag gez.

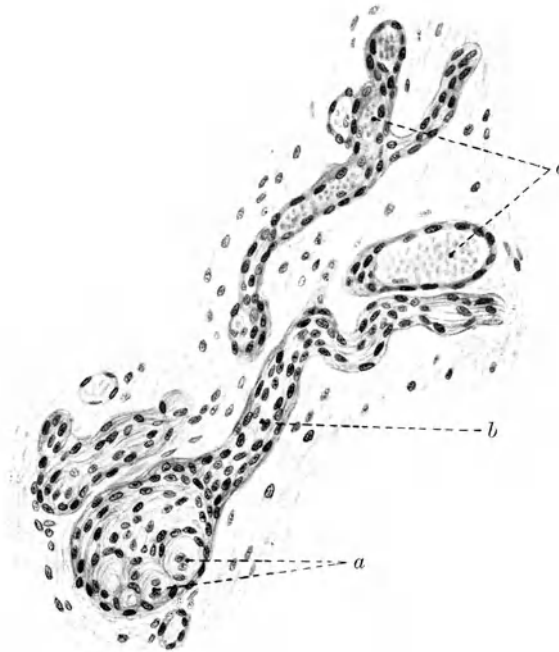


Abb. 1008. Genitalnervkörperchen von der Klitoris einer 32jährigen Frau (Anatomieleiche). Gallein-Anilinblau. Freytag gez. 300×. a Innenkolben des Nervkörperchens, b Nerv, c Gefäße.

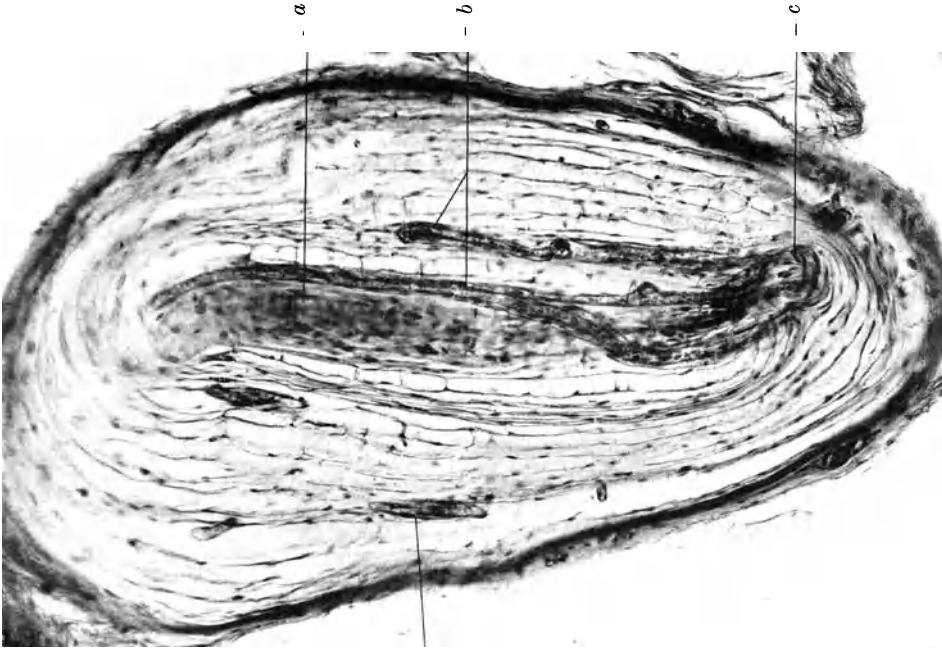


Abb. 1011. Lamellenkörperchen vom Erwachsenen (S), Fingerbeere, dicker Schnitt, Galléin. P. phot. 210×. *a* Innenkolben, *b* Nerv, *c* Gefäße.

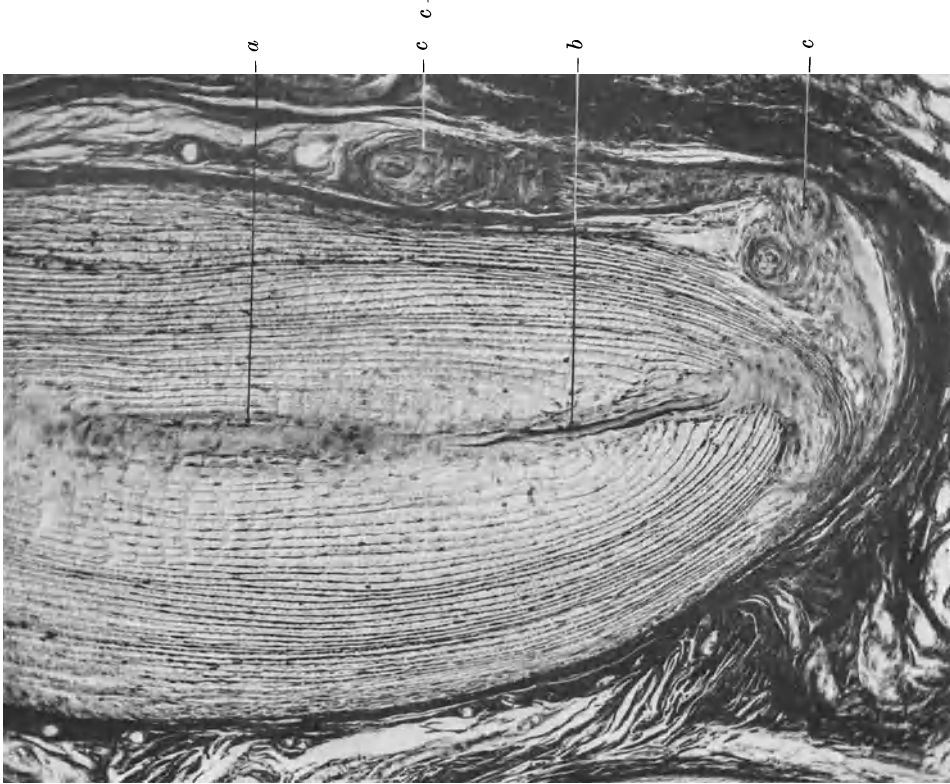


Abb. 1010. Teil eines Lamellenkörperchens von der Fingerbeere des 6jährigen Kindes. Häm. v. Gieson. P. phot. 120×. *a* Innenkolben, *b* Nerv im Körperchen, *c* Nerv beim Eintritt in die Kapsel.

finden sich wenige, je weiter nach außen desto mehr; schließlich gehen sie in die dichte Hülle über. Das Bild ähnelt in manchem einer Zwischenwirbelscheibe im kleinen. Im Querschnitt des Körperchens geben die Lamellen einen deutlichen Polarisierungseffekt (Aufhellung, Additions- und Subtraktionsfarben), nicht aber im Längsschnitt. Innerhalb der Hüllen verlaufen Blutgefäße in eigenartigen Bahnen (Abb. 828 und 1011).

Die großen Lamellenkörperchen finden sich in der Unterhaut, zahlreich an den Tastballen. Diese sind besonders groß ( $0,5 \times 0,25$  mm); ebenso große sind in den Mesenterien vorhanden, kleinere und kleinste mit weniger Lamellen kommen in den äußeren Genitalien vor [z. B. in der Klitoris (Abb. 784), hier auch im Schwellkörper, auch im Corp. cavernosum penis]; am Ansatz der Vincula tendinum habe ich sie beobachtet, größere zwischen Dorsalaponeurose der Finger und dem Periost. Sie werden für die Empfangsorgane der Spannungsempfindungen gehalten. Hiermit stimmt ihr Vorkommen zusammen und auch ihr Bau spricht dafür.

Bei Tieren kommen einfache Körperchen vor aus zwei Zellen und Hülle (Grandry'sche und Herbst'sche Körperchen) (Abb. 1012).

**383. Freie Nervenendigungen.** Unter dem Epithel und im Bindegewebe der Haut und Schleimhäute finden sich verschiedenartige Geflechte und Knäuel von Nerven, deren Natur nicht ganz sicher ist. Hierzu gehören die „Endbündel“ Ruffin's, die im Bindegewebe der Haut, aber auch des Bewegungsapparates, vorkommen.

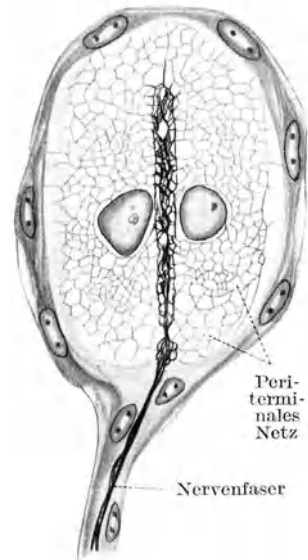


Abb. 1012. Zweizelliges Grandry'sches Körperchen. Ente.  $22\times$ . (Nach Boeke.)

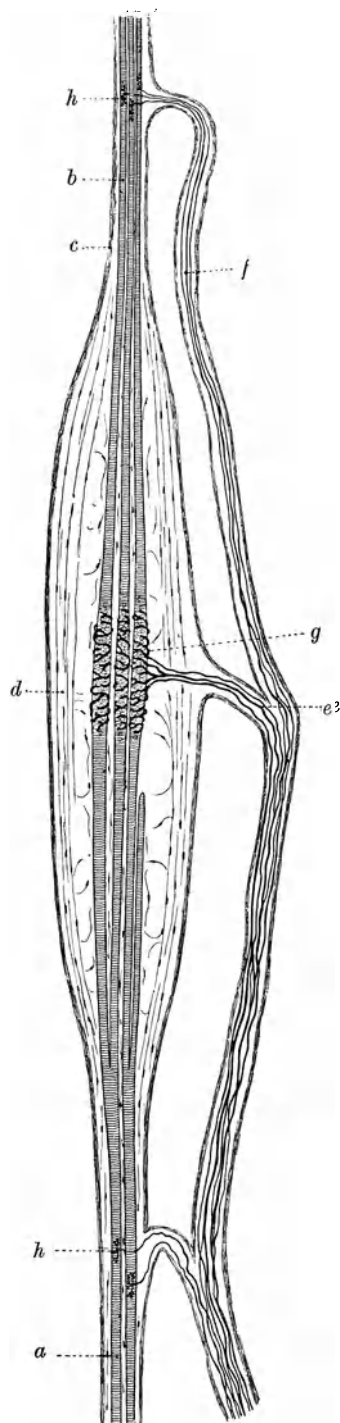
### Rezeptoren der Tiefensensibilität.

**384. Übersicht.** Als Tiefensensibilität werden die Empfindungen aus dem Bewegungsapparat bezeichnet, die die Stellung und Lage der Glieder und Körperteile, sowie die Spannung der beanspruchten Organe anzeigen. Sie sind weniger genau bekannt als die Rezeptoren der Oberfläche. Aus den meisten Organen sind mannigfache Nervenflechte und feine Verzweigungen beschrieben. Eine genaue Abgrenzung gegen Boekes sympathischen Grundplexus erscheint notwendig. Der sensible Anteil der vegetativen Nerven ist fast unbekannt.

Wir teilen die Rezeptoren des Bewegungsapparates ein in eingekapselte Organe, die mit jenen der Oberflächen zum Teil identisch sind, und die besonderen Organe der Muskeln und Sehnen, die schon S. 280 bei der Muskulatur erwähnt wurden.

**385. Eingekapselte und freie Endigungen.** Zunächst handelt es sich um die Lamellenkörperchen, die in verschiedener Größe und Ausbildung im Bewegungsapparat vorkommen. In den Sehnen finden sich die sehr viel kleineren, aber angeblich ähnlich gebauten Golgi-Manzonischen Körperchen. Freie Endigungen sind von den verschiedenen Teilen des Bewegungsapparates, Gelenken, Sehnen, Faszien beschrieben.

**386. Muskel- und Sehnen-spindeln.** In fast allen Muskeln — mit Sicherheit fehlen sie nur den Augenmuskeln —, spärlicher in denen des Rumpfes, reichlicher in denen der Extremitäten, sind eigentümliche Organe eingelagert, die nach ihrer



Form Muskelspindeln genannt werden. Sie gelten als die Empfangsapparate des Kraftsinnes der Muskeln, d. h. Meldeapparate über die im Muskel herrschende Spannung. Sie sind beim Menschen (*M. lumbricalis* vom erwachsenen Mann) etwas über 1 mm lang und 0,2 mm dick (Abb. 1013—1015, s. a. Abb. 333). Das spindelförmige Organ ist von einer Bindegewebshülle umschlossen; unter dieser folgen einige Lamellen wie bei einem Vater-Pacinischen Körperchen, die einen Hohlraum umschließen. Das Gebilde ist anscheinend von Flüssigkeit prall erfüllt. Durch diesen Hohlraum zieht ein Bündel dünner Muskelfasern (Weismannsches Bündel), die von zartem zellreichem Bindegewebe zusammengehalten werden, von dem Verbindungen zu den Lamellen gehen. Beim Menschen treten am einen Ende der Spindel mehrere (2—4) Muskelfasern ein, die entweder von vornherein ein besonderes kleines Bündel bilden oder sich aus einem der größeren Bündel abgliedern. Im ersteren Falle liegt die Spindel im Septum, im zweiten im, oder (meistens) am Rande eines Bündels.

Eine kleine Arterie und etwas reichlicheres Bindegewebe begleiten diese Fasern, die Arterie tritt in die Spindel ein und speist deren Kapillarnetz.

Nach dem Eintritt in die Spindel spalten sich die Muskelfasern jede in ein Büschel von mehreren (2—3 oder mehr) dünnen Fasern auf, die am anderen Ende der Spindel enden. An diesem „Sehnenende“ der Spindel treten also 3—4mal soviel Fasern aus wie am Muskelende.

Diese Fasern gehören stets zu den „trüben, roten“ Fasern (S. 273), sie sind protoplasmareich und führen Körnchen. Innerhalb der Spindel liegen auch Kerne in der Mitte der fibrillierten Masse. Das Besondere der Spindelfasern ist das „Mittelstück“, das stets genau die Mitte der Spindel einnimmt, da wo diese am dicksten ist. Die fibrillierte quergestreifte Substanz wird auf einen dünnen Mantel verringert und verschwindet vielfach eine Strecke weit ganz. Dafür

Abb. 1013. Schema einer Muskelspindel. Nach einem Entwurf von P. Freytag gez. In den Umriß der Muskelspindel wurden von Abb. 1014 die Einzelheiten nach der Beschreibung und Abbildung von Ruffini (*J. of Physiol.* **23**, 1898) und Boeke 1927 (Abb. 56) eingetragen. Die für die Katze von Ruffini angegebene zweite sensible Endigung auf jeder Seite wurde fortgelassen. *a* Muskelende der Spindel (wenige Fasern), *b* Sehnenende der Spindel (viele Fasern), *c* Hülle, *d* Lamellen, *e* sensibler Nerv, *f* motorischer Nerv, *g* sensible (epilemmale)

Endigung am kernreichen Mittelstück, *h* motorische (hypolemmale) Endigung.

finden sich zahlreiche dicht gepackte Kerne, so daß die etwas verdickte Faser einem mit Kernen vollgestopften Schlauch gleicht.

An die Spindel tritt ein starker Nerv heran. Er enthält motorische und sensible Fasern. Die motorischen begeben sich an die Enden der Spindel und bilden hypolemmale Endplatten auf den Fasern. Jede Faser hat also zwei Endplatten,

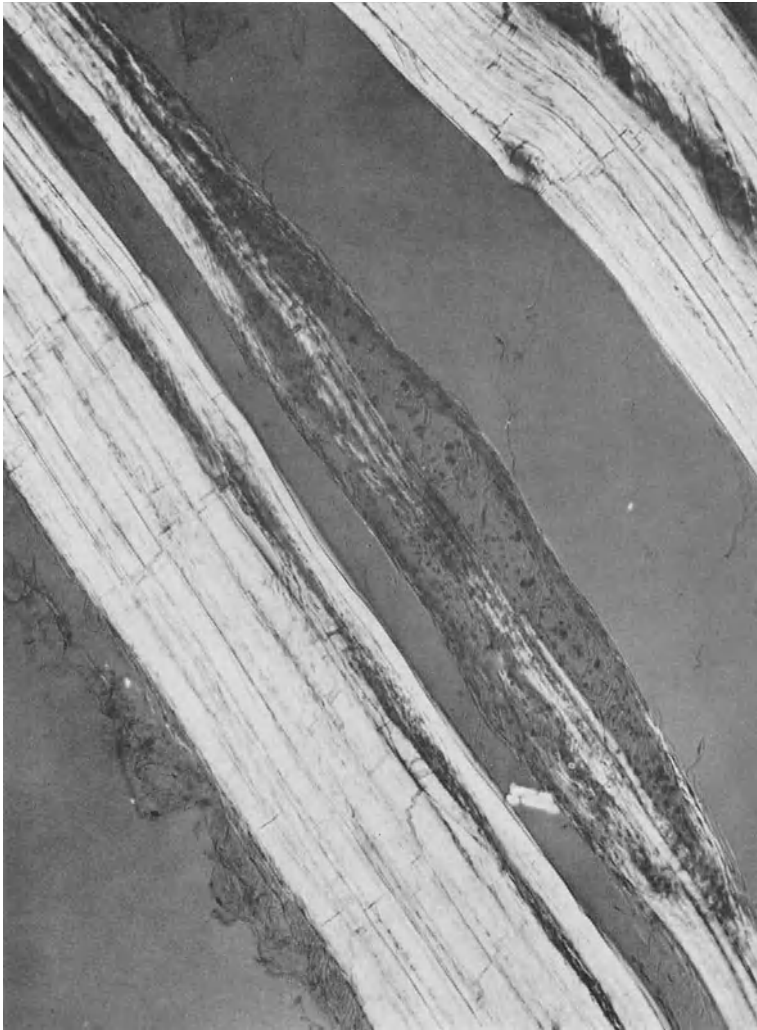


Abb. 1014. Muskelspindel vom Erwachsenen (*S*). Dicker ( $100\ \mu$ ) Längsschnitt durch einen *Musculus lumbricalis*. Häm. Polarisiertes Licht. Achsen entsprechen den Seiten der Abbildung. Man vgl. die Abb. 1013.

je eine am Muskelende und je eine am Sehnenende zu beiden Seiten des Mittelstückes.

Die sensible Faser oder vielleicht deren mehrere treten in die Spindel ein. Sie begeben sich zum Mittelstück und bilden an jedem Mittelstück einen auf dem Sarkolemm liegenden (epilemmalen) Endapparat. An manchen Spindeln (beobachtet bei Katzen, beim Menschen?) liegt zu beiden Seiten dieser stets vorhandenen Mittelstückendigung ein zweiter epilemmaler Endapparat

mit baumförmigen Verzweigungen und Endplättchen, die zu besonderen Fasern gehören.

Die Wirkung dieser Einrichtung ist wohl die, daß das Mittelstück durch die Kontraktion der beiden Enden der Faser in Spannung gerät und diesen besonderen Reiz für die Nervenendigung darstellt. Die Bedeutung des Kapselapparates, der einem Lamellenkörperchen ähnelt, bleibt hierbei dunkel. Für das Verständnis der Einrichtung im ganzen wäre die Kenntnis des Anschlusses der motorischen Endigungen an die übrige motorische Innervation

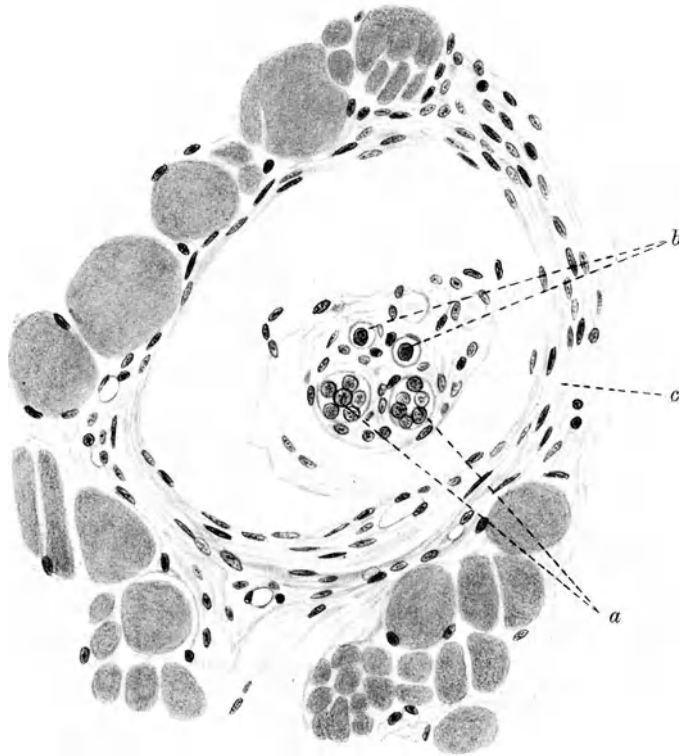


Abb. 1015. Querschnitt durch die Mitte einer Muskelspindel. Musculus lumbricalis vom 6jährigen Kind. Häm. Eos. Freytag gez. 350 $\times$ . *a* Mittelteile der Fasern des Weismannschen Bündels. *b* Nervenfasern, *c* Hülle.

des Muskels nötig, für diese wieder die Verteilung der Nerven im Muskel überhaupt, da ja der Spannungszustand im Muskel ein verwickeltes Gefüge bildet (s. S. 843).

Die Spindeln sind nicht gleichmäßig über die Muskelsubstanz verteilt. Jeder Muskel hat hier wohl seine Eigentümlichkeiten. Im Lumbricalis finden sie sich mehr nach der Mitte zu, sowohl der Länge wie der Quere nach gerechnet.

Sehnenspindeln sind aus den Sehnen zahlreicher Muskeln beschrieben, auch solcher, denen Muskelspindeln fehlen (Augenmuskeln) (Abb. 334). Es handelt sich um Sehnenfasern, die in eine Hülle eingeschlossen sind, die anscheinend der der Muskelspindeln ähnelt. An diese Sehnenfasern tritt ein sensibler Nerv, der sich baumförmig an der inneren Faser aufzweigt, ähnlich wie die zweite Endigung bei den Muskelspindeln der Katze. Der Nerv soll aber auch noch außerhalb der eigentlichen Spindel in der Sehne enden.

### Die Organe der chemischen Sinne (Chemorezeptoren).

**387. Die Geschmacksknospen.** Die Rezeptoren des Geschmackssinnes sind besondere Organe, die Geschmacksknospen (Schmeckbecher) (Abb. 1016—1021). Ob noch andere Nervenendorgane als Reizaufnahmeorgane für den Geschmackssinn vorhanden sind, ist unbekannt; jedenfalls haben sich im allgemeinen dort, wo Geschmacksempfindungen zustande kommen, auch Geschmacksknospen auffinden lassen.

Es handelt sich um epitheliale Gebilde, die in das geschichtete Plattenepithel eingelagert sind und sich aus diesem entwickeln. Sie kommen in Mundhöhle und Pharynx, also im Bereiche des Ekto- und Entoderms vor. Träger sind zunächst die S. 444 genannten Papillen, *Papillae fungiformes* (*N. lingualis*), *Papillae*

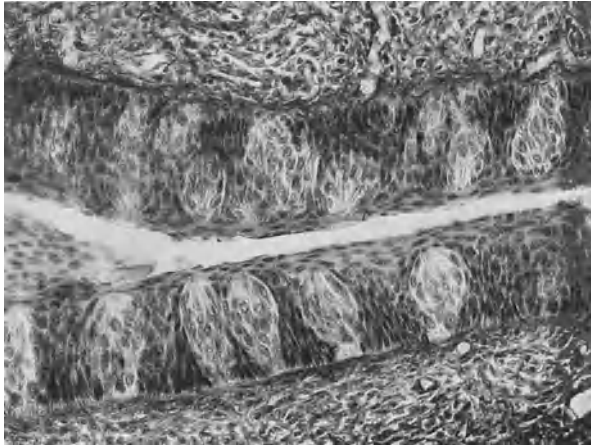


Abb. 1016. Horizontalschnitt durch den Graben der *Papilla vallata* vom Menschen (*G.*). Häm. P. phot. 170 $\times$ .

*vallatae* und *foliatae* (*N. glossopharyngeus*). Die *Pap. foliatae* tragen beim Menschen in der Regel nur sehr wenige Knospen. An den *Papillae foliatae* und *vallatae* stehen sie in Verbindung mit den v. Ebnerschen Spüldrüsen. Auf der Zunge kommen freie Knospen, d. h. solche ohne besondere Papillenträger, nicht vor, wohl aber am weichen Gaumen (*N. glossopharyngeus*), an der Vorderwand der *Pars laryngea pharyngis* auf der Rückseite der Stell- und Ringknorpel (*N. laryngeus sup. vagi*), also entlang der Gleitbahn des Nahrungsbissens beim Schlucken, sonderbarerweise auch auf der Innenseite des Kehldeckels, wohin normalerweise keinerlei Nahrungsteile kommen. Hier liegen sie in kleinen Inseln von Plattenepithel, inmitten des Zylinderepithels.

Die Geschmacksknospen des erwachsenen Menschen sind sehr unregelmäßig gestaltete Gebilde. Sie reichen durch die ganze Dicke des Epithels hindurch, von der Basis bis unmittelbar unter die oberste Schicht verhornter Platten. Einzelknospen sind unregelmäßig flaschenförmig, der Hals durchsetzt die Epithelbasis, dann baucht sich das kleine Organ aus und endet ein wenig zugespitzt. An dieser Spitze durchsetzt ein feiner (lichte Weite 1—2  $\mu$ ) Kanal die Hornschicht und führt in eine winzige (3—4  $\mu$ ) Höhlung. Die Zellen der Knospe liegen wie Zwiebelschalen umeinander, sie sind langgestreckt, es gibt dicke, bauchige (helle) mit großen runden bläschenförmigen Kernen und schmale (dunkle) mit langovalen dichten Kernen, auch ganz schmale Zellen mit



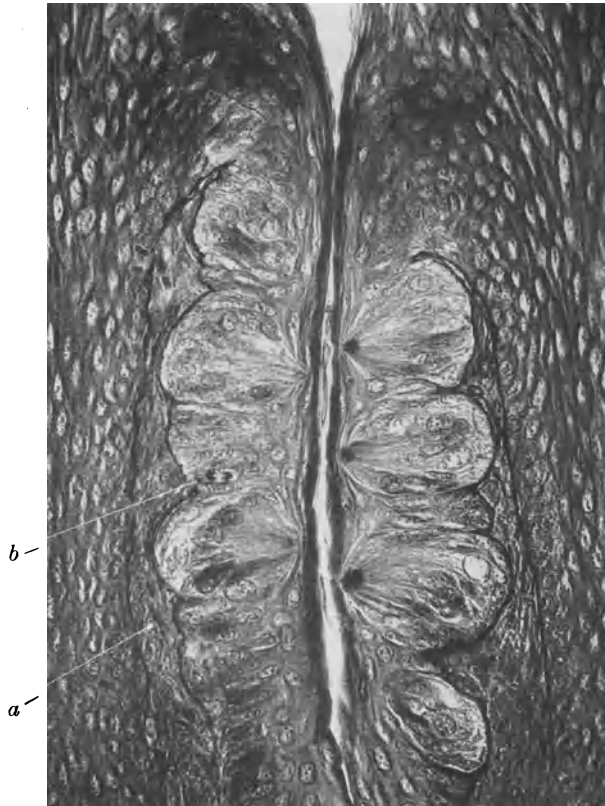


Abb. 1017. Papilla foliata vom Kaninchen. Geschmacksknospen mit mitotischen Teilungen  
Hermannsche Fl. Saffranin. P. phot. 350 $\times$ . *a* Bindegewebe, *b* Mitose im Knospenepithel



Abb. 1018. Flachschnitt durch die Epithelwand einer Papilla vallata vom Menschen (*G*).  
Häm. P. phot. 170 $\times$ .

pyknotischen Kernen finden sich, alle Formen sind durch Übergänge verbunden; man deutet das Bild als einen Zellwechsel. Die Zellen des bauchigen Teiles reichen mit zugespitzten Enden bis an die Höhlung und tragen hier ein Sinneshärchen, das beim erwachsenen Menschen nicht aus der Höhlung herausragt. Ob alle

Zellen durch den Hals bis zur Epithelbasis reichen, ist unsicher, jedenfalls finden sich in der Halsregion auch Zellen, die nicht bis zur Höhlung reichen. Die Knospe ist also nach Art eines mehrreihigen Epithels gebaut. Beim erwachsenen Menschen finden sich Mitosen in den Knospen vereinzelt, bei einem jungen Kaninchen waren sie nicht selten. Hier fanden sie sich auch häufig in der Keimschicht des die Knospen umhüllenden Plattenepithels. Der Zellersatz in den Knospen wird also auf die gewöhnliche Weise über die mitotische Zellteilung vor sich gehen.

Die Geschmacksknospen des Menschen sind vielfach unregelmäßige Mehrfachbildungen. Das zeigt besonders der Flachschnitt (Abb. 1018). In solchen Gebilden findet man dann mehrere Höhlungen, jede mit einem Kanälchen (Abb. 1020).

Die Hauptmasse der Geschmacksorgane des Menschen liegen doch wohl in den Papillae vallatae. Bedenkt man, daß sie in der Wand einer engen Spalte stehen, daß diese Spalte vom Sekretstrom der v. Ebner'schen Drüsen durchspült wird, wie eng der Kanal und wie winzig die Höhlung ist, in die er führt, so erscheint der Weg der schmeckenden Stoffe zum

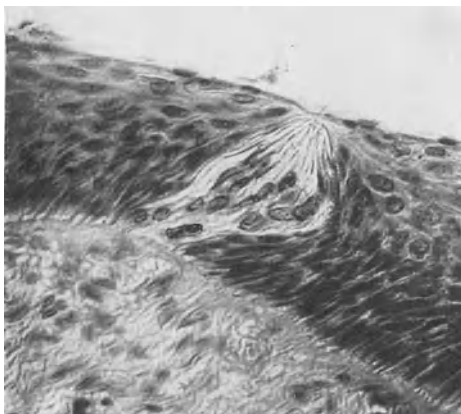


Abb. 1019. Einzelne Geschmacksknospe vom Menschen (*G.*). Häm. P. phot. 350 $\times$ .

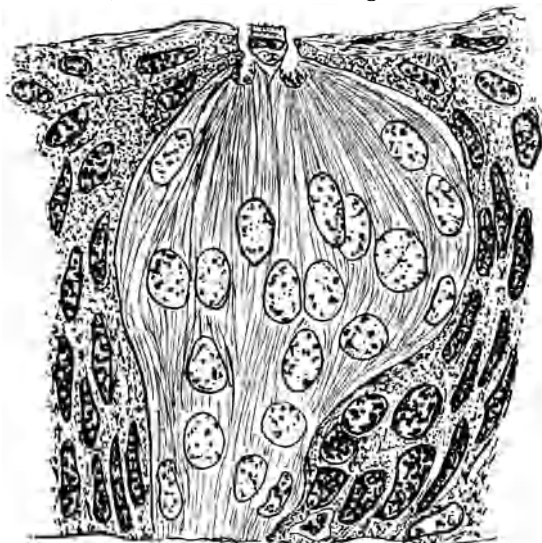


Abb. 1020. Doppelknospe vom Menschen (*G.*). P. gez. 1000 $\times$ .

Sinnesstift geradezu erschwert und voller Hindernisse. Hält man dazu, wie stark bei einzelnen Stoffen (Chininsulfat, Saccharin usw.) die Verdünnungen sein können, die noch eine Empfindung auslösen, so scheinen wirklich wenige Moleküle der wirksamen Stoffe zur Erregung zu genügen.

Die Nerven treten an die Basis der Geschmacksknospen heran und bilden Geflechte um die Zellen. Als Enden werden Knöpfchen beschrieben.

Es wird sich wohl auch hier um unmittelbare Verbindung des Neuroplasmas handeln, wenn auch die periternalen Netzwerke hier noch nicht beschrieben wurden.

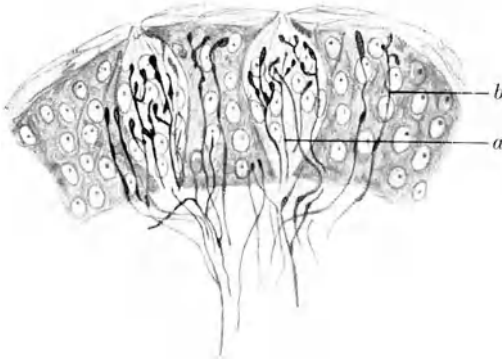


Abb. 1021. Nervenendigungen im Epithel und den Geschmacksknospen einer Papilla fungiformis von der Katze. Methylenblaufärbung. *a* Nervenendigungen in der Knospe, *b* im Epithel neben der Knospe.

(Aus Kolmer: In v. Moellendorffs Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. III/1.)

Ob die im Verlauf der Glosso-pharyngeusäste in der Zunge liegenden Ganglienzellen zum Geschmacksapparat gehören oder zu den autonomen Nerven, ist unsicher.

**388. Die Riechschleimhaut.** S. 548 f. ist der respiratorische Teil der Nasenschleimhaut beschrieben. Das Organ des Geruchsinnnes, die „Riechschleimhaut“ die Regio olfactoria, nimmt beim Menschen nur einen kleinen, überdies in Ausdehnung und Größe wechselnden Teil der Nasenhöhle ein. An den oberen Teilen des Septums und der oberen Muschel findet sie sich, oft in Zacken gegen die respiratorische Schleimhaut abgegrenzt, vielleicht zuweilen zu Inseln inmitten der

flimmertragenden Schleimhaut aufgelöst (Abb. 1022—1026).

Beim Menschen ist sie nicht durch besondere Färbung kenntlich, wie vielfach bei Tieren (gelb). Ihre Ausbreitung wird am besten durch die der Fila olfactoria festgestellt.

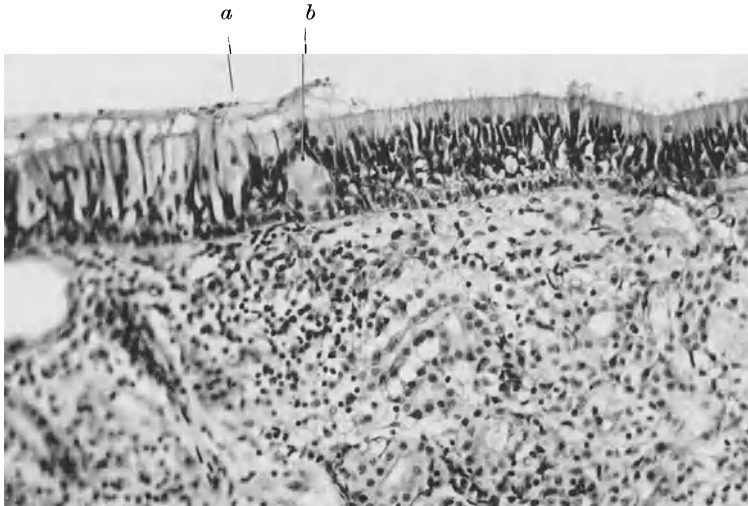


Abb. 1022. Riechschleimhaut vom Menschen. Sammlung Würzburg. Häm. P. phot. 170 $\times$ . *a* Grenze zwischen dem respiratorischen und dem sensorischen Riechepithel, *b* Schleimkrypte.

Das Epithel der Riechschleimhaut ist etwas dicker als das der respiratorischen Schleimhaut, zuweilen ist an der Grenze beider ein richtiger Absatz vorhanden. Es besteht aus zwei Zellarten, den Sinneszellen und den Stützzellen. Letztere liefern die größere Masse des Epithels.

Die Sinneszellen sind dünne, durch die ganze Dicke des Epithels ragende Säulchen, die an einer, bei den verschiedenen Zellen wechselnden, Stelle eine

Anschwellung mit dem Kern tragen. An der freien Oberfläche tragen sie ein Stiftchen oder Kölbchen, das wieder mit sehr feinen Härchen besetzt ist (Abb. 1026). Gegen die Basis des Epithels zu gehen sie in einen Fortsatz über, der ein Nerven-

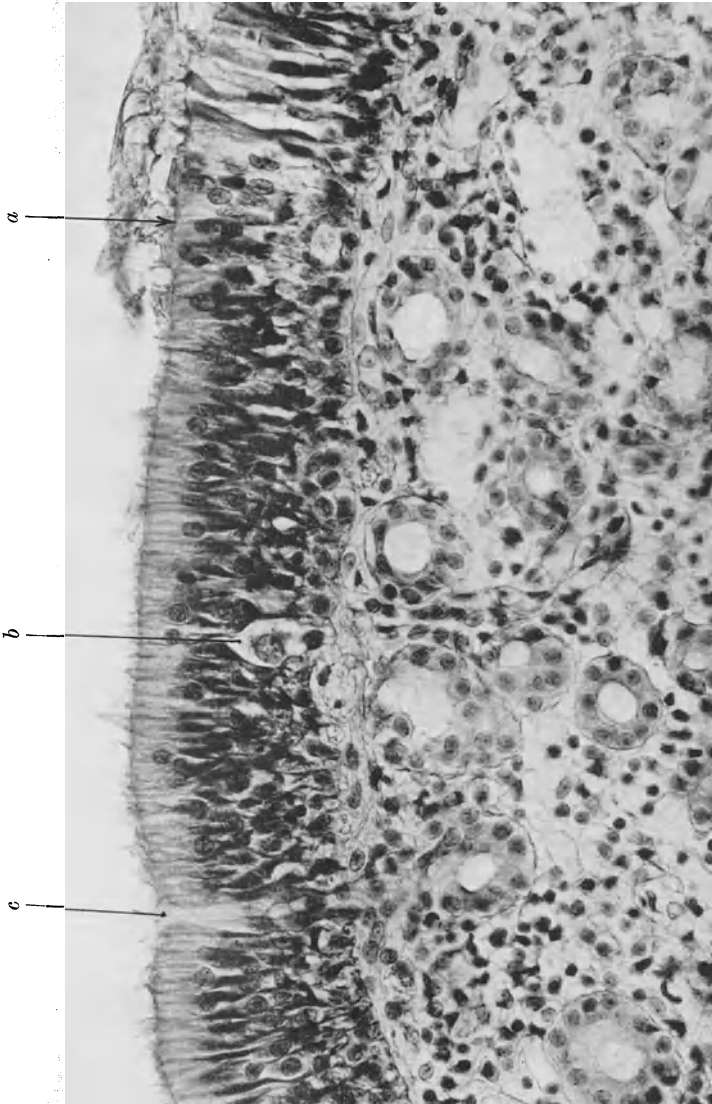


Abb. 1023. Dasselbe Präparat. P. phot. 350 $\times$ . *a* Grenze der Epithelien, *b* Ganglienzelle, *c* Mündung einer Drüse; im Stratum proprium Drüsenschläuche. (In dem Präparat ist die Riechschleimhaut inselartig in der respiratorischen Schleimhaut verteilt, die Abb. 1022 und 1023 zeigen zwei verschiedene Epithelgrenzen.)

fortsatz ist, sich mit denen anderer Zellen vereinigt und aus dem Epithel heraus in das Stratum proprium tritt. Hier treten diese Bündelchen dann zu stärkeren zusammen, den Fila olfactoria. Diese sind graue Nerven, wie sie S. 841 vom peripheren autonomen System beschrieben wurden.

Die Zellen sind beim Menschen das einzige Beispiel von Neuroepithelzellen, die an einer freien Oberfläche des Körpers (innere Oberfläche, S. 64) liegen.

Die Stützzellen reichen ebenfalls durch die ganze Dicke des Epithels hindurch. In ihnen lassen sich Fasern (Stützfasern) darstellen, die wohl mit

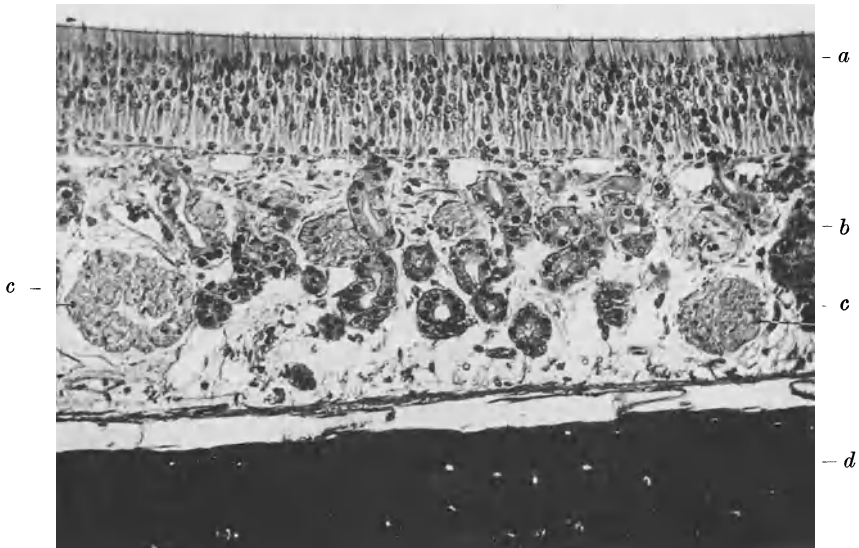


Abb. 1024. Riechschleimhaut vom Hund. Neubert präp. P. phot. 170 $\times$ .  
a Epithel, b Stratum proprium mit Drüsen, c graue Bündel der Fila olfactoria, d Knorpel.

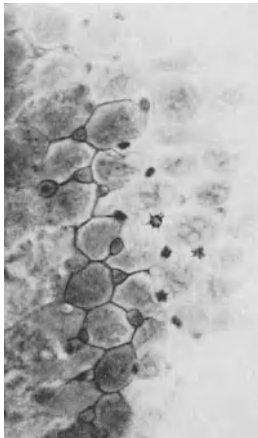


Abb. 1025. Flachschnitt durch die Oberfläche der Regio olfactoria des Menschen. Teilweise sind die Kittelleisten zu sehen; durch die kleinen Öffnungen stecken die Riechzellen ihre Sinneskolben heraus (siehe Abb. 1026), die weiter rechts allein zu sehen sind. (Aus Kolmer: In Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. III/1.)

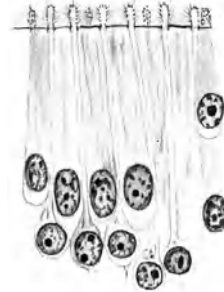


Abb. 1026. Riechepithel einer Ziege; zwischen den Stützzellen die Sinneszellen mit von Härchen besetzten Sinneskolben. Die oberflächliche Sekretschrift teilweise abgehoben. (Aus Kolmer: In Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. III/1.)

den Gliafasern übereinstimmen. An der freien Oberfläche führen diese Zellen ein Schlußleistennetz, das auch die Sinnesstifte der eigentlichen Riechzellen einschließt.

Nicht regelmäßig scheint sich eine Reihe basaler Zellen zu finden, die nicht bis zur freien Oberfläche reichen. In diesem Falle hat das Riechepithel den Bau eines sog. zweireihigen Epithels.

Das Stratum proprium verbindet sich fest mit der Skelettunterlage (S. 548). In ihm liegen seröse Drüsen (*Glandulae olfactoriae*), die ihr Sekret auf die Riechschleimhaut ergießen. Hier findet sich ein in den fixierten Präparaten sehr wechselnder Belag, in den die Stifte der Sinneszellen hineinragen, zuweilen auch darüber hinaus. Dieser unter verschiedenen Bezeichnungen beschriebene Saum ist wohl das die Riechschleimhaut überspülende Sekret der Drüsen.

Im Stratum proprium findet sich ein dichtes Kapillarnetz, auch ein Netz von Lymphgefäßen, das durch die Scheide der *Fila olfactoria* mit dem Liquorraum des Gehirns in Verbindung stehen soll.

Markhaltige Trigeminusfasern finden sich ebenfalls und verzweigen sich als intraepitheliale Endigungen im Epithel.

## Das Ohr.

**389. Übersicht, Entwicklung.** Im „Ohr“ sind zwei Sinnesorgane vereinigt, das Gehörorgan und das Gleichgewichtsorgan, das wieder aus zwei Apparaten besteht, einem statischen Gleichgewichtsorgan zur Wahrnehmung der Lage des Kopfes im Schwerfeld der Erde und einem kinetischen Organ zur Wahrnehmung von Drehungen des Kopfes. Nur das Gehörorgan ist mit einem reich gegliederten Hilfsapparat versehen, der der Leitung des Schalles an das den Reiz aufnehmende Sinnesepithel dient.

Die beiden Sinnesorgane, Schnecke und Vestibularapparat entstammen derselben ektodermalen Anlage, die als Hörgrübchen neben dem Hinterhirn im Ektoderm entsteht, dann als Hörbläschen in die Tiefe gerät und sich mit dem Ganglion acustico-vestibulare verbindet (Abb. 1027). Mit dem Ganglion zusammen gestaltet sich dieses ektodermale Epithelbläschen zum „Labyrinth“ aus. Bei der Bildung des Primordialkraniums gerät es in das zunächst knorpelige Felsenbein hinein. Wenn dieses durch enchondrale Ossifikation in Knochen umgewandelt wird, hat das Labyrinth seine endgültige Form und Größe nahezu erreicht; nach der Geburt vergrößert es sich nur unbedeutend, nach dem zweiten Jahre überhaupt nicht mehr. Es ist das Organ, das zuerst seine Endgröße erreicht.

Das Mittelohr und die Tuba Eustachii entstehen aus der ersten Schlundtasche, der einzigen, die vollständig als Hohlraum erhalten bleibt (Abb. 1028). Der äußere Gehörgang ist die erste sog. Kiemenfurche, in deren Umgebung sich kleine Höcker entwickeln und zur Ohrmuschel umbilden.

Das Mittelohr ist zunächst nur ein schmaler Spalt (Tympanaltasche) und an Stelle des Trommelfelles ist eine dicke Mesenchymmasse vorhanden. Durch fortschreitende Annäherung des sich weitenden Mittelohres und der Wand des äußeren Gehörganges wird dann eine an jeder Seite von Epithel überkleidete dünne Membran gebildet.

Die Gehörknöchelchen sind knorpelig vorgebildet, also Teile des viszeralen Primordialskelets. Sie liegen zunächst außerhalb der Paukenhöhle, im Mesenchym. Mit der Ausbildung der Labyrinthkapsel und der Begrenzungen des künftigen Paukenhöhlenraumes durch Skeletanlagen entsteht um die Tympanaltasche in diesem Raum ein Gallertgewebe. Der Raum selbst gestaltet sich im Laufe der Entwicklung aus, wobei er stets zunächst vom Gallertgewebe eingenommen wird (Abb. 1029).

Die Paukenhöhle erhält ihre bleibende Gestalt dadurch, daß sie sich auf Kosten des Gallertgewebes erweitert und den Wänden der Höhle anlegt. Die



Abb. 1027. Frontalschnitt durch das Hinterhirn eines Entenembryos, 120 Stunden bebrütet. Häm. Eos. P. phot. 50×. *a* Hinterhirnwand der Rautengrube, *b* Ganglion N. VIII, *c* Hörbläschen, Labyrinthanlage.



Abb. 1028. Labyrinth und Mittelohranlage eines Mausefetuses. Häm. Kongo, P. phot. 57×. *a* Pharynx, *b* Tube, *c* Paukenhöhlentasche, *d* Anlage der Gehörknöchelchen, *e* knorpelige Labyrinthkapsel, darin die epitheliale Labyrinthanlage, *f* Rautenhirn, *g* Schädelbasis, *h* Zungenbein.

in dem Gallertgewebe liegenden Organe, Gehörknöchelchen, Chorda tympani, Muskelsehnen werden dabei in Schleimhautfalten eingeschlossen, die sich durch ihre regelmäßige Lage auszeichnen; andere Falten, die reine Schleimhautduplikaturen sind, zeigen in ihrer Lage große Verschiedenheiten (H a m m a r).

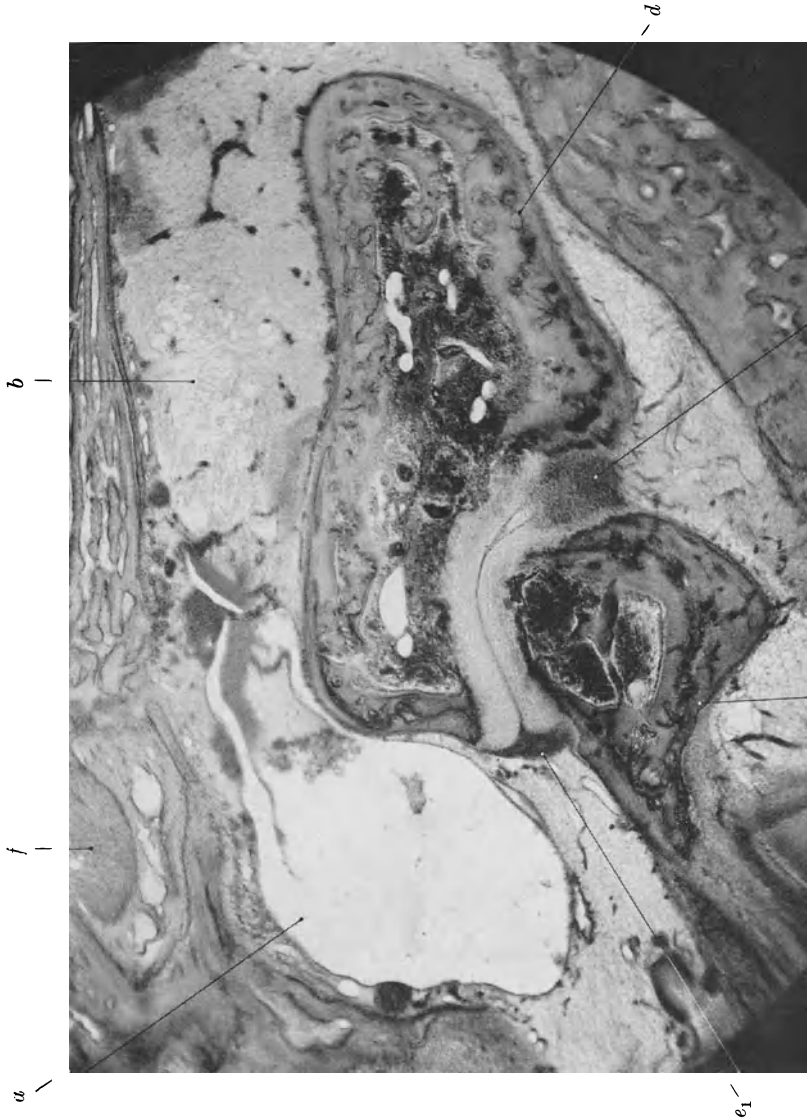


Abb. 1029. Mittelohr eines menschlichen Fetus vom 9. Monat. Häm. P. phot. 22 $\times$ . *a* Hohlraum des Mittelohres, *b* Gallertgewebe im Mittelohrraum, *c* Hammer mit Sehne des Musc. tensor tympani, *d* Amboss, *e*<sub>1</sub>—*e*<sub>2</sub> Hammer-Amboss-Gelenk mit Kapselbändern, *f* Nervus facialis, rechts daneben die noch spongiöse fetale Labyrinthwand.

**390. Übersicht über das Labyrinth.** In Betreff der feineren Gestalt und Lage des Labyrinthes im Felsenbein sei auf die Lehrbücher der Anatomie verwiesen.

Das Labyrinth ist eingebettet in das Felsenbein, zunächst also in Knorpel. Durch die enchondrale Ossifikation wird der Knorpel in Knochen überführt. Ein großer Teil dieser ersten Kapsel bleibt erhalten und an den Knorpel-einschlüssen kenntlich. Das Wachstum legt dann weitere Schichten darauf, die ebenfalls erhalten bleiben. Zunächst ist der Knochen locker und nur die



unmittelbare Umgebung des Labyrinths, „Knöchernes Labyrinth“, richtiger Knochenkapsel des Labyrinths, ist dicht. Im Laufe des postfetalen Lebens werden dann die Lücken größtenteils mit Knochen ausgefüllt. Die mit rotem Mark erfüllten Räume beschränken sich in erwachsenem Zustand auf die Gegend des Processus mastoideus und die Spitze des Felsenbeins, wenn sie auch im übrigen Teil nicht völlig fehlen.

Das Labyrinth ist in das entsprechende Hohlraumssystem des Knochens nur lose eingelagert (Abb. 1046). Das Labyrinth selbst bleibt ein epithelialer Kanal. Das Epithel ist ein einschichtiges kubisches bis plattes Epithel; nur die eigentlichen Sinnesorgane weisen einen besonderen Bau auf, der besonders geschildert wird. Die bindegewebige Unterlage, Stratum proprium, besteht aus einer dichten Haut kollagener Fibrillen mit wenig Zellen und einer zell- und gefäßreichen lockeren Schicht.

In den Räumen des Labyrinths befindet sich die Endolympe, ihre Herkunft ist unsicher, besondere Sekretionsorgane (Gehirn S. 784, Auge S. 902) fehlen.

An einer Stelle hängt jeder Teil des häutigen Labyrinths mit der knöchernen Kapsel zusammen, stets an den Sinnesepithelien; die Bogengänge liegen mit ihrer ganzen Konvexität dem Knochen an. Das Labyrinth liegt also exzentrisch in der Knochenkapsel. Zwischen häutigem Labyrinth und Knochenkapsel spannt sich ein zarter Gewebeschleier aus, der dem Gewebe der Arachnoidea zu gleichen scheint, auch die Blutgefäße führt. In seinen Maschenräumen findet sich die Exolympe, die nichts anderes zu sein scheint als Liquor cerebrospinalis.

Durch den Aquaeductus vestibuli des Felsenbeins führt ein feiner Labyrinthkanal mit einem Endbläschen bis unter die Dura (Ductus endolymphaticus). Er wird begleitet von einem Spalt zwischen diesem Gang und der Knochenwand des Kanals. Auf diesem Wege scheint der Exolymphraum unmittelbar mit dem Subduralpalt oder auch mit dem Subarachnoidalraum in Verbindung zu stehen.

### Das Gehörorgan.

**391. Die Schnecke.** (Die Darstellung schließt sich im wesentlichen an Held 1924 an, Abb. 1030—1036.) Das Gehörorgan ist die Schnecke. Ihre Grundlage ist der Ductus cochlearis des häutigen Labyrinths, ein Schlauch, der bei den Säugetieren einen knöchernen Mittelpfeiler, den Modiolus, aufsteigend mehrmals umkreist, beim Menschen  $2\frac{1}{2}$ mal. Wie die übrigen Teile des Labyrinths, ist er von einer sehr viel weiteren Knochenkapsel umgeben, deren Umgänge einander so berühren wie die Windungen eines gewöhnlichen Schneckenhauses. So gleicht dieses Organ in seinem knöchernen Gehäuse in der Tat genau einem Schneckenhaus mit weitem, sog. Nabel<sup>1)</sup>.

Von dieser Kapsel gilt dasselbe, wie vom ganzen Labyrinth; noch beim Neugeborenen steckt sie in lockerer Spongiosa, deren Räume später ausgefüllt werden. Der Modiolus ist hohl; er besteht aus einem lockeren Gefüge dünner Knochenplättchen, ebenso die Lamina spiralis ossea, die vom Modiolus in den Schneckengang hineinragt. Nur die Außenwand der knöchernen Schnecke ist dichter Knochen.

Der Ductus cochlearis des häutigen Labyrinths hat mit dem Sakkulus durch den Ductus reuniens eine Verbindung, die aber beim Erwachsenen geschlossen ist. Sein Querschnitt ist dreieckig und er liegt so im knöchernen Gang, daß eine Spitze an der Lamina spiralis ossea angeheftet, die gegenüberliegende Seite breit an der Knochenwand befestigt ist. Die Wand des

<sup>1)</sup> Von den heimischen Landschnecken z. B. *Helix (Fruticula) fruticum*.

Knochens ist von zartem Gewebe bedeckt mit Gefäßen, den Überresten des Mesenchyms, das beim Fetus den Raum zwischen Epithelgang und Knochen ausfüllt, später den Räumen für die Exolymphe Platz macht. Gegenüber der Lamina spiralis ossea ist dies Gewebe reichlicher und eben mittels dieses Gewebes, das als Ligamentum spirale in den Knochenkanal vorspringt, ist die Außenwand des Ductus cochlearis befestigt.

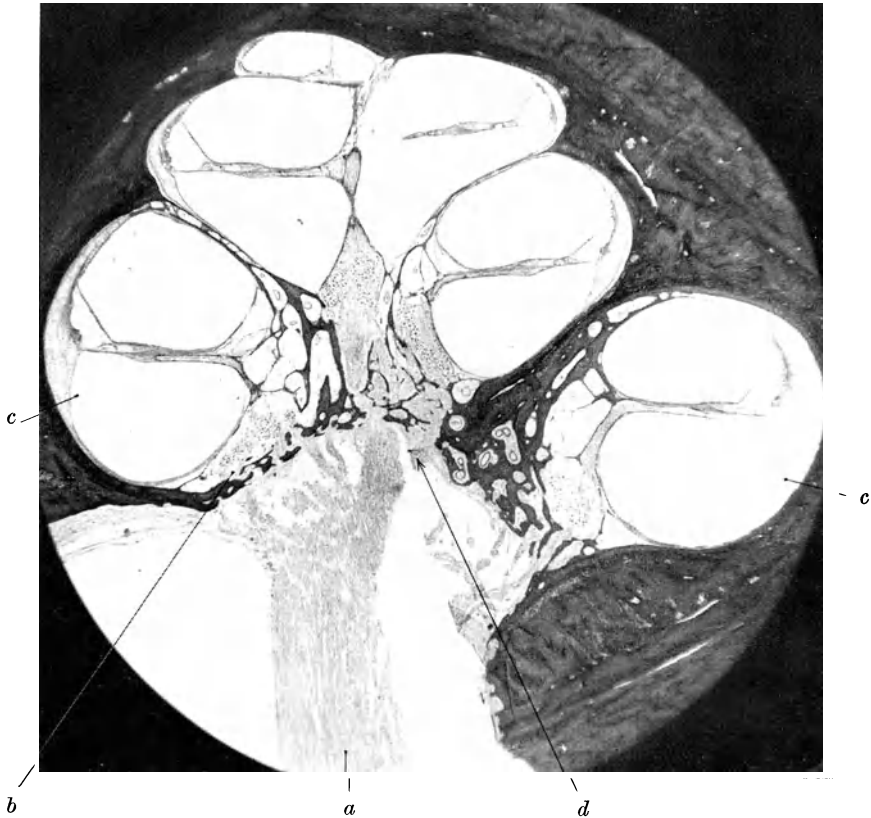


Abb. 1030. Axialer Längsschnitt durch die Schnecke des Menschen. Präparat von Prof. Manasse †. Häm. Eos. P. phot. 16×.

*a* Nervus cochlearis, *b* Ganglion spirale, *c* Basalwindung. *d* Zugang zum Modiolus.

Im knöchernen Schneckengang sind so drei Räume vorhanden, die Scala vestibuli, der obere Exolymphraum, die Scala tympani, der untere Exolymphraum und der von Endolymphe erfüllte Ductus cochlearis.

Für das Verständnis der ganzen Anordnung war entscheidend, daß man den geschlossenen epithelialen Gang innerhalb der Schnecke erkannte. Seine Decke, die Reissnersche Membran (1831 von einem jungen Balten Reissner entdeckt und in seiner Dissertation beschrieben), ist außerordentlich zart und war der Beobachtung bisher entgangen. Erst mit ihrer Entdeckung, der 1851 die des eigentlichen Sinnesorganes durch Corti am Boden des häutigen Labyrinthkanals folgte, fügten sich Entwicklungsgeschichte und bleibendes Gefüge zu einer Einheit zusammen und hieran schloß sich dann bald die Erörterung über die Funktion des Organs.

Die Scala vestibuli verbindet sich mit dem Exolymphraum des knöchernen Vestibulums, sie führt in die große Cysterna vestibuli, die zwischen Sakkulus

und Fenestra ovalis (vestibuli oder Steigbügelfenster) sich findet. Die Scala tympani steht nicht mit den übrigen Exolympfräumen in Verbindung, sie ist durch eine zarte Knochenwand, die mit dem Beginn der Lamina spiralis ossea zusammenhängt, vom Exolympfraum um das Vestibulum getrennt. An diesem

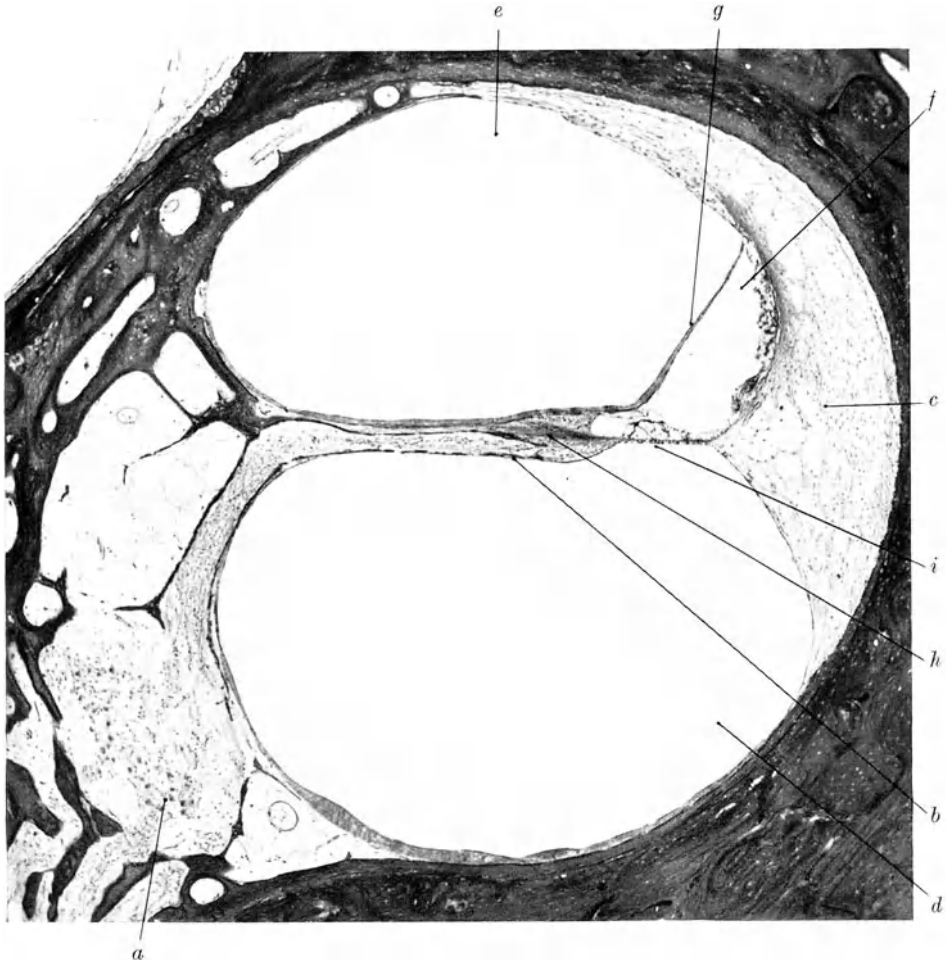


Abb. 1031. Dasselbe Präparat wie Abb. 1030. Basalwindung. P. phot. 55 $\times$ . *a* Ganglion spirale, *b* Lamina spiralis ossea, *c* Ligamentum spirale, *d* Scala tympani, *e* Scala vestibuli, *f* Ductus cochlearis, *g* Reißnersche Membran, *h* Limbus laminae spiralis, *i* Basilarmembran mit dem Cortischen Organ.

blinden Ende der Scala tympani befindet sich die Membrana tympani secundaria, der häutige Verschluss eines runden Loches, das am mazerierten Knochen in die Paukenhöhle führt (Fenestra cochleae rotunda<sup>1</sup>)).

Den Bau des Ductus cochlearis erläutert die Abb. 1032. Er ist einer aus Knochen und Bandgewebe aufgebauten Platte aufgesetzt (Abb. 1036). Diese Platte setzt sich zusammen aus der Lamina spiralis ossea, dem Limbus laminae spiralis, der Basilarmembran und dem Ligamentum spirale.

<sup>1</sup>) Über die Lage aller dieser Teile vgl. die anatomischen Lehrbücher und Atlanten, hierfür sehr instruktiv Atlas von Spalteholz, III, S. 916f.

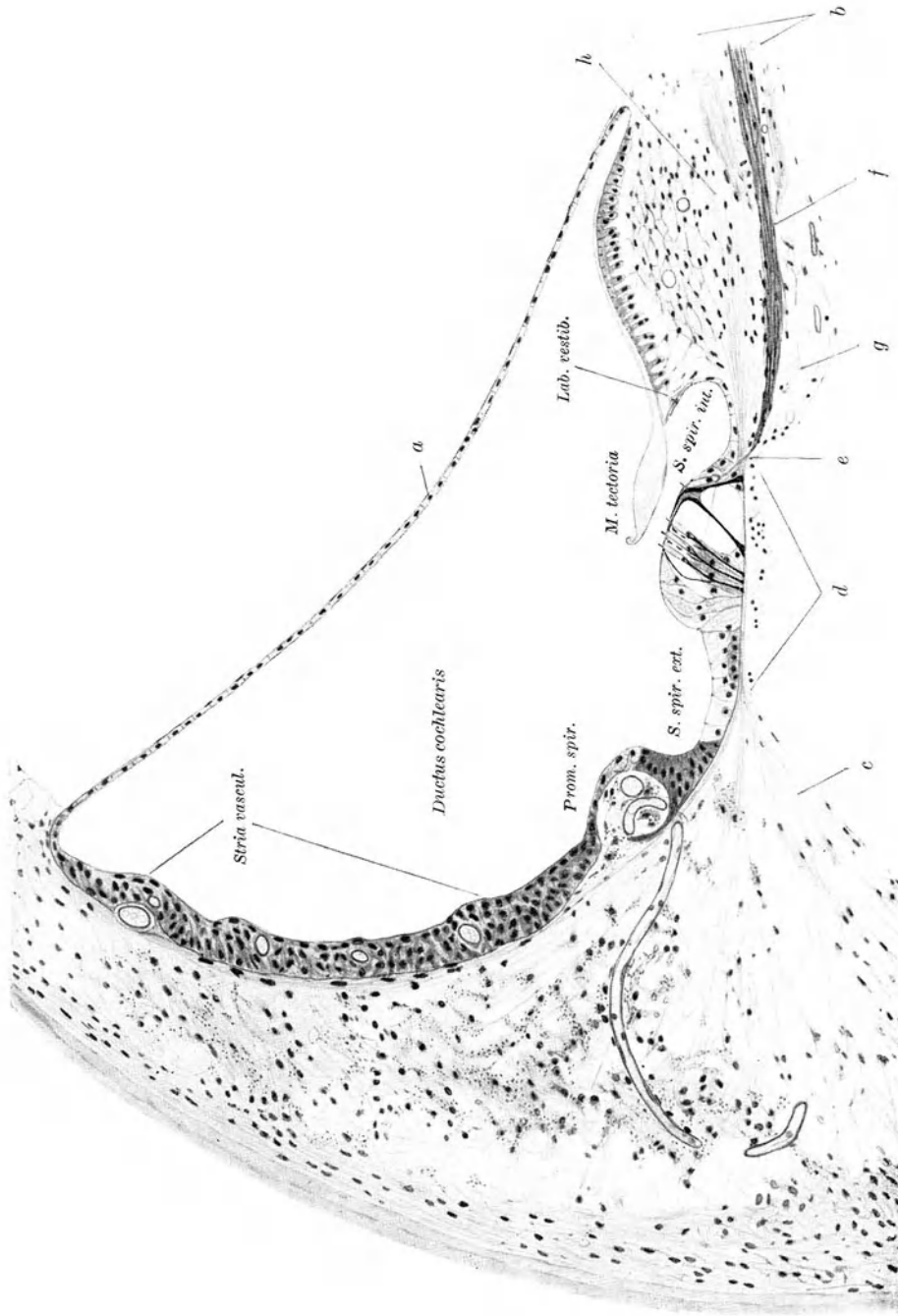


Abb. 1032. Querschnitt des Ductus cochlearis aus Held. *a* Reißnersehe Membran, *b* Lamina spiralis ossea, *c* Ligamentum spirale, *d* Basilar-  
membran, *e* Durchtrittsöffnung der Hörnervenfaser durch die Lamina spiralis (Habenula perforata), *f* Nervus cochlearis, *g* Labium tympanicum.  
*h* Limbus laminae spiralis.

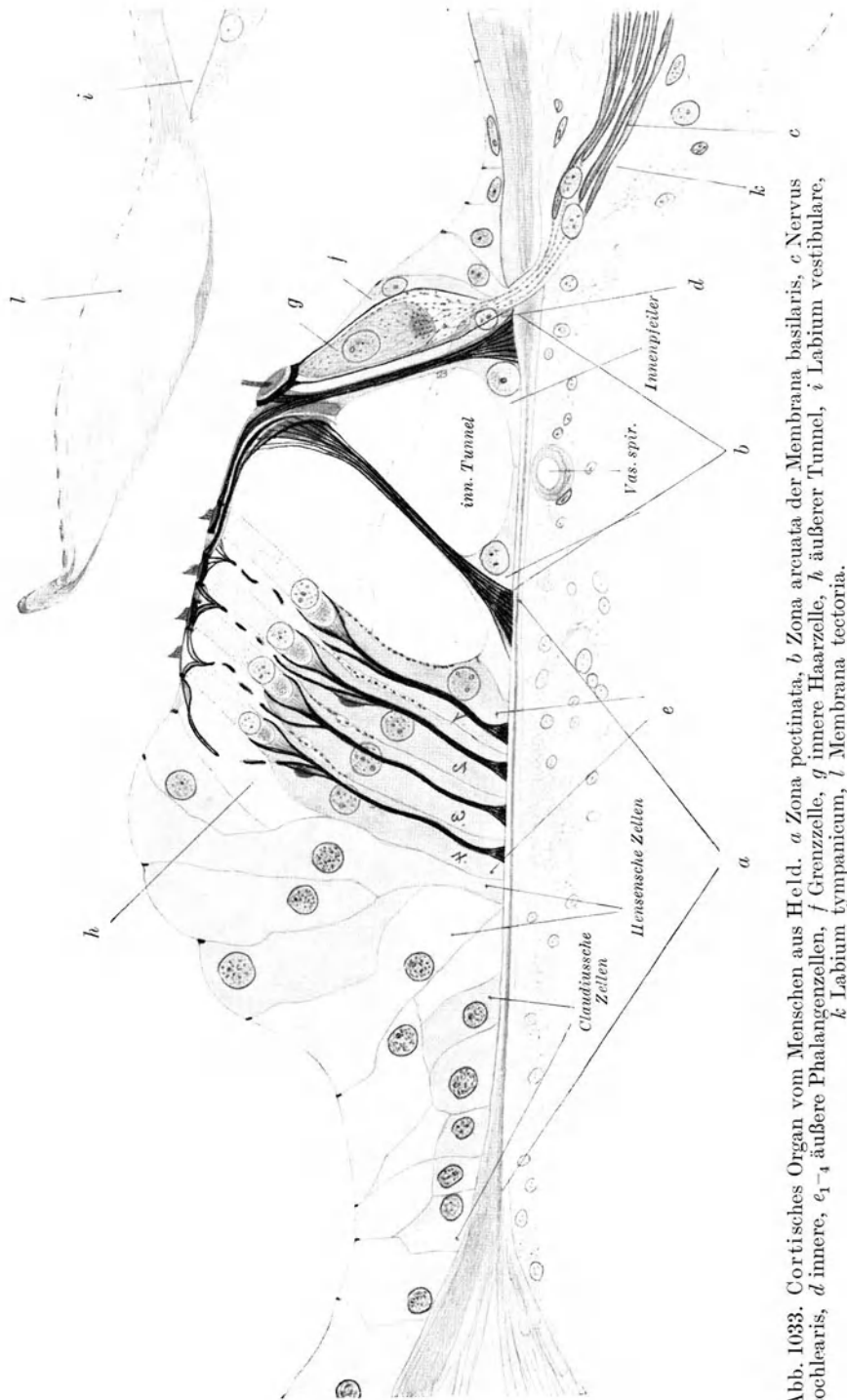


Abb. 1033. Cortisches Organ vom Menschen aus Held. *a* Zona pectinata, *b* Zona arcuata der Membrana basilaris, *c* Nervus cochlearis, *d* innere, *e*<sub>1</sub>-<sub>4</sub> äußere Phalangenzellen, *f* Grenzelle, *g* innere Haarzelle, *h* äußere Haarzelle, *i* Labium vestibulare, *k* Labium tympanicum, *l* Membrana tectoria.

Die Basilarmembran besteht aus parallelen kollagenen Fibrillen und gibt eine kräftige Doppelbrechung, eine etwas schwächere der Limbus, durch den die Basilarmembran an die Lamina spiralis ossea angeheftet ist. Im Ligamentum spirale weichen die kollagenen Fibrillen fächerförmig auseinander und biegen gegen die Basis der Schnecke zu um. Im Ligamentum spirale ist dann keine

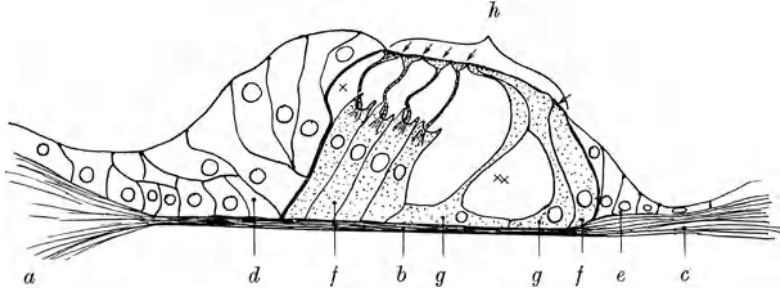


Abb. 1034. Stützzellapparat aus Abb. 1033 herausgezeichnet, die dort schwarz gezeichneten Stützfäsern sind fortgelassen. *a* Ligamentum spirale, *b* Basilarmembran, *c* Limbus der Lamina spiralis ossea, *d* äußerer Zellwall, *e* innerer Zellwall, *f* äußere und innere Phalangenzellen, *g* Außen- und Innenpfeiler, *h* Membrana reticularis, die Pfeile zeigen die Stellung der Sinneszellen (Haarzellen),  $\times$  und  $\times\times$  Außen- und Innentunnel.

Doppelbrechung mehr zu konstatieren, entsprechend der Feinheit der doppelbrechenden Elemente. Es hebt sich aber deutlich bei Bindegewebsfärbungen ab.

Der epitheliale Gang zeigt an der Reissnerschen Membran ein einschichtiges ganz niederes Epithel, an der Außenwand ein dickeres mit hineinragenden

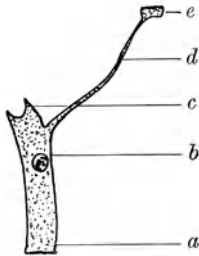


Abb. 1035. Einzelne Stützzelle oder Phalangenzelle von der Schneckenachse her gesehen. *a* Basis, *b* Körper, *c* Sitz für die Haarzelle, *d* Fortsatz zur Membrana reticularis, *e* phalangenförmige Platte in der Membrana reticularis.

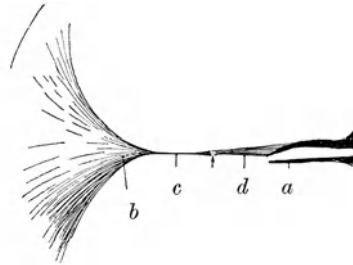


Abb. 1036. Der vermutliche Resonanzapparat. *a* Lamina spiralis ossea, *b* Ligamentum spirale, *c* Basilarmembran, *d* Limbus Laminae spiralis ossea mit Loch  $\uparrow$  für den Durchtritt der Hörnervenfasern.

Gefäßen. Auf der erwähnten Platte ist das Epithel zur Papilla acustica spiralis, dem Cortischen Organ, dem eigentlichen Gehörorgan ausgebildet.

**392. Der Bau des Cortischen Organs.** Die Papilla spiralis ist eine Epithelreihe mit zwei Arten Epithelzellen, den die Sinneshaare tragenden Haarzellen, die die eigentlichen Sinneszellen sind, und den Stützzellen. Es wird von Hohlräumen durchzogen, vor allem zwei, der Länge nach, also spiralg verlaufenden „Tunnel“, einem äußeren und einem inneren.

Die äußeren und inneren Stützzellen sind blasse große Epithelzellen, die zwei Wälle bilden (Abb. 1034). Die zwischen ihnen liegenden Stützzellen besitzen einen fibrillierten Stützapparat. Im ganzen kommt ein Gewölbe zustande, das sich an die beiden kompakten Zellwälle anschließt und durch

die mittleren Stützzellen von unten her gestützt wird. Diese Zellen bilden ziemlich regelmäßige Reihen, zu innerst liegt der Innenfeiler, dann kommt

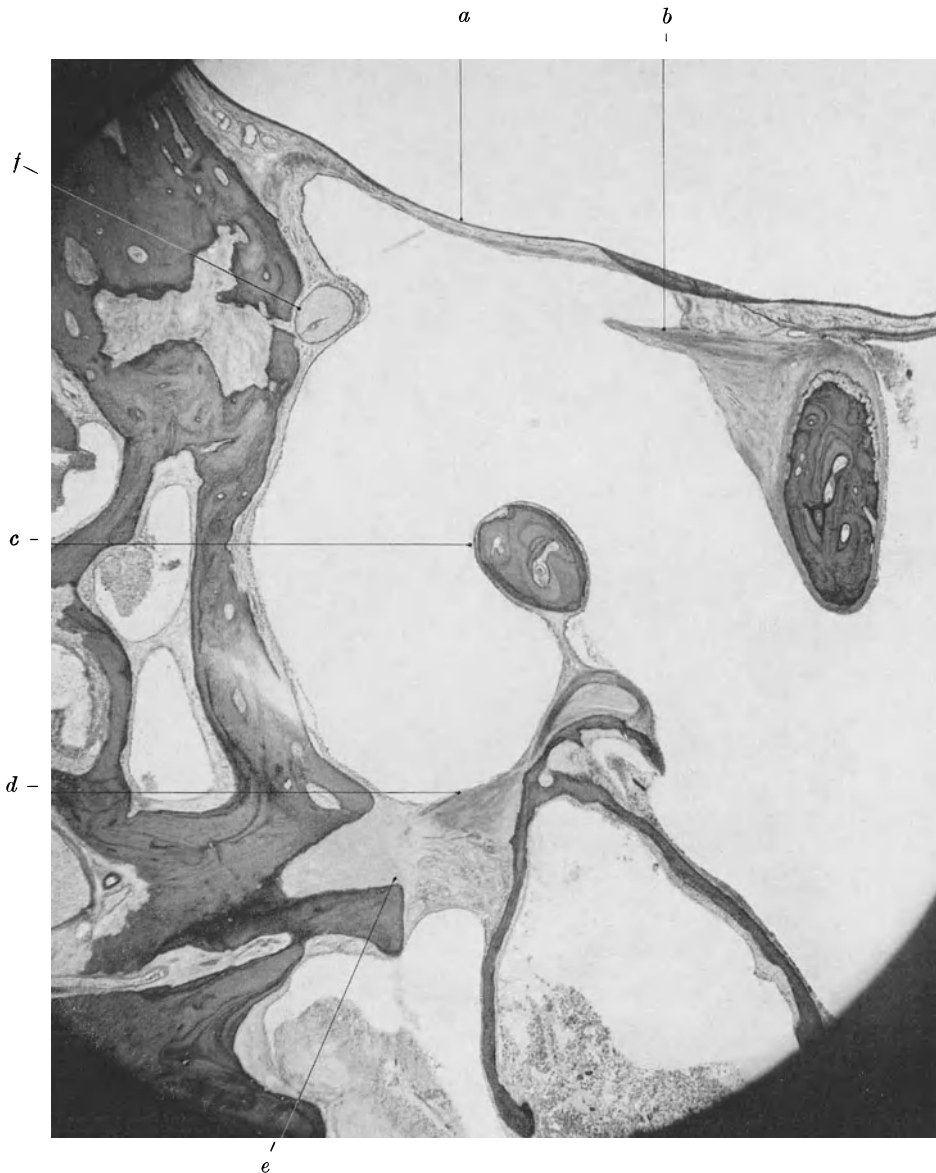


Abb. 1037. Horizontalschnitt durch die Paukenhöhle vom Menschen. Präparat von Prof. Manasse f. Häm.-Eos. P. phot. 24 $\times$ . Hintere Wand der Höhle. *a* Trommelfell, *b* Hammer und Sehne des Tensor tympani, *c* Amboß, nach unten davon der Steigbügel, *d* Ansatz des Musculus stapedius, der aus *e* der Eminentia pyramidalis herauskommt, *f* Chorda tympani.

der Außenfeiler, schließlich die sog. Phalangenzellen. Deren sämtliche Oberenden schließen zur Membrana reticularis zusammen; sie enthält Löcher, in denen die Enden der Sinneszellen stecken.

Blickt man von oben auf die Lamina reticularis, so ergibt sich ein regelmäßiges Mosaik, das dadurch verwickelt wird, daß die Stützzellen nicht gerade nach oben streben, sondern ihre Endplatten, die die Lamina reticularis bilden, schräg oder im Bogen von ihrer Basis aus nach oben strecken. Die Endplatte erscheint an einer anderen Stelle in der Lamina reticularis, als der Stelle entspricht, mit der die Zelle auf der Lamina basalis aufruhet.

In diesen Apparat sind die Haarzellen in Reihen eingelassen. Eine Reihe steht einwärts vom inneren Pfeiler, die anderen Reihen, 3—5 je nach der Windung, stehen auswärts vom äußeren Pfeiler, jenseits des Tunnels. Sie erreichen nicht die Basis des Epithels, sondern sind in die Stützzellen eingelassen. Die äußeren sitzen dabei in kleinen, von den Stützzellen gebildeten Sockeln.

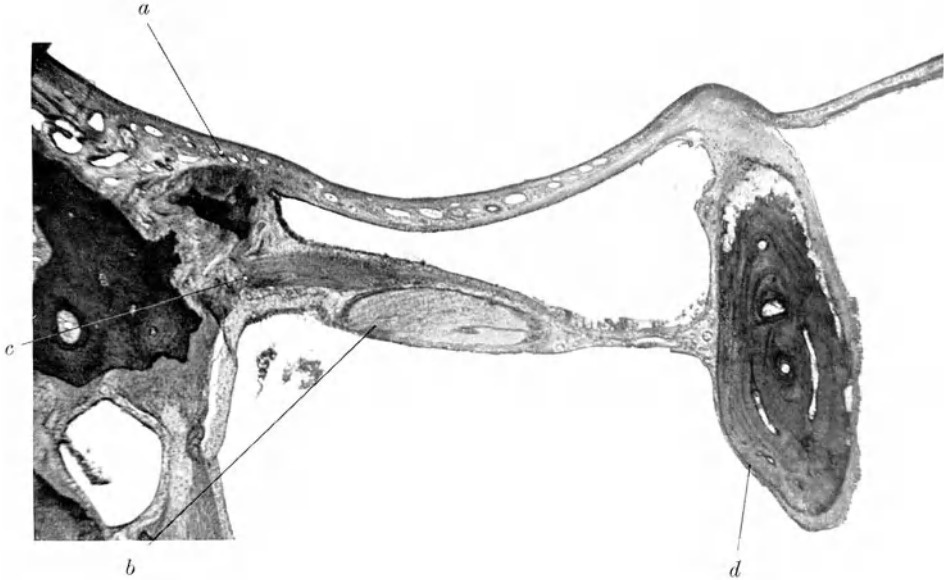


Abb. 1038. Verlauf der Chorda tympani in der Paukenhöhle, hintere Wand der Paukenhöhle, wie Abb. 1037. Manasse †, präp. P. phot. 25×. *a* Ansatz des Trommelfelles an der Wand der Paukenhöhle, *b* Sehne des M. tensor tympani, *c* Chorda tympani, zusammen mit der Sehne in eine Schleimhautfalte eingelagert, *d* Hammer.

Dieser Apparat der Sinneszellen und ihrer stützenden Begleiter wird von der Membrana tectoria überwölbt (Abb. 1032). Dies ist ein im Leben gallertiges Band, das nach Art einer Kutikula auf den Epithelzellen des inneren Winkels des Ductus cochlearis aufliegt. An dieser Stelle befindet sich auf der Lamina spiralis ossea und dem Limbus spiralis ein Buckel von Bindegewebe mit einer dichten und widerstandsfähigen Grundsubstanz. Er ist bedeckt von einem zylindrischen Epithel. Das ganze Gebilde ragt in die Lichtung der Duktus vor und wird auch als „Hörzahn“ bezeichnet. Durch den Sulcus spiralis ist dieser Vorsprung vom Cortischen Organ getrennt. Auf diesem Vorsprung sitzt nun die Membrana tectoria fest und ragt über das Cortische Organ hinüber, ohne sich aber mit ihm zu verbinden. Nach Ansicht der Autoren, denen die besten Präparate vorgelegen haben, ist die Lage im Leben wohl so, daß die Membrana tectoria die Sinneshaare der Haarzellen gerade eben berührt.

Der spezifische Reiz ist dann eine Schwingung der Basilarmembran und des ganzen Apparates, die die Haarzellen eben durch die Membrana tectoria reizt.

**393. Die Innervation des Cortischen Organs.** Der Hörnerv tritt vom Grunde des Meatus acusticus internus in die weite Öffnung der Schneckenwindung ein



(Abb. 1030); das Ganglion cochleare s. spirale liegt in den Knochenräumen am Ursprung der Lamina spiralis ossea. Seine Ganglienzellen sind bipolar, der zentrale Fortsatz bildet den Nervus acusticus; er besitzt zunächst Markscheide und Schwannsche Scheide nebst Neurilemm; noch innerhalb des Meatus

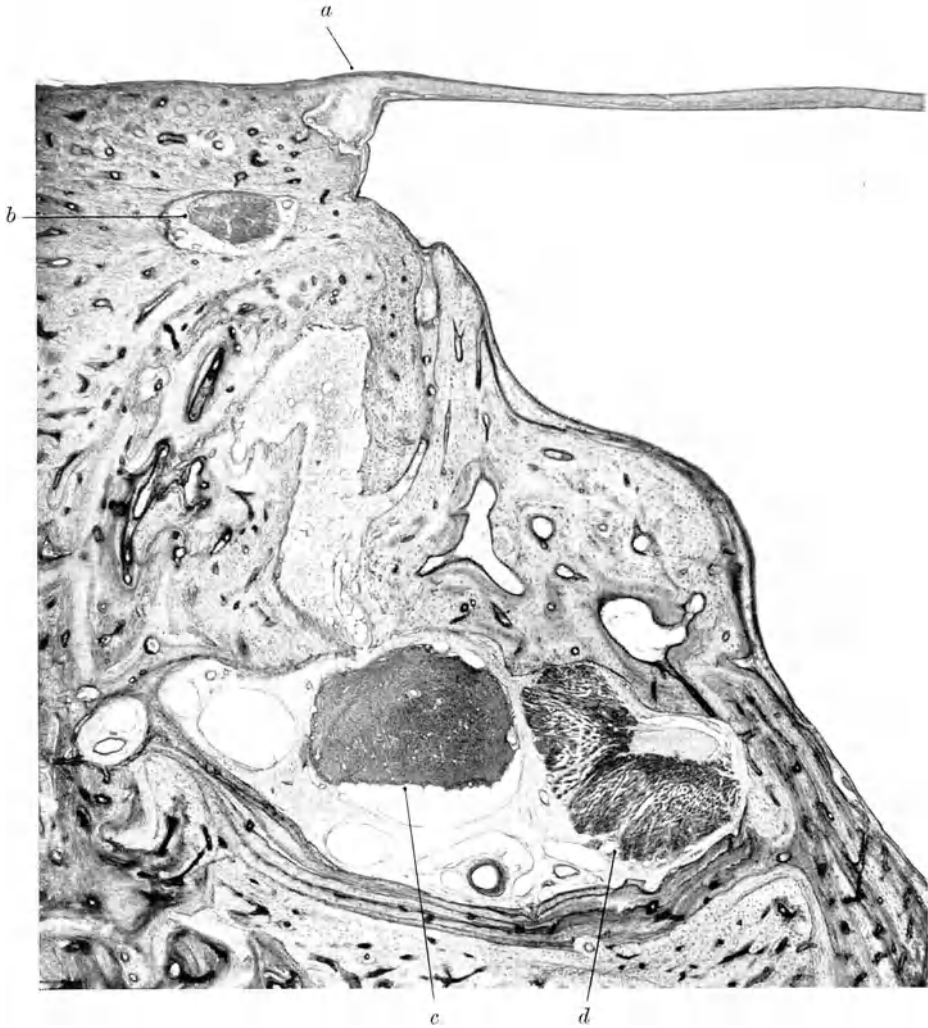


Abb. 1039. Hintere Wand der Paukenhöhle, Ansatz des Trommelfelles. Manasse †, präp. P. phot. 25 $\times$ . *a* Ansatz des Trommelfelles, *b* Chorda tympani, *c* N. facialis, *d* Musculus stapedius.

nimmt der Nerv den Charakter einer intrazentralen Bahn an, die Markscheiden sind in Glia eingebettet. Der zunächst ebenfalls markhaltige periphere Fortsatz tritt in kleinen Bündelchen durch Kanäle der Lamina spiralis und gelangt unter den Limbus spiralis. Hier endet die Markscheide und die Fasern treten durch Löcher des Limbus (Abb. 1032, Habenula perforata) in das Cortische Organ ein, und zwar zwischen den Basen der inneren Phalangenzellen und der inneren Pfeiler. Ein Teil tritt unmittelbar zur inneren Haarzelle, ein anderer

frei durch den Innentunnel hindurch und endet zwischen den äußeren Phalangenzellen, wo er sich an den äußeren Haarzellen verzweigt.

Der Verlauf auf der letzten Strecke ist nicht gerade, sondern die Fasern folgen, wenigstens zum Teil, dem spiralförmigen Umgang. Ferner verzweigen sie sich, eine Faser versorgt mehrere Haarzellen, eine Haarzelle erhält Anteile mehrerer Fasern. Da wir die Leitung in einem Nervenfortsatz als einheitlich auffassen müssen (S. 752), so ergibt sich das Problem, wie

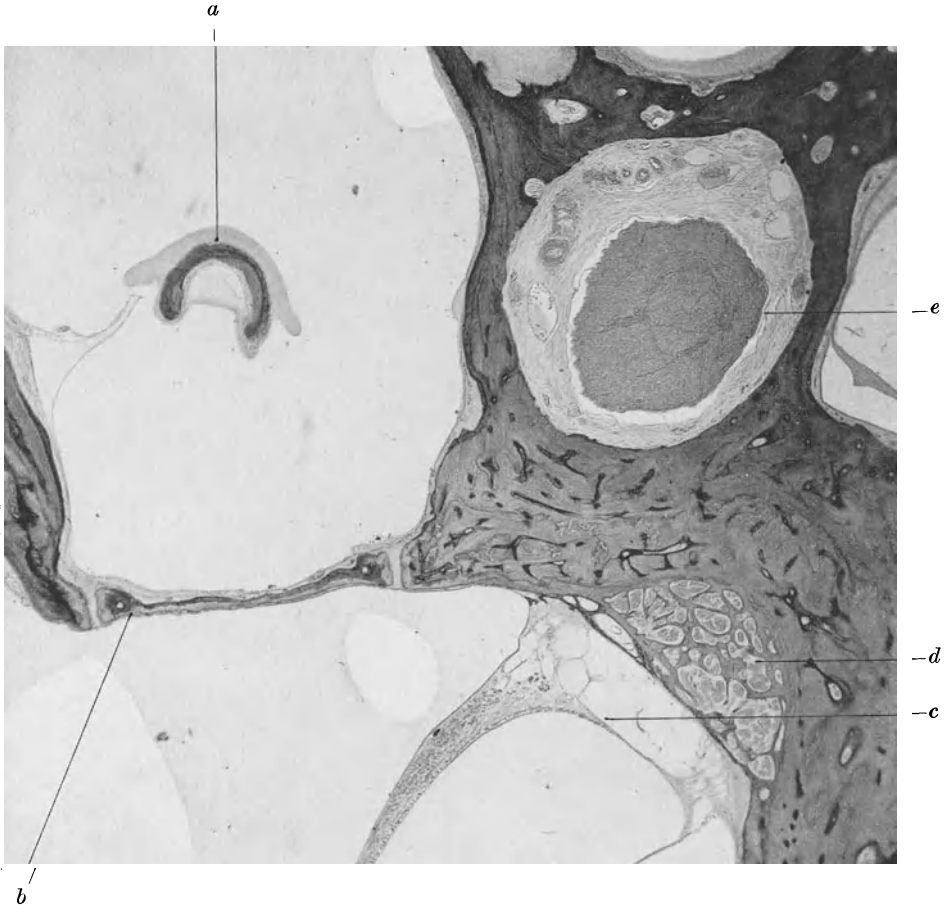


Abb. 1040. Steigbügelplatte in der Fenestra ovalis. Manasse †, präp. P. phot. 21 $\times$ .  
*a* Steigbügel, *b* Steigbügelplatte, nach unten von dieser ist die Cysterna exolymphatica zu sehen, von der die Scala vestibularis ausgeht, und der Sakkulus, *c* Sakkulus, *d* Nervus vestibularis, *e* Nervus facialis.

die Erregungen der Haarzellen auf die Neurone der Leitung verteilt und vereinigt werden; für die Theorie des Gehörorgans ist dies von Bedeutung. (Näheres siehe bei Held.)

**394. Die Paukenhöhle, Tube und Trommelfell** (Abb. 1037—1042). Der schallleitende Apparat liegt in der Paukenhöhle. Sie ist ein mit Luft gefüllter, von Schleimhaut ausgekleideter Raum mit knöcherner Wand. Die in sie vorspringenden Falten enthalten die Hörknöchelchen und die Chorda tympani, sowie die Sehnen der beiden inneren Ohrmuskeln, *Musc. stapedius* und *Tensor tympani*.

Die Schleimhaut besitzt ein niedriges, einschichtiges Epithel, das an einzelnen Stellen Flimmerhaare besitzen soll, sowie ein dünnes *Strat. proprium*, das

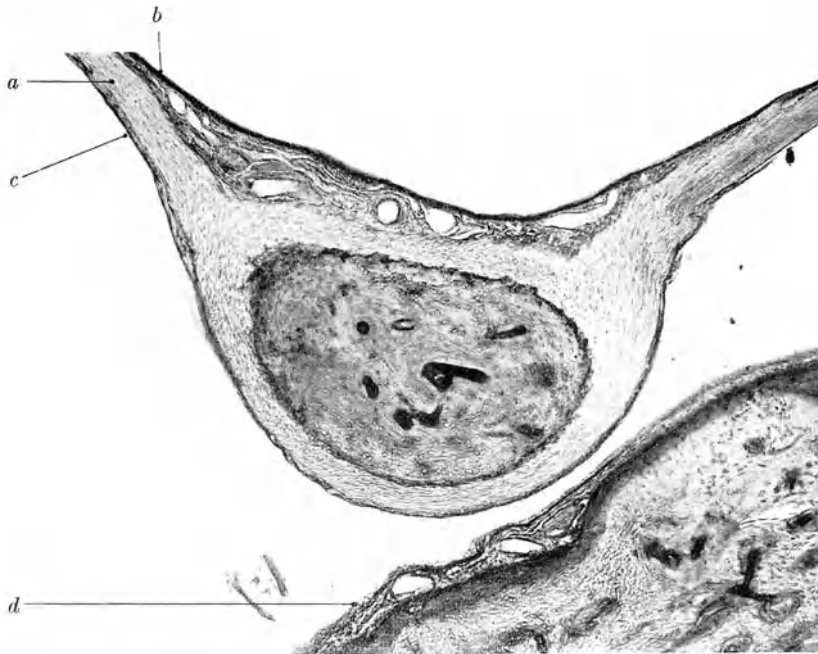


Abb. 1041. Hammerfortsatz im Trommelfell, dieses ist gegen das Promontorium gedrückt. Manasse †, präp. P. phot. 57×. *a* Grundmembran des Trommelfelles, *b* Haut des äußeren Gehörganges, *c* Schleimhaut der Paukenhöhle, *d* Promontorium.

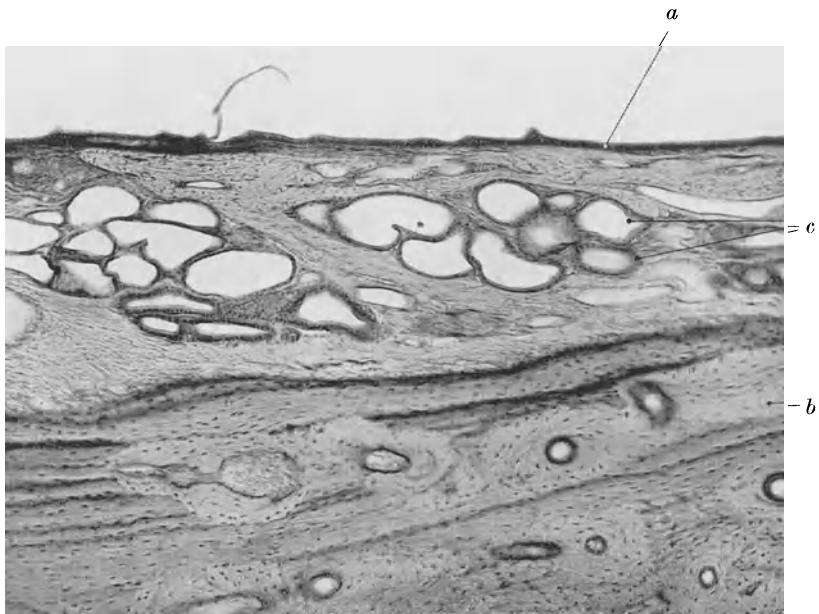


Abb. 1042. Wand des knöchernen äußeren Gehörganges, Manasse †, präp. P. phot. 57×. *a* Plattenepithel, *b* Knochenwand, *c* Glandulae ceruminales.

unmittelbar in das Periost übergeht. Alle innerhalb der Paukenhöhle liegenden Teile sind ebenfalls von dieser Schleimhaut überzogen und bilden die genannten Falten.

Die Hörknöchelchen bestehen aus Lamellenknochen, der den typischen „Breccienbau“ zeigt. An der Oberfläche findet sich stellenweise Knorpel, der teils Rest des Primordialknorpels ist, teils neu aus Periost gebildet wird, wie das auch sonst vorkommt. Im übrigen gilt für die Gehörknöchelchen das, was beim Knochen gesagt ist. Sogenannte „Übergänge“ von Knorpel in Knochen sind auch hier Trugbilder. Der Bau der Gelenke ist nicht sicher



*b*  
Abb. 1043. Rand der Steigbügelplatte von einem anderen Objekt. Manasse †, präp.  
*a* Cysterna exolympatica, *b* Wand der Cysterna mit einem Niederschlag, *c* Falte im Schnitt,  
*d* Knochen der Steigbügelplatte, *e* Knorpel dieser Platte, *f* Bindegewebe, *g* Knorpel und  
Knochen der Labyrinthkapsel.

bekannt. In der Verbindung von Hammer und Amboß kommt ein Spalt vor; die Verbindung zwischen Amboß und Steigbügel soll eine Verbindung ohne Gelenkspalt sein. Die Steigbügelplatte ist in das Vorhoffenster so eingefügt, daß rund um die Knochenplatte eine Knorpelzone liegt, dann folgt zirkulär verlaufendes Bindegewebe, dann wieder ein Knorpelstreifen und dann der Knochen der Labyrinthkapsel. So ähnelt der Bau in manchem dem der Zwischenwirbelscheibe oder der Symphyse im kleinen.

Das Trommelfell ist eine Bandplatte, die an der Grenze des knöchernen äußeren Gehörganges und der Paukenhöhle ausgespannt ist. Ihr, im Schnitt dreieckiges, verdicktes Ansatzstück wird als Annulus fibrosus bezeichnet, von dort gehen Faserstreifen nach innen und außen, die als besondere Ligamente beschrieben sind. Innen ist das Trommelfell von der Paukenhöhlenschleimhaut überzogen. Der Hammer ist mit seinem Periost fest mit der Bandplatte verbunden. Die Gehörgangseite trägt geschichtetes Plattenepithel ohne Papillen.

Die Tuba Eustachii besteht aus einem knöchernen und einem knorpeligen Teil; der knöcherne unterscheidet sich nicht von der Paukenhöhle. Die Schleimhaut des knorpeligen Teils ist von Flimmerepithel überzogen, Drüsen und lymphatische Organe liegen im Stratum proprium. Sie gleicht der des Pharynx-teiles, in den sie ausmündet. Der Knorpel ist elastischer Knorpel.

**395. Das äußere Ohr.** Das äußere Ohr ist ein Organ der Körperoberfläche und mit Haut überzogen. Auch der Gehörgang ist von ihr ausgekleidet. Der Ohrknorpel ist elastischer Knorpel. Der Gehörgang besitzt besondere Drüsen, die Glandulae ceruminales, die den apokrinen Knäueldrüsen der Achselhöhle gleichen (Abb. 1043, vgl. Abb. 836).

### Das Vestibularorgan.

**396. Die Maculae acusticae** (Abb. 1044 und 1045). Im Sakkulus und im Utrikulus findet sich je eine Epithelverdickung, die zusammen den statischen

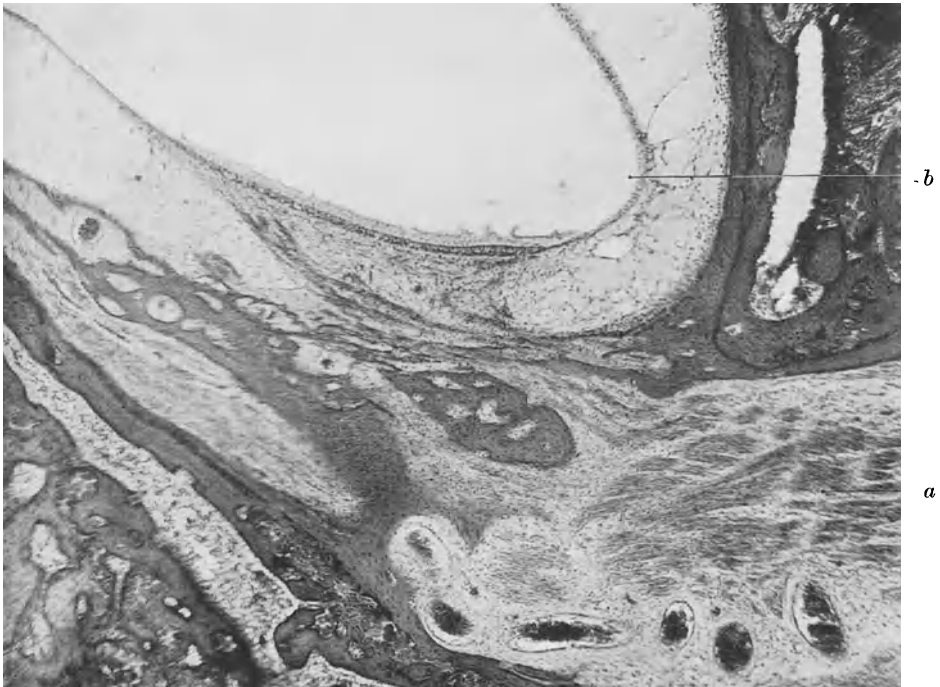


Abb. 1044. Macula acustica aus dem Sakkulus vom Neugeborenen, Manasse †, präp. P. phot. 55×. *a* Nervus vestibularis, *b* Sakkulus mit Makula.

Gleichgewichtsapparat bilden. Die des Utrikulus ist größer und gekrümmt, die des Sakkulus fast eben und kleiner. Das Epithelpolster enthält drei Zellarten: die Sinneszellen, die Stützzellen und die Randzellen, die kontinuierlich in das Epithel der Vorhofsäckchen übergehen.

Die Sinneszellen reichen nicht durch das ganze Epithel hindurch, sie sind groß, blasig und wasserreich, an ihrer freien Fläche befindet sich ein Haarschopf aus sehr feinen, kegelförmig untereinander verklebten Härchen. Die Stützzellen führen Stützfibrillen, sie bilden ein dichtes Polster ohne Hohl-

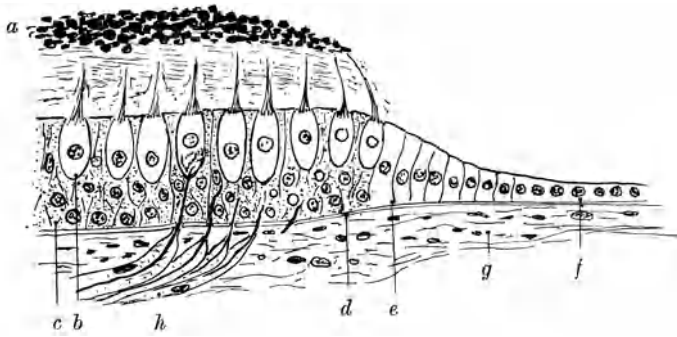


Abb. 1045. Rand einer Macula acustica. Kombinierte Zeichnung nach Abbildungen von Kopsch, v. Ebner u. Kolmer. P. gez. *a* Otolithenmembran mit Otolithen, *b* Haarzellen, *c* Stützzellen, *d* Basalmembran, *e* Randzellen, *f* Vorhofepithel, *g* Bindegewebe der Vorhofwand, *h* Nervenfasern.



Abb. 1046. Ampulla superior vom erwachsenen Menschen in der Knochenkapsel, mit Crista ampullaris. Manasse †, präp. P. phot. 22×. *a* Älteste Kapsel mit Knorpelresten (enchondraler Knochen), *b* fetale und frühkindliche Kapsel, *c* spätere Kapsel, *b* und *c* periostaler Knochen, *d* Exolymphraum, *e* Crista ampullaris mit Kupula (Randschnitt), *f* Exolymphräume um den Sakkulus, *g* Sakkulus.

räume. Aus den Randzellen besteht die Abdachung der Verdickung. Unter dem Epithel verlaufen Nervenfasern in kleinen Bündeln, sie treten einzeln durch die Basalmembran hindurch, wobei sie die Markscheide verlieren, und verbinden sich mit den Haarzellen.

Auf dem Epithelpolster ruht die Otolithenmembran, eine zarte Gallertplatte, in die kleine ovale ( $3 \times 5 \mu$  große) Körperchen eingebettet sind. Sie bestehen aus kristallisiertem kohlenstoffsaurem Kalk (Aragonit), aber auch aus reichlichem organischem Material, da sie bei Behandlung mit Säure nicht völlig verschwinden. Diese Otolithen nehmen die Oberfläche der Deckgallerte ein, in der Tiefe finden sich Hohlräume, in denen die Haarbüschel liegen.

Die Gallerte mit den Steinchen ist spezifisch schwerer als die Endolymphe, sie drückt also in Richtung der Schwerkraft auf die Härchen oder entlastet sie, je nach der Lage des



Abb. 1047. Ampulla und Crista ampullaris vom Neugeborenen.  
(Nach Kolmer: In Handbuch der mikroskopischen Anatomie. Bd. III/1.)

Kopfes. Die Flächen der Maculae schauen zusammengenommen nach drei aufeinander senkrechten Richtungen.

**397. Die Bogengänge und die Cristae ampullares** (Abb. 1046 u. 1047). Jeder Bogengang erweitert sich an seinem einen Ende zur Ampulle. Quer zur Richtung des Ganges ragt von der Wand der Ampulle ein halbmondförmiger Vorsprung in die Höhlung hinein. Er besteht aus Bindegewebe und hohem Epithel.

Der Bau entspricht dem der Maculae. Es finden sich härchentragende Sinneszellen, Stützzellen mit Fibrillen und Randzellen als Übergang zum Epithel der Ampullenwand. Die Haare bilden spitz zulaufende, aber sehr lange Büschel. Auf der Leiste befindet sich die Kupula, ein gallertiges Gebilde, das die Form der ganzen Krista wiederholt, also auch ziemlich dick ist. In diese Gallerte ragen die Haarbüschel hinein.

Der adäquate Reiz ist die Strömung der Endolymphe, die bei Drehungen des Kopfes durch die Trägheit der Flüssigkeit gegenüber der Wand entsteht. (Vgl. die Relativbewegung des Wassers in einem Glase, wenn man dieses nicht zu langsam um seine Achse dreht.) Durch diese Strömung wird die Kupula bewegt und die Sinneszellen werden erregt. Da Drehungen sog. absolute Bewegungen sind, so gilt auch die Kopfbewegung absolut, während die Erregung der Maculae nur relativ zum Schwerfeld der Erde gilt.

## Das Auge.

**398. Entwicklung und Übersicht (Abb. 1048—1050).** Wir hatten die Entwicklung des Auges früher (Abb. 111—113, S. 115f.) benützt, um die entwicklungsgeschichtlichen Fragen der Histologie daran zu erläutern. Material verschiedener Herkunft fügt sich zusammen und baut ein einheitliches Organ, das Auge (Augapfel, Bulbus oculi) auf, und noch weitere Teile der Umgebung werden herangezogen, um eine Reihe von Hilfsapparaten zu liefern.

Das eigentliche Sinnesorgan ist die mit den Lichtsinneszellen ausgestattete Retina (Netzhaut). Mit ihrer mesodermalen Hülle und dem optischen

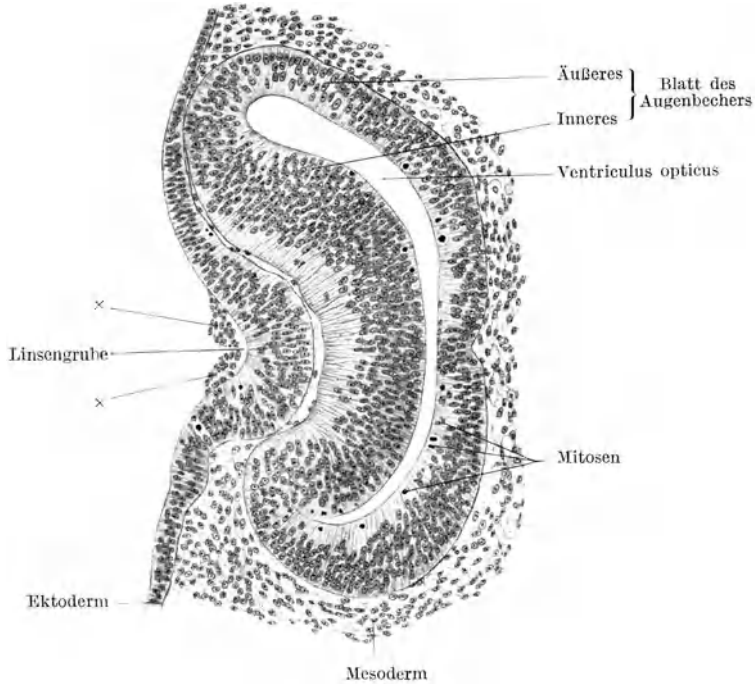


Abb. 1048. Schnitt durch die Augenanlage eines 5 mm langen menschlichen Embryo. Bei  $\times$  abgestoßene Zellen. (Aus Fischel, Entw.-Gesch.) Vergr. 156 $\times$ .

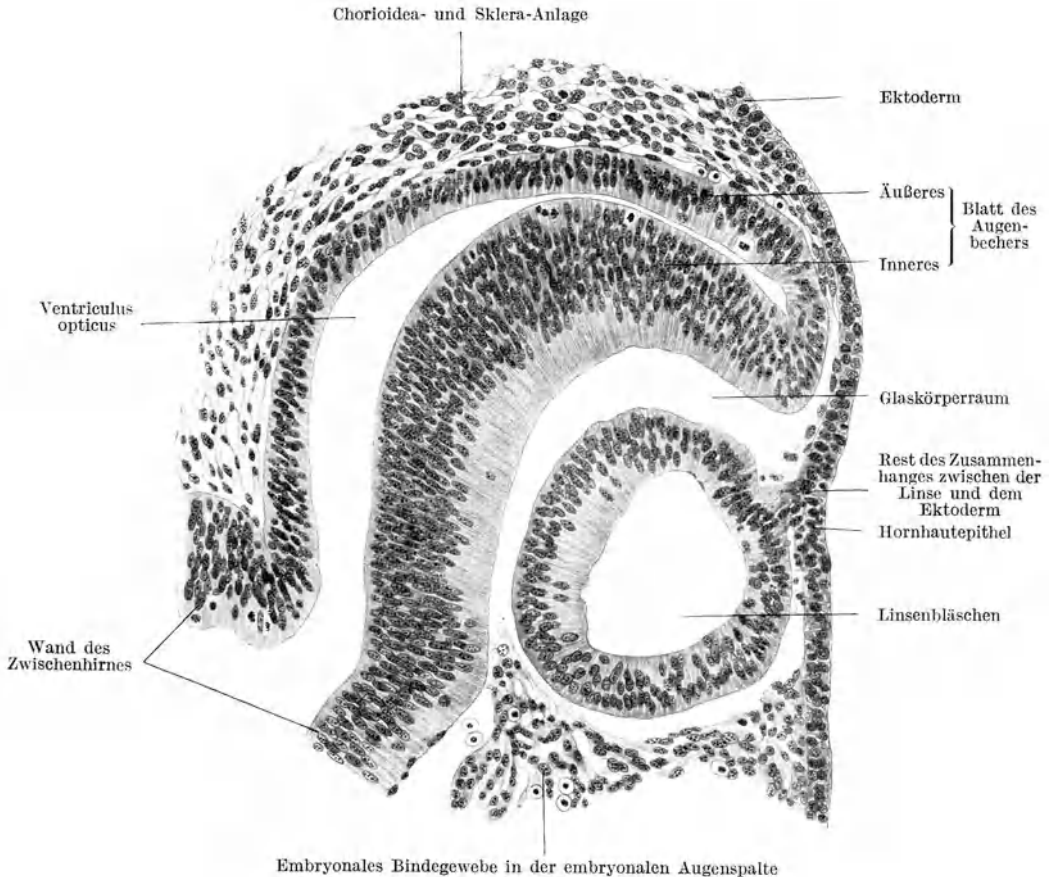
(abbildenden) Apparat wird sie von einer festen Kapsel umschlossen und zu einem kugeligen Körper, eben dem Augapfel, vereinigt. Diese Teile entstammen verschiedenen embryonalen Organen.

Aus dem Neuralrohr, und zwar aus dem vorderen Hirnbläschen, wächst die Augenblase aus (Abb. 111). Sie erreicht das Ektoderm und stülpt sich zum Augenbecher ein (Abb. 112 u. 1048). Dessen Wand besteht dann aus zwei Blättern, die zunächst noch durch einen Spalt getrennt sind. Er entspricht einem Ventrikel und steht mit dem III. Ventrikel der Hirnanlage durch den hohlen Augenbecherstiel in Verbindung. Diese Hohlräume verschwinden, indem sich die Blätter des Bechers und die Wände des Stieles aneinanderlegen. Das innere Blatt wird zur Retina, das äußere zum Pigmentepithel. Das gilt allerdings nur für den hinteren Teil (größeren) des Augapfels, im vorderen legen sich beide Blätter zu einer einheitlichen epithelialen Platte zusammen. Der Augenbecherstiel dient den zum Gehirn hin auswachsenden (nebst einigen vom Gehirn



aus einwachsenden) Sehnervenfasern als Bahn. Er verschwindet, sein Zellmaterial liefert wohl die Glia des Nervus opticus.

Bei der Umwandlung der Blase zum Becher stülpt sich diese nicht nur von der Haut her (lateral), sondern auch von unten (ventral) her ein. Die große laterale Öffnung setzt sich als zuerst weite, dann enge „fetale Augenspalte“ bis auf die Mitte des Stieles fort (Abb. 1049). Durch diese Öffnung wächst Mesenchym in den Augenbecher ein, mit ihm Gefäße (Vasa hyaloidea und centralia retinae), und die Fasern des Sehnerven verlassen



Embryonales Bindegewebe in der embryonalen Augenspalte

Abb. 1049. Längsschnitt durch das Auge eines 9,5 mm langen menschlichen Embryo. Der Schnitt geht durch die embryonale Augenspalte hindurch. (Aus Fischel.) Vergr. 240×.

durch sie den Becher und treten auf den Stiel. Die Spalte schließt sich in der Regel vollständig, nur am Sehnerven bleibt die Ein- und Austrittsstelle für die Gefäße erhalten.

Die eigentliche laterale Öffnung des Augenbechers verengt sich zur Pupille, so daß am fertigen Auge der Becher ringsum bis auf die Pupille abgeschlossen ist.

Die Retina mit dem Sehnerven ist also ein Teil des Gehirns. Diese Herkunft bleibt am Feinbau erkennbar und auch am biologischen Verhalten. Retina und Sehnerven beteiligen sich an den Erkrankungen des zentralen (z. B. Tabes, multiple Sklerose) und nicht an denen des peripheren Nervensystems.

Die Linse entsteht aus dem Hautblatt des Ektoderms, zuerst als verdickte Platte, dann als Grübchen, schließlich als abgetrenntes Bläschen. Sie gerät dabei in den Augenbecher hinein. Wenn sich dessen Öffnung zum Pupillarrand

verengt, liegt sie hinter der Pupille. Vor dem Augenbecher mit der Linsenanlage liegt jetzt ein Teil der Haut, ektodermales Epithel und Mesenchym. Diese Stelle wird zur Hornhaut (Kornea).

Das Mesenchym der Umgebung des Augenbeckers liefert dessen übrige Teile. Die dem Becher unmittelbar innen anliegenden Teile werden zur Gefäßhaut (Chorioidea), die sich dem epithelialen Becher bis zum Pupillarrand anschließt

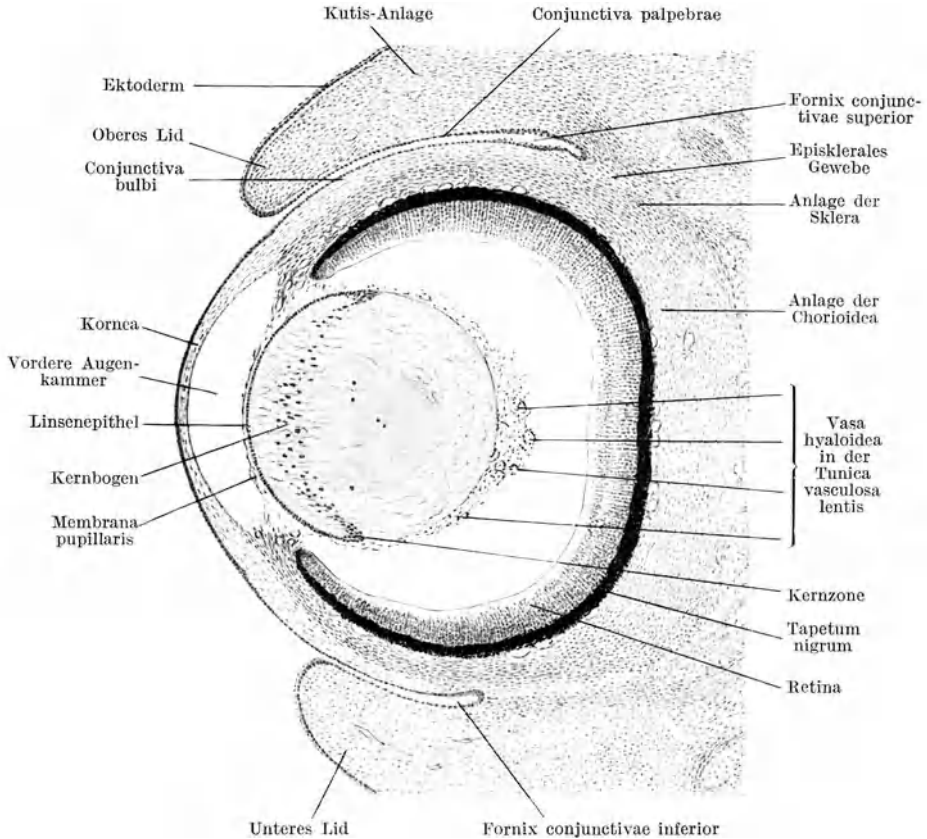


Abb. 1050. Schnitt durch das Auge eines 20 mm langen menschlichen Embryo. (Aus Fischel.) Vergr. 52×.

und auch die innere glatte Muskulatur des Augapfels liefert. Die äußeren Mesenchymteile vereinigen sich mit der Haut und schließen deren zur Hornhaut umgewandelten Teil fest an die Kapsel der Sklera.

Der Hohlraum des Augenbeckers enthält das durch die fetale Augenspalte eingetretene Mesenchym und die Gefäße (s. oben). Sie verzweigen sich nicht nur in der Netzhaut, sondern durchziehen den Becherraum bis zur Linse, die sie vorn und hinten mit einem Gefäßnetz umspinnen (Tunica vasculosa). Der vordere Teil ist die Pupillarmembran, beide Teile bilden sich bis zur Geburt zurück, ebenso alle Gefäße des Becherhohlraumes. Dieser füllt sich mit dem Glaskörper, dessen Herkunft unsicher ist (Abb. 1050).

Zwischen Hornhaut und Iris weicht das Mesenchym auseinander, es entsteht ein Hohlraum, die vordere Kammer, die sich um den Pupillarrand herum mit der rings um die Linse entstandenen hinteren Kammer in Verbindung setzt.

So ist der Augapfel fertig, mit drei Hohlräumen, drei Häuten, der Iris und der Linse (Abb. 1051).

Die äußeren, aus quergestreifter Muskulatur bestehenden Augenmuskeln entstehen aus dem Mesenchym, das die Orbita, eine Nische im Primordialkranium, erfüllt. Beziehungen zu den Myotomen sind, zum mindesten beim

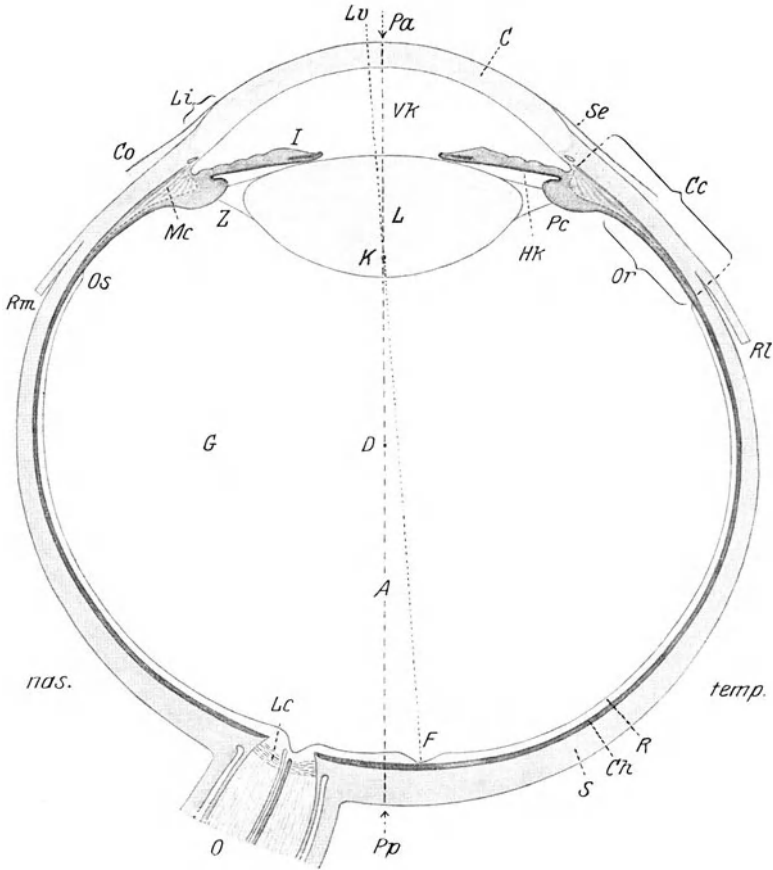


Abb. 1051. Horizontalschnitt durch den Augapfel eines normalsichtigen Erwachsenen, schematisiert. (Nach Salzmann.) 4:1. *A* Axis oculi geometrica, *C* Kornea, *Cc* Corpus ciliare, *Ch* Chorioidea, *Co* Conjunctiva bulbi, *D* Drehpunkt, *F* Fovea centralis, *G* Glaskörper, *Hk* hintere Augenkammer, *I* Iris, *K* Knotenpunkt, *L* Linse, *Lc* Lamina cribrosa, *Li* Limbus, *Lv* Linea visus, *Mc* M. ciliaris, *O* Nervus opticus, *Or* Orbiculus ciliaris, *Os* Ora serrata, *Pa* Polus anterior, *Pc* Processus ciliaris, *Pp* Polus posterior, *R* Retina, *Rl* Sehne des M. rectus oc. lateralis, *Rm* Sehne des M. rectus oc. medialis, *S* Sklera, *Se* Sulcus sclerae externus, *Vk* vordere Augenkammer, *Z* Zonula. (Aus Eisler.)

Menschen, unsicher. Aus demselben Material entsteht der übrige Inhalt (außer Nerven und Gefäßen) der Orbita, die den Bewegungsapparat für den Augapfel bilden.

Die Hornhaut geht anfangs unmittelbar in die Haut über, ein so gebautes Auge sitzt unbeweglich in der Haut<sup>1)</sup>. Mit der Entstehung der Augenlider

<sup>1)</sup> So ist es bei den Molchlarven. Bei den Froschlarven, die auch erst bei der Verwandlung Augenlider bekommen, bleibt die Hülle des Augenbeckers zunächst von der Horn-

aus Hautfalten werden die Bindehäute (Conjunctivae) gebildet, das sind die zu einer Schleimhaut umgewandelten Hautbezirke an der Innenseite der Lider und zwischen deren Ansatzstelle und der Hornhaut. Diese letzteren Teile werden zu einer leicht formbaren und verschieblich auf der Unterlage liegenden Haut; der Augapfel ist jetzt also mit der Kornea gegen Haut und Lider beweglich. Die Tränendrüse entsteht aus dem Epithel der Bindehaut, die Abflußwege aus der Augennasenfurche, die den Oberkieferfortsatz vom Nasenfortsatz trennen. Weiteres siehe in den Lehr- und Handbüchern der Entwicklungsgeschichte.

### Der Augapfel.

**399. Die Retina (Netzhaut)** (Abb. 1052—1057). Wir hatten oben erwähnt, daß die innere Augenhaut, die Retina, das eigentliche Lichtsinnesorgan ist. Jedoch ist nur der hintere Teil der inneren Auskleidung des Augapfels lichtempfindlich. Diese Pars optica retinae reicht nach vorn bis zu einer scharfen Grenze, an der sich die dicke eigentliche Netzhaut zu dem Ziliarepithel verdünnt. Wegen der zackigen Form der Grenzlinie heißt diese Stelle Ora serrata. Die Epithelflächen zwischen Ora serrata und Pupillarrand werden als Pars caeca retinae zusammengefaßt. Wir besprechen sie mit den Organen, die sie von innen her bedeckt.

Die Einteilung der Netzhaut in 10 Schichten (aus Abb. 1054 zu ersehen) ist durch die Erkenntnis ihres organischen Aufbaues überholt. Man gliedert die Netzhaut der Dicke nach am besten in drei Teile, die von außen nach innen aufeinander folgen: das Pigmentepithel, das aus dem äußeren Augenbecherblatt hervorgeht, die Schicht der Sinneszellen und die die Erregung dieser Zellen aufnehmende und schließlich ableitende Gehirnschicht. Am Schnittbild fallen über dem Pigmentepithel drei Kerne enthaltende Schichten auf, eine äußere Körnerschicht, eine innere Körnerschicht und die Schicht der Ganglienzellen, die durch kernlose, sog. Faserschichten getrennt werden; eine dritte Faserschicht liegt dann innen den Ganglienzellen auf.

Die Stäbchen- und Zapfenzellen sind die lichtempfindlichen Sinneszellen. Ihre die Kerne enthaltenden Teile bilden die äußere Körnerschicht. Der Lichtreiz wird auch bei ihnen von Fortsätzen aufgenommen, die nach außen gegen das Pigmentepithel zeigen. Dicke Fortsätze, die Zapfen, dünne, die Stäbchen, gehören zu verschiedenen Zellen. Die den Zapfenzellen angehörenden Kerne liegen am weitesten nach außen. Form und Gliederung der Fortsätze zeigen die Abb. 1054 u. 1055. Das Außenglied ist das eigentlich lichtempfindliche Organ.

Das Pigmentepithel (Tapetum nigrum) liegt den Stäbchen und Zapfen von außen auf. Es besteht aus sechseckigen regelmäßigen kubischen Zellen, die braune Pigmentkörnchen enthalten, die je nach der Augenfarbe und allgemeinen Körperpigmentierung heller oder dunkler, reichlicher oder spärlicher sind (Rassenunterschiede). Bei den hellhäutigen Rassen scheint das Blut der Chorioidea durch, der Augenhintergrund ist rot, bei dunkelfarbigen ist er dunkel bis braunschwarz. Die Pigmentzellen besitzen Fortsätze, die in die Lücken zwischen die Stäbchen und Zapfen reichen und als Lichtschirm dienen. Das Bild ist dabei am hell und dunkel adaptierten Auge verschieden.

---

haut getrennt. Diese liegt wie ein Fenster in der Haut, durch das das unter ihr liegende bewegliche Auge nach verschiedenen Richtungen hinaus schaut (Abb. 113). Dies Beispiel zeigt, wie der Aufbau eines beweglichen Auges gleichsam ein technisches Problem bildet, das auf verschiedene Weise gelöst werden kann. Beim Auge mit Augenlidern wird das durch die formbare Bindehaut (Conjunctiva bulbi) erreicht.

Bei den übrigen Sinnesorganen hatten wir gesehen, wie die Sinneszelle Ende oder Ausgang eines Neuriten war, der ohne Beteiligung weiterer Zellen, als der zu denen er gehörte, die Erregung zum Zentralnervensystem leitete. Im Auge ist die Netzhaut selbst schon Zentralorgan, in dem die Erregung auch bearbeitet wird.

Die Leitungsbahn vom Auge zum Gehirn ist der Nervus opticus, dessen Fasern in der inneren kernhaltigen Schicht, der der Ganglienzellen, beginnen.

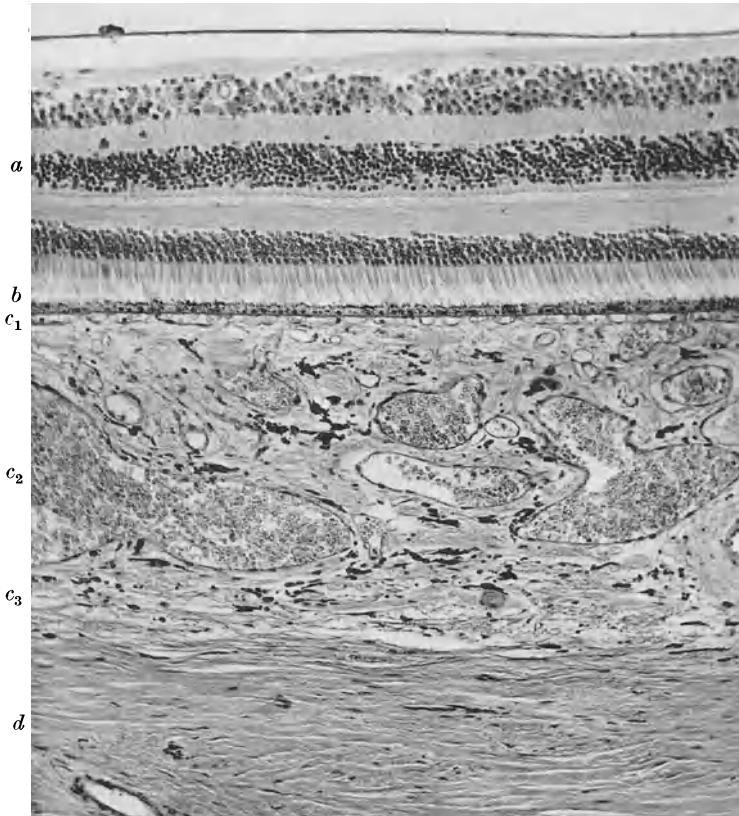


Abb. 1052. Schichten des Augapfels vom Menschen (Nowitzky), Sammlung Würzburg. Häm.-Eos. P. phot. 120 $\times$ . *a* Pars optica retinae, *b* Pigmentepithel der Retina, *c*<sub>1</sub>—*c*<sub>3</sub> Chorioidea, *c*<sub>1</sub> Choriokapillaris, *c*<sub>2</sub> Gefäßschicht der Chorioidea, *c*<sub>3</sub> Suprachorioidea = Lamina fusca Sclerae, *d* Sklera.

Es sind multipolare Ganglienzellen; die zunächst marklosen Neuriten erhalten am Eintritt in den Sehnerven eine Markscheide. Sie liegen innen der Ganglienzellschicht auf (Optikusfaserschicht). Zwischen diese Leitungsbahnzellen und die Sinneszellen schieben sich nun weitere Nervenzellen ein, deren Kerne in der Schicht der inneren Körner liegen. Die Zwischenschichten zwischen den Körnern enthalten die Fortsätze und Verbindungen (s. Abb. 1053 u. 1054).

Die Erregung läuft also schon in der Netzhaut durch eine Neuronenkette, die aus einer Stäbchen- oder Zapfenzelle, der Zelle der inneren Körnerschicht und der Ganglienzelle der Ganglienzellschicht besteht. Zu dieser radiären Leitung kommen tangentielle Verbindungen durch „Horizontalzellen“, die

sich zwischen den inneren Körnern finden. So stehen die Stäbchen- und Zapfenzellen als Sinnesschicht den inneren Teilen, der Gehirnschicht, gegenüber.

Zu diesen nervösen Hauptelementen kommt ein Gliagerüst. Es wird von besonderen Zellen, den Müllerschen Stützzellen (Stützfasern), gebildet.

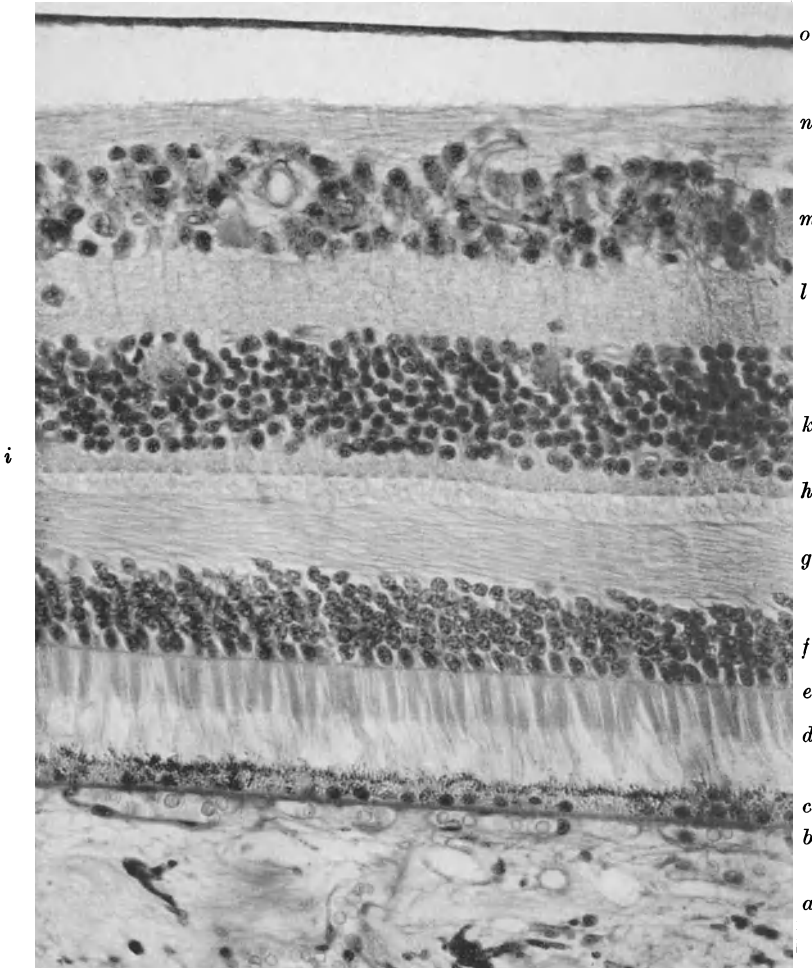


Abb. 1053. Dasselbe Präparat wie Abb. 1052. P. phot. 350×. Vgl. mit Abb. 1054. *a* Chorioidea, Gefäßschicht, *b* Choriokapillaris, *c* Pigmentepithel, *d* Stäbchen und Zapfen, *e* Membrana limitans externa, *f* äußere Körnerschicht, *g* äußere Faserschicht, *h* Reihe der Füße der Zapfenzellen (s. Abb. 1054 *K, F*), *i* äußere plexiforme Schicht, d. i. Verzweigung der Neuriten und Dendriten der Horizontalzellen (s. Abb. 1054 *H*), *k* innere Körnerschicht, *l* innere plexiforme Schicht, d. i. Verzweigung der Dendriten der Ganglienzellen (s. Abb. 1054 *G, D*), *m* Schicht der Ganglienzellen, *n* Optikusfaserschicht, *o* Membrana limitans interna (abgehoben).

Auch deren Kern liegt in der inneren Körnerschicht. Die Zellen reichen durch die ganze Dicke der Retina hindurch. Sie bilden zwei Grenzhäute, Membranae limitantes, interna und externa, der Membrana limitans Gliae (S. 764) des Gehirns vergleichbar. Die innere ist eine geschlossene Haut, die äußere ein Sieb,

durch dessen Löcher die Stäbchen und Zapfen hindurchgesteckt sind. Fortsätze der Müllerschen Zellen jenseits der äußeren Membran, zwischen den

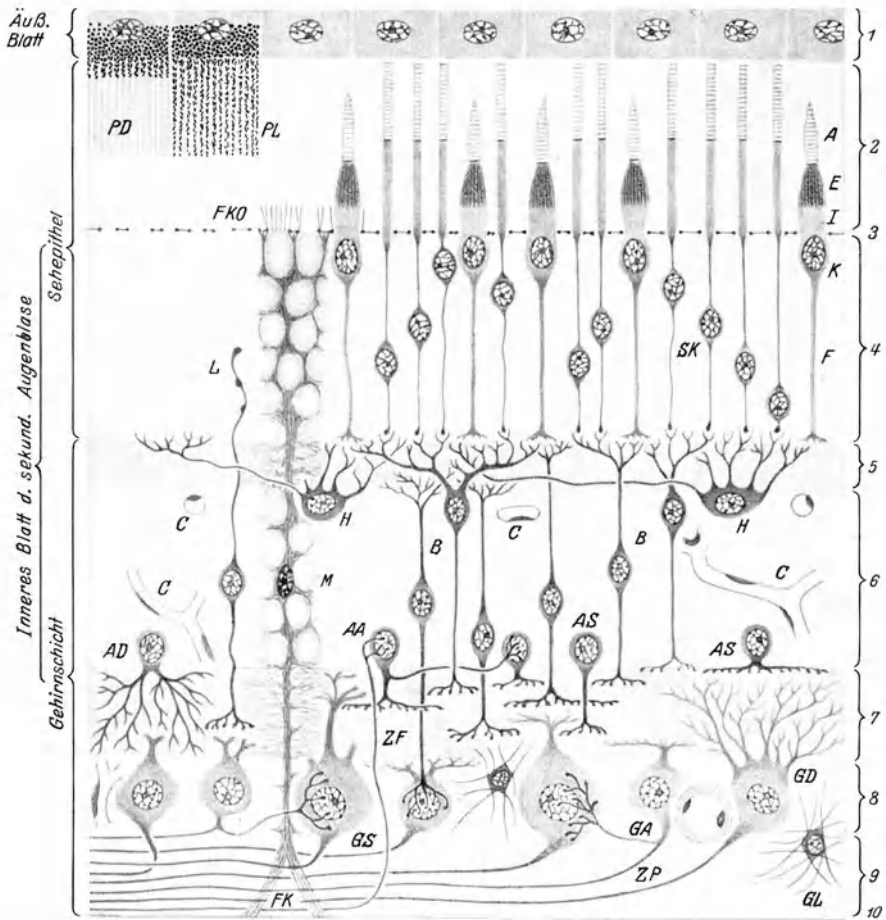


Abb. 1054. Schema der menschlichen Netzhaut, nach Ergebnissen der Golgischen Silberimpregnation dargestellt. (Nach Schaffer.) 1 Pigmentepithel, 2 Stäbchen- und Zapfenschicht, 3 Membrana limitans externa, 4 äußere Körnerschicht, 5 äußere plexiforme Schicht, 6 innere Körnerschicht, 7 innere plexiforme Schicht, 8 Ganglienzellschicht, 9 Nervenfaserschicht, 10 Membrana limitans interna. (Aus Eisler.)

- |                                     |   |   |
|-------------------------------------|---|---|
| <i>A</i> Außenglied,                | <i>GA</i> Ganglienzellen mit Assoziationskollaterale, | <i>M</i> Kern einer Müllerschen Stützfaser, |
| <i>AA</i> Assoziationsamacrine,     | <i>GD</i> Diffuse Ganglienzelle,                      | <i>PD</i> Pigmentzelle in Dunkelstellung,   |
| <i>AD</i> Diffuse Amacrine,         | <i>GL</i> Gliazelle,                                  | <i>PL</i> Pigmentzelle in Lichtstellung,    |
| <i>AS</i> Schichtbildende Amacrine, | <i>GS</i> Schichtbildende Ganglienzelle,              | <i>SK</i> Stäbchenkorn,                     |
| <i>B</i> Bipolaren,                 | <i>H</i> Horizontalzelle,                             | <i>I</i> Innenglied (Myoid),                |
| <i>C</i> Capillaren,                | <i>ZF</i> Zentrifugale Faser,                         | <i>K</i> Zapfenkorn,                        |
| <i>E</i> Ellipsoid,                 | <i>L</i> Landoltsche Keule,                           | <i>ZP</i> Zentripetale Faser.               |
| <i>F</i> Zapfenfaser,               |   |   |
| <i>FK</i> Faserkegel,               |   |   |
| <i>FKO</i> Faserkörbe,              |   |   |

Stäbchen und Zapfen werden als besondere Stützapparate (Faserkörbe) dieser Sinnesfortsätze aufgefaßt.

Die Retina ist am Grunde des Auges am dicksten, gegen die Ora serrata wird sie erheblich dünner. Einige Stellen der Netzhaut sind besonders ausgebildet.

Die Area und Fovea centralis (Macula lutea) (Abb. 1057) ist eine Vertiefung im optischen Mittelpunkt des Augenhintergrundes von elliptischer Gestalt. Ihren Namen hat sie von einer hellgelben bis rotgelben Farbe, die bei pigmentarmen Menschen nur an der isolierten Netzhaut oder im rotfreien Licht zu sehen ist. Die gelbe Farbe betrifft nur die Gehirnschicht, die Stäbchen- und Zapfenzellen sind frei davon.

An der Macula lutea ist die Retina zunächst verdickt, fällt dann gegen die Mitte ab und ist am Boden sehr dünn. Hier fehlen alle Teile der Gehirnschicht, die radiären Verbindungen (s. oben) stehen schräg. Das ist noch in einiger Entfernung von der Makula merkbar. Im Grunde der Makula gibt es nur Zapfen.

An der Ora serrata verdickt sich die Retina und Hohlräume treten in ihr auf. Sie fällt dann steil gegen die Pars ciliaris ab, hängt auch stellenweise über. Die zackenförmige Grenze bedingt an Meridionalschnitten, deren naturgemäß nur sehr wenige wirklich durch die Achse gehen, mannigfach unregelmäßige Bilder der Grenze.

Die Pars optica der Netzhaut ist nur ganz locker mit den übrigen Schichten der Augapfelwand verbunden. Sie löst sich leicht ab, vorzüglich nach dem Tode, und hängt dann meist nur an der Papilla nervi optici und der Ora serrata fest. Die Trennung geht zwischen Stäbchen und Zapfen und Pigmentschicht hindurch, so daß die abgelöste Netzhaut weiß aussieht.

**400. Der Sehnerv und die Papilla nervi optici** (Abb. 1058—1060). Der Sehnerv ist durch bindegewebige Septen in zahlreiche Bündel zerlegt. Die Septen enthalten das Gefäßnetz, Hohlräume um die Gefäße (Virchow-Robinsche Räume S. 781) fehlen. Die einzelnen Bündel zeigen den Bau der weißen Substanz des Gehirns: man findet ein Gliasystem mit Kernen und Nervenfasern mit

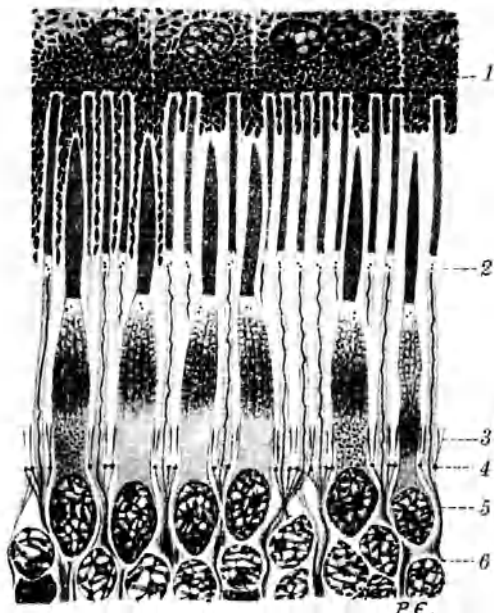


Abb. 1055. Zapfenlängsschnitte. (Nach Eisler.) Retina von einem 24jährigen Hingerichteten; Area centralis; Färbung mit molybdänsaurem Hämatoxylin. 1 Pigmentepithel der Retina, links mit Herabsteigen der Pigmentkörner in die langen Protoplasmafortsätze, 2 Stäbchen und Zapfen, die Außenglieder dunkler gefärbt, 3 Faserkörbe, 4 Membrana limitans externa, 5 Zapfenkörner, 6 Stäbchenkörner. Zwischen den Körnern zur Limitans ext. aufsteigende Stützfasern. (Präparat von Held.)

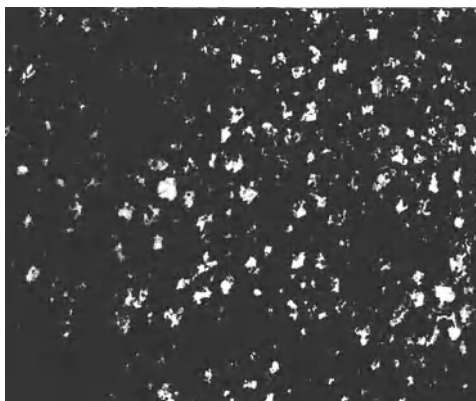


Abb. 1056. Pigmentepithel eines menschlichen Auges, ungefärbtes Totalpräparat in Glycerin. P. phot. 210×. Die pigmentfreien Stellen entsprechen den Kernen.



Markscheiden. Ein schmaler Saum nach Art einer *Glia marginalis* ist erkennbar, ebenso eine *Membrana limitans Piae* und *Gliae*. Innerhalb der Bündel gibt es keine Blutgefäße mehr.

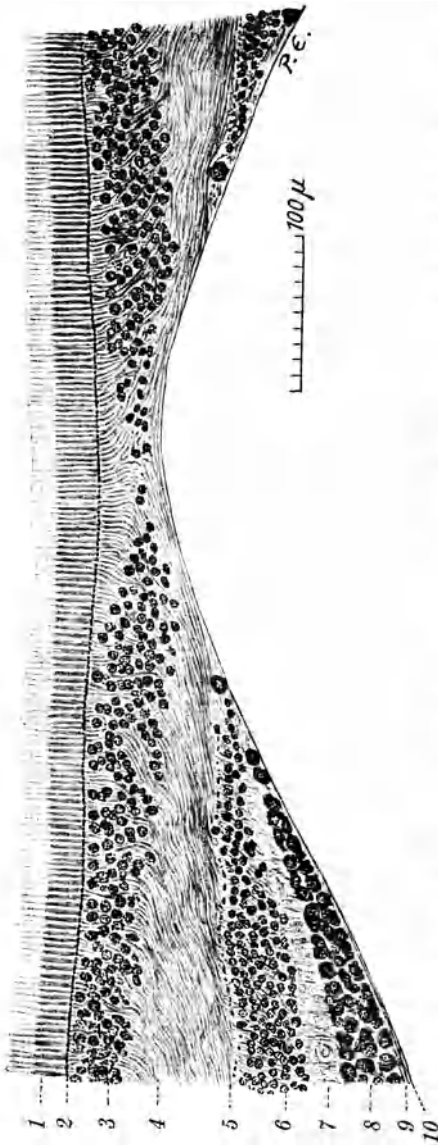


Abb. 1057. Schnitt durch die Fovea centralis. (Präparat aus der anatomischen Sammlung in Rostock.)  
 1 Schicht der Stäbchen und Zapfen, 2 *Membrana limitans externa*, 3 äußere Körnerschicht, 4 Henle'sche Faserschicht, 5 äußere plexiforme Schicht mit den Zapfenfasern, 6 innere Körnerschicht, 7 innere plexiforme Schicht, 8 Schicht der Ganglienzellen, 9 Schicht der Nervenfasern, 10 *Membrana limitans interna*.

Die Hüllen des Gehirns setzen sich ohne Änderung auf den Sehnerven fort. Unter der aus derbem Bindegewebe bestehenden *Dura mater* liegt die *Arachnoidea*. Sie ist nur an einzelnen Stellen durch zarte Bindegewebsbündel, die sich dem *Piagewebe* anschließen, mit der *Dura* verbunden. Im übrigen ist der subdurale Spalt zu erkennen. Die *Arachnoidea* besitzt das früher beschriebene äußere Epithel, die Zellhäufchen scheinen am Sehnerven besonders zahlreich und groß zu sein (Abb. 1059). Der Liquorraum zwischen *Arachnoidea* und *Pia* ist weit, von einem dünnen Balkenwerk aus Bindegewebe durchzogen. An einer Stelle treten die *Vasa centralia retinae* durch den Subarachnoidalraum hindurch (Abb. 1058). Kleinere Gefäßverbindungen gleichen Verlaufs finden sich zahlreich.

Der Liquorraum reicht bis in die Sklera hinein, er zeigt einen ringsum laufenden kuppelartigen Abschluß. Die *Dura mater* des Sehnerven verbindet sich mit dem äußeren Teil der Sklera, deren inneren Teile durchsetzen als *Lamina cribrosa* den Sehnerven; durch ihre Lücken treten die Nervenfasern hindurch (Abb. 1060).

Der einwärts dieser Skleraplatte liegende Teil des Sehnerven springt ein wenig in den Hohlraum des Augapfels vor und heißt *Papilla nervi optici*. Meist

zeigt er in der Mitte eine Grube (*Excavatio*). Die Sehnervenfasern laufen von allen Seiten des Augenhintergrundes auf die Papille zu und treten in sie ein. Die übrigen Schichten der Retina hören ringsum mit rundem Rande auf, ebenso die *Chorioidea*. Da die Stäbchen und Zapfen also an der Papille fehlen, ist diese Stelle der Netzhaut blind.

Die Gefäße liegen in der Mitte des Sehnerven und breiten sich von der Mitte der Papille aus, in der bekannten Figur in den inneren Schichten der Retina (s. S. 909).

401. Die Chorioidea (Abb. 1052, 1061 u. 1062). Die Retina liegt der Chorioidea am unversehrten Auge dicht an, ihr Pigmentepithel haftet so fest, daß es bei der Ablösung der Netzhaut (s. oben) an der Chorioidea haften bleibt. Im Gebiete der Pars optica ist die Chorioidea zur Aderhaut (Tunica vasculosa) entwickelt,

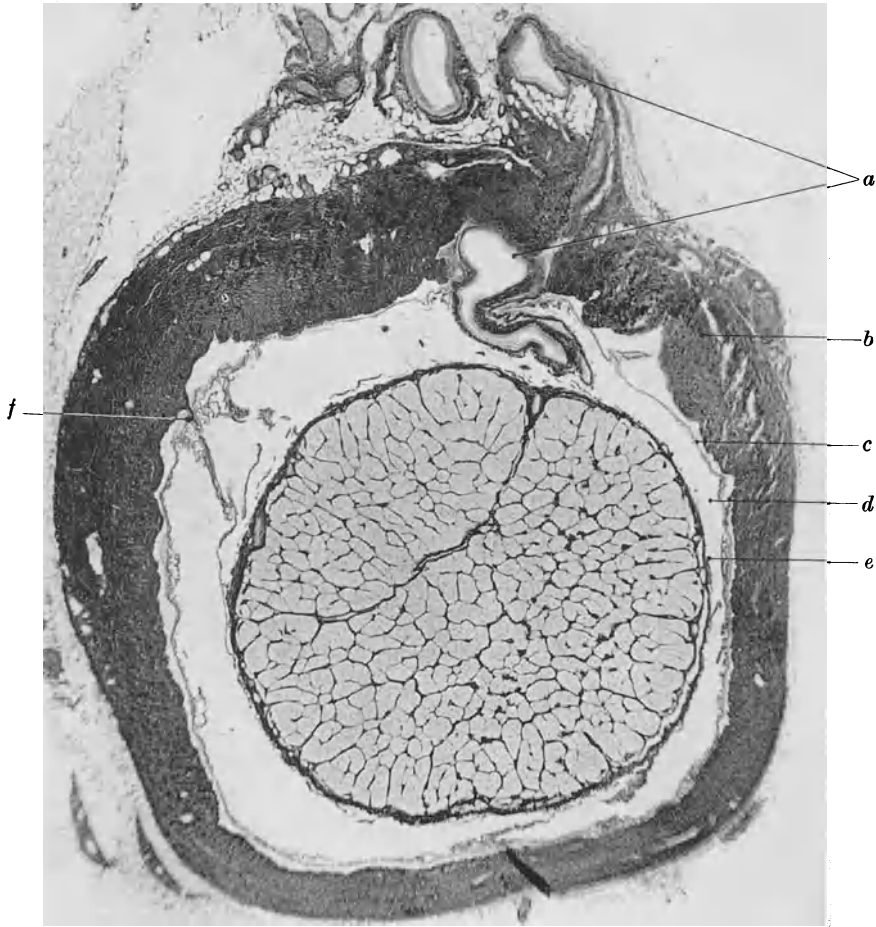


Abb. 1058. Nervus opticus mit Scheiden vom Menschen, Querschnitt. Häm. v. Gieson. P. phot. 28×. *a* Art. centralis retinae, Eintritt in den Nervus opticus, *b* Dura mater, *c* Arachnoidea, *d* Subarachnoidalraum, *e* Pia mater, *f* Verbindung der Dura mit der Pia.

so daß die Retina unmittelbar von einem Blutmantel umgeben ist, der dem Augenhintergrund des pigmentarmen Europäers die rote Farbe verleiht.

Im Gebiete der Pars optica retinae besteht die Chorioidea aus vier Schichten: Das Pigmentepithel sitzt auf einer Glashaut (1). Sie besteht aus feinen kollagenen Fibrillen (Färbung, Doppelbrechung); nach außen davon liegt ein dichtes elastisches Netz, das sich mit den elastischen Netzen der folgenden Schichten verbindet. Die Glashaut erstreckt sich über die Ora serrata hinaus weit in die Pars coeca hinein, nicht aber die folgende Schicht, die auf das Gebiet der Pars optica beschränkt ist. Diese Schicht ist die Choriokapillaris (2), ein

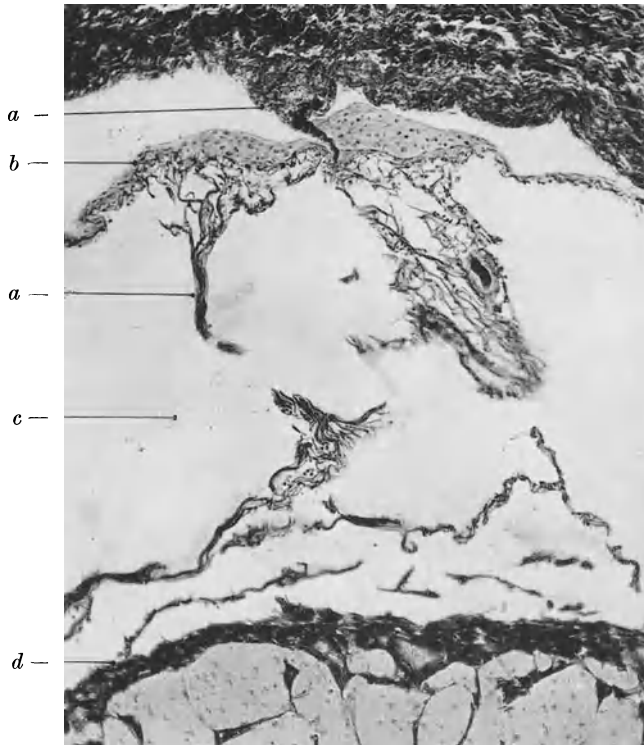


Abb. 1059. Dasselbe Objekt wie Abb. 1058. Häm. v. Gieson. P. phot. 108×.  
*a* Verbindung der Dura mit der Pia mater, *b* Arachnoidea mit Epithel und Zellhäufchen,  
*c* Subarachnoidalraum (Liquorraum), *d* Pia mater.



Abb. 1060. Auge vom Menschen. Sammlung Würzburg. Häm.-Eos. Papilla nervi optici.  
 P. phot. 45×. *a* Retina, *b* Chorioidea, *c* Sklera, *d* Dura mater nervi optici, *e* Sub-  
 arachnoidalraum (Ende), *f* Lamina cribrosa, *g* Gefäße der Papilla nervi optici.

dichtes Netz von Kapillaren (Abb. 1061), so eng, daß es darin den Lungenkapillaren gleicht.

Nach außen von der eben genannten Schicht liegt die der großen Gefäße (3). Sie ist die dickste Schicht. Diese Gefäße sind überwiegend Venen. Über ihre Anordnung vgl. S. 908f.



Abb. 1061. Auge vom Menschen, mit Tusche injiziertes ungefärbtes Totalpräparat der Choriokapillaris mit dem Pigmentepithel der Retina. P. phot. 120 $\times$ .

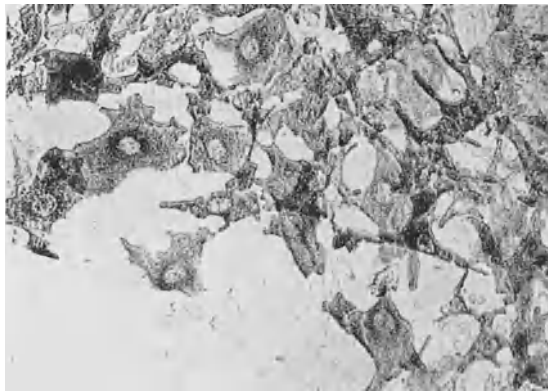


Abb. 1062. Von der Innenseite der Sklera abgezogenes Häutchen (Lamina fusca), Mensch. Pigmentzellen, ungefärbt in Glyzerin. P. phot. 280 $\times$ .

Die Suprachorioidea (4) enthält keine Gefäße. Sie hängt mit der Sklera zusammen, deren innere Lage nicht ganz scharf von der Chorioidea zu trennen ist.

Die Chorioidea löst sich leicht von der Sklera ab, nur die durchtretenden Arteriae und Venae ciliares bilden festere Verbindungen. Die Trennung erfolgt in der Suprachorioidea, so daß diese als Lamina fusca sclerae zum Teil auf der Sklera haften bleibt. Von der Innenseite der Sklera kann man dann pigmentierte Häutchen abziehen, die sich zur Demonstration der Pigmentzellen besonders eignen (Abb. 1062).

Die Grundlage der Chorioidea ist ein zellreiches Bindegewebe mit zarten kollagenen Fasern und feinen aber dichten elastischen Netzen. Alle Teile sind als der Oberfläche parallele Häutchen ausgebreitet. Besondere von Endothelien ausgekleidete Hohlräume kommen nicht darin vor. Die Chromatophoren sind schon erwähnt, sie finden sich in den beiden äußeren Schichten. Voraussichtlich handelt es sich um mit Pigment erfüllte Fibrozyten, da andere Zellformen nicht

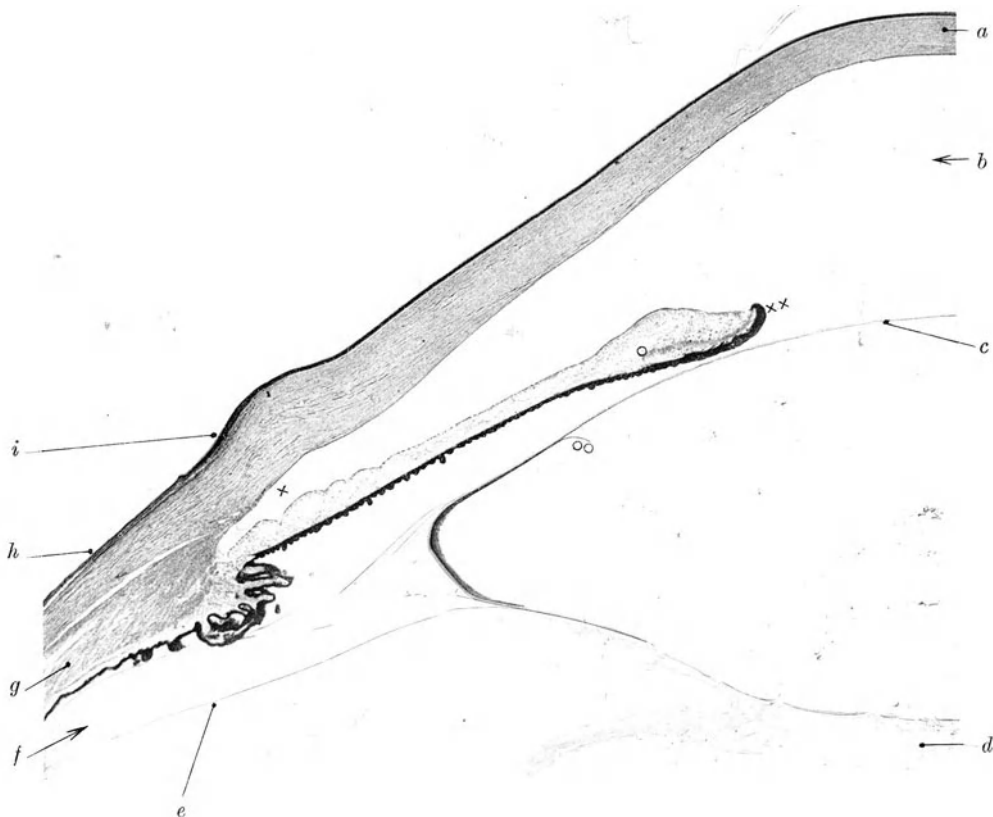


Abb. 1063. Auge vom Menschen (Sch.). Übersicht über den vorderen Quadranten, die Linse ist aus der Kapsel gesprungen. Häm. P. phot. 15 $\times$ . *a* Hornhaut, *b* vordere Kammer, *c* Linsenkapsel, *d* Glaskörper, *e* Membrana hyaloidea, *f* hintere Kammer, *g* Corpus ciliare, der Strich zeigt auf den Muskel, *h* Conjunctiva bulbi, *i* Limbus corneae,  $\times$  Kammerwinkel,  $\times \times$  Pupillarrand der Iris,  $\circ$  Musculus sphincter iridis,  $\circ \circ$  Linsenepithel von der Kapsel abgelöst, links davon erhalten.

beobachtet werden. Boeke hat einen engmaschigen autonomen Grundplexus in der Chorioidea nachgewiesen.

**402. Die Regenbogenhaut (Iris)** (Abb. 1063 u. 1064). Der der Haut zugewandte Teil des Augenbeckens bildet mit der Oberfläche des Augapfels einen Winkel und teilt dessen vorderen Teil von dem hinteren ab. Es handelt sich um die Blende, die den Lichteinfall in das Augeninnere zwischen Hornhaut und Linse regelt. Wegen ihrer, dem Regenbogen ähnlichen Farbenverteilung, die sich nur bei helläugigen Menschenrassen findet, hat sie ihren Namen Regenbogenhaut oder Iris erhalten. Die Pupille ist die Öffnung in ihrer Mitte und kann durch das Spiel der Irismuskeln erweitert oder verengt werden. Die

Irisblende unserer optischen Instrumente kann wie die Iris des Auges kontinuierlich geöffnet und geschlossen werden und hat von dieser den Namen erhalten.

Auf der der Linse anliegenden Rückseite ist die Iris von einem doppelten Epithel bedeckt, das den beiden Schichten des Augenbeckens entspricht und sich am Pupillarrand nach außen umschlägt. Dieses Pigmentepithel der Iris



Abb. 1064. Sekantenschnitt der Iris vom Menschen (S.). Häm. v. Gieson. P. phot. 120×.  
*a* Stroma iridis mit den Querschnitten der Gefäße (Mantel!), *b* Pigmentepithel.

ist bei allen Augen vollkommen undurchsichtig. Ein Stückchen Iris auf dem Objektträger ausgebreitet, erscheint im durchfallenden Licht vollkommen schwarz. Nur bei völligem Pigmentmangel (Albinismus) fehlt auch dieses Pigment und solche „Albinos“ haben „rote Augen“, d. h. das rote Augennere

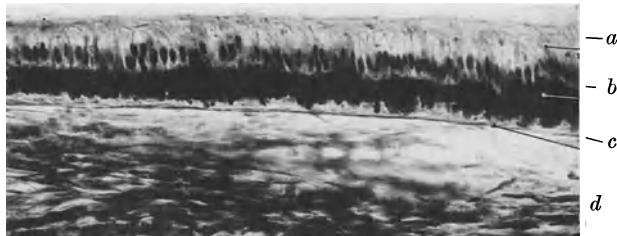


Abb. 1065. Pars ciliaris retinae (Mensch S.) vom Orbiculus ciliaris. Orcein-Häm. P. phot. 145×. *a* Zylinderepithel, *b* Pigmentepithel, *c* Glashaut, hell, unter dem Epithel die doppelbrechende Kollagenschicht, der dunkle Strich, auf den die Hinweisungsline zeigt, die Elastika, *d* Chorioidea ohne Choriocapillaris.

scheint durch die Iris hindurch (Kaninchen, Mäuse, auch Menschen; weiße Pferde und Katzen haben in der Regel blaue Augen, also ein Irispigment).

Der bindegewebige, der Chorioidea entsprechende Teil der Iris (Stroma iridis) besteht aus einem zellreichen, zarten Bindegewebe mit kollagenen, aber ohne elastische Fasern. Die Zellen führen mehr oder weniger Pigment: daher rührt die Farbe der Iris (sog. Augenfarbe, blau = pigmentloses Stroma; grau, hellbraun, dunkelbraun bis fast schwarz, je nach dem Reichtum des Stromas an Pigment).

Die Iris enthält zwei Muskeln, den Sphinkter und den Dilatator pupillae. Der erstere liegt nahe dem Pupillarrande und bildet eine dichte Masse, der andere

ist eine dünne Radiärfaserschicht: er liegt dem Pigmentepithel dicht an und wird in der Regel durch dessen Unregelmäßigkeit verdeckt. Aus dem Sphinkter biegen Fasern in radiäre Richtung um und bilden den inneren Teil. Im polarisierten Licht ist unmittelbar auf dem Pigmentepithel ein leuchtender Streifen zu sehen (Abb. 1071), vor allem in der Nähe des Irisansatzes, der nicht aus kollagenen Fasern besteht: dies ist der Dilator. An Flächenpräparaten albinotischer Augen ist er leicht erkennbar.

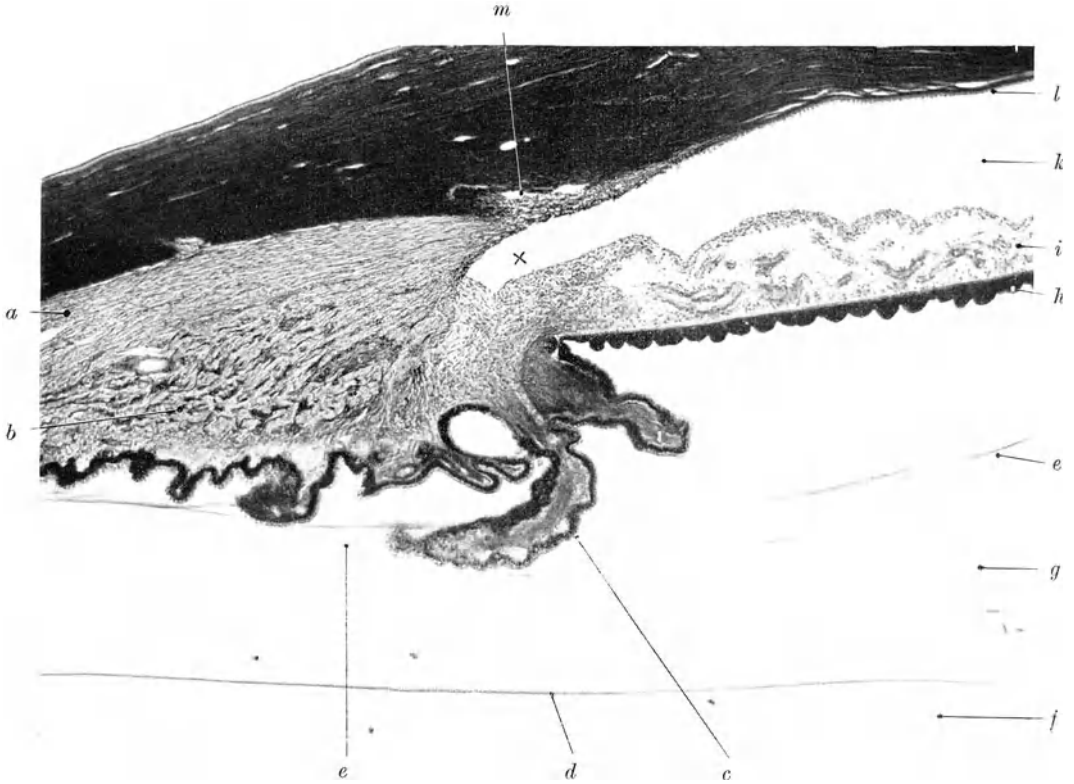


Abb. 1066. Corpus ciliare und Kammerwinkel vom menschlichen Auge (Sch.). Häm. v. Gieson. P. phot. 47 $\times$ . *a* Meridionalfasern, *b* Ringfasern des Ziliarmuskels, *c* Ziliarfortsätze, *d* Membrana hyaloidea, *e* Fasern der Zonula ciliaris Zinnii, *f* Glaskörper, *g* hintere Kammer, *h* Pigmentepithel, *i* Stroma der Iris, *k* vordere Kammer, *l* Endothel der Hornhaut, *m* Sinus sclerae (Schlemm),  $\times$  Kammerwinkel, zwischen *m* und  $\times$  das Ligamentum pectinatum.

Die Wurzel der Iris zeigt ein sehr zartes und lockeres Gewebe. Hier treten zahlreiche Gefäße auf die Iris über.

Bei zwei verschiedenen Augen von Hingerichteten habe ich mit der Orceinfärbung keine elastischen Fasern an diesen Gefäßen finden können, so daß also die Iris keinerlei elastisches Gewebe enthielte. Alle Gefäße — so viel ich sehe auch die Kapillaren — besitzen einen eigenartigen Mantel. An den Arterien liegt er nach außen von der Muskulatur. Er nimmt leichte Kollagenfärbung an und gibt auch in dicker Schicht (60  $\mu$ ) nur eine schwache Doppelbrechung im Längs- und Querschnitt. Woraus dieser Mantel besteht, ist also unsicher.

**403. Der Ziliarkörper (Corpus ciliare)** (Abb. 1065—1068). Der Teil der inneren Augapfelwand — ohne die Sklera — zwischen der Ora serrata und der Iriswurzel heißt Corpus ciliare. Er besteht aus der Pars ciliaris retinae und der Chorioidea. An die Ora serrata schließt sich zunächst eine meist glatte Strecke an, der Orbiculus ciliaris. An Stelle der mehrschichtigen Retina findet

sich ein Zylinderepithel, das mit dem wohlentwickelten Pigmentepithel fest verbunden ist (Abb. 1065). Löst sich also die Netzhaut, z. B. nach dem Tode,

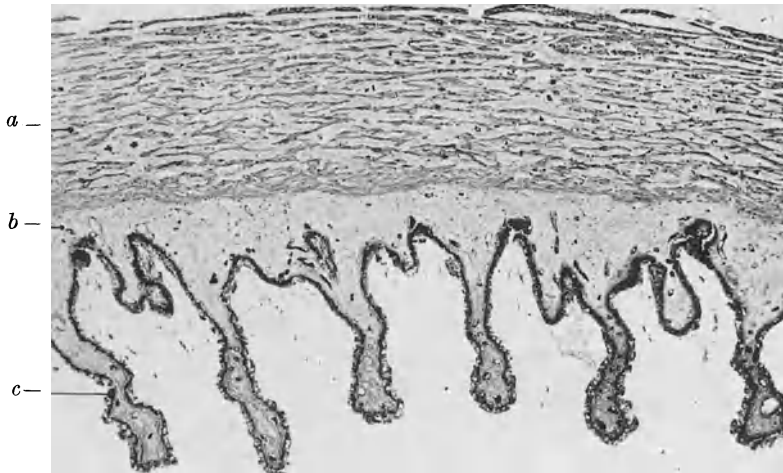


Abb. 1067. Auge vom Menschen, Corpus ciliare mit Fortsätzen im Querschnitt. Häm. P. phot. 24 $\times$ . *a* Ziliarmuskel, *b* bindegewebige Grundplatte, *c* Ziliarfortsätze, die Pünktchen dazwischen sind die Querschnitte der Zonulafasern.



Abb. 1068. Auge vom Menschen (S.); Querschnitte der Spitzen der Ziliarfortsätze unter dem Irisrande, Häm. v. Gieson, P. phot. 57 $\times$ . *a* Iris (vgl. Abb. 1064), *b* Membrana hyaloidea, zwischen den Ziliarfortsätzen die Querschnitte der Zonulafasern.

vom Pigmentepithel ab, so spaltet sich die Pars ciliaris nicht mit. Eine Glashaut ist vorhanden, es fehlt die Choriokapillaris. Die Gefäßschicht enthält meridional laufende Venen.

Gegen den Irisansatz zu springt das Gewebe weit in das Innere des Auges vor (Abb. 1066). Die Grundlage ist ein im Querschnitt dreieckiger Muskelringwulst, der von einer bindegewebigen „Grundplatte“ bedeckt ist. Auf dieser befinden sich die Ziliarfortsätze, vielgestaltige Längswülste von erheblicher



Variabilität der Form. Sie ragen mit Zipfeln unter den Irisansatz vor (Abb. 1067 u. 1068).

Die der Retina entsprechende Epithelschicht besteht aus zwei kubischen Zellagen, deren innere pigmentfrei ist, deren äußere ein wenig Pigment, und zwar an der dem Augennern zugekehrten Seite der Zellen besitzt. Die Fortsätze enthalten ein dichtes Kapillarnetz. Sie ähneln denen der Chorioidealplatten der Hirnventrikel und die geltende Anschauung (Leber) schreibt ihnen die Bildung des Kammerwassers zu.

Der dreieckige Querschnitt des Musculus ciliaris ist oben erwähnt (Abb. 1066). Seine eine Kante befestigt sich in der Hornhaut am Kammerwinkel (s. unten), eine zweite flach auslaufende Kante verbindet sich mit der

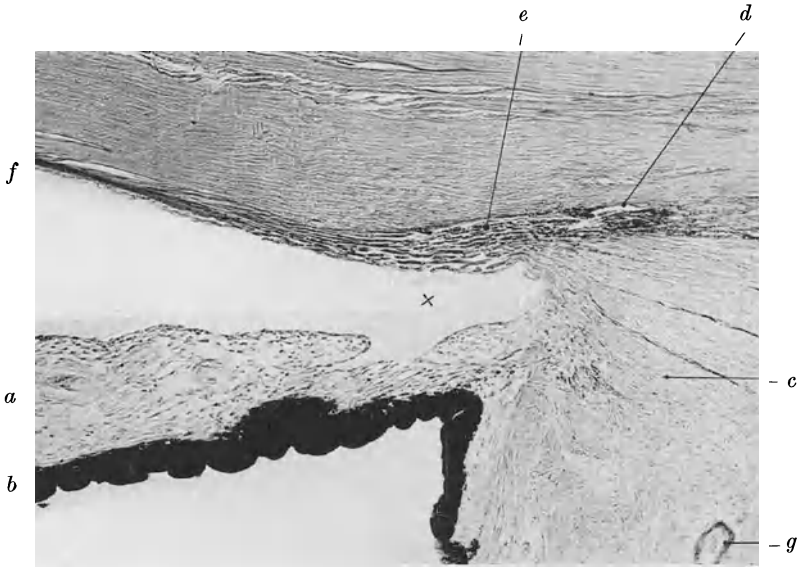


Abb. 1069. Auge vom Menschen (Sch.). Orcein. P. phot. 76 $\times$ . *a* Irisstroma, *b* Pigmentepithel, *c* Ziliarmuskel, *d* Sinus sclerae, *e* Lig. pectinatum, *f* Membrana Descemetii mit Endothel, *g* Circulus arteriosus iridis major,  $\times$  Kammerwinkel.

Chorioidea in der Gegend der Ora serrata, die dritte mehr gerundete Kante liegt nach außen von den Ziliarfortsätzen. Der äußere Teil des Muskels besteht aus Meridionalfasern. Sie entspringen mit elastischem Gewebe an der Hornhautinnenfläche und stehen auch mit der Elastica interna (Descemetsche Membran) in Verbindung; sie setzen an der Chorioidea ebenfalls mit elastischem Gewebe an, und zwar verbinden sie sich mit der Elastika der Glashaut und der Chorio-capillaris. Der innere Teil des Ziliarmuskels besteht aus Ringfasern.

Es handelt sich also um ein im ganzen formbares System aus elastischen und muskulösen Elementen, das bei der Kontraktion der Muskelemente seine Form so ändert, daß der Breitenkreis, in dem der Muskel verläuft, ein wenig seinen Durchmesser verringert. Dadurch werden die Zonulafasern entspannt und die Linse wölbt sich stärker (Akkommodation). Das Chorioidealgewebe, zu dem der Muskel gehört, muß sich dabei ein wenig gegen die Sklera verschieben. Die Verbindung mit dieser ist hier besonders zart und formbar (Gleichschicht). Ein Spalt besteht jedoch nicht. Die Chorioidea löst sich im ganzen leicht von der Sklera (s. oben), besonders an dieser Stelle; nur an der Grenze von Hornhaut und Sklera ist die Verbindung durch die hier durchtretenden Gefäße (Arteria ciliaris anterior s. S. 911), weniger durch das Ligamentum pectinatum, etwas derber.

**404. Augenkammern und Kammerwinkel** (Abb. 1051, 1063, 1066, 1069). Der vordere Teil des Augapfels ist von Kammerwasser erfüllt. Dieser Kammer-

wasserraum wird hinten von der Membrana hyaloidea (s. unten) abgeschlossen, die übrigen Wände bilden Hornhaut und Corpus ciliare. Die genannte Membran legt sich dem hinteren Ende des Orbiculus ciliaris an, so daß ein spitz zulaufender Winkel entsteht (Zonulaspalt). Der Kammerwasserraum wird durch die Iris in die vordere und hintere Kammer geteilt. Die letztere wird durch die Linse zu einem rings um diese herumlaufenden Umgang eingengt, der überdies durch

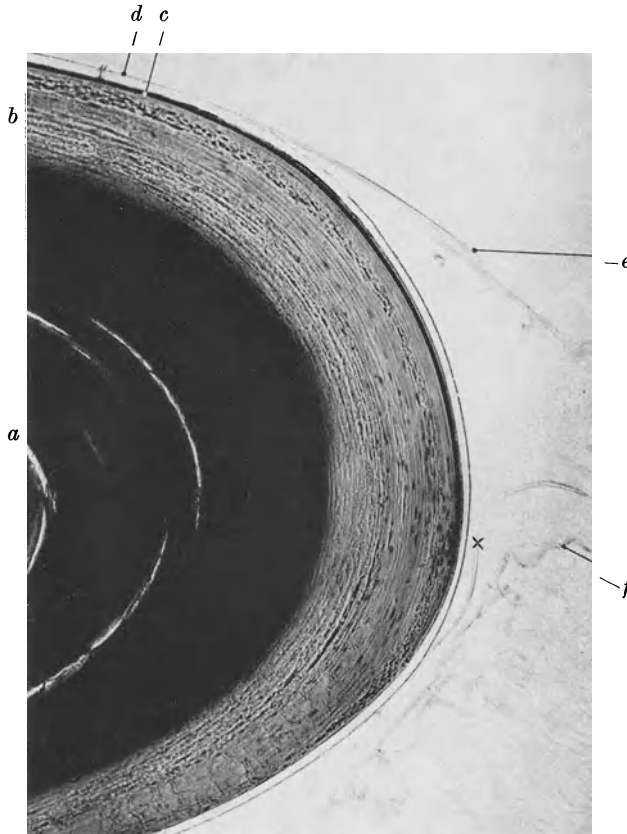


Abb. 1070. Linse vom Menschen (S.), axialer Meridionalschnitt. Häm.-Eos. P. phot. 76 $\times$ . *a* Kern, *b* Außenzone der Linsenmasse, die sich verschieden gefärbt haben, *a*) mit Hämatoxilin (blau), *b*) mit Eosin (rot), *c* Linsenepithel, *d* Linsenkapsel, *e* Zonulafasern, *f* Membrana hyaloidea,  $\times$  Äquator, die Kerne der Linsenfasern sind sichtbar.

die Ziliarfortsätze zum Teil ausgefüllt und von den Fasern der Zonula ciliaris durchzogen wird. Die Wandbekleidung dieses Raumes besteht zum Teil aus einem zusammenhängenden epithelialen Zellbelag, nämlich im Gebiet des Corpus ciliare und des Irisepithels und an der Hinterseite der Hornhaut.

Der Winkel zwischen Iriswurzel und Hornhaut ist besonders ausgestaltet (Kammerwinkel). Zwischen dem Ziliarmuskel und der Hornhauthinterfläche spannt sich hier das Ligamentum pectinatum aus. Dies ist ein Gerüstwerk feiner Bälkchen, die untereinander zusammenhängen. Sie bestehen aus kollagenen Fasern, die von feinen elastischen Netzen begleitet werden; sie werden von einem kernreichen Protoplasma umkleidet, das mit dem Zellbelag der Hornhauthinterfläche (Endothel) zusammenhängt. Das Bändchen bildet zum Teil

die Endsehne des Ziliarmuskels (s. oben), zum Teil geht es nach außen von diesem in das Gewebe der Sklera über, gegen die Hornhautmitte zu läuft es spitz in die Hornhautgrundsubstanz aus, die elastischen Netze scheinen sich mit der Descemetschen Membran zu verbinden.

Das Ligamentum pectinatum begrenzt an der Innenseite einen oder mehrere venöse Räume, den Sinus venosus sclerae. Die Hohlräume in ihm stehen untereinander und mit

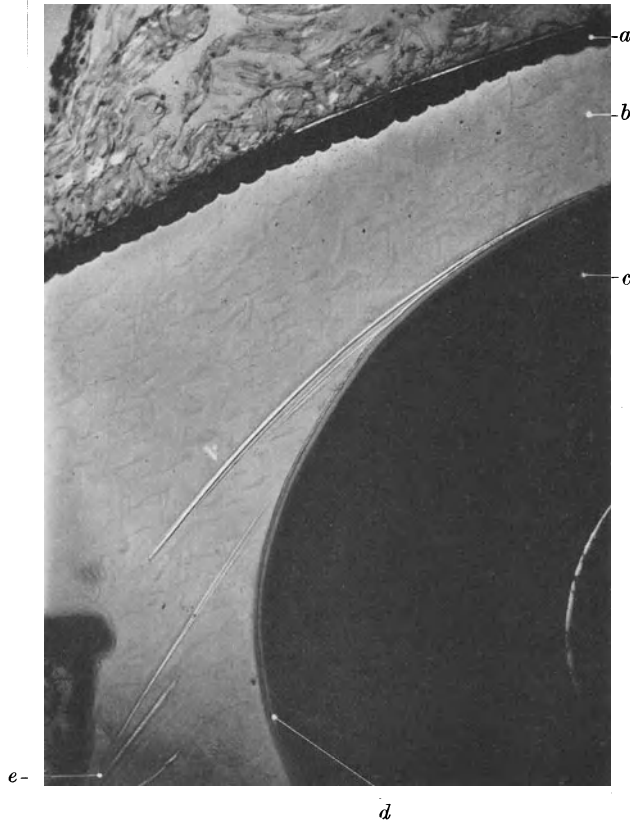


Abb. 1071. Anderes Präparat derselben Linse, Säurealizarinrot-Mallory, polarisiertes Licht, Achsen der gekreuzten Nikols parallel den Seiten der Abbildung. P. phot. 135 $\times$ . *a* Pigmentepithel der Iris, der helle Strich darauf ist der *Musc. dilatator pupillae*, *b* hintere Kammer, *c* Linse, *d* Linsenkapsel, *e* Zonulafasern (hell), beachte ihre Fortsetzung auf der Kapsel als helles Zonulähütchen.

dem Kammerhohlraum in Verbindung. Ob diese Räume in den Sinus münden ist unsicher, wahrscheinlich hat der Sinus eine geschlossene Endothelhaut, an die die Räume herantreten. So entstehen Fenster, die von einer Protoplasmahaut geschlossen werden.

Die früher genannte Lebersche Theorie der Kammerwasserzirkulation nimmt an, daß im Kammerwinkel das Wasser durch die Räume des Ligamentum pectinatum in den Sinus venosus abfließt. Wenn auch mancherlei Verschiedenheiten bestehen, so ist doch eine Ähnlichkeit des Kammerwasserraumes mit den Liquorräumen des Gehirns ersichtlich. Die in die hintere Kammer von den Ziliarfortsätzen abgesonderte Flüssigkeit strömt durch die Pupille in die vordere Kammer und fließt im Winkel ab. Der Liquor cerebrospinalis wird von den Zotten der Chorioidealplatten in den Ventrikeln abgesondert, fließt durch die Öffnungen des IV. Ventrikels in den Subarachnoidalraum und über die Arachnoidalzotten durch die Sinus durae matris ab. Die letzteren und der Kammerwinkel würden also eine ähnliche Aufgabe haben, auch im Bau sind einige Ähnlichkeiten vorhanden.

405. Die Linse (Abb. 1050, 1051, 1070—1072). Der Entwicklung der Linse aus einem Epithelbläschen haben wir S. 886 gedacht. Die Höhlung des Bläschens verengert sich dadurch, daß sich die hintere Wand verdickt, schließlich verschwindet sie (Abb. 1050)).

Die fertige, von vorn nach hinten abgeplattete Linse ist an ihrer Vorderseite von einschichtigem Linsenepithel bedeckt. Es reicht bis zum Äquator. Hier gehen die niederen Epithelzellen in die Linsenfasern über. Diese sind umgebildete Zellen, je eine Zelle wird zur Faser. Am Äquator werden die Fasern,

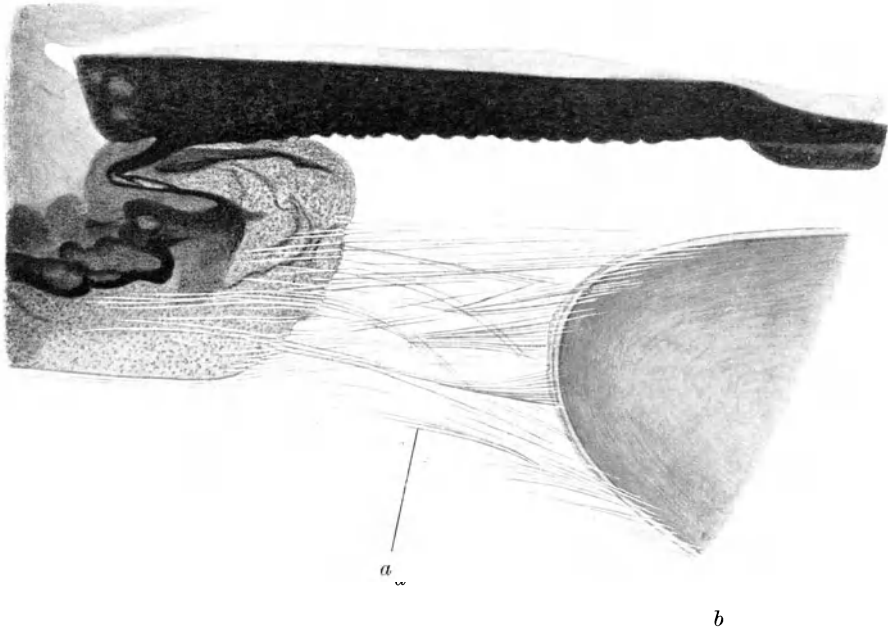


Abb. 1072. Dicke Scheibe durch Linse und Corpus ciliare mit den Zonulafasern; Auge vom Menschen (Sch.), Färbung mit Alaunkarmin. Freytaggez.  $40\times$ . *a* Zonulafasern, *b* Membrana hyaloidea. Die bei Eisler wiedergegebene Zeichnung von Retzius läßt die Zonulafasern fast senkrecht auf die Kapsel auftreffen und sich dort anscheinend mit Buckeln befestigen; das ist nicht richtig, sie breiten sich pinselförmig über die Kapsel aus, die hier gezeichnete Scheibe war so dick, daß man sie über den gezeichneten Meridian hinübergehen sieht.

solange die Linse wächst, vermehrt. Die ältesten Fasern befinden sich nahe der Linsenachse, die jüngsten nahe dem Äquator.

Die Linsenfasern reichen von der Hinterfläche bis zum vorderen Epithel; die mittleren stehen unregelmäßig rings um die Achse, die seitlichen sind zu radiären Reihen angeordnet. Jede Faser hat einen polygonalen abgeplatteten Querschnitt; sie soll aus einer Hülle und einem fast flüssigen Inhalt bestehen. An beiden Enden ist sie ein wenig verdickt, ebenso in der Mitte, dort wo der Kern sich befindet.

Die Linse ändert sich mit dem Alter. Die inneren Teile werden wasserärmer und fester, dabei verschwinden die Kerne. Diese Erstarrung schreitet zur Peripherie fort; die Alterslinse hat ihre elastische Formbarkeit durch den Zug der Zonula verloren, sie erstarrt in Ferneinstellung. Die inneren Teile werden als Linsenkern bezeichnet, die konzentrischen Schichtungen um diesen herum durchsetzen also die Fasern, ähnlich wie die Retziusschen Streifen die Schmelzprismen (s. Abb. 535). Beim Wasserentzug durch unsere Präparationsmethoden zerspringt sie in solche Schalen; sie wird überhaupt sehr hart und verliert beim Schneiden leicht den Zusammenhang mit der Kapsel (Abb. 1063).

Die Linse ist von einer Haut, der Linsenkapsel, umgeben. Diese besteht aus einer besonderen, sonst im Körper anscheinend nicht vorkommenden

Gerüstsubstanz von erheblicher elastischer Formbarkeit, die mit der Substanz der elastischen Netze nicht übereinstimmt. Die Kapsel ist an der Vorderfläche dicker als an der Hinterfläche<sup>1)</sup>. Sie liegt der Linsensubstanz fest an, als deren Produkt (geformtes Sekret) sie aufgefaßt wird.

V. v. Ebner gibt an, die Kapsel sei negativ doppelbrechend mit der optischen Achse senkrecht zur Fläche. An senkrechten meridionalen Durchschnitten einer formolfixierten Linse (S.), die eine sehr deutliche Doppelbrechung der Zonulafasern (Abb. 1071) ergaben, war von einer Doppelbrechung der Kapsel nichts wahrzunehmen.

**406. Die Zonula ciliaris (Zinnii)** (Abb. 1071 u. 1072). Die Linse ist durch radiäre Fasern am Corpus ciliare befestigt, die zusammen als Strahlenbändchen

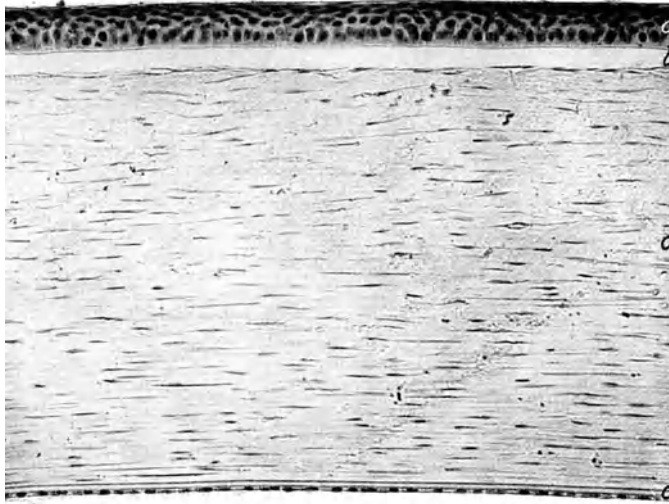


Abb. 1073. Hornhaut vom Menschen (Sch.). Häm. P. phot. 170 $\times$ . *a* Vorderes Epithel, *b* Grenzschiebt oder Bowmansche Membran ohne Zellen, *c* Substantia propria mit Zellen, *d* Membrana elastica posterior, Descemetsche Membran und Endothel.

oder Zonula ciliaris bezeichnet werden. Die einzelnen Fasern sind etwa 10  $\mu$  dick (ich finde 7  $\mu$ ), von annähernd kreisförmigem Querschnitt und stark lichtbrechend. Ihre Doppelbrechung ist positiv einachsigt, sie bestehen aber nicht aus Kollagen. An der Linsenkapsel setzen sie so an, daß sie sich pinselartig aufsplittern und ein Häutchen um die Kapsel breiten, das durch seine Doppelbrechung auffällt. Dieses Zonulahäutchen wird gegen die Linsenpole zu sehr dünn.

Wie die Fasern am Corpus ciliare beginnen, ist unsicher. Sie laufen zwischen den Ziliarfortsätzen gegen den Orbiculus zu und schmiegen sich dem Epithel immer mehr an. So geraten sie in den Zonulaspalt (s. oben) zwischen Epithel und Membrana hyaloidea. Sie sollen das Epithel durchsetzen und sich mit dem Gewebe der inneren Schichten der Chorioidea verbinden. Dies wäre dieselbe Stelle wie die des Ansatzes des Musculus ciliaris, durch dessen Kontraktion sie entspannt werden (s. S. 902).

<sup>1)</sup> Die angegebenen Maße schwanken zwischen 6—20  $\mu$  vorn, 2—7  $\mu$  hinten, an der Linse S am Schnitt, eingeschlossen in Harz, vorn 20  $\mu$ , hinten 6  $\mu$ .

**407. Der Glaskörper** (Abb. 1051). Der Raum zwischen der Pars optica retinae und der Linse wird von einem im Leben völlig durchsichtigen, optisch homogenen Gewebe ausgefüllt, dem Glaskörper. Er enthält keine Zellen. Bei verschiedenen Präparationsmethoden werden in ihm zahlreiche feine Fibrillen sichtbar, die, zu Membranen angeordnet, zwischen sich eine flüssige Grundsubstanz enthalten. An der Oberfläche ist das Gewebe dichter; nach vorn zu ist eine wirkliche geschlossene Membran vorhanden, die oben erwähnte Membrana hyaloidea, die den Kammerwasserraum nach hinten abgrenzt. Vor der Ora serrata hebt sich die Membran in spitzem Winkel vom Ziliarepithel ab (Zonulaspalt s. oben). Die hintere Fläche der Linse sitzt in einer Vertiefung des Glaskörpers, hier soll die Membran fehlen. Die Oberfläche des Glaskörpers legt sich der Membrana

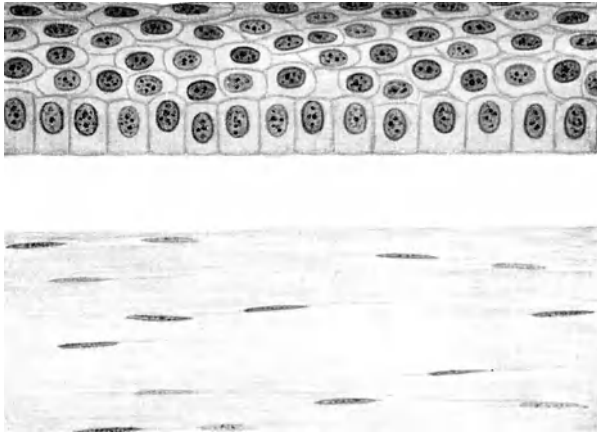


Abb. 1074. Vorderes Hornhautepithel und Bowmansche Membran, dasselbe Präparat wie Abb. 1073. Freytag gez. 650×.

limitans interna der Retina fest an: eine besondere, dem Glaskörper angehörige Membran ist nicht vorhanden.

Im Glaskörper finden sich in der Embryonalzeit die Vasa hyaloidea: sie liegen in einem Kanal in diesem. Sie verschwinden bis auf Reste, die kleine, sehr variable optische Inhomogenitäten des Glaskörpers bilden.

**408. Faserhaut und Hornhaut** (Abb. 1052, 1073—1075). Die bisher beschriebenen Teile des Augapfels sind zarte und weiche Gebilde; sie stecken in einer derben Hülle, die dem Augapfel seine Festigkeit verleiht, der Sklera. Vorn ist diese Hülle durchsichtig und schließt sich als uhrglasförmige, stärker gewölbte Hornhaut (Kornea) der undurchsichtigen Faserhaut (Sklera) an. Sie gehört ihrer Entwicklung nach zur Haut und bildet gleichsam das Fenster, durch das jedes Wirbeltier mit einem Stück Gehirn in die Welt schaut.

Dieses Fenster bildet sich der Augenbecher selbst; auch aus anderen Teilen der Haut „induziert“ ein verpflanzter Augenbecher eine durchsichtige Stelle; selbst die isolierte Linse ist dazu imstande.

Am fertigen Auge verbindet sich die Kapsel des Bechers, die Sklera, fest mit der Hornhaut, die Faserzüge des Bindegewebes gehen am Limbus corneae unmittelbar ineinander über. Die Sklera besteht aus straffem Bindegewebe mit vorwiegend meridional und äquatorial verlaufenden Faserzügen. Sie enthält feine elastische Netze. Die Sehnen der Augenmuskeln verflechten sich nach kurzem oberflächlichen Verlauf mit den Bündeln der Sklera.

Am Übergang der Sklera in die Hornhaut ist die erstere durch äquatoriale Faserzüge verdickt. Hier liegt der Sinus venosus (Schlemmscher Kanal), so, daß dessen äußere Wand von jenem Wulst, die innere vom Ligamentum pectinatum gebildet wird. Die Übergangsstelle des undurchsichtigen in das durchsichtige Gewebe bildet eine Rinne, Hornhautfalz.

Die Hornhaut (Abb. 1073) besteht in ihrer Hauptmasse (Grundsubstanz, Substantia oder Cornea propria) aus Bindegewebe. Vorn liegt ihm das epidermale Hornhautepithel auf, an der Hinterseite findet sich eine einfache Zellschicht, das Hornhautendothel.

Die Grundsubstanz besteht aus kollagenen Fasern, die der Oberfläche parallele Blätter bilden, jedoch nicht die ganze Hornhaut einnehmen, sondern nach geringer Erstreckung

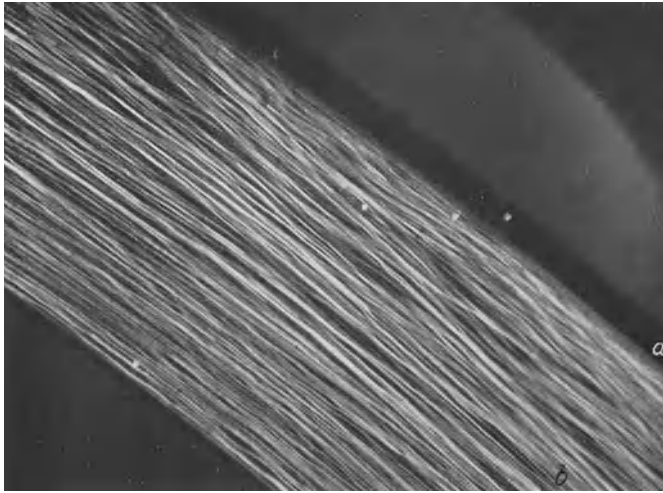


Abb. 1075. Hornhaut vom Menschen. Sammlung Würzburg. Polarisiertes Licht. P. phot 150 $\times$ . *a* Vorderes Epithel, *b* Substantia propria.

zwischen den übrigen Blättern auskeilen. Die Fasern in den Blättern kreuzen sich, dadurch erscheinen im polarisierten Licht zwischen gekreuzten Nicols helle und dunkle Schichten (Abb. 1075). Der Gesamteffekt für das durchfallende Licht soll angeblich gleich Null sein. Ich finde an einer formolfixierten Affenkornea, die vollständig in Balsam eingeschlossen ist, überall Aufhellungen in verschiedenen Farben der ersten Ordnung bis zu blassem Gelbbraun. Dunkel ist diese Kornea nur an einzelnen Stellen für einzelne Azimute.

Die Fibroblasten der Hornhaut bilden ein enges Netzwerk mit breiten Anastomosen, sie sind alle der Fläche nach ausgebreitet. Außer einigen Wanderzellen kommen sonst keine Zellformen darin vor.

Das Epithel ist ein dünnes geschichtetes Plattenepithel ohne Papillen (Abb. 1074). Unter ihm liegt eine zellfreie sehr dichte Schicht kollagener Fibrillen, die vordere Grenzschicht (Bowmansche Membran). Unter dem Endothel liegt eine homogene Membran, die in ihrer Beschaffenheit der Linsenkapsel gleichen soll, sie färbt sich, wenn auch schwächer, in derselben Art, wie die elastischen Fasern (Membrana elastica posterior, Descemetische Membran). Elastische Fasern kommen in der Hornhaut nicht vor.

**409. Blutgefäße und Nerven des Augapfels** (Abb. 1076—1080). Im Augapfel können wir zwei völlig voneinander getrennte Gefäßgebiete unterscheiden und ein drittes, das mit dem zweiten enger zusammenhängt: den Retinakreislauf, den Ziliar- und Chorioidealkreislauf und den Konjunktivalkreislauf. Sie alle

werden durch Äste der Arteria ophthalmica gespeist und geben ihr Blut über die Vena ophthalmica und den Sinus cavernosus des Schädellinneren wieder ab. Im Gebiete der Conjunctiva bulbi bestehen geringe Verbindungen zu den Gesichtsgefäßen.

Zum Retinakreislauf gehören Retina und Nervus opticus. Das reiche Gefäßnetz des letzteren wird im proximalen Teil von besonderen kleinen Ästen,

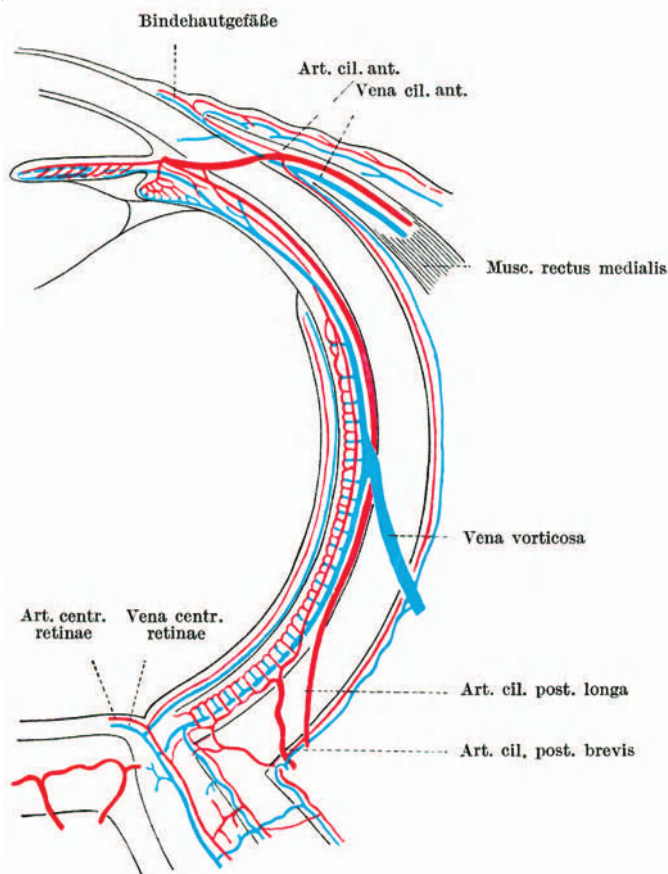


Abb. 1076. Blutgefäßsystem des Auges. (Nach Th. Leber.) (Aus Eisler.)

im distalen von der Arteria centralis retinae gespeist, die in ihn eintritt (S. 894 u. Abb. 1058). Sie verläuft zur Papilla nervi optici und breitet sich in der bekannten Weise aus. Sie versorgt die Retina bis zur Ora serrata. Die Venen nehmen denselben Weg.

An der Stelle des Sehnervendurchtritts geraten diese Gefäße in große Nähe des Gefäßgebietes der Chorioidea. Deren Arterien bilden um den Sehnerven einen Ring, aus dem gelegentlich eine der Retinaarterien entspringt. Die Lamina cribrosa soll von den Gefäßen der Chorioidea durchzogen werden, arterielle Anastomosen sollen aber nicht vorkommen. Bei den Venen sind solche Verbindungen vorhanden.

In der Netzhaut verbinden sich die Arterien nicht untereinander, auch nicht die Venen, nur das Kapillarnetz der Retina hängt durch das ganze Organ zusammen. Die größeren Gefäße verlaufen in der Optikufaserschicht, die Kapillaren breiten sich in der Tiefe bis zur äußeren Grenze der inneren Körner aus. Die weiter außen gelegenen Schichten enthalten keine Kapillaren. Der tiefste Teil der Fovea centralis ist dementsprechend frei von Kapillaren.



Das zweite Gefäßgebiet, das des Chorioideal- und Ziliarkreislaufes, wird von den Arteriae ciliares gespeist, das Blut durch die Venae vorticosae abgeführt. Die Choriokapillaris erhält ihr Blut aus den Arteriae ciliares breves (Eintritt

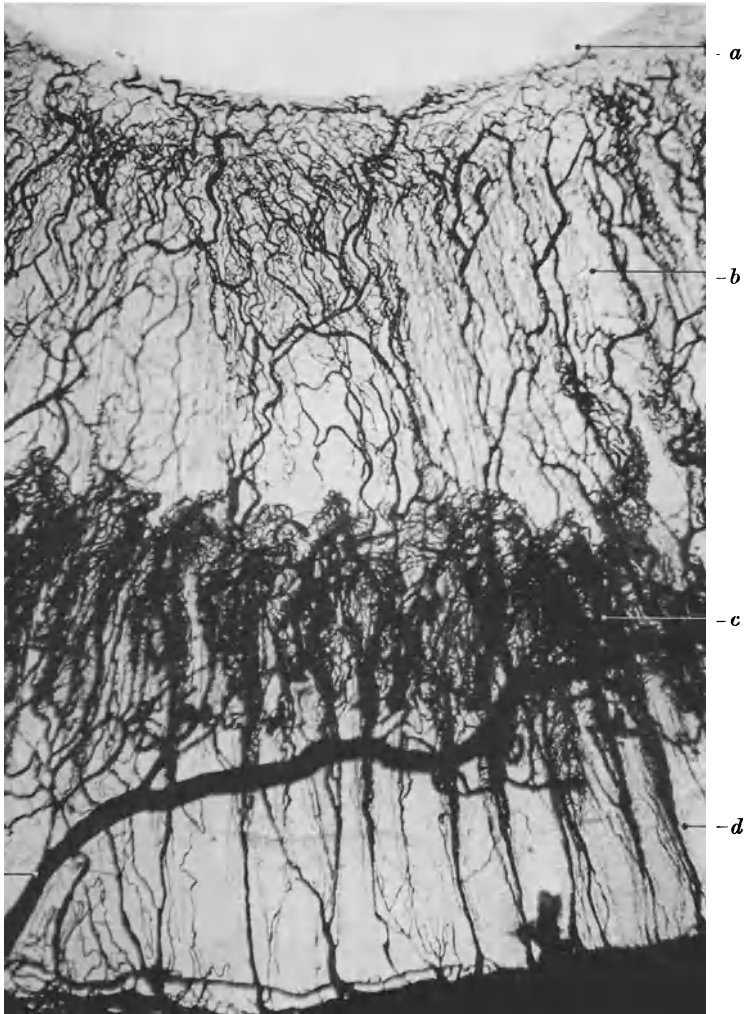


Abb. 1077. Totalpräparat einer injizierten Iris und Chorioidea. Sammlung Würzburg. P. phot. 28 $\times$ . *a* Pupillarrand, *b* Irisstroma mit Gefäßen, das Pigmentepithel ist entfernt, *c* Ziliarfortsätze mit dichten Gefäßnetzen, *d* Orbiculus ciliaris mit den rücklaufenden Venen, *e* Arteria ciliaris posterior longa und Circulus arteriosus iridis major.

nahe am Sehnerven) und den Arteriae ciliares anteriores, die aus den Arterien der geraden Augenmuskeln hervorgehen, die rücklaufend die Sklera durchbohren und die Choriokapillaris an der Ora serrata erreichen. Die Gefäßschicht der Chorioidea enthält die Venen, die unter reichlichen Anastomosen am Äquator an mehreren Stellen strahlenförmig zusammenfließen (Vena vorticosae) und durch die Sklera treten. Die Arteriae ciliares longae laufen in den Außenschichten der Chorioidea zum Corpus ciliare, teilen sich und bilden den Circulus arteriosus

iris major in der Nähe der Iriswurzel. Er enthält noch Zufluß aus den Arteriae ciliares anteriores. Von ihm aus werden Iris und Corpus ciliare versorgt. Die Venen führen in meridionaler Richtung durch den Orbiculus ciliaris zu den Venae vorticosae, jedoch auch durch die Sklera hindurch zu den außen auf dem

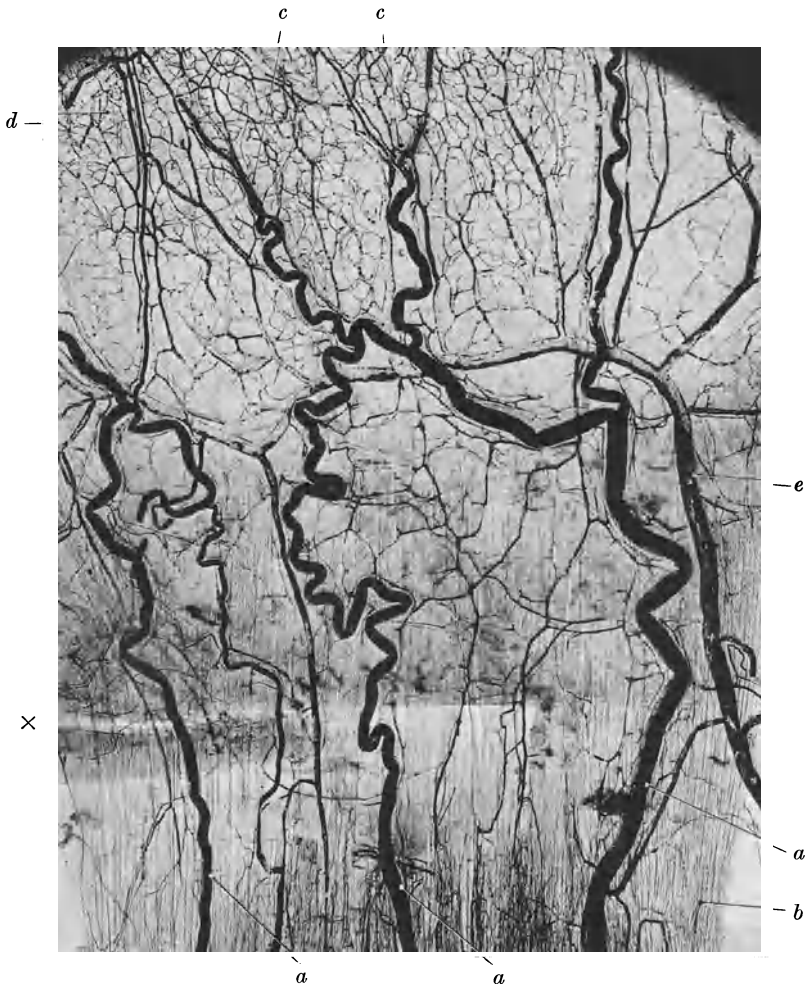


Abb. 1078. Auge vom Menschen, mit Tusche injiziert, Ansatz des Musculus rectus lateralis. Totalpräparat P. phot.  $12\times$ . *a* Arteriae ciliares anteriores auf dem Muskel und seiner Sehne, *b* Muskel, *c* Durchtritte der Arteria ciliaris anterior durch die Sklera zur Chorioidea (rückläufige Arterien), *d* Netz auf der Sklera, das sich zur Kornea fortsetzt, *e* Vena ciliaris anterior,  $\times$  Schnitttrand der Sklera.

Bulbus liegenden Gefäßen. Der ringförmig unter dem Sklerawulst liegende Sinus venosus sclerae ist bereits erwähnt. Die durch die Sklera hindurchlaufenden Gefäße halten die inneren Häute des Auges in der Gegend des Sklerawulstes an der äußeren festen Kapsel fest und an der Papilla nervi optici; hier stehen diese noch in Zusammenhang, wenn sie sich an den übrigen Teilen abgehoben haben.

Die Gefäße des dritten Gebietes, die der Binde- und Hornhaut, liegen außen auf dem Augapfel darauf. Die Arterien sind die schon erwähnten der

geraden Augenmuskeln, die Venen verlaufen mit diesen. Am Sklerawulst stehen diese Gefäße mit denen der Tiefe in Zusammenhang. Die Bindehaut enthält ein mäßig dichtes Kapillarnetz. Es steht in Zusammenhang mit dem Randnetz der Hornhaut (Abb. 1079), diese selbst enthält keine Gefäße. Dieses Netz ist der am weitesten gegen die Hornhaut vordringende Teil eines auf der Sklera liegenden Netzes (Abb. 1078), das aus den *Arteriaes ciliares anteriores* gespeist wird. Deren letzte Äste geben am *Limbus conjunctivae* Äste nach außen (rückläufig) zur Konjunktiva ab. Schlägt man am injizierten Auge die Konjunktiva über die

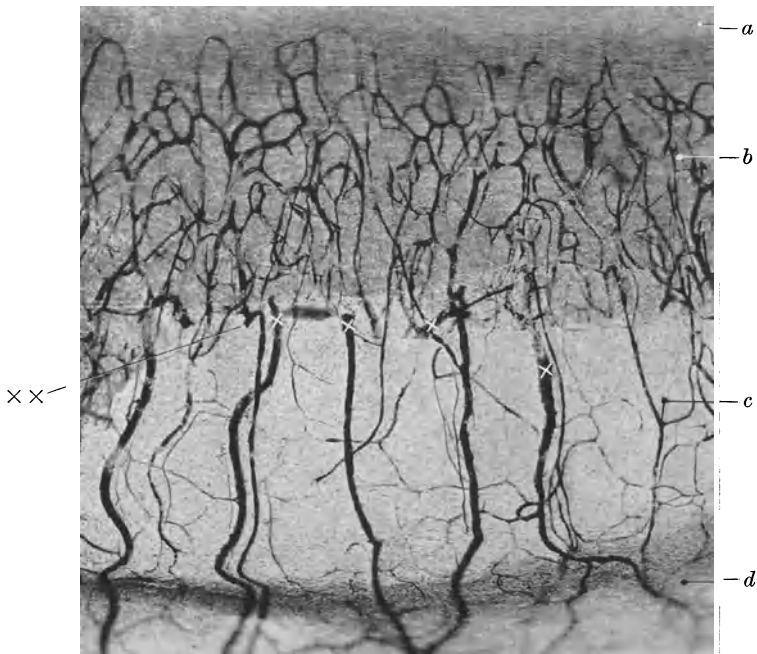


Abb. 1079. Limbus corneae mit Konjunktiva, Fortsetzung des Präparates Abb. 1078 gegen die Hornhaut bei stärkerer Vergrößerung. P. phot. 20 $\times$ . *a* Gefäßfreie Hornhaut, *b* Limbus mit Randnetz, *c* Limbus conjunctivae mit Konjunktivalgefäßen,  $\times$  (hell) deren Ursprünge (abgeschnitten) aus den *Arteriaes ciliares anteriores*, *d* gefaltete (verschiebliche) *Conjunctiva bulbi*,  $\times \times$  von der Hornhaut abgeschnittener Rand der Sklera.

Hornhaut hinüber, so sieht man die auf der Sklera liegenden Gefäße; ihre Äste treten teils auf die Konjunktiva über, teils laufen sie zum Randnetz weiter, teils (die größeren) dringen sie durch die Sklera zum Ziliarkörper in die Tiefe. Die Gefäße der *Conjunctiva bulbi* haben Verbindungen mit denen der Lider.

Die Nerven des Augapfels werden, soweit sie nicht zum *Nervus opticus* gehören, als *Nervi ciliares* bezeichnet. Sie treten im hinteren Umfang des Augapfels als *Nervi ciliares breves et longi* (s. Lehrbuch der Anatomie) ein und gelangen zur *Chorioidea*.

Die langen Nerven verlaufen in der äußeren Schicht der *Chorioidea* zur Hornhaut und zur Bindehaut. Es sind sensible Nerven, die Nervenstränge bestehen aus markhaltigen Fasern. Beim Eintritt in die Hornhaut verlieren sie die Markscheiden und verzweigen sich, sie versorgen vor allem das vordere Epithel, es handelt sich um Organe der Schmerzempfindung (Abb. 1080). Am Rande der Hornhaut finden sich *Krausesche Endkolben*, physiologisch Kaltpunkte, Druck-

und Wärmesinn fehlen ganz. An der Grundsubstanz sind verschiedene Endigungen beschrieben worden.

Die Nerven der Chorioidea sind vorwiegend autonome graue Bündel. Ein Teil läuft unter Verzweigungen zum Corpus ciliare und zur Iris, sie bilden hier dichte Netze. Sensible Apparate fehlen auch hier nicht. In der Chorioidea des



Abb. 1080. Intraepitheliale Nervenendigungen vom vorderen Hornhautepithel eines Falken. (Nach Boeke.) Silberfärbung.

hinteren Augapfelteiles bilden sie einen dichten Grundplexus. Boeke faßt diese Nerven als Gefäßnerven auf. Auch hier sind sensible Endapparate vorhanden.

### Lider und Tränenorgane.

**410. Die Augenlider** (Abb. 1081—1085). Die Augenlider entstehen als Hautfalten; nur die äußere Seite entwickelt sich zur Haut, die innere wird zur Schleimhaut (Bindehaut, Konjunktiva), ebenso wie der sich an die Hornhaut anschließende Teil (*Conjunctiva palpebrae et bulbi*). Im 4. und 5. Monat ist die Lidspalte durch Vereinigung der epithelialen Ränder geschlossen.

Wie an Lippe und Wange, so ist auch an den Lidern die mechanische Grundlage zunächst ein in kräftiges Bindegewebe eingeschlossener Muskel, der Lidteil des *Musculus orbicularis oculi*. Er liegt nahe der äußeren Haut, schlägt sich aber am Rande nach innen um, wobei er von den hier befindlichen Haaren und Drüsen durchsetzt wird. Er besteht aus den typischen Bündeln paralleler quergestreifter Muskelfasern, die sich an den Winkeln durchflechten (s. Lehrbücher der Anatomie).

Zu diesem Muskel kommt an der Innenseite der Tarsus hinzu, eine derbe Platte festen Bindegewebes von knorpelartiger Konsistenz. Histologisch sind aber keinerlei Merkmale des Knorpels nachzuweisen. Am Oberlid ist der Tarsus erheblich größer als am Unterlid. Auf der eigentümlich formbaren Festigkeit dieses Tarsus beruhen die beim „Umklappen“ der Lider zu beobachtenden Erscheinungen <sup>1)</sup>.

Das Oberlid ist zunächst durch den Zusammenhang mit der Haut und durch den *Musculus orbicularis* am Orbitalrand befestigt (Abb. 1085). Das *Septum orbitale* ist nur eine zarte lockere Bindegewebsplatte, sie trennt das derbere, an elastischen Fasern reichere Unterhautgewebe von dem weichen, an elastischen Fasern armen Orbitalfett. Unter diesem Gewebe hindurch läuft die Sehne des *Musculus levator*

<sup>1)</sup> Man beachte die subjektiven und objektiven Eindrücke, vgl. z. B. Ohrmuschel, Nasenflügel, Lippe und Wange. Jedes dieser Organe hat sein besonderes Gefüge in besonderen Baumaterialien.

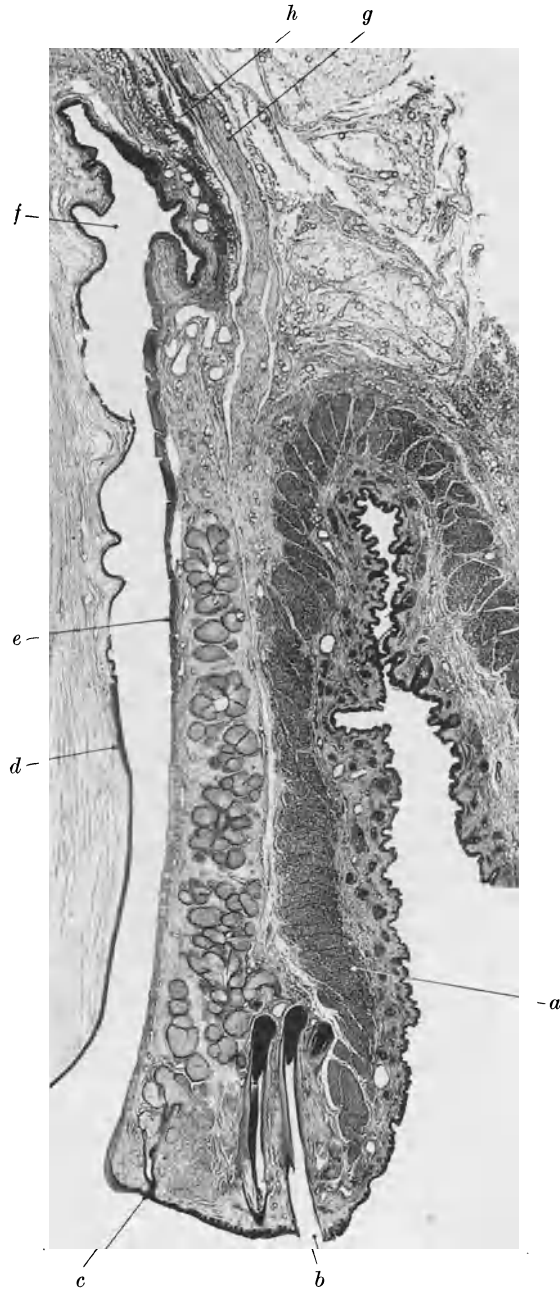


Abb. 1081. Oberes Augenlid vom Menschen (S.). Häm.-Eos. P. phot. 13×. *a* Musc. orbic. oculi, *b* Wimperhaare, *c* Mündung der Gl. tarsalis (Meibomsche Drüse), *d* Conjunctiva bulbi, *e* Conjunctiva palpebrae, *h* Musc. orbito-palpebralis (Mülleri).

palpebrae, sie enthält zahlreiche elastische Züge und einzelne Bündel glatter Muskulatur, sie befestigt sich an dem Bindegewebe, das den Musculus orbicularis umgibt. Der Tarsus endigt hinten, d. h. gegen den Lidansatz zu, mit mehr lockerem

Gewebe. Nach hinten von dieser Stelle setzt sich die dem Tarsus fest anliegende Schleimhaut in den faltenreichen Bindehautsack (Fornix conjunctivae) fort, auf dessen, der einer Gelenkkapsel ähnlichen, Formbarkeit, die Beweglichkeit des Augapfels mit der Hornhaut beruht. Er wird an seinem Ende umfaßt von



Abb. 1082. Unterer Lidrand vom Menschen (S). Häm.-Eos. P. phot. 25 $\times$ . Rechts Hautseite, links Schleimhautseite. *a* Apokrine Knäuldrüse (Moll'sche Drüse), *b* Haarbalg der Wimper mit kleinen Talgdrüsen, *c* Rand des *Musc. orbicularis*, *d* Grenze von Platten- und Zylinderepithel, *e* Meibomsche Drüse,  $\times$  Arterienbogen, Arcus tarseus.

der Schleimhautinsertion des *Musculus rect. superior*<sup>1)</sup>, sie besteht aus parallelen Zügen ziemlich lockeren Gewebes mit derben Bündeln elastischer Fasern. Zwischen diesem Gewebezug und dem *Musculus levator* mit seiner Sehne liegt eine vielfach durchbrochene Platte glatter Muskulatur (*Musculus orbitopalpebralis* Mülleri). Zwischen dem Konjunktivalsack und der Sklera befestigt sich dann das Vorderende der Tenonschen Faszie im Stratum proprium der

<sup>1)</sup> Von den geraden Augenmuskeln gliedern sich bekanntlich Zipfel ab, die zum Konjunktivalsack gehen (s. Lehrbücher der Anatomie).

Conjunctiva bulbi. Alle diese Teile sind in ganz lockeres Bindegewebe eingehüllt, die bekannten Gleitschichten, in denen auch die geschlängelten Gefäße verlaufen.

Das Unterlid zeigt dieselben Einrichtungen nur in schwächerer Entwicklung, doch fehlt der große Lidmuskel und auch die glatte Muskulatur ist gering entwickelt.

Die Haut der Lider ist zart; sie führt feine Lanugohärchen mit kleinen Talgdrüsen, ferner Schweißdrüsen; in der Lederhaut finden sich je nach dem Pigmentreichtum des Individuums Chromatophoren.

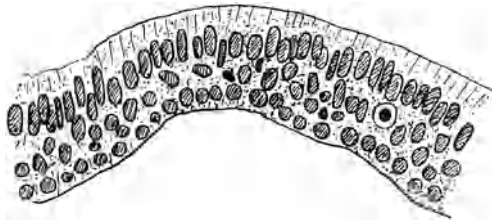


Abb. 1083. Geschichtetes Zylinderepithel der Conjunctiva palpebralis. Federzeichnung. P. phot. 300 $\times$ .

Die Schleimhaut tritt am Lidrand an die Stelle der Haut. Der Rand ist eckig und etwas einwärts von der inneren Ecke geht das Plattenepithel in eine nur hier vorkommende Epithelform über, ein mehrschichtiges flimmerloses

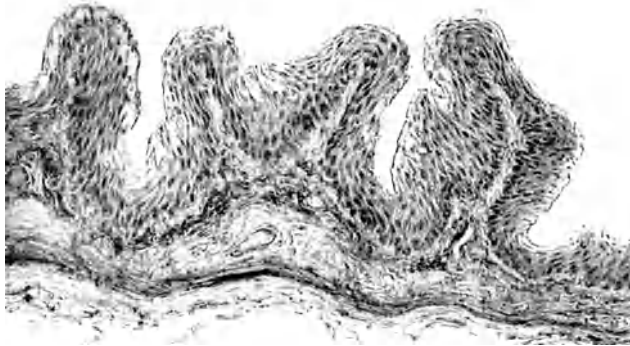


Abb. 1084. Geschichtetes Plattenepithel der Conjunctiva bulbi, Orcein. P. phot. 200 $\times$ .

Zylinderepithel. Auf einem unregelmäßig geschichteten Zellpolster, in dem nur die Reihe der basalen Kerne als regelmäßiger Bestandteil hervortritt, sitzt eine Lage von Zylinderzellen. Je weiter gegen den Fornix zu, um so mehr treten Becherzellen darin auf (s. weiter unten). Dem Tarsus sitzt die Schleimhaut glatt auf, hier finden sich einige Krypten oder kurze Querfältchen. Am Konjunktivalsack sind auch Noduli lymphatici vorhanden.

Die Conjunctiva bulbi zeigt ein Plattenepithel. Nahe der Hornhaut befestigt sie sich mehr an der Sklera, Limbus sclerae, und geht am Rande der Hornhaut in diese über; die etwas verdickte Stelle, unter der der Randplexus der Hornhaut liegt, ist der Limbus corneae.

Am Lidrand stehen die Augenwimpern (Zilien) in mehreren Reihen. Sie bilden ein im Querschnitt dreieckiges „Zilienpolster“. Die Zilien haben nur eine kurze Lebensdauer, man findet die meisten als Kolbenhaare in der Wurzel-

scheide stecken. In diese Scheide münden sehr kleine Talgdrüsen und nahe der Mündung apokrine Knäuldrüsen, die Moll'schen Drüsen, die den früher beschriebenen Drüsen dieser Art (S. 708, Abb. 836) gleichen.

Im Tarsus steckt eine Reihe traubenförmiger Talgdrüsen, die *Glandulae tarsales* oder Meibom'schen Drüsen. Sie enthalten einen meist ziemlich weiten

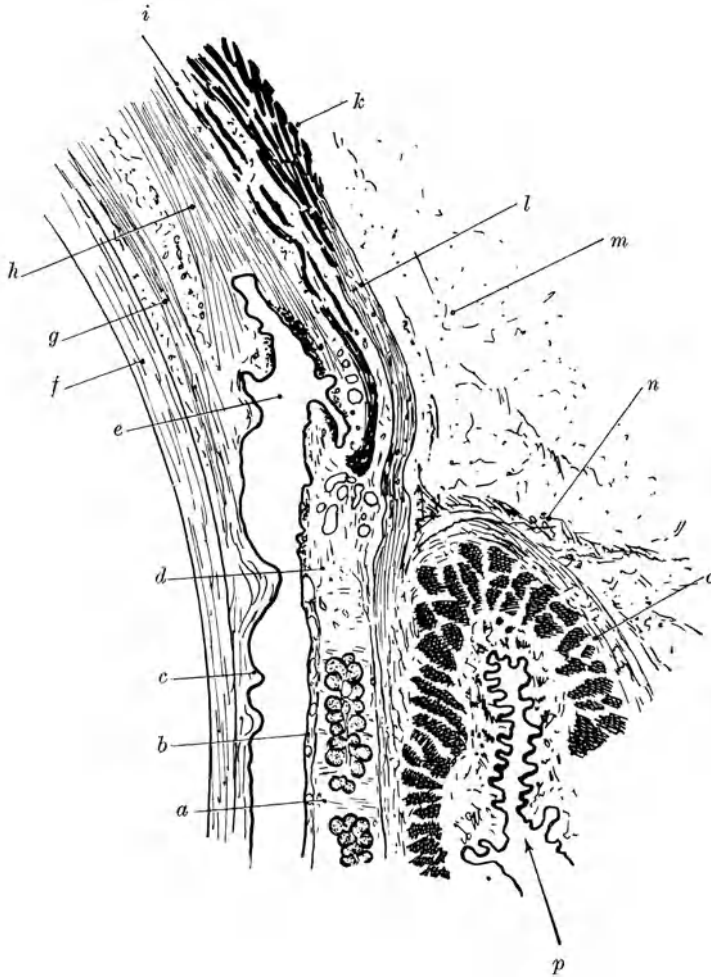


Abb. 1085. Befestigung des Oberlides, nach dem Präparat, Federzeichnung, P. 12×.  
*a* Tarsus mit Drüse, *b* Conjunctiva palpebrae, *c* Conjunctiva bulbi, *d* Ende des Tarsus mit Gefäßen, *e* Fornix conjunctivae, *f* Sklera, *g* Fascia bulbi (Tenon'sche Faszie), *h* Ansatz des *M. rectus sup.* am Fornix, *i* *Musc. orbitopalpebralis* (glatt), *k* *Musc. levator palpebrae*, *l* dessen Sehne, *m* Orbitalfett, *n* Septum orbitale, *o* *Musc. orbicularis oculi*, *p* Lidfalte.

Gang, in den die Drüsenazini einmünden. Gegen die Lidwinkel werden sie kleiner, wie der ganze Tarsus.

**411. Die Tränenorgane** (Abb. 1086—1088). Am lateralen Augenwinkel findet sich die Tränendrüse, versteckt unter dem Orbitalrand (s. Lehrbücher der Anatomie). Sie mündet mit einer Reihe von Gängen in den oberen Bindehautsack, kleine Nebendrüsen sind häufig, weiter medialwärts liegende kleine Drüsen gleicher Art werden als Kraus'sche Drüsen bezeichnet.



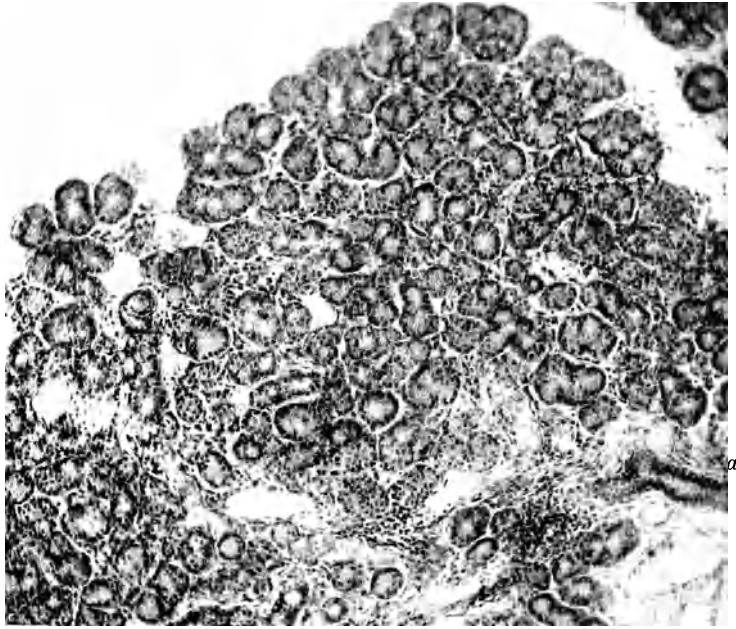


Abb. 1086. Tränendrüse vom Menschen. Häm. P. phot. 108 $\times$ . *a* Ausführungsgang.



Abb. 1087. Tiefe des Lacus lacrimalis mit Schleimepithel und Schleimkrypten. Häm.-Eos. P. phot. 57 $\times$ . *a* Caruncula, *b* Plica semilunaris.

Es handelt sich um ein nach Art der serösen Mundhöhlendrüsen, aus Läppchen, ohne weitere Gruppierung zu größeren Einheiten aufgebautes Organ. Die Ausführungsgänge kommen aus dem Inneren der Läppchen und gehen — ohne besondere Zwischenstücke — aus den mit Anschwellungen besetzten Drüenschläuchen hervor (tubulo-azinöse Drüse).

Die Tränenabführwege befinden sich am inneren Lidwinkel. An diesem hört die Reihe der eigentlichen Wimpern schon vor dem Lidwinkel auf und setzt sich



Abb. 1088. Frontalschnitt durch den Lidwinkel vom Menschen (S). Häm.-Eos. P. phot. 20×. *a* Musc. orbic. oculi, *b* oberer Tränengang, *c* Caruncula lacrimalis, *d* Lacus lacrimalis, *e* Plica semilunaris, auch oben zu sehen, *f* Conjunctiva bulbi, *g* Sklera, × Punctum lacrimale superius, ○ Grenze von Platten- und Zylinderepithel.

nur nach außen von der äußeren Kante in immer kleinere Härchen fort. An einer etwas gewinkelten Stelle finden sich die Tränenpünktchen (Puncta lacrimalia). Schon vorher hören die Meibomschen Drüsen auf, die Mollischen Drüsen setzen sich bis zum Tränenpunkt fort. Die Punkte selbst stehen in einer Umgebung von Plattenepithel, das also hier etwas weiter nach innen vorspringt.

Der Lidwinkel zeigt die Vertiefung des Tränensees (Lacus lacrimalis), in den wie eine kleine Insel oder Halbinsel von medial her die Caruncula hineinragt; lateral springt die Plica semilunaris an der Konjunktivalschleimhaut vor. Das Epithel des Tränensees, vor allem an seinem Boden, besteht an der Oberfläche fast ganz aus Schleimzellen, zahlreiche Krypten sehen wie richtige kleine tubulöse Schleimdrüsen aus. Der Gipfel des Kollikulus führt Plattenepithel und Talgdrüsen, zwischen diesen fand sich eine kleine sero-muköse Drüse.

Die beiden Tränengänge zeigen ein dickes Plattenepithel. Sie münden in den Tränensack, der wieder das geschichtete Zylinderepithel führt, ebenso der Tränennasengang bis zu seiner Mündung.

#### Literatur zu den Organen der Reizaufnahme.

Haut- und Schleimhautrezeptoren und Rezeptoren der Tiefensensibilität. v. Moellendorff: Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. 4. 1928; Peripheres Nervensystem von Ph. Stöhr jr. (L!). — Boeke: Nerve endings, Motor and Sensory, in Penfield, Cytology of the Nervous System. New York 1932. — Beziehung der Nervenfasern zu den Bindegewebelementen und Tastzellen usw. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 4 (1926). — Innervationsstudien I und II. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 33 (1933). — Ruffini: On the minute Anatomy of the neuromuscul. Spindles of the Cat usw. J. of Physiol. 23 (1898). Weitere Literatur siehe bei Stöhr jr. Belonoschkin: Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die Empfänger der Kaltempfindung. Z. Zellforsch. 18 (1933). — Strughold u. Karbe: Vitale Färbung des Auges und experimentelle Untersuchung d. gefärbten Nerven-elemente. Z. Biol. 83 (1925).

Geschmacks- und Geruchsorgane. Kolmer: v. Moellendorffs Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. 3/1. 1927 (L!).

Ohr. Brunner: Die Entwicklung der Vorhofsäcke am menschlichen Innenohre. Mschr. Ohrenheilk. 68, 185, 276 (1934). — Held, H.: Die Cochlea der Säuger usw. Bethe-Bergmanns Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 11/1 (L!). — Karbowski: Experimentelle Beiträge zur Frage einer freien offenen Verbindung zwischen dem perilymphatischen Raum des inneren Ohres und dem subarachnoidalen Raum des Gehirns bei Tieren und beim Menschen. 1. Congr. internat. Oto-Rhino-Laryng. 1929, p. 39—42. Ref. Ber. wiss. Biol. 14, 631 (1930). — Kolmer, W.: Gehörorgan. Handbuch der mikroskopischen Anatomie, herausgeg. von v. Moellendorff, Bd. 3/1. 1927 (L!). — Bau der statischen Organe bei Wirbeltieren. Bethe-Bergmanns Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 11/1.

Für die gesamten Organe auch: Bethe u. v. Bergmann: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 11. Rezeptionsorgane, alle Sinne bis auf den Gesichtssinn.

**Auge.** Eisler: Schieck-Brückners Kurzes Handbuch der Ophthalmologie, Bd. 1. Berlin 1930 (L!).

Man ziehe auch herbei: v. Ebner: Koellikers Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., 1902. Bd. 3. — Boeke: Nervenversorgung des Musculus ciliaris usw. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 33 (1933). — Ramón y Cajal, S.: Histologie du Système nerveux de l'Homme et des Vertébrés, Vol. 2, Appareil visuel, p. 296. Paris 1911.

#### Anhang.

### Anweisungen zur Herstellung mikroskopisch-anatomischer Präparate.

**412. Übersicht.** In den Kapiteln 31—36 (S. 46f.) ist einiges Grundsätzliche über die Technik des mikroskopischen Präparates gesagt worden. Es sei nur noch einmal betont, daß diese Methoden im wesentlichen nur das „Organisationsproblem“ lösen können, den Aufbau der Organe aus kleineren Gefügeteilen, Geweben und Zellen; bei den Geweben im wesentlichen auch nur das Vorkommen und die Anordnung einiger greifbarer Bestandteile. Die Bauelemente selbst, Zytoplasma und Kern, die Organisation und Struktur der Zelle, die Natur der Fasern, Grundsubstanzen, Körnchen, Pigmente, Einschlüsse, die kristallisierten und sonstigen mineralischen Bestandteile kann diese Technik nicht lösen. Hier muß eine, den jeweils zu lösenden Problemen angepaßte Methodik, die mit biologischem, optischem, chemisch-physikalischem usw. Rüstzeug arbeitet, einsetzen. Aus dem gefärbten Schnittpräparat kann man z. B. Vorkommen, Verteilung und Anordnung glatter Muskelemente ablesen, wenn vorher festgelegt worden ist, daß die so oder so erscheinenden Dinge eben glatte Muskelzellen sind.

Das histologische Präparat, wie es den Abbildungen dieses Buches größtenteils zugrunde lag, gibt uns für die Bauelemente eine Art von bildhaftem Symbol, das sie benützt, aber nicht aus diesem Bilde selbst ausdeuten kann. So erhält man durch die Fixierung in Formol oder Alkohol und Färbung der Schnitte in Toluidinblau ein bestimmtes Bild für die Ganglienzelle, mit dessen Hilfe die Architektonik der grauen Substanzen, etwa der Hirnrinde, analysiert werden kann. Die Ganglienzelle selbst, ihr Bau, ihre biologische

Natur, ihre Verbindungen usw. bleibt dabei ein besonderes Problem, dessen Lösung an der lebenden Ganglienzelle anfangen muß.

Wir geben hier eine Anweisung zur Herstellung von dem, was wir „Normalpräparate“ nennen wollen, also optisch meist durch Färbung differenzierte aufhebbare Präparate dünner Schnitte. Die Methode, einen Aufbau an Schnittbildern zu untersuchen oder zum mindesten darzustellen, ist eine allgemein übliche, wenn es sich um Gefüge mannigfacher Art, Maschinen, Gebäude usw. handelt. Die räumliche Anordnung ist uns so am besten ersichtlich.

Wir schildern die Maßnahmen zunächst in großen Zügen:

Das möglichst lebensfrische Objekt wird fixiert, entweder in herausgeschnittenen, meist ziemlich kleinen Stücken, oder aber vermittelt Durchspülung mit Fixierungsflüssigkeit von den Gefäßen aus. Für eine Analyse größerer Zusammenhänge ist das letztere unerlässlich. Die fixierten Teile werden dann in Formol (5%) oder Alkohol (70—90%) verwahrt, wobei genau zu beachten ist, ob das Fixierungsmittel durch Auswaschen — meist in Wasser — wieder entfernt werden muß. Bei guter Technik können solche Objekte viele Jahre aufgehoben werden.

Für jede weitere Behandlung muß nun genau beachtet werden, welcher Art die Flüssigkeit ist, in welcher das Objekt sich befindet, und in welche Flüssigkeit es gelangen soll. Es handelt sich dabei um Wasser und wäßrige Lösungen auf der einen Seite und die sog. Lipoidlösungsmittel auf der anderen Seite, die Fette, fettähnliche Substanzen, Harze lösen, sich aber nicht mit Wasser mischen; hierher gehören Benzin, Benzol und seine Homologen, Chloroform, ätherische Öle, Tetrachlorkohlenstoff, Schwefelkohlenstoff u. a. Die Überführung aus der einen Art Flüssigkeit in die andere kommt nun in der Technik mikroskopischer Präparate immer wieder vor und man bedient sich des Alkohols als Zwischensmittel in auf- oder absteigender Reihe. Also Wasser → schwacher Alkohol (z. B. 50%, dann 70%) → starker Alkohol (z. B. 80%, dann 95%) → absoluter Alkohol — Xylol<sup>1)</sup>, oder umgekehrt, wenn man das Objekt wieder aus dem Xylol usw. ins Wasser bringen will. Hierbei sind die drei Zwischenglieder, schwacher Alkohol, starker Alkohol, absoluter Alkohol unerlässlich; in der aufsteigenden Reihe kann gelegentlich der schwache Alkohol, in der absteigenden in der Regel der absolute Alkohol weggelassen werden, da sich jene Lipoidlösungsmittel in starkem Alkohol völlig, in schwachem Alkohol etwas lösen, nicht aber Wasser in jenen Mitteln, und so das Hineinbringen auch sehr kleiner Wassermengen in die Lipoidlösungsmittel vermieden werden muß.

Diese Zusammenhänge muß man sich grundsätzlich ein für allemal klarmachen; dem Anfänger oder Zweifler sei geraten, die Mischungs- und Lösungsmöglichkeiten durch Versuche im Reagensglas zu erproben. Im übrigen ist äußerste Sauberkeit und Akuratesse mit Objekt, Schalen und Gerät unbedingte Voraussetzung, eine gewisse Geschicklichkeit und Leichtigkeit der Hände, nebst Geduld unerlässlich, da sich die meist zarten und verletzlichen Studienobjekte nur überlisten, nicht aber mit Gewalt zwingen lassen.

Aus den fixierten Objekten werden Schnitte hergestellt, entweder unmittelbar aus Wasser und Formol mit dem Gefriermikrotom, oder sie werden vorher über die aufsteigende Reihe in Paraffin oder Zelloidin eingebettet. Die Schnitte werden lose oder aufgeklebt „weiterbehandelt“, in der Regel in wäßrigen oder schwach alkoholischen Lösungen gefärbt. Der gefärbte Schnitt wird dann durch die aufsteigende Reihe in Xylol überführt und in Harz eingeschlossen. So kann er sich je nach der angewandten Färbung Jahrzehnte halten.

Im folgenden sollen die einzelnen Abschnitte dieser Technik genauer erläutert werden; bei eingehender Beschäftigung sind die S. 931 angeführten Bücher zu benutzen. Im übrigen gilt, daß Laboratorium dasselbe ist wie Werkstatt und daß man ein Handwerk<sup>2)</sup> nicht nur aus Büchern lernen kann, sondern daß Vieles und gerade Alltägliches durch ein paar Handgriffe besser erläutert wird, als durch lange Beschreibung. Auch das Handwerk der mikroskopischen Technik wird von Hand zu Hand und Mund zu Ohr am einfachsten erlernt. Trotzdem bleibt zusammenfassende Übersicht und grundsätzliche Anweisung unerlässlich.

**413. Chemikalien und Glassachen.** Alkohol: Seine Verwendung richtet sich nach dem Preise. Nur für wenige Zwecke ist der reine Äthylalkohol, I (Alcohol absolutus, etwa 6,— M. pro kg) notwendig. Größere Vorratsflaschen halte man durch einen Wachsüberzug der Korken luftdicht verschlossen. Der doppelt rektifizierte 96% Äthylalkohol, II (Spiritus, Weingeist, etwa 4,50 M. pro kg) ist ebenfalls nur selten nötig; vergällt mit 1% Petroläther, III (0,60 M. pro kg) kann er für viele Zwecke verwendet werden, ist jedoch nicht käuflich, sondern nur mit besonderer Ermächtigung der Zollbehörde herzustellen. Für

<sup>1)</sup> Dimethylbenzol, Toluol = Methylbenzol.

<sup>2)</sup> Handwerk ist das Werk der Hände, das jeder nicht geradezu Unbegabte lernen kann. Mit dem Wort Kunst soll man sparsam sein. Handwerk ist auch besser als Technik, es handelt sich nicht um rechnende und konstruierende Ingenieurkünste. Handwerk bedeutet, daß Auge und Hand das Können tragen und nicht die Sprechorgane.

die meisten Zwecke dient der Isopropylalkohol, IV (rein, absolutus etwa 2,— M. pro kg). III wird vor allem zum Aufheben von Material in etwa 80% Verdünnung benützt; wenn man sehr sparen muß, benützt man ihn als starken Alkohol in der aufsteigenden Reihe, bei Verdünnung mit Wasser von 70% an fällt der Petroläther aus, danach richtet sich seine Verwendbarkeit.

Man halte also mäßige Mengen (je 1 l) von absolutem Isopropylalkohol, 95% Isopropylalkohol oder vergälltem 96% Äthylalkohol, 70% und 50% Isopropylalkohol<sup>1)</sup> auf dem Arbeitstisch vorrätig.

Als Lipoidlösungsmittel wird vor allem Xylol verwendet, Siedepunkt 132°, die Dämpfe sind schwer, aber je nach dem Fabrikat verschieden stark giftig. Man benütze keine offenen Schalen, lege Fließpapier unter (s. u.), das man bei Benetzung unter den Tisch befördert (Steinguttopf), wenn möglich Sorge man durch irgendeine Lüftungsvorrichtung für einen über den Tisch gehenden Luftstrom, der die Dämpfe mit nach unten nimmt<sup>2)</sup>.

Destilliertes Wasser ist zum Ansetzen von Lösungen usw. unbedingt nötig; man orientiere sich über die Beschaffung des Leitungswassers. Im Gebiete des Muschelkalks fallen aus diesem beim Stehen Kalkkristalle aus. Zu längerem Verweilen in „Brunnenwasser“ benützt man dort abgekochtes und filtriertes Leitungswasser, das man etwa zur Hälfte mit destilliertem Wasser versetzt und, mit einigen Tropfen 10% Thymollösung (Schimmelpilze) versehen, als „Mischwasser“ vorrätig hält.

Als Harz benützt man Dammarharz, von dem geeignete, starke, aber noch tropfbare Lösungen im Handel erhältlich sind. Will man sicher gehen, so stellt man sich die Lösungen folgendermaßen her: Von dem käuflichen festen Harz wird eine 10% Lösung in Xylol hergestellt, mit Calciumchlorid (wie für den Exsikkator) zur Entfernung des Wassers, dann mit einigen trockenen Ätzkalistücken zur Entfernung eventueller aus dem Calciumchlorid stammender Salzsäure ausgeschüttelt, dann im Rückflußkühler gekocht, es bildet sich eine Trübung, dann mit Tierkohle durchgeschüttelt und filtriert, zuerst durch ein durchlässigeres, dann durch ein sehr dichtes Filter, in einen Rundkolben gebracht und das Xylol bis zur Einengung auf die Hälfte abdestilliert. Erst geht von etwa 70° bis zum Siedepunkt des Xylols eine trübe Flüssigkeit über, dann reines wasserklares Xylol, das man besonders auffängt und als „Xylol extra rein“ aufhebt, z. B. zum Verdünnen von Dammarlösung, Waschen des Präparates vor dem Einschließen benützt. Die dicke Harzlösung kann man vor dem Gebrauch filtrieren (in kleinem Trichter und Gefäß mit übergestülptem Becherglas, dauert lange).

Salze und andere Chemikalien schaffe man in entsprechender Menge an, man bewahre sie gut verschlossen in Gläsern (niemals in Papiertüten) auf, die Originalgläser und Korkstopfen sind in der Regel ausreichend. Man orientiere sich genau über das was man kauft und brauchen will, vor allem über die Handelsbezeichnung, die Apothekerbezeichnung, die chemische Formel und Bezeichnung und deren Verhältnis zueinander, achte auch darauf, daß das Personal in diesen Dingen Bescheid weiß, kontrolliere Lieferungen selbst, schlage in Zweifelsfällen nach und mache einfache Reagensglasproben; die Kataloge und Preislisten studiere man genau und überlege, wo reine und wo technisch reine Chemikalien gebraucht werden. Eine genaue Fachkenntnis aller in Betracht kommenden Chemikalien und Drogen ist unbedingt nötig. Man muß mit der Materie frei und sachverständig, gemäß ihrer Natur, umgehen und schalten können, mit dem Kleben an Rezepten ist es nicht getan.

Fließpapier kaufe man nicht nur in Bögen, sondern zum Filtrieren benütze man Rundfilter und käufliche Faltenfilter; die Rundfilter dienen auch zur Unterlage unter Farbschälchen usw. Zur Unterlage auf dem Arbeitstisch benütze man graues billiges Fließpapier; vor sich hat man dann noch ein kleineres Stück weißes, auf dem man arbeitet. Solche Unterlagen saugen die verschüttete, verspritzte oder abtropfende Flüssigkeit auf und erhöhen die Sauberkeit (bei Xylol kleine Stückchen, die man häufig wechselt s. o.).

Zu Zetteln, die den in Alkohol oder Formol liegenden Objekten beigelegt werden, benütze man Zeichenpapier, sog. Detaillierpapier, das etwas durchsichtig ist, zum Schreiben mäßig weichen Bleistift. Dieses Papier zerfällt nicht in Wasser und verdünntem Alkohol.

An Glassachen kann man sehr vielerlei, was einem im täglichen Leben in die Hände gerät, benützen. Einfache vielseitig verwendbare Gläser sind die besten; zu sehr ausgeklügelte „Erfindungen“ stellt man meist bald wieder beiseite. Flaschen aller Größe und Formats sind verwendbar; Medizin- und Tintenflaschen, im Ankauf sog. Rollflaschen sind die besten. Es ist sehr angenehm, wenn die Flaschen nicht alle gleich aussehen, man findet sie so besser, zumal man bei mikroskopisch arbeitenden Biologen ein ausgeprägtes Formgedächtnis voraussetzen darf. Jede Flasche muß sofort mit nicht zu kleinem Etikett

<sup>1)</sup> Je 50 Teile Aqua dest. und absoluter Isopropylalkohol.

<sup>2)</sup> Die Symptome der oft chronischen oder subchronischen Vergiftung sind Benommenheit, Kopfschmerz, Schwindel; leichte Xylolvergiftungen sind in histologischen Werkstätten meines Erachtens recht häufig, Vorsicht! Benzol und Toluol sind wegen größerer Flüchtigkeit zu vermeiden.

(Tinte oder Blaustift) versehen werden. Flaschen mit eingeschlifffnem Stöpsel sind nur für Alkohole, Äther, Säuren notwendig, für Salz- und Farblösungen genügen Korkstopfen. Man besitze einen Vorrat geeigneter Stopfengrößen; das Sortiment läßt man sich also nicht vom Händler zusammenstellen, sondern sucht es sich nach seiner Erfahrung selbst aus.

Präparatengläser müssen eingeschlifffene Deckel besitzen, kleine Dinge hebt man in Röhrchen (nicht zu eng!) in einem größeren Präparatenglas (sog. Gehirnglas) auf, Verschuß der Röhrchen mit reiner Watte, unter die Röhrchen auch Watte legen.

In Präparatengläsern geeigneter Größe werden die Präparate beim Einbetten behandelt, man schaffe nicht zu hohe Gläser an, Glasdosen verschiedener Art und Verschlusses können nützlich sein, zum Behandeln von Objektträgern mit aufgeklebten Schnitten benütze man „Rillentröge“ aus Porzellan oder Glas, man achte auf die Formate!

Für die Mikroskopie des Anatomen ist das übliche „englische“ Format der Traggläser (Objektträger)  $76 \times 26$  mm äußerst unpraktisch, es ist für die meisten Zwecke viel zu schmal. Eine gute Größe ist  $76 \times 32$ ;  $76 \times 40$  und  $76 \times 52$  werden ebenfalls häufig gebraucht. Alle sind ohne besondere Anfertigung erhältlich. Eine im Handel übliche Größe hat  $70 \times 35$  mm und ist ebenfalls recht geeignet. Für noch größere Schnitte benütze man abgebrauchte  $6 \times 9$ ,  $9 \times 12$ , auch  $13 \times 18$  Platten. Deckgläser muß man in vielen Formaten vorrätig halten, also quadratische etwa  $18 \times 18$ ,  $24 \times 24$ ,  $30 \times 30$ ; rechteckige verschiedenen Formats ( $24 \times 32$  ist eine sehr praktische Größe). Man halte sich an bekannte und erprobte Firmen. Der Dicke nach angemessene Deckgläser sind in der Regel nicht nötig; bei besonders „billigen“ Angeboten muß man mit unbrauchbarer Dicke, Schlieren im Glas und mit schwer oder gar nicht entfernbaren Verunreinigungen rechnen. Man hebe die geputzten Deckgläser bei der Arbeit in Petrischalen auf, deren Boden man mit einem Rundfilter bedeckt und auf dem man mit Bleistift die Größe bezeichnet hat.

Schnitte werden in Zimmermannschälchen und Petrischalen behandelt. Die letzteren sind sehr praktisch, sie kippen nicht, enthalten sparsame Flüssigkeitsmengen und man kann auch Traggläser darin behandeln; die Deckel schließen genügend; absoluter Isopropylalkohol hält sich z. B. eine Woche gut darin. Zimmermannschälchen benützt man paarweise (Abb. 1089), z. B. bei der Behandlung loser Schnitte; das andere dient als Deckel, bei der Weiterbehandlung dient das obere mit der neuen Flüssigkeit gefüllte zur Aufnahme der Schnitte, die Farbe wird aus dem bisher unteren zurückgegossen, das Schälchen gereinigt und ist nun der Deckel.

An weiteren Glasgeräten sind zu nennen: Trichter, von 5 und 10 cm Weite, Messuren, für größere Mengen besser aus Porzellan und Blech, die größeren gläsernen werden leicht beschädigt, Glasstäbe, Glasröhren, Pipetten usw.

An Geräten benötigt man feine und gröbere Pinzetten, Scheren, Messer, am besten aus rostfreiem Stahl, sog. Pinzettenscheren sind sehr praktisch zum Zurechtschneiden von Schnitten und feinen Ganzpräparaten, Pinsel müssen Marderhaarpinsel guter Qualität sein (Größe 4—6), ein größerer (8—9), den man nur hierzu benützt, ist zum Abstauben des Spiegels am Mikroskop, der Linsen und der Deckgläser von fertigen Präparaten sehr nützlich; als Spatel werden Neusilber- oder Nickelinspatel von mindestens 2 cm Breite benützt.

Die Präparate werden zunächst und beim Gebrauch in Mappen aufgehoben. Hierbei ist ein Muster nach Art der Abb. 1090 aus starker grauer Pappe, ohne Querleisten das beste; man kann sie auch für  $9 \times 12$  Tragglasgröße passend anfertigen lassen (Preis etwa 50 Pfg.). Zum Aufheben von Vorräten an Präparaten sind die üblichen Kästen geeignet. Die für das englische Format geeignete Größe nimmt auch  $76 \times 32$  Größen auf, für  $76 \times 40$  sind auch Kästen erhältlich, ebenso für  $70 \times 35$ . Sind die Traggläser nicht zu dick, so stellt man zwei Präparate mit dem Rücken gegeneinander in ein Schlitzpaar.

Zum Verschicken eignen sich blecherne Schächtelchen (Zigaretten) am besten, man verpackt die Präparate in Fließpapier und Zellstoff.

**414. Über Sparsamkeit in der histologischen Werkstatt.** In den obigen Angaben finden sich mancherlei Hinweise auf sparsames Arbeiten. Ohne ein gewisses Anlagekapital und eine ausreichende Einrichtung arbeitet die Werkstatt nicht nur unbequem, sondern auch

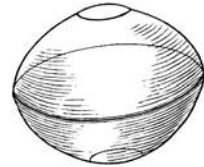


Abb. 1089.

Zimmermannschälchen als Schale und Deckel benützt.

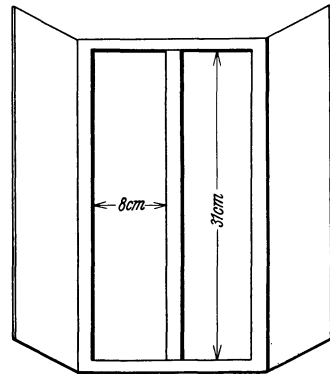


Abb. 1090.

Modell einer Präparatenmappe.

teuer. Grundsätzlich soll jede Glassache, jedes Gerät nur für den Zweck benützt werden, wofür es in dieser Form nötig ist. Erlenmeyerkolben und ähnliche Flaschen sind nur zum Bereiten von Lösungen da, zum Aufheben dienen billige und weniger zerbrechliche Flaschen; teure, feine Pinzetten, Scheren usw. sollen nicht als Hebel zum Aufmachen von Flaschen dienen, oder zum Herausbrechen verklumpter Salze, dürfen nicht erhitzt werden usw. Ein gleiches gilt für Pinsel, Pipetten usw. Bei richtiger Verwendung und Gebrauch nur zum beschriebenen Zweck halten die Geräte Jahre und Jahrzehnte. Ein wichtiger Punkt ist der Alkohol, gebrauchter und Vorräte müssen unbedingt getrennt werden; für die verschiedenen Verunreinigungsgrade müssen bestimmte Flaschen vorhanden sein, wo der gebrauchte ausreicht, wird dieser verwandt usw. Genügende Zahl größerer Flaschen und Platz zum Hinstellen ist dabei nötig, das gleiche gilt für alle anderen Chemikalien und Lösungen. Ein wenig Rechnen und Überlegen ist hin und wieder nötig, z. B. daß Reinigen und Filtrieren nicht teurer wird als Neuanschaffung oder Neubereitung.

Teuere Dinge sind nur da zu verwenden, wo die billigen nicht zureichen und dann nur für diesen Zweck.

Flaschen und Gläser mit eingeschliffenen Stopfen und Deckeln sind sofort und in der Werkstatt zu reinigen; verwechselte und verlorene Deckel machen die Gläser unbrauchbar. Da solche Gläser teuer sind, können hier leicht große Werte zerstört werden.

Systematische Anleitung und Erziehung des Personals und der Gehilfen ist nötig; eine Laborantin kann alle Künste und Tugenden einer guten Hausfrau entfalten und manchen 20-Markschein einsparen, der arbeitserleichternden Einrichtungen dienen kann. Eine hübsche, sauber gehaltene und ausreichende Einrichtung ist allerdings dazu nötig.

Von zahlreichen Präparaten, die mißraten sind oder sicher nicht mehr gebraucht werden, werden Träger und Deckgläser wieder gewonnen. Man benützt hierzu Xylol des letzten Verschmutzungsgrades. In dieses stellt man die Gläser hinein; nach Tagen oder Wochen faßt man sie mit einer großen Pinzette an und schiebt mit einem alten Messer oder einer zweiten Pinzette die Deckgläser herunter in neues und weniger beschmutztes Xylol, von dort kommen sie in gebrauchten stärkeren Alkohol und werden aus diesem geputzt und in die Schalen sortiert. Die Traggläser bringt man direkt in — besser unter strömendes — warmes Wasser und putzt sie zwischen den Fingern mit quarzfreiem Ton, am besten „K-Seife“ oder Bolus alba. Sie werden vollkommen sauber, man spült sie ab und trocknet sie. Solche wiedergewonnenen Gläser sind meist viel sauberer als fabriktneue, die sich oft schwer putzen lassen.

**415. Fixierungsmittel.** Größere, insbesondere von Haut umgebene Teile müssen, wenn auch die zelligen Bestandteile gut und im Zusammenhang erhalten werden sollen, durchspült werden. Zu diesem Zweck wird die Kanüle einer geeigneten Spritze in eine Schlagader eingebunden. Man muß sorgfältig das Eindringen von Luft vermeiden, vorhandene Luft im Injektionsweg läßt sich durch Einspritzen von physiologischer Salzlösung mit einer Hohlnadelspritze beseitigen. Eine gewisse Menge von Kochsalzlösung wird zur Wegspülung des Blutes vorausgeschickt, dann das Fixierungsmittel unter steigendem Druck nachgespritzt. Da die Gefäße sehr schnell starr werden, so muß man zum Schluß gewaltig drücken. Eine größere Vene muß offen sein, aus ihr soll zum Schluß Fixierungsmittel ablaufen. Bei sehr großen Objekten gelingt das nicht immer. So kann man ganze Köpfe, Körper, amputierte Gliedmaßen, Feten und Neugeborene, ganze Tiere behandeln, ebenso einzelne Organe mit gut abgegrenzter Gefäßversorgung, z. B. Niere, Milz.

In der Regel wird man als Fixierungsmittel Formol und Formol-Alkoholgemische verwenden, da man diese ohne weiteres im Objekt belassen kann. Also Formol 10, 20, 30 % kalt oder warm (s. weiter unten); Alkohol 90 %, Formol 10 Teile. Als Alkohol nimmt man 96 % reinen Äthylalkohol. Man benütze Gummihandschuhe und setze eine Brille auf, falls bei starkem Druck sich die Kanüle löst oder das Gefäß platzt oder reißt; gute Schutzkleidung ist nötig.

Feten, Neugeborene oder Objekte, bei denen es nicht eilt, die also schon einige Zeit tot sind, kann man mit einem Irrigator injizieren. Da nur Glas und Gummi verwendet wird, so kann man auch solche Mittel injizieren, die das Metall der Spritze angreifen würden.

Kann man größere Objekte nicht durchspülen und will sie doch nicht in kleine Stückchen zerlegen, so wird man sich ebenfalls auf Formol und Formol-Alkoholgemische beschränken, Zusatz von etwas Essigsäure (2—5 %) erleichtert das Eindringen. Man verwende reichlich Flüssigkeit, das Mehrfache des Volums des Objektes. Neben den obengenannten Mitteln ist 50 % Äthylalkohol mit 5 % Formol, 2 % Essigsäure eine gute Lösung. Je enger das Gefäß ist, um so stärker muß die Formollösung sein. Bei ganzen Tieren und Feten mache man wenigstens Einschnitte in die Leibeshöhlen.

Da der Zusammenhang der Gewebe und Bauteile im ganzen Organ in diesem Buche besonders beachtet worden ist, so sind die Methoden, mit denen man geeignete Präparate gewinnt, vorangeschickt. Auch Objekte, die bereits einige Zeit tot sind, sind noch oft sehr gut brauchbar. Die Zerstörung des Parenchyms setzt bereits vor dem eigentlichen Tode ein, viele Organe, z. B. Nebennieren werden anscheinend schon in den letzten Stadien

von zum Tode führenden Krankheiten weitgehend verändert und zerfallen dann sehr schnell. Die Organe Verunglückter oder von Selbstmördern sind auch Stunden nach dem Tode sehr brauchbar. Die Organe mit vorwiegend mechanisch wirksamen Geweben, auch Blutgefäße kann man sehr gut gelegentlich von Sektionen gewinnen. Man muß das Vorurteil fallen lassen, als könne man nur an  $10\ \mu$  Paraffinschnitten kleiner lebensfrisch fixierter Stückchen etwas zu sehen bekommen.

**Stückfixierung.** Für die eigentliche histologisch einwandfreie Stückfixierung soll der größte Durchmesser des Stückes 1 cm auf keinen Fall übersteigen, viel kleinere Stücke von wenigen Kubikmillimetern geben manchmal allein brauchbare Resultate. Dünne Teile, wie Wände von Hohlräumen, Schleimhäute werden mit Igelstacheln auf Korkplatten gespannt, oft genügt es, sie auf den mit dem Gummihandschuh bekleideten Finger zu legen und solange in die Fixierungsflüssigkeit zu halten, bis sie sich nicht mehr rollen. Auf jeden Fall muß das Stückchen völlig eingetaucht, möglichst frei in der Lösung liegen und darf nicht am Glase kleben.

Wir teilen die Fixierungsmittel ein in formolhaltige und formolfreie Mittel, und zwar deshalb, weil der Formaldehyd die kollagene Faser außerordentlich hart macht. In der Wärme kontrahiert sich dann diese Faser und deshalb kann man viel Kollagen enthaltende Objekte nur schlecht in der Wärme in Paraffin einbetten. Das Bindegewebe wird beim Schneiden zerrissen. Überdies stößt das Kollagen nach einiger Zeit (sicher in einigen Monaten) das Paraffin wieder ab, so daß die Schneidbarkeit noch mehr leidet. Will man also die protoplasmatischen Bestandteile an dünnen Schnitten untersuchen, und hierzu ist die Paraffinmethode die geeignete, so muß man möglichst auf Formol verzichten.

**Formol (Formalin)** ist eine Lösung des Gases Formaldehyd in Wasser, und zwar enthält die käufliche Lösung 40 oder 30% Formaldehyd, hierüber muß man sich unterrichten. Man verdünnt die Lösung mit Wasser, 10 Teile Formol auf 90 Wasser nennt man eine 10% Formollösung. Formol greift Haut und Schleimhäute stark an, viele Personen werden überempfindlich. Man ziehe Gummihandschuhe an, wenn man in Formol hantiert, verwende stärkere oder erwärmte Lösungen bei offenem Fenster, zum mindesten im besonderen Raum. Formoldämpfe werden durch Ammoniak beseitigt. Vor dem Zerlegen wasche man größere Objekte lange in fließendem Wasser aus, spüle Schnittflächen und eröffnete Höhlen sofort aus usw. Man behandle Formol stets als stark giftiges ätzendes Gas.

Allgemeine Vorbemerkungen: Schwermetallsalzlösungen und Bichromate müssen gründlich in Wasser ausgewaschen werden. Mit Sublimat fixierte Stücke bedürfen einer Nachbehandlung mit Jod, man setzt dem Alkohol solange ein wenig Jodtinktur zu, bis er nicht mehr entfärbt wird, behandle auf jeden Fall die Schnitte noch einmal mit Jod. Pikrinsäure- und Sublimatfixierungen werden unmittelbar nach kurzem Abspülen in 70% Alkohol gebracht, die Pikrinsäure läßt sich nicht ganz entfernen.

**Formolfreie Gemische.** Zenkersche Lösung, Kalium bichromatum 3,5%, Sublimat 5,0%, Eisessig vor dem Gebrauch 5%, 1—2 Tage, Nachfixierung in 3,5% Kalium bichromatum, gut waschen, dunkel halten, besonders im Alkohol, die Stücke werden braun, später grün. Sublimat-Pikrinsäure, 5% Sublimatlösung und konzentrierte Pikrinsäure zu gleichen Teilen, 2—5% Eisessig. Gilsons Lösung, Alkohol absol., Eisessig, Chloroform zu gleichen Teilen, Sublimat bis zur Sättigung. Nachbehandlung: Sofort in absolutem Alkohol, nur kleine Stücke,  $\frac{1}{4}$ —1 Stunde, sie werden sehr hart, schnellstes, am stärksten eindringendes Fixierungsmittel. Carnoys Gemisch, Alkohol absolut 6 Teile, Chloroform 3 Teile, Eisessig 1 Teil, Nachbehandlung absoluter Alkohol, sehr schnell wirkendes Mittel, sofortige Einbettung möglich. Für größere Objekte Müllersche Flüssigkeit: Kalium bichromatum 2,5—3,5%, Natriumsulfat 1—2%, Chromsäure  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ %, die Stücke quellen auf, daher gutes Eindringen, Fixierung 1—4 Wochen mit großen Stücken in öfters erneuter Lösung, bei der 2.—3. Lösung läßt man die Chromsäure weg, altes aber gutes und zu Unrecht verlassenes Mittel. Erlickis-Lösung: Kalium bichromatum 2,5—3,5%, Kupfersulfat 0,5—1%, evtl. 2—5% Eisessig, wie Müller anzuwenden, von der 2.—3. Lösung läßt man Kupfersulfat und Eisessig weg, behandle also in reiner Kalium bichromat-Lösung nach. Dauer: 3—14 Tage. Osmiumsäure rein nur für Tragglasfixationen (s. später); bei Gemischen sehr kleine Stücke (1—2 mm Seite). Flemmings Gemisch: 1% Chromsäure 15 Teile, 2% Osmiumsäure 4 Teile, Eisessig 1 Teil, Fixierung 1—7 Tage. Hermanns Flüssigkeit: 1% Platinchloridlösung 15 Teile, 2% Osmiumsäure 4 Teile, Eisessig 1 Teil; Behandlung wie bei der Flemmingschen Flüssigkeit. Für große Objekte kann 70% Alkohol, auch Brennspritus zur Not verwendet werden. Siehe auch S. 51 über den Alkohol.

**Formolhaltige Lösungen.** Hellysche Lösung wie Zenker, statt oder neben Eisessig 5—10% Formol, Müller- oder Kalium bichromat-Formol, Müllersche Lösung oder 3,5% reine Kalium bichromat-Lösung mit 10—20% Formol; auch zur Injektion geeignet. Bouins Gemisch: 10—25% Formol mit 5% Eisessig in konzentrierter Pikrinsäurelösung. Diese wird hergestellt, indem man ein größeres Quantum Pikrinsäure (5—10 g auf 100 Wasser) in warmes bis heißes Wasser schüttet und abkühlen läßt. Für Kernteilungsfiguren und Zellstudien: Allens Gemisch: Konzentrierte Pikrinsäure 75, Formol 25,



Eisessig 5. Erwärmen auf 38°, unmittelbar vor Gebrauch 1,5 g trockene, dunkelrote Chromsäurekristalle und nach Lösung dieser 2 g kristallisierten Harnstoff (letzteren kann man auch von vornherein zusetzen), die zuerst dunkelbraune klare Flüssigkeit ist für kleine Stücke, die in 1—2 Stunden bei 37—38° fixiert werden, anscheinend eines der besten Fixierungsmittel. Da jede Färbung möglich ist, so ist es den sonst als bestes Mittel geltenden Osmiumgemischen überlegen. Heidenhains Gemisch „Susa“: Sublimat 4—5%, Kochsalz 0,5%, Trichloressigsäure 2%, Eisessig 4%, Formol 20% in Wasser, dann in 70—90% Alkohol; ferner ein Gemisch aus Bouinscher Lösung und konzentrierter (5%) Sublimatlösung zu gleichen Teilen, die Lösung muß etwa 10% Formol enthalten, ausgezeichnet z. B. für Amphibienlarven, Abspülen in Wasser, Nachbehandlung in Alkohol. Für Injektionen z. B. von ganzen Extremitäten, Köpfen kann man eine Susalösung mit 5% Zinkchlorid statt Sublimat benutzen, Aufheben der Teile in 10% Formol.

**416. Schnitttechnik.** Zur Herstellung von dünnen Schnitten bedient man sich heute nur noch der Mikrotome. Für die mikroskopische Anatomie des erwachsenen Menschen und Säugetierkörpers sind die Grundschlittenmikrotome als allgemein brauchbares Gerät vorzuziehen, da sie jede Art Schnitttechnik und durch ihre Stabilität auch die Anfertigung großer Schnitte durch harte Organe ermöglichen. Man orientiere sich über diese Apparate durch Anschauung in Laboratorien und Studium der Kataloge.

Das Rasiermesser sollte man nicht ganz vernachlässigen. Man benützt einseitig plangeschliffene große Messer. Zur Herstellung dicker Scheiben von injizierten Präparaten sind sie durchaus brauchbar. Da das Präparat nicht ganz starr ist, so folgt der Schnitt zum Teil der natürlichen Spaltbarkeit der Organe und man erhält die Gefäßsysteme zuweilen weniger zerstückelt als mit dem Mikrotom. Man soll nie vernachlässigen, solche dicken Scheiben mit binokularen Instrumenten zu studieren.

**Paraffineinbettung.** Hierzu ist ein Wärmeschrank (Thermostat) nötig. Der Sinn dieser Methode ist, das Wasser, das das Objekt durchtränkt, zu ersetzen durch geschmolzenes Paraffin; in der Kälte erstarrt das Paraffin mit den Bestandteilen des Gewebes zu einer zusammenhängenden Masse, die auch im Schnitt die sonst auseinanderfallenden Teile zusammenhält.

Zur Überführung wird das Objekt in der aufsteigenden Alkoholreihe (Isopropylalkohol) entwässert und in ein paraffinlösendes Mittel überführt. Für dieses Mittel gibt es viele Empfehlungen und Rezepte. Die angeblichen Schrumpfungen und die schlechte Schnittfähigkeit liegt aber nicht an diesen Mitteln, sondern am Gebrauch des Formols. Ältere Präparate, vor der allgemeinen Benützung des Formols (Abb. 561 und 1052), die ziemlich einfach eingebettet wurden, zeigen einen vorzüglichen Zustand der Gewebe. Die vielen Neuempfehlungen sind Methoden, um die üble Wirkung des Formols auf das Kollagen, die sich bei der Paraffineinbettung geltend macht, zu umgehen.

Über Chloroform, für nicht mit Formol fixierte kleine Objekte (bis  $\frac{1}{2}$  cm größte Dicke), Embryonen und ähnliches vorzüglich. Nach dem absoluten Alkohol, Chloroformalkohol (zu gleichen Teilen Chloroform und Alkohol), reines Chloroform je 12—24 Stunden, in Chloroform-Paraffin (I) bei niedriger Temperatur (45°); man bringt so viel Paraffin in das Chloroform, wie in der Wärme (45°) klar gelöst wird; dann Paraffin vom Schmelzpunkt 56—58° (II und III), wechseln; im Wärmeschrank darf das Objekt nur so kurz verweilen wie möglich, in der Regel genügen 3 Stunden für jede der 3 Phasen I—III. Das Paraffin muß dabei völlig flüssig sein und darf zwischenhinein beim Hantieren im Wärmeschrank auch nicht teilweise erstarren. Zum Einbetten nimmt man Uhrglasschälchen, die man mit verdünntem Glycerin einreibt, mit frischem Paraffin beschickt und in das man das Objekt mit angewärmter Pinzette hineinlegt, die Lage muß festgelegt und auf einer Skizze notiert werden. Nach Bildung einer erstarrten Oberfläche (Blasen) wird das Schälchen in kaltem Wasser eingetaucht, nach der Erstarrung löst es sich von selbst los. Man kann auch in Papierschächtelchen einbetten, oder in Metallrähmchen, das Uherschälchen ist das bequemste und verbraucht am wenigsten Paraffin. Das Einbettungsparaffin soll nicht über der Flamme erhitzt werden (zu heiß!), der Wärmeschrank nicht über 60° steigen. Alle Paraffinabfälle werden gesammelt und wieder gebraucht.

Schneller geht die Einbettung über Xylol oder Benzol, die im allgemeinen genau wie beim Chloroform erfolgt. Auch diese Methode liefert bei formolfreiem Material gute Resultate. Für schwierige, auch größere Objekte jeder Art von Fixierung wird folgende Methode empfohlen: Entwässerung bis zum Alcohol absolutus; dann Tetrachlorkohlenstoff, absoluter Alkohol zu gleichen Teilen 24 Stunden; Tetrachlorkohlenstoff rein 12 Stunden, dasselbe erneuert 12 Stunden, Schwefelkohlenstoff-Paraffinmischung (gleiche Teile) bei 38° 24 Stunden, neue Mischung mit doppelt so viel Paraffin 12 Stunden, bei 58° (nicht mehr), reines Paraffin I 2—3 Stunden, dasselbe erneuert  $\frac{1}{2}$  Stunde, dann einbetten. Das Paraffin besitzt dabei einen Schmelzpunkt von 56—58°.

Andere Methoden, Methylbenzoat, reines Terpeneol siehe die angegebene Literatur.

Die Stücke werden zu passenden „Blöcken“ zurückgeschnitten (Orientierung!) und auf Holzklötzchen mit einem erhitzten alten Messer aufgesetzt. Man macht einen kleinen Paraffin-

sockel, setzt den Block darauf und läßt ihn in fließendem Wasser völlig erstarren. Geschnitten wird mit schräg stehendem Messer unter Zuhilfenahme eines mit Wasser (nicht Speichel!) angefeuchteten Pinsels. Bänderschneiden mit geradem Messer geht in der mikroskopischen Anatomie nur sehr selten.

Behandlung der Schnitte. Dicke Schnitte ( $20\ \mu$ ) gut zusammenhängender Organe können lose weiterbehandelt werden. Auffangen in Xylol, frisches Xylol, starker Alkohol, dann wie Gefrierschnitte (s. u.).

Sie können aufgeklebt werden, das ist für Schnittserien immer nötig, ebenso für Schnitte, die nur durch das Paraffin zusammengehalten werden. Die völlig sauberen Traggläser werden mit einer ganz dünnen Schicht Eiweißglyzerin überzogen (mit Fingerkuppe oder Handballen verrieben), darauf wird Brunnenwasser aufgetragen und die Schnitte zum Schwimmen gebracht, wenn nötig vorsichtig ausgebreitet. Durch Erwärmen über einer Spiritusflamme (oder ganz kleiner Gasflamme) wird nun gestreckt, das Wasser vorsichtig mit Fließpapier von der Seite her abgesogen, daß die Schnitte glatt anliegen, und bei  $35\text{--}40^\circ$  getrocknet.

Große Schnitte kann man auf Wasser von etwa  $40^\circ$  (bis  $45^\circ$ , Maximum, „gut handwarm“) zum Schwimmen bringen, hierbei strecken sie sich und werden mittels eines mit Eiweißglyzerin beschriebenen Tragglases herausgefangen. Hierbei gehen in der Regel Schnitte durch Zusammenfallen auf dem Wasser verloren. Für Serien oder wenn man alle Schnitte (besondere Stellen, Mündungen usw.) braucht, ist die Methode also nicht zu empfehlen.

Die auf dem Objektträger aufgeklebten Schnitte werden am besten in Rillentrögen (Abb. 1091) weiterbehandelt: Xylol (kann ziemlich verunreinigt sein), gutes Xylol, starker Alkohol, schwacher Alkohol. Nach der Färbung werden sie in den Petrischälchen in der aufsteigenden Reihe in Xylol gebracht (s. u.). Lose Schnitte sind in der Färbung stets besser wie aufgeklebte, auch liegen sie glatter, ferner lassen sich Knorpel und manche Bindegewebsarten nicht ohne Faltenbildung in der Wärme strecken.

Für das Studium des Aufbaues der Organe ist die Zelloidinmethode die Methode der Wahl. Zelloidin ist nitririerte Zellulose, die wasserfrei mit absolutem Alkohol durchtränkt in den Handel kommt. Man löst sie in gleichen Teilen wasserfreien Äthers und wasserfreien Äthylalkohols auf (beachte Anweisung auf der Verpackung) Man stellt 2, 4, 8%ige Lösungen her, stärkere sind nicht unbedingt nötig. Sie werden in Korkstopfenflaschen, die mit Wachs besonders zugeschmolzen werden, aufgehoben. Man schmilzt Wachs in einer Schale und taucht die umgedrehte Flasche ein, jedesmal nach Gebrauch der Flasche; man beachte die Feuergefahr des Zelloidins. Die Zelloidineinbettung wird vom Ätheralkohol an in einem mit Calciumchlorid beschickten Exsikkator vorgenommen.

Entwässerung der Stücke in der aufsteigenden Reihe bis zum absoluten Isopropylalkohol. Dann Ätheralkohol (absoluter Äthylalkohol) zu gleichen Teilen 2 mal; Zelloidin 2%, dann 4%, dann 8%. Bei kleinen Stücken von 1—2 cm Durchmesser genügen je 3—4 Tage, für das 4 und 8% Zelloidin je 1 Woche; man kann Stücke jeder Größe einbetten, jedoch gelingt die Einbettung nur, wenn man sehr langsam vorgeht und reichliche Mengen Flüssigkeit verwendet. Solche Einbettungen sind also teuer. Ein Herz würde  $\frac{3}{4}$  Jahr brauchen, ein Gehirn 1—1 $\frac{1}{2}$  Jahre bis zur Schnittfähigkeit. Liegt das Stück genügend lange in 8% Zelloidin, so wird der Deckel abgenommen und das Zelloidin im Exsikkator eingedickt. Das Calciumchlorid nimmt die Dämpfe auf. Man füllt ständig 8% Lösung nach, daß das Stück stets gerade bedeckt bleibt, bis man die Konsistenz dicken Honigs erreicht hat; man kann auch noch stärker eindicken. Dann wird das Glas an die Luft gestellt und man gießt nach 2—3 Stunden 70% Alkohol darauf, den man öfters wechselt. Wenn der Inhalt der Schale fest (Knorpelkonsistenz) geworden ist, schneidet man das Objekt mit dem Zelloidin heraus. Überflüssiges Zelloidin schneidet man ab, sammelt und trocknet es schließlich im Exsikkator und bereitet davon neue Lösungen. Größere Objekte, etwa von Augengröße, nimmt man aus dem eingedickten Zelloidin heraus, setzt sie in eine Schale, so daß sie ringsum frei sind. Durch vorsichtiges Übergießen mit dem eingedickten Zelloidin sorgt man für völlige Bedeckung; dies alles im Exsikkator. Wenn das Stück leidlich fest ist, wird es im 70% Alkohol gehärtet.

Die Stücke müssen so zurechtgeschnitten werden, daß man etwa 2—4 cm dicke Scheiben erhält, je nach der Grundfläche, die gegenüber der Dicke der Scheibe nicht zu klein sein darf. Man zerlegt also in der Regel große Objekte <sup>1)</sup>. Dies ist schonender als die Stücke vor der Einbettung zu zerteilen; die Schnittrichtung wird durch dieses Zurechtschneiden

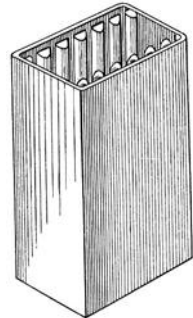


Abb. 1091. Rillentrog.

<sup>1)</sup> Auf großen Spezialmikrotomen können auch große Objekte ohne Zerteilung geschnitten werden.

gleichzeitig festgelegt. Die Stücke werden nun 12—24 Stunden gewässert und mit der Unterfläche auf dem Gefrierisch festgefroren, wobei man für einen niedrigen, aber breiten Eissockel sorgt. Es wird mit schrägem Messer geschnitten, Messer und Schnittfläche mit 50% Alkohol angefeuchtet, überlaufender Alkohol weggewischt und dafür gesorgt, daß der Block nicht lostaut. Diese Methode ist sehr viel sicherer als das Aufkleben auf Blöcke.

Die Schnitte werden sofort in 50% Alkohol aufgehoben, Serien- und Reihenschnitte legt man auf Glasplatten und bedeckt jeden Schnitt sofort mit einem Tropfen Glycerin und 50% Alkohol zu gleichen Teilen, man kann auch die käuflichen Schälchenplatten benutzen. Für gewöhnlich benützt man Zimmermann- oder Petrischalen, für große Schnitte geeignete Wannen oder Präparatengläser; durch gruppenweise Verteilung auf mit Nummern versehenen Gläsern kann man sich die Orientierung in der Menge der Schnitte erleichtern. In der Regel schneidet man so den Block ganz auf. Normale Schnittdicke ist  $30\ \mu$ ;  $20\ \mu$  Schnitte zeigen dieselbe Substanzmenge wie etwa  $12\ \mu$  Paraffinschnitte, unter  $15\ \mu$  braucht man nicht herunterzugehen. Schneidet sich der Block schlecht, so geht man mit der Dicke in die Höhe, ein völlig zusammenhängender  $40\ \mu$  Schnitt von 10—20 qcm Fläche ist für das Studium der Zusammenhänge besser als zerfetzte dünne Bruchstücke oder einige Quadratmillimeter eines dünnen Paraffinschnittes. Auch dickere Schnitte, 60 und  $80\ \mu$ , sind vielfach durchaus brauchbar.

Ist der Block in der Einbettung mißlungen oder zeigt er große Härtenunterschiede, so friert man den Block ganz durch und stellt richtige Gefrierschnitte her. Ist das von vornherein beabsichtigt, so braucht man das Zelloidin nicht soweit einzudicken und härtet mit Chloroformdämpfen, dann in 70% Alkohol.

Will man die Einbettung sparen, so kann man reine Gefrierschnitte herstellen. Die Objekte müssen sich in Brunnenwasser oder wäßriger Formollösung befinden; destilliertes Wasser gibt schlecht schneidbares Eis. Die Mikrotome werden mit einem Gefrierisch versehen und flüssige Kohlensäure aus einer umgedrehten Bombe, die in einem geeigneten Gestell steht, in den Tisch geleitet, sie tritt seitlich aus. Man friert den Block zuerst fest, legt dann ein zusammengefaltetes Tuch um die Öffnungen, so daß der Kohlensäurestrom nach oben abgeleitet wird, und deckt mit einer Petrischale zu. Es entsteht ein richtiges Kohlensäureneeschneegestöber unter dem Deckel und der Block gefriert sehr schnell unter geringem Verbrauch von Kohlensäure. Man sorgt dafür, daß er nicht von einer zu schmalen Eismasse umschlossen wird, achtet darauf, daß er sich nicht vom Tisch löst. Die Schnittfläche hat am besten etwa  $0^{\circ}$ . Die Schnitte werden in 50% Alkohol aufgefangan.

**Behandlung loser Schnitte.** Die Schnitte werden auf dunklem Untergrund (schwarze Papierstücke von photographischen Platten und Papieren unter der Schale) genau betrachtet, vorsichtig mit zwei Pinseln aufgerollt und auseinandergefaltet, Überflüssiges und Unbrauchbares mit der Pinzettenschere abgetragen. Zelloidinschnitte kann man in starkem Alkohol aufrollen und glätten und dann in 5% Alkohol in diesem Zustand wieder erhärten.

Man behandle die Schnitte zart mit Pinsel, Spatel, feinen Pinzetten ohne zu kneifen und mit Glasstäbchen. Sind sie fertig zum Einschließen, so werden sie in der aufsteigenden Reihe in Xylol gebracht, über 70, 95% und absoluten Isopropylalkohol. Man kann auch Zelloidinschnitte ohne jedes Bedenken in absoluten Alkohol bringen, darf sie nur nicht zu lange darin lassen. Als Zwischenglied nimmt man Xylol mit 15% absoluten Isopropylalkohol. Das noch vielfach empfohlene Karbolxylol ist eine sehr üble ätzende und die Farben schädigende Substanz und gänzlich überflüssig. Im Xylol bleiben die Schnitte möglichst kurz, sie werden sonst hart und krümmen sich. Mit dem Objektträger und Pinsel werden sie herausgefischt, mit reinem Xylol aus einer Pipette überspült, mit Harz beschickt, ein Deckglas aufgelegt. Zum Festklemmen benützt man federnde Wäscheklammern (100 Stück etwa 90 Pf.). Bei der Xylol-Alkoholschale tritt ein neuer Pinsel nebst Pinzette und Spatel in Tätigkeit, damit kein Wasser übertragen wird.

Die Schnitte liegen sehr viel glatter als Paraffinschnitte. Man kann sie völlig glätten, indem man sie nach 2—3 Tagen vorsichtig erwärmt und mit der Fingerkuppe festdrückt, dabei treten am Deckglas Harztröpfchen heraus, dies ist das Zeichen richtiger Glättung. Das ganze muß sehr vorsichtig gemacht werden, damit der Schnitt nicht zerdrückt wird, die Fingerkuppe verhindert von selbst, daß man das Präparat zu stark erhitzt (Spiritusflamme!).

Auch ältere Präparate kann man so glätten, z. B. wenn man sie photographieren will, erst hierbei merkt man, wie uneben die aufgeklebten Paraffinschnitte unserer Sammlungen in der Regel sind.

**417. Die Färbung.** In der mikroskopisch-anatomischen Technik benützt man nur Schnittfärbungen. Stückfärbungen werden nur in der Embryologie (s. Literatur) verwandt. Die Farblösungen stellt man sich selbst her, halte Stammlösungen und Verdünnungen getrennt, gebrauchte Lösung gießt man in die Flasche zurück. Es sind überaus zahlreiche Methoden angegeben, hier sollen nur einige Standardmethoden angegeben werden. Gerade in der Färberei kann eine ganz genaue Anweisung nicht gegeben werden, da sich die Schnitte

nach Herkunft, Fixierung, Alter, Aufbewahrung sehr verschieden verhalten. Bis auf die Osmiumsäurefixierungen lassen die oben angegebenen Fixierungen fast alle Färbungen zu.

Man benützt fast stets Kernfärbungen, vielfach allein, niemals sog. Plasmafärbungen ohne Kernfärbung; Faserfärbungen dagegen häufig ohne Kernfärbung.

**Alaunkarmin.** Karmin ist ein ziemlich unechter tierischer Farbstoff aus der Kocheinlichdlaus. In einer 1—5% Kali- oder Ammoniumalaunlösung werden  $\frac{1}{2}$ —1% Karminpulver eingetragen und  $\frac{1}{4}$  Stunde gekocht. Nach dem Abkühlen filtrieren; Zusatz von mehreren Tropfen 10% Thymollösung in Alkohol verhindert Schimmelbildung; kann für den Gebrauch mit  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  Wasser verdünnt werden, Färbungsdauer 12—24 Stunden, dann in destilliertes Wasser, wenn nötig mit stark verdünnter Essigsäure, um 0,1% herum, differenzieren; in Brunnen- und Mischwasser wird die Farbe fixiert. Für sehr dicke Schnitte, Scheiben, Totalpräparate die Färbung der Wahl. Gute Vorfärbung für Orzein, dann nicht differenzieren.

**Gallein.** Synthetischer Farbstoff von großer Echtheit (fast unzerstörbar). In einer 5% kochenden Lösung von Aluminiumchlorid werden 0,5—1 g Gallein auf 100 ccm eingetragen und 20—30 Minuten gekocht. Auffüllen mit destilliertem Wasser auf das Ausgangsvolumen, erkalten, filtrieren. Für den Gebrauch auf  $\frac{1}{2}$  und  $\frac{1}{3}$  verdünnen. Die Lösungen verändern sich und lassen Farbe ausfallen, ältere Lösungen müssen stärker sein. Färbedauer 3—24 Stunden, destilliertes Wasser, differenzieren in  $\frac{1}{2}$ % wäßriger Salzsäure, die Schnitte werden sehr blaß, in Brunnenwasser und Mischwasser entwickelt sich die Farbe dann wieder richtig. Differenzierung mit Chromalaun (3% Lösung, langsam) liefert braunrote Töne, in Eisenalaun (Kaliumferrialaun 3—5% Lösung, schnell) gelbliche bis reinrote Färbungen. Färbung der Kerne und differenzierte Färbung verschiedener Gewebeteile, Nachfärbung meist nicht nötig.

**Hämatoxylin.** Pflanzenfarbstoff, reichlich unecht. Man stellt eine 10% Lösung in 96% reinem Äthylalkohol als Stammlösung her. Der eigentliche Farbstoff ist eine (?) Oxydationsstufe, Hämatein, die ebenfalls käuflich ist. Auch von dieser kann man eine 10% Lösung in Alkohol herstellen. Erwärmen des Alkohols, sehr langsame Lösung, stehen lassen!

Eine gute Farblösung ist das Hämatoxylin nach Delafield. 10% Kalialaunlösung wird mit 1% Hämatoxylin und 1% Hämatein in alkoholischer Lösung (Stammlösung) versetzt, Zusatz von je 25% Glycerin und Methylalkohol, also z. B. 50 g Alaun, 500 Wasser, 50 g der Hämatoxylin-Stammlösung und 50 g der Hämatein-Stammlösung, 125 g Glycerin, 125 g Methylalkohol; die Lösung ist sofort gebrauchsfertig und bleibt lange gut, da sich die Oxydationsstufe aus dem Hämatoxylin ständig regeneriert. Färbedauer: 10—20 Minuten, verdünnte Lösungen länger, destilliertes Wasser, bläuen in Brunnenwasser, differenzieren in  $\frac{1}{2}$ % wäßriger Salzsäure auf folgende Weise: 1. Salzsäure, 2. Aqua dest., 3. Aqua dest., 4. Brunnenwasser; in destilliertem Wasser schreitet die Differenzierung langsam fort bis zum gewünschten Grad, Fixieren der Farbe 12—24 Stunden in Brunnenwasser oder Mischwasser. Sind die Schnitte zu dunkel, so differenziert man von frischem. Nachfärbung mit Eosin liefert die bis vor kurzem allgemein übliche Hämatoxylin-Eosinfärbung. Da je nach dem Differenzierungsgrad nicht nur die Kerne, sondern das übrige Gewebe in verschiedenen Tönen gefärbt sind, so ist Nachfärbung nicht unbedingt nötig.

**Eisenhämatoxylin** nach Weigert. Beste Hämatoxylinfärbung, teuer. Man braucht zwei Lösungen. I. 1% Hämatoxylin in 96% Alkohol (10 Teile Stammlösung auf 90 Äthyl- oder Isopropylalkohol). II. Liquor ferri sesquichlorati (käufliche  $\text{FeCl}_3$ -Lösung) 4 ccm, officinelle starke Salzsäure 1 ccm, auf 100 mit Aqua dest. auffüllen. Vor dem Gebrauch Mischung von I und II zu gleichen Teilen, besser etwas Überschuß (10—25%) von I, man kann mit 50% Alkohol bis zu  $\frac{1}{2}$  verdünnen, die Lösung muß violett bis schwarz sein, braune Lösungen sind unbrauchbar. Haltbarkeit der Mischung einige Stunden. Färbedauer 5 bis 20 Minuten für Schnitte jeder Art, auch dicke bis 60  $\mu$ , dann Alkohol 50%, der einmal oder mehrmals erneuert wird. Differenzieren in  $\frac{1}{2}$ % alkoholischer Salzsäure (50—70% Alkohol) wie oben: 1. Salzsäure, 2. 50% Alkohol, 3. 50% Alkohol oder destilliertes Wasser, 4. Brunnenwasser, Bläuung oder Schwärzung der Schnitte in Brunnenwasser und Mischwasser. Je nach der Differenzierung dunkle Kernfärbung mit grauen und bläulichen gut differenzierten Tönen in den anderen Bestandteilen.

**Toluidinblau.** Aus einer 1% Stammlösung stellt man eine 0,1—0,2% Farblösung her. In dieser werden die Schnitte  $\frac{1}{2}$  bis mehrere Stunden gefärbt. Abspülen in Brunnenwasser. Soll die Färbung nicht weiter differenziert werden, so fixiert man sie in 1—5% Lösung von Ammoniummolybdat. Dieses Salz muß gut durch destilliertes Wasser entfernt werden. Sonst Differenzierung in der aufsteigenden Alkoholreihe, im Xylol wird kein Farbstoff mehr abgegeben. Bei Mehrfachfärbung, z. B. vor der van Giesonfärbung, muß die Farbe fixiert werden.

**Eosin.** Sog. Plasmafärbstoff. Färbung in wäßriger Lösung (Eosin wasserlöslich) 0,1%, oder in alkoholischer Lösung (70% Alkohol, „Eosin spritlöslich“) 0,1%. Färbedauer wenige bis 24 Stunden. Man beachte, daß Eosin Hämatoxylinfärbungen etwas angreift, besonders

in wäßriger Lösung. Differenzierung in der aufsteigenden Reihe, je stärker der Alkohol, desto geringer die Differenzierung, man färbe nicht zu stark.

**Säurealizarinblau.** Kern- und Plasmafarbstoff, der Farbstoff ist eigentlich rot, geht aber unter dem genannten Namen. Herstellung der Lösung: In einer 10% Aluminiumsulfatlösung werden unter Erwärmen 5% des Farbstoffes gelöst und 0,2% Schwefelsäure (konzentrierte) zugesetzt. Der Farbstoff löst sich vollständig. Färbedauer in der unverdünnten Lösung 10—30 Minuten. Diese Schnitte können verschieden weiterbehandelt werden. 1. Differenzieren mit 5% Phosphormolybdänsäure (gelbe Lösung); die Schnitte werden dunkel; ausgiebig bis 1 und mehr Stunden differenzieren, gut in destilliertem Wasser waschen, in 70% Alkohol fertig differenzieren, hier wird rot gebliebener Farbstoff abgegeben. Färbung sehr sicher, in dunklen Tönen, optische Differenzierung aller Teile, das Bindegewebe wird sehr stark lichtbrechend und dadurch auch im Harz gut differenziert. 2. Differenzieren in 5% Phosphorwolframsäure, weiße Lösung, die Färbung bleibt rot, sonst wie vorher, Fertigdifferenzierung in 70% Alkohol, Knochen und Kollagen werden am Licht hellgrau, beide Methoden ergeben gute Muskelfärbungen. 3. Wie bei 2., aber Nachfärben in wäßrigem Anilinblau oder Mallorylösung, s. u.

**Faserfärbungen.** van Giesonfärbung, einfachste und beste Färbung der kollagenen Fasern, ihr Nachteil ist die schlechte Haltbarkeit, oft ist die rote Farbe schon nach 1 Woche verblaßt. Zuweilen hält sich die Färbung Jahre. Man hält eine 5% Lösung von Säurefuchsin in Wasser mit 1% Essigsäure in braunem Glase vorrätig (vor Licht schützen). Säurefuchsin ist ein außerordentlich brillanter aber unechter Farbstoff, der durch Alkali, schon Brunnenwasser zerstört wird. Vor dem Gebrauch stellt man eine Lösung 0,1—0,3% Säurefuchsin in konzentrierter Pikrinsäurelösung durch entsprechende Mischung her, ansäuern mit einigen Tropfen verdünnter Essigsäure ist vorteilhaft. Die mit Eisenhämatoxylin vorgefärbten (höchstens bei 30  $\mu$  dicken), nicht oder nur sehr wenig differenzierten aber gut gebläuten Schnitte, werden kurz ( $\frac{1}{2}$  Minute) gefärbt, in destilliertem Wasser, das etwas von der Farblösung enthalten muß, gewaschen und sofort in starken Alkohol gebracht. Hier differenzieren sie sich etwas, man wäscht die Pikrinsäure möglichst wieder durch Alkohol aus, dies verbessert die Haltbarkeit. Die Schnitte zeigen dunkelrote Bindegewebsfasern, schwarze Kerne, im übrigen gelbe und graue Töne. Man beachte, daß die Pikrinsäure auch noch im Xylol gelöst wird und Hämatoxylin und sonstige Farben angreift, man benütze also die für die van Gieson benützten Flüssigkeiten nicht weiter (Gallein ist auch hier unangreifbar).

**Anilinblau- und Malloryfärbung.** Mallorylösung: 0,5 g wasserlösliches Anilinblau und 2 g Orange G in 100 Wasser, 8 g Eisessig oder Oxalsäure, Aufkochen. Zur Färbung mit der 1—3fachen Wassermenge verdünnen. Man kann auch mit reiner, durch einige Tropfen verdünnter Essigsäure angesauerter Anilinblaulösung von 0,1% färben. Vorfärbung mit Gallein oder Säurealizarinblau. Beizen in der 5% Phosphorwolframsäure, Färben im Gemisch oder Anilinblau  $\frac{1}{4}$ —1 Stunde (nicht zu lange! nachsehen!), Abspülen in destilliertem Wasser, Differenzieren in 70% Alkohol, bis die rote Farbe zum Teil wieder sichtbar wird. Kerne rot, das übrige in bläulichen, gelben und roten Tönen, Kollagen scharf blau.

Elastische Fasern färben sich häufig mit Eisenhämatoxylin, meist mit Gallein. Man färbt sie besonders mit zwei Methoden. Orcein: 1% Lösung in 70% Alkohol mit 1% Salzsäure. Färben in der unverdünnten Lösung  $\frac{1}{2}$  bis mehrere Stunden, in einer mit Salzsäurealkohol verdünnten Lösung 12—24 Stunden. Abspülen in verdünntem Alkohol, Fixieren der Farbe in Brunnen- und Mischwasser. Vorfärbung mit Alaunkarmin oder Nachfärbung mit Hämatoxylin (blasse Färbung, damit der Farbton deutlich blau ist).

Resorzinfuchsin nach Weigert. Man bezieht den Farbstoff fertig und löst ihn nach der Vorschrift auf, oder bezieht die fertige Lösung. Die Lösung ist alkoholisch und sauer. Färben  $\frac{1}{4}$ —1 Stunde, Differenzieren in starkem Alkohol, Vorfärbung mit Karmin.

Will man Fette und Lipide in Präparate untersuchen, so darf man es nicht mit fettlösenden Mitteln (Xylol, Äther) in Berührung bringen. Man benützt also Gefrierschnitte unmittelbar aus Formol oder ausgebreitete dünne Membranen (Netz, Mesenterium). Man kann mit allen Mitteln behandeln, die nicht mehr als 50% Alkohol enthalten. Als Fettfarbe dienen Sudan III oder Scharlach R, zwei rote Farbstoffe. Lösungen: Sudan III wird in 70% Alkohol heiß gelöst und filtriert. Scharlach R wird in ein Gemisch von gleichen Teilen Azeton und 70% Alkohol gelöst. Man schütze die Lösungen beim Färben vor Verdunstung; differenzieren in 50—70% Alkohol. Die Präparate werden in Wasser gebracht und in Glycerin (30% und stärker) eingeschlossen. Umranden mit Wachs oder Deckglas kitt. Gleiche Teile von Wachs und Kolophonium werden zusammengeschmolzen, die Masse wird heiß auf die trockenen Deckglasränder aufgetragen, so daß eine gute Verbindung mit dem Tragglas hergestellt wird; auch Picein, eine käufliche Masse, ist sehr gut brauchbar. Vorsicht beim Putzen solcher Präparate!

**418. Isolationsmethoden.** Um im Epithel die Zellen voneinander zu trennen (Abb. 135) oder Epithelien von ihrer Unterlage zu entfernen (Abb. 315), bedient man sich der „Isolationsmittel“.  $\frac{1}{3}$  Alkohol, d. h. 1 Teil starker oder absoluter Äthylalkohol auf 2 Teile

destilliertes Wasser. Man benütze kleine Mengen, die das Objekt gerade bedecken, je nach Temperatur, wenigen Stunden bis 1 Tag, Müllersche Flüssigkeit, in kleiner Menge, einige Stunden bis 1 Tag.

Kallilauge ist ein sehr kräftiges Mittel, um verschiedenartige Gewebe, z. B. Muskulatur zu zerlegen. Man benütze nur eine sehr starke Lauge 30—50%, kalt; untersucht wird in der Lauge. Dauer je nach der Temperatur  $\frac{1}{4}$ — $1\frac{1}{2}$  Stunden.

**419. Untersuchung lebensfrischer Teile.** Als Einschlußmittel benützt man eine physiologische Salzlösung (S. 47 Anmerkung), breite Trag- und genügend große Deckgläser sind nötig, das Präparat wird mit reiner Vaseline umrandet, damit die Lösung nicht verdunstet, auch Wachsumrahmung ist möglich, wenn man zu starke Erwärmung vermeiden kann. Man schneidet aus den Organen dünne Teile mit völlig sauberen feinen Instrumenten heraus und breitet sie auf dem Tragglaste aus. Man zerzupft sie mit Nadel und feiner Pinzette oder zwei Nadeln, die völlig blank sein müssen (Abwaschen in Xylol und Alkohol, Schleifen auf Schleifstein oder Schuhsohle, Polieren auf Schreibpapier).

Gewebekulturen siehe die angeführte Literatur. Will man zerzupfte oder ausgebreitete Teile fixieren, so entfernt man vorsichtig das Deckglas und beschickt das Objekt mit der Fixierungslösung und deckt ein umgedrehtes Zimmermannschälchen darüber. Nach 5 Minuten tupft man die Flüssigkeit mit Fließpapierstreifen von der Seite her ab und ersetzt 2—3 mal durch destilliertes Wasser, dann schließt man in 30% Glyzerin ein (z. B. Abb. 972) und umrandet.

Eine Methode, Objekte unter dem Deckglas zu behandeln ist, daß man die Flüssigkeit an den Rand bringt und vom anderen Rande her mit Fließpapier durchsaugt. Hierbei muß man beachten, daß die Teile unter dem Deckglas dem Flüssigkeitsstrom den Weg versperren können, der Geschicklichkeit bleibt es überlassen, hier die verschiedensten Auswege zu finden.

Als Lösung zur Vitalfärbung (S. 47f.) eignet sich Neutralrot. Man hält eine 1% Stammlösung (kein Thymol!) in kleiner Menge vorrätig und verdünnt stark 1 : 5000 bis 1 : 50000.

**Literatur.** Die obigen Anweisungen sollen aus der ungemein großen Fülle der Methoden eine gewisse erste Richtlinie dafür geben, wie man zu Präparaten gelangt, die etwa den in diesem Buche abgebildeten entsprechen. Manches, was in den Büchern weniger hervorgehoben wird, wurde ein wenig stärker betont. Unerläßlich als Laboratoriumsbuch ist: Romeis, Taschenbuch der mikroskopischen Technik, München, viele Auflagen. Ferner zu empfehlen: Methodik der wissenschaftlichen Biologie, herausgegeben von Péterfi, Bd. I, Allgemeine Morphologie, Berlin 1928. Für die Behandlung menschlicher Objekte ist immer noch zum Nachschlagen empfehlenswert: Schmorl, Die pathologisch-histologischen Untersuchungsmethoden, Leipzig, verschiedene Auflagen. Zur Theorie und zum Verständnis der an sich empirischen Methodik: Zeiger, Die Methoden der histologischen Technik vom Standpunkt der Kolloidlehre. Medizinische Kolloidlehre, herausgegeben von Lichtwitz, Liesegang und Spiro. Dresden: Theodor Steinkopff 1934, ferner: Ambronn und Frey, Das Polarisationsmikroskop. Leipzig 1926.

## Sachverzeichnis.

- Abbau von Fasern 169.  
 Abbesche Theorie 6, 15, 16.  
 Abbescher Beleuchtungs-  
 apparat 10.  
 Abbildung 2, 6.  
 Aberation, chromatische und  
 sphärische 3, 4, 5, 11.  
 Abgrenzung, zackige 135.  
 Ablagerung im Knorpel 202.  
 Ableitungswege des Blutes 145.  
 Absorption 13.  
 Absorptionbild 14.  
 Absorptionsindex 15.  
 Absorptionsvermögen 15, 49,  
 53.  
 Absterbeerscheinungen 129.  
 Abstoßung 137.  
 Abwehr von Mikroorganismen  
 171.  
 — von Schädigungen 171.  
 Achromaten 11.  
 Achromatin 58.  
 Achromatische Figur 90, 93,  
 94.  
 Achse, optische 152.  
 Achsenspannung 296.  
 Achsenzylinder 746.  
 Additionsfarben 152.  
 Aderhaut 895.  
 Adsorption 41, 54.  
 Adventitia 297, 302, 833.  
 — der Speiseröhre 482.  
 — des Darmrohres 412.  
 Adventitiazellen 173.  
 Äquatorialplatte 93.  
 Äquipotentialität 115.  
 Äquivalentbild 61.  
 Äther 36.  
 Äthylalkohol 51.  
 Äußere weibliche Geschlechts-  
 organe 663.  
 Afferente Nerven 787.  
 After 136.  
 Ala cinerea 792.  
 Alaun 56.  
 Alaunkarmin 929.  
 Albuginea des Ovariums 643.  
 — testis 579.  
 Albuminoide 158, 202.  
 Algen 16.  
 Alkalien 51.  
 Allens Gemisch 925.  
 Allokortex 797.  
 Alterserscheinungen im Knor-  
 pel 201.  
 Alterstypen der Thymus 391.  
 Alveolargänge 563.
- Alveolarperioist 454, 464.  
 Alveole 144, 454, 563.  
 Ameisensäure 51.  
 Amide 36.  
 Aminosäuren 36.  
 Amitose 86.  
 Ammoniak 36.  
 Amnionbindegewebe 659.  
 Amnionhöhle 663.  
 Amöboid 78, 139.  
 Amöboidbeweglich 152.  
 Amöboide Bewegung 77, 78,  
 79.  
 Amphiasier 89, 90.  
 Ampulle der Urethra 628.  
 — des Vas deferens 622.  
 Anaphase 91.  
 Angioarchitektonik 766.  
 Angioblast 287.  
 Anhänge des Nebenhodens  
 621.  
 Anhang 920.  
 Anhangsdrüsen 148.  
 Anilinblaufärbung 930.  
 Anilinfarben 23, 54.  
 Anionen 51.  
 Anisotrope Schicht 270, 282.  
 Annuli fibrosi 327, 331.  
 Annulus hämorrhoidalis 522.  
 Anomogenitäten 41.  
 Anordnung der Fasern 175.  
 — der Fibrillen im Knochen  
 218.  
 — trajektorielle 107, 252.  
 Anus 515.  
 Anweisung zur Herstellung  
 mikroskopisch-anatomi-  
 scher Präparate 920.  
 Aorta 307.  
 Aortenwand, elastische 166.  
 Apertur 2, 9, 11, 13, 14, 16.  
 Apochromaten 11.  
 Apokrine Knäueldrüsen 706,  
 708.  
 Apparat, der statisch-kine-  
 matische 150.  
 — retikulo-endothelialer 134,  
 182.  
 Apposition 198.  
 Arachnoidalepithel 775.  
 Arachnoidalzotten 777.  
 Arachnoidea 771, 775, 777.  
 Archimyometrium 650.  
 Archoplasma 32.  
 Area centralis 893.  
 Areola 715.  
 Areolae gastricae 495.
- Arrectores pilorum 694, 730.  
 Arten des Faserknorpels 206.  
 — des Knorpels 187.  
 — der Venen 319.  
 Arteriae arciformes 594.  
 — centrales der Milz 364.  
 — helicinae 633.  
 — interlobares 594.  
 — interlobulares 594.  
 — penicillatae 364.  
 Arterien der Haut 696.  
 — des Gehirns 309.  
 — elastische 305, 306.  
 — geschichtete 305, 306.  
 — M. B. Schmidtsche 394.  
 — muskulöse 305, 306.  
 — ungeschichtete 305, 306.  
 — von besonderem Bau 307.  
 Arterienbögen 697.  
 Arterienwand 295.  
 — Geiße der 302.  
 — Nerven der 302.  
 Arteriolen rectae 597.  
 Arteriolen 294.  
 Asbestfaserungen 201.  
 Astrozyten 756.  
 Astrozytenglia 827.  
 Atmungsorgane 544.  
 Atom 35.  
 Auerbachscher Plexus 838.  
 Aufbau, allgemeiner 150.  
 — der Arterienwand 297.  
 — der Knorpelringe der  
 Trachea 194.  
 — der Nerven 830.  
 — des ungeformten Binde-  
 gewebes 172.  
 — elastischer Fasernetze 169.  
 Aufgaben des Bindegewebes  
 170.  
 Auflösung (des Mikroskops) 1,  
 5, 6, 11.  
 Auflösungsvermögen 9.  
 Augapfel 889.  
 Auge 885.  
 Augenbecher 885.  
 Augenblase 885.  
 Augenkammern 902.  
 Augenlider 913.  
 Augenmuskeln 888.  
 Augenwimpern 916.  
 Aureole 16.  
 Ausbildung der Bindegewebs-  
 fasern: Spannungszu-  
 stand und 169.  
 — der Fibrillen 168.

- Ausführungsgänge 135, 145, 420.  
 — im Hoden 614.  
 Auskeilen (einzelner Lamellen) 227.  
 Ausläufer 151.  
 Ausprägung 169.  
 Ausrichtung, parallele 201.  
 Ausscheidung 29.  
 Außenhaut, semipermeable 188.  
 Außenpeiler 876, 877.  
 Außenstreifen 584.  
 Außenzone der Niere 584.  
 Austrittspupille 7.  
 Austrocknung 136.  
 Autoergasie 43.  
 Autolyse 169.  
 Autonome Plexus 846.  
 Autonomes Nervensystem 824.  
 Axon 746.  
 Azeton 51.  
 Azinuz 564.  
 Azurgranulation 338.
- Bänder** 170, 183, 184, 186.  
 — des Uterus 654.  
**Bahnen** 823.  
**Bahnung der Reflexbögen** 752.  
**Balldrüsen** 351.  
**Balken des Knorpels** 192.  
**Band, elastisches** 166.  
**Bartholinische Drüsen** 663.  
**Basales Ektoderm** 660, 662.  
**Basalfilamente** 29.  
**Basalfüßchen** 691.  
**Basalmembran** 141, 145, 691.  
**Basalschicht** 675, 677.  
 — des Uterus 652.  
**Basalzellen** 421.  
**Basichromatin** 23.  
**Basilarmembran** 872, 875.  
**Basische Farben** 48, 54, 56, 148.  
**Basisdendrit** 799.  
**Bau der grauen Substanz** 763.  
 — der Haare 721.  
 — der Hülsenarterien 375.  
 — der knöchernen Skeletstücke 245.  
 — der Lymphgefäße 322.  
 — der Mundhöhle 412.  
 — der peripheren Nerven-faser 829.  
 — der Sehnen und Bänder 184.  
 — der Venenwand 315.  
 — der verschiedenen Arterien 305.  
 — der weißen Substanz 768.  
 — des Darmrohres 412.  
 — des Muskels 278.  
 — des Nierenmarkes 592.  
**Bauchspeicheldrüse, die** 36, 523.
- Baufett** 179.  
**Beanspruchung** 137.  
 — der Arterienwand 295.  
 — dynamische 164.  
 — statische und dynamische 165.  
**Beanspruchungen, Kombina-tion von** 165.  
**Becherzellen** 139, 143.  
**Bedeutungsfunktion** 121.  
**Befestigung der Epidermis an der Kutis** 690.  
 — des Nagels 741.  
**Behaarung** 719.  
**Beischilddrüse** 395.  
**Beizung** 56.  
**Belegknochen** 228.  
**Belegzellen** 498.  
**Beleuchtungsbüschel** 14.  
**Benzin** 36.  
**Benzol** 36, 53.  
**Bertinische Säule** 594.  
**Betzche Riesenpyramiden** 745.  
**Beugungsbüschel** 7, 15.  
**Beugungswirkung** 7.  
**Beweglichkeit der Organe** 171.  
**Bewegungen** 76.  
**Bewegungsmuskulatur** 296.  
**Bielschowsky-Versilberung** 160.  
**Biegungsbüschel** 7, 15.  
**Biegungswirkung** 7.  
**Beweglichkeit der Organe** 171.  
**Bewegungen** 76.  
**Bewegungsmuskulatur** 296.  
**Bielschowsky-Versilberung** 160.  
**Bildpunkt** 3.  
**Bildung des Nagels** 742.  
**Bildungsmelodie** 133.  
**Bildungszellen des Haares** 732.  
**Bindegewebe** 63, 65, 66.  
 — Aufbau des ungeformten 172.  
 — Aufgaben des 170.  
 — derbes 170.  
 — embryonales 123, 150.  
 — faseriges 170.  
 — gelbes 161.  
 — interstitielles 170.  
 — lockeres 170.  
 — retikuläres 170, 181.  
 — straffes 170.  
 — ungeformtes 170.  
 — ungeordnetes 170.  
 — weißes 157.  
**Bindegewebige Hüllen** 145.  
**Bindegewebsfasern** 65.  
 — Spannungszustand und Ausbildung der 169.  
**Bindegewebsfibrillen** 27.  
**Bindegewebsknochen** 218.  
**Bindegewebssepten** 145.  
**Bindegewebsverknöcherung** 232.  
**Bindehaut** 889.  
**Bindesubstanz, geformte und ungeformte** 169, 183.  
 — Einteilung der 169.
- Binde- und Skeletsubstanzen** 150.  
**Binnennetze** 31.  
**Binnenräume des Zentralnervensystems** 783.  
**Bioblasten** 46.  
**Biogenetheorie** 45.  
**Biologisch-histologische Einheit des Nerv-Muskelsystems** 843.  
**Bipolare Zellen** 762.  
**Blätterpapillen** 444.  
**Blase** 601.  
**Blasenepithel** 134.  
**Blasteme** 104, 122, 154, 196.  
**Blastem** 110.  
**Blendenträger** 15.  
**Blut** 333.  
 — Zu- und Ableitungswege 145.  
**Blutbildende Organe** 333.  
**Blutbildung, embryonale** 342.  
**Blutgefäße der grauen und weißen Substanz** 780.  
 — der Haut 694.  
 — der Lunge 568.  
 — der Thymus 390.  
 — des Augapfels 908.  
 — des Darmes 512.  
**Blutkörperchen** 334.  
**Blutkörperchenschatten** 336.  
**Blut-Liquorschranke** 785.  
**Blutplättchen** 341.  
**Blutplasma** 171.  
**Blutstäubchen** 334.  
**Blutstrom, Mechanik des** — in Arterien 293.  
**Blutversorgung der Niere** 594.  
**Blutzellen** 45, 334.  
 — primitive 342.  
**Bogenarterie** 594.  
**Bogenfasern** 300.  
**Bogengänge** 870, 884.  
**Bouins Gemisch** 925.  
**Bowmansche Kapsel** 584.  
 — Membran 908.  
**Breccienbau des Knochens** 245.  
**Brechungsbild, farblos** 13, 14.  
**Brechungsindex** 15.  
**Brechungsstrukturen** 15.  
**Brechungsvermögen** 15, 49.  
**Bronchen** 558.  
**Bronchiolen** 562.  
**Bronchioli alveolares-respiratorii** 563.  
 — respiratorii-alveolares 563.  
**Bronchiolus minimus-terminalis** 563.  
 — terminalis-minimus 563.  
**Bruchgrenze** 163.  
**Bruchsackpseudopodien** 78.  
**Bruchstückbau des Knochens** 245.  
**Brücke** 19.  
**Brücken** 136, 139.



- Brunnersche Drüsen 506.  
 Brustwarze 713, 715.  
 Bündelung, grobe 201.  
 Büngnersche Bänder 829.  
 Bulbus 721, 889.
- Ca-Ionen** 141.  
 Carnoys Gemisch 925.  
 Cellulae postero-marginales 788.  
 Chemikalien 921.  
 Chemorezeptoren 861.  
 Chimären 71, 72.  
 Chloroform 36, 53.  
 Chlorophyllkörner 22, 30.  
 Cholesterin 36.  
 Chondriokonten 29.  
 Chondriosomen 29.  
 Chondrium 29.  
 Chondroidinschwefelsäure 190, 203.  
 Chondroklasten 236.  
 Chondromukoid 190.  
 Chondron 193.  
 Chorda dorsalis 207.  
 — tympani 869, 879.  
 Chordascheide 168.  
 Chorioidea 887, 895.  
 Chorioidealplatte 784.  
 Choriokapillaris 895.  
 Chorion 659.  
 Chorionepitheliom 129.  
 Chorionplatte 659.  
 Chorionzotten 129, 659.  
 Chromaffine Organe 403.  
 — Zellen 401.  
 Chromatin 23, 57, 59, 90, 94, 96, 99, 130.  
 Chromatinapparat 70.  
 Chromatinzyklus 70.  
 Chromatische Figur 90.  
 Chromatischer Apparat 42, 43, 57, 58, 118.  
 Chromatophoren 28, 34, 86, 139, 174.  
 Chromidialapparat 31.  
 Chromidien 31.  
 Chromiolen 58.  
 Chromosomen 43, 59, 88, 90, 95, 99, 101.  
 — als Vererbungsträger 101, 102.  
 — Bedeutung 99.  
 Chromsäure 42, 51.  
 Clarkesche Säule 788.  
 Cohnheimsche Felderung 270, 284.  
 Colliculus seminalis 627.  
 Columnae 787.  
 — renales 582.  
 Conjunctiva palpebralis 136.  
 Conus elasticus 553.  
 — vasculosus 618.  
 Corpora amylacea 624.  
 — cavernosa 629.  
 — — weibliche 665.
- Corpus callosum 797.  
 — ciliare 900.  
 — luteum 408, 647.  
 — papillare 673, 689.  
 — striatum 797.  
 Cortisches Organ 875.  
 Cotyledonen 660.  
 Cristae ampullares 884.  
 Cummulus oophorus 644.  
 Cuticula 34, 82, 142.  
 Cysterna vestibuli 871.
- Darm** 484.  
 Darminnenfläche 135.  
 Darmwand, Bau der 484.  
 Decidua capsularis 662.  
 — parietalis 662.  
 Deckglas 10.  
 Deckglaskultur 47.  
 Deckknochen 228.  
 Degeneration der weißen Nervenfasern 829.  
 Dehnung der Muskeln 267.  
 Dehoffsches Gefäß 596.  
 Demarkierende Eiterung 169.  
 Dentikel 458.  
 Dentin 455.  
 — sekundäres 458.  
 Dentinkanälchen 455, 456.  
 Dendriten 745, 765, 766.  
 Descemetsche Membran 902, 908.  
 Determination 109, 111, 117.  
 Deziduazellen 656, 659.  
 Diaphragmenträger 16.  
 Diarthrosen 254.  
 Dickdarm 512.  
 Differenzierung der Zelle 124.  
 — des Epithels (polare) 142.  
 Dilatator pupillae 899.  
 Diploide Zahl 99.  
 Diplosom 31, 32.  
 Disci articulares 208.  
 Dispersens 38.  
 Disperse Systeme 37, 40, 41.  
 Dispersitätsgrad 37.  
 Dogielsche Zellen 838.  
 Doppelbrechung 157.  
 Doppelfärbungen 56.  
 Drüse, Ebnersche 144.  
 — einfache, tubulöse 144.  
 — einzellige 143.  
 — Entleerung der 149.  
 — holokrine 138, 148.  
 — seröse Zungen- 144.  
 — typische holokrine 148.  
 — verzweigte 144.  
 Drüsen 133.  
 — alveoläre 143.  
 — azinöse 143.  
 — Bartholinische 148.  
 — Cowpersche 148.  
 — der Haut 706.  
 — der Mundhöhle 418.
- Drüsen, die kleinen der Mundhöhle 144.  
 — Einzel- 145.  
 — endokrine, exokrine 147.  
 — Entstehung 145.  
 — Ferment- 148.  
 — Formen der 143.  
 — Funktionsarten der 147.  
 — Gliederung der 145.  
 — holokrine und merokrine 84, 147.  
 — Littresche 148.  
 — meokrine 84, 147.  
 — Milch- 148.  
 — mit fettartigem oder fetthaltigem Sekret, mit dünnflüssigem, wäßrigem Sekret, seröse Drüsen 148.  
 — mit innerer Sekretion 147.  
 — muköse 148.  
 — Schleim- 148.  
 — Schweiß- 148.  
 — Speichel- 144.  
 — Talg- 148.  
 — Tränen- 148.  
 — tubulöse 143.  
 — tubulo-alveoläre 143.  
 — Wachstum der 145.  
 — Wuchsformen der 145.  
 Drüsenbläschen 392.  
 Drüsenkamm, Abb. 792, S. 675; Abb. 798, S. 679, S. 689.  
 Drüsenorgane 143.  
 Drüsen Schlauch 145.  
 Drüsensekrete 30.  
 — wäßrige 136.  
 Drüsenzelle 80, 83, 135, 143, 383.  
 Druckbelastung 158.  
 Drüschicht 196.  
 Ductuli alveolares 563.  
 — efferentes 617.  
 Ductus choledochus 544.  
 — cochlearis 870, 872.  
 — cysticus 544.  
 — ejaculatorius 622.  
 — endolymphaticus 870.  
 — epididymidis 619.  
 — hepatici 535.  
 — hepaticus 544.  
 — papillares 583.  
 — paraurethrales 670.  
 — reunens 870.  
 — submaxillaris 423.  
 — thoracicus 322.  
 — Whartoni 423.  
 Dünndarm, der 507.  
 Dunkelfeld 58, 155.  
 — partielles 14.  
 Dunkelfeldkondensator 16.  
 Dunkelfeldmikroskopie 15, 16.  
 Dura mater 227, 771, 773, 836.  
 Duralsack 771.

- Durchmesser der Arterien 296.  
 Durchschnürung (des Zelleibs) 152.  
 Eberth-Rougetsche Zellen 291.  
 v. Ebnersche Drüse 144.  
 — Halbmonde 431.  
 — Spüldrüsen 423.  
 Efferente Nerven 787.  
 Eierstock 641.  
 Eigenform 169.  
 Eihäute 662.  
 Eileiter 135, 647.  
 Einbettung 926.  
 Einkapselte Endigungen 851, 852, 857.  
 Eingeweide, Bau der 411.  
 Einheit, biologisch-histologische des Nerv-Muskelsystems 843.  
 Einschnürungen, Ranviersche 826.  
 — Schmidt-Lautermannsche 827.  
 Einteilung der Bindesubstanzen 169.  
 Eintrittspupille 10.  
 Einzeldrüsen 145.  
 Einzelfasern 805.  
 Einzelknospen 861.  
 Einzellige Drüsen 143.  
 Eisenhämatoxylin nach Weigert 929.  
 Eiterung, demarkierende 169.  
 Eiweiß 21.  
 Eiweißkörper 35, 36, 38, 41, 44.  
 Eiweißkristalle 33.  
 Eiweißlösung 38, 41, 51.  
 Eiweißmolekül 43.  
 Eiweißsol 52.  
 Eiweißsubmikronen 43.  
 Eizelle 23, 42, 63.  
 Ejakulation 150.  
 Ekkrine Knäueldrüsen 706.  
 Ektoderm 121, 122, 134.  
 Ekto-Endoplasmatheorie 189.  
 Ektoplasma 25, 77.  
 Elastica externa der Luftröhre 556.  
 — interna der Luftröhre 556.  
 Elastische Aortenwand 166.  
 — Bänder 186.  
 — Fasern 65.  
 — Fasernfärbung 930.  
 — Knorpel 203.  
 Elastisches Netzwerk der Lunge 567.  
 Elastizität 165.  
 Elastizitätsgrenze 163.  
 Elastizitätsmodul 163.  
 Elementarorganismen 19, 20, 45, 73.  
 Elementarsystem 20.  
 Elemente des Nervensystems 744.  
 Elze-Dehoffsches Gefäß 596.  
 Embryonale Blutbildung 342.  
 — Gewebe, Ausgestaltung der 154.  
 Emulsion 38.  
 Emulsoide 38.  
 Enchondrale Knochen 237.  
 — Knochenbildung 233.  
 — Verknöcherung 236.  
 Endapparat, epilemmaler 859.  
 Endbündel Ruffinis 857.  
 Endfüßchen 768.  
 Endigungen des autonomen Nervensystems 845.  
 Endknospen 145.  
 Endkolben, Krausesche 853.  
 Endokard 323, 324.  
 Endokrine Drüsen 81, 383.  
 Endolymph 870.  
 Endometrium 650.  
 Endoneurium 829, 833, 836.  
 Endoplasma 25, 77.  
 Endost 248.  
 Endothel 134, 297.  
 Endothelphagozyten 360.  
 — freie 378.  
 Endothelrohr 288.  
 Endothelschläuche 122.  
 Endothelschlauch 323.  
 Endozyten 377.  
 — der Schilddrüse 395.  
 Endplättchen 840.  
 Endplatte, hypolemmale 859.  
 Endschlingen 768.  
 Endstücke 145, 420.  
 — sezernierende 144.  
 Energiewechsel 75.  
 Entdifferenzierung 128.  
 Entkalken 217, 218.  
 Entleerung der Drüse 149.  
 Entoderm 121, 123, 134.  
 Entstehung der Drüsen 145.  
 — der Faserarten 166.  
 — des Haares 731.  
 — des hyalinen Knorpels 196.  
 — des Liquors 784.  
 Entstehungsregel 133.  
 Entwicklung der knöchernen Skeletteile 227.  
 — der Lymphknoten 353.  
 — der Muskelfasern 281.  
 — der Nebenniere 396.  
 — der Schilddrüse 392.  
 — des Fettgewebes 180.  
 — des Gefäßsystems 287.  
 — des Zahnes 468.  
 — des zentralen Nervensystems 759.  
 Entwicklungsmechanik 103, 117.  
 — der Extremität 109.  
 Entzündung 171.  
 Eosin 48, 929.  
 Eosinkörper 795.  
 Ependym 760, 783.  
 Ependymzellen 121.  
 Epikard 333.  
 Epidermicula 723.  
 Epidermis 122, 142, 673.  
 Epidermiszellen 34.  
 Epiduralraum 773.  
 Epilemmaler Endapparat 859.  
 Epipharynx 550.  
 Epiphyse 812.  
 Epiphysenknorpel 239.  
 Epiphysenknorpelfuge 241.  
 Epiphysenlinie 241.  
 Epithel 133.  
 — einschichtig 134.  
 — Formen des 134.  
 — mehrreihig 134.  
 — mehrschichtig 134.  
 — polare Differenzierung des 142.  
 — vielschichtiges 136.  
 — Zylinder- 134.  
 Epitheldefekte, Bedeckung von 139.  
 Epitheliale Scheidewände 145.  
 Epithelien 63, 64, 123.  
 — einreihige 145.  
 — kubische 134.  
 — platte 134.  
 — Unterlage der 141.  
 Epithelkörperchen 395.  
 Epitheloidzellen 742.  
 Epithelverbände 104.  
 Epithelzelle 64.  
 Epithelzellen, Ersatz der 138.  
 — Spalten zwischen den 140.  
 — Zusammenhalt der 139.  
 Eponychium 739.  
 Ergastoplasma 29.  
 Eriklus-Lösung 925.  
 Ernährung 171.  
 Eröffnungszone 239.  
 Ersatz der Zellen des Epithels 138.  
 Ersatzknochen 228.  
 Erweichungen im Knorpel 203.  
 Erythroblasten 342, 346.  
 Erythropoese 346.  
 Erythrozyten 66, 334.  
 Essigsäure 51.  
 Ewaldsche Reaktion 160, 182.  
 Exkretion 64.  
 Exokrine Drüse 81.  
 Exolymph 870.  
 Explantate 67, 68, 70.  
 Extremität 110.  
 Fadenpapillen 441.  
 Färbemethoden, spezifische für kollagene Fasern 160.  
 Färbeverfahren nach Weigert 161.

- Färbung 53, 55, 148, 928.  
 — Bielschowsky, v. Gieson, Mallory, Schulze-Ruzicka 160.  
 Falten 142.  
 — der Gelenkkapsel 258.  
 — der Magenschleimhaut 137.  
 Falx cerebri 771, 774.  
 Fañanzellen 796.  
 Farbanalyse der Knorpelgrundsubstanz 191.  
 Farbenbild 13.  
 Farbfilter, gelb, grün, blau 14, 15.  
 Farbblacke 56.  
 Farbzellen 174.  
 Fascia dentata 798.  
 — linquae 438.  
 Faser, elastische 161.  
 — quergestreifte 268.  
 — Reaktionen zur Erkennung der kollagenen 160.  
 Faserarten, Entstehung der 166.  
 Faserbildner 169.  
 Faserenden 156.  
 Faserfärbungen 930.  
 Faserhaut des Auges 907.  
 Faserhohlkegel 277.  
 Faserknorpel, Arten des 206.  
 Faserkörbe 768.  
 — des Auges 892.  
 Fasern 172.  
 — Abbau von 169.  
 — Anordnung der 175.  
 — der Bindesubstanz 154.  
 — kollagene 153.  
 — — und elastische 155, 156.  
 — neuroplasmatische 744.  
 — präkollagene 159.  
 — Purkinjesche 326.  
 — Richtung der 168.  
 — Sharpeysche 219, 231.  
 — ungeordnete 170.  
 Fasernetze, Aufbau der elastischen 169.  
 Faserringe 327.  
 Faserzerstörer 169.  
 Faszien 279.  
 Fasziennetz 696.  
 Federeinrichtung 164.  
 Federmaterial 166.  
 Felder der Haut 686.  
 Felderhaut 686.  
 Felderung, Cohnheimsche 270.  
 Femur 250.  
 Fermentdrüsen 148.  
 Fermente 35, 45, 148, 169.  
 Ferratazellen 378.  
 Fett 75, 81.  
 — Farbstoffe 30, 57.  
 — in Gelenken 179.  
 Fette 56.  
 Fettfärbung 930.  
 Fettgewebe 166, 170.  
 Fettgewebe, Aufbau und Verbreitung 177.  
 — Entwicklung des 180.  
 Fetttherz 179.  
 Fettleibigkeit 179.  
 Fettmark 248.  
 Fettpolster 179, 180.  
 Fettsäurekristalle 179.  
 Fettsäuren 36.  
 Fettspeicherorgane 179.  
 Fettzellen 32, 177.  
 — seröse 181.  
 Fibrillen 27, 65, 67.  
 — Entstehung von 167.  
 — im Knochen: Anordnung der 218.  
 — kollagene 155, 156, 157.  
 — präkollagene 168.  
 Fibrillenachse 157.  
 Fibrillenstrumpf 277.  
 Fibrillentyp 24.  
 Fibrillenwicklung 193, 196.  
 Fibrillierung 196.  
 Fibroblasten 134, 167, 169, 172.  
 Fibula 251.  
 Fila olfactoria 864, 865.  
 Filarthemie 25.  
 Filipodien 26, 78.  
 Fissura chorioidea 798.  
 Fixation 56.  
 — der Knorpelzelle 189.  
 Fixationsfärbungsbild 57.  
 Fixierung 49, 52, 924.  
 Fixierungsmittel 51, 924.  
 Flemmings-Gemisch 925.  
 Fließgrenze 163.  
 Flimmerepithelien 79, 135.  
 Flimmerhaare 79, 135.  
 Flügelzellen 184, 209.  
 Folliculus vesiculosus 644.  
 Follikel 392, 643.  
 — der Hypophyse 407.  
 — der Milz 368.  
 Follikelatresie 646.  
 Follikelkapillare 368.  
 Follikelsprung 645.  
 Form der Drüsen 143.  
 Formänderung, elastische und unelastische 162.  
 Formänderungsarbeit, Größe der 162.  
 Formaldehyd 30, 51.  
 Formalin 51.  
 Formatio reticularis 788.  
 Formen des Epithels 134.  
 Fortbewegung des Venenblutes 314.  
 Fortpflanzungsorgane, männliche und weibliche 603, 641.  
 Fortsätze 141, 152.  
 — der Zellen 140.  
 — zitzenförmige 142.  
 Fovea centralis 893.  
 Freie Endigungen 851, 857.  
 — Knospen 861.  
 Fremdkörperspeicherung 376.  
 Freßzellen (Phagozyten) 171.  
 Frontlinse 14.  
 Füßchen 141.  
 Fundusdrüsen 497.  
 Funktion 106.  
 Funktionsabschnitt 145.  
 Funktionsarten der Drüsen 147.  
 Funktionsschicht des Uterus 652.  
 Furchungen der Haut 686.  
 Furchungsteilung 88.  
 Furchungszellen 46, 71.  
 Gabelfasern 300.  
 Gallein 929.  
 Gallenblase 543.  
 Gallengang 535.  
 Gallenkapillaren 533.  
 Gallenwege 543.  
 Gallerte 38, 39, 44, 49, 153.  
 Gallertgewebe 153.  
 Gallertstruktur 39.  
 Ganglien 823.  
 — des autonomen Systems 837.  
 Ganglienkugeln 759.  
 Ganglienleiste 759.  
 Gangliennutterzellen 760.  
 Ganglienschicht des Kleinhirns 793.  
 Ganglienzellen 31, 66, 121, 744.  
 Ganglienzellenschicht der Netzhaut 889.  
 Ganglion acusticum vestibulare 867.  
 — cochleare 878.  
 — Gasseri 836.  
 — spinale 824, 836.  
 — spirale 878.  
 Gaumen, der 433.  
 Gaumenmandeln 351.  
 Gebiet der vernachlässigten Dimensionen 844.  
 Gefäß, Elze-Dehoffsches 596.  
 Gefäß-Drüsen-schicht 682, 684.  
 Gefäßbahnen 134.  
 Gefäßhaut 887.  
 Gefäßkanäle 765.  
 Gefäßscheide 302.  
 — Pfuhsche 537.  
 Gefäße der Arterienwand 302.  
 — der Schilddrüse 393.  
 — des Darmes 484.  
 — des Herzens 333.  
 — des Penis 633.  
 Gefäßsystem 287.  
 — der Haare 700.  
 — der Lamellenkörperchen 703.  
 — der Leber 535.  
 Gefäßwurzelscheide 313.

- Gefäßzone der Niere 583.  
 Geflechtknorpel 198.  
 Geformte Bindesubstanzen 183.  
 — Sekrete 81, 82.  
 Gefrierschnitte 928.  
 „Gefühl“ 850.  
 Gehirnschicht der Netzhaut 889.  
 Gehörgang, äußerer 138.  
 Gehörknöchelchen 867, 869.  
 Gehörorgan 867, 870.  
 Geißeln 27, 79.  
 Geißelzelle 63.  
 Gel 38, 40, 49.  
 Gelatine 38.  
 Geldrollenanordnung 335, 336.  
 Gelenke 254.  
 — Inneres der 134.  
 Gelenkkapsel, Verstärkungsbänder der 183.  
 Gelenkkapseln 183, 256.  
 Gelenkknorpel 241.  
 Gelenkschleimhaut 256.  
 Gelenkzwischenscheiben 208.  
 Genarischer Streifen 819 (Abb. 961).  
 Genealogie der Blutzellen 344.  
 Generallamellen 221.  
 Genetische Einheit des Neurons 744.  
 Genotypus 45, 102, 118.  
 Geruchssinn 864.  
 Gerüsteiweißkörper 158.  
 Geschlechtsdrüsen 407.  
 Geschlechtsorgane, äußere weibliche 663.  
 Geschlechtswege, die weiblichen 647.  
 Geschlechtszellen 63.  
 Geschmacksknospen 861.  
 Geschmackssinn 861.  
 Geschwülste 129.  
 Gesichtsfeld II, 12, 13, 14, 15.  
 Gestalt, polyedrische 135.  
 — sternförmige 152.  
 Gewebe 62, 123.  
 — adenoides 181.  
 — Ausgestaltung der embryonalen 154.  
 — chondroide und chordoide 206.  
 — elastisches. Verhalten von kollagenem und elastischem 163.  
 — lebensfrisches 155.  
 — lymphoides 350.  
 — nachgebende und widerstehende 165.  
 — Technologie der mechanischen 164.  
 — Vermehrung der sezernierenden 145.  
 — zytogenes 181.  
 Gewebearten 63.  
 Gewebefunktion 121.  
 Gewebezellen 62, 63.  
 Gewebsflüssigkeit 153, 171.  
 Gewebsspalten 176.  
 Gewebstod 130.  
 Gewebsumbildung 128.  
 v. Gieson-Färbung 160.  
 Gilsons Lösung 925.  
 Gitterfasern 168.  
 — der Leber 543.  
 Gittersysteme 176.  
 Glandula bulbourethralis 629.  
 — lingualis anterior 431.  
 — parotis 432.  
 — sublingualis 423.  
 — submaxillaris 423.  
 — thyreoidea 392.  
 Glandulae circumanales 522.  
 — olfactoriae 867.  
 — parathyreoideae 395.  
 — sublinguales minores 423.  
 Glans penis 638.  
 Glanzschicht 677.  
 Glanzstreifen des Herzmuskels 284.  
 Glashäute 141.  
 Glashaut 728, 895.  
 Glaskörper 887, 907.  
 Glatte Muskelzellen 122.  
 — Muskulatur 66.  
 Gleichgewichtsorgan 867.  
 Gleitlager 166.  
 Glia 755, 762.  
 Gliafasern 756.  
 Gliagerüst des Auges 891.  
 Gliamutterzellen 760.  
 Gliareticulum, Hellsches 756.  
 Gliaschleier 762.  
 Gliazellen 121.  
 — periphere 824.  
 Gliederung der Drüsen 145.  
 Glissonsche Kapsel 531, 537.  
 Glocke des Zahnes 468.  
 Glomerulus 584.  
 Glukosamin 190.  
 Glykogen 33, 57.  
 Glykogenschollen 81.  
 Glykokoll 159.  
 Glycerin 14.  
 Golgi-Manzoni-Körperchen 857.  
 Golgi-Methode 749.  
 Golgis schwarze Reaktion 758.  
 Golgische Reaktion 747.  
 Golgischer Netzapparat 749.  
 Golgi-Zellen 795.  
 Gonade 603.  
 Grafsche Follikel 644.  
 Grandryische Körperchen 857.  
 Granula 24, 28, 81.  
 — in Drüsenzellen 148.  
 Granulalehre 46.  
 Granulattheorie 25.  
 Granulationes arachnoidales Pacchioni 777.  
 Granulationsgewebe 169, 171.  
 Granulozyten 338.  
 — azidophile, eosinophile 339.  
 — basophile oder Mast-Granulozyten 339.  
 — neutrophile polymorphkernige 339.  
 Granulomtypus 28.  
 Graue Nervenbündel 829.  
 — Substanz, Bau der 763.  
 Grenzhäute 891.  
 Grenzscheide der Knochenhöhlen 216.  
 Grenzstrang 837.  
 Grisea 763.  
 Größe von Ganglienzellen 745.  
 Großes Netz 577.  
 Großhirn 797.  
 Großhirnrinde, Körnerschicht der 803.  
 — Molekularschicht der 801.  
 — Pyramidenschicht der 803.  
 — Spindelzellenschicht der 803.  
 Grundfasern 805.  
 Grundform der Zellen 137.  
 Grundkonstruktion 165.  
 Grundmembran 270.  
 — der Kapillaren 289.  
 — der Luftröhre 556.  
 Grundorganisation 19.  
 Grundplasma 25, 32, 60, 98, 751.  
 Grundsubstanz 65, 152, 154, 172.  
 — des Knorpels 190, 198.  
 — des Bindegewebes 171.  
 — des Knochens 214.  
 — im engeren Sinne 175.  
 Gyrus hypocampi 797.  
 Haarbalg 721.  
 — bindegewebiger 727.  
 Haarbeet 733.  
 Haare 719.  
 Haargefäße 289.  
 Haarkeim 731.  
 Haarkutikula 723.  
 Haarnerven 851.  
 Haarpapillen 442, **731**.  
 Haarschaft 723.  
 Haarscheiben 734.  
 Haarwulst 731.  
 Haarwurzel 721.  
 Haarzapfen 731.  
 Haarzellen 24, 875, 877.  
 Haarziebel 721.  
 Habenula perforata 878.  
 Hämatoxylin 53, 929.  
 Hämatoxylinfärbung 56.  
 Hämodynamik 293.  
 Hämpoetisches System 182.  
 Härchen der Sinneszellen 865.  
 Häute, seröse 572, 134.

- Häutiges Labyrinth 870.  
 Haftkamm 675, 679, 687.  
 Halbmonde des lymphatischen Gewebes 447.  
 — v. Ebnersche 431.  
 Haltefasern 691.  
 Hantelform 339.  
 Haploide Zahl 100.  
 Harmonisch-aequipotentielle Systeme 110, 113.  
 Harnkanälchen, Verlauf der 584.  
 Harnorgane 579.  
 Harnröhre 628.  
 Harnwege 598.  
 — Epithel der 134.  
 — Epithelien der ableitenden 137.  
 Harte Hirnhaut 771, 773.  
 Harz 13, 922.  
 Hassalsche Körper 389.  
 — — der lymphoepithelialen Organe 451.  
 Haubenregion 791.  
 Hauptstück 588.  
 Hauptzellen 498.  
 — der Hypophyse 406.  
 Haut 673.  
 — Selbstreinigung der 137.  
 Hautdrüsen 706.  
 Hautkapillarmikroskopie 698.  
 Hautporen 721.  
 Hautrezeptoren 851.  
 Haversscher Kanal 221.  
 Haverssches System 221.  
 Heidenhains Gemisch „Susa“ 926.  
 Heldsches Gliaretikulum 756.  
 Helldunkelfeldkondensor 155.  
 Helffeld 23.  
 Helffeldmikroskopie 12, 13, 14, 15, 16.  
 Helligkeitsunterschiede 14.  
 Hellysche Lösung 925.  
 Henlesche Scheide 828.  
 — Schicht des Haares 724.  
 — Schleife 582.  
 Herbstsche Körperchen 857.  
 Herrmanns Flüssigkeit 925.  
 Herz 323.  
 — peripheres 296.  
 Herzanlage 288.  
 Herzarbeit, rhythmische 166.  
 Herzbeutel 576.  
 Herzmuskelzellen 284.  
 Herzmuskulatur 282.  
 Hexenmilch 713.  
 Hilfszellen 604.  
 Hilus der Lymphknoten 353.  
 Hintere Kammer 887.  
 Hinterhorn 787.  
 Hinterstrang 789.  
 Hinterwurzel 788.  
 Hirnanhang 403.  
 Hirnhäute 770.  
 Hirnnervenganglien 836.  
 Hirnrinde 763.  
 Hirnrindenkarte 798.  
 Hirnsand 820.  
 Hirnstamm 790.  
 Histiozyten 173, 376.  
 Histiozytengruppe 341.  
 Histologie 18.  
 — der Ganglienzelle 745.  
 — spezielle 133.  
 Histologische Reaktionsbasis 752.  
 Hoden 603.  
 Hodenkanälchen 603.  
 Höhlen, seröse 572.  
 Höhlengrau 763, 790.  
 Hörbläschen 867.  
 Hörgrübchen 867.  
 Hörknöchelchen 881.  
 Hörner 787.  
 Hörzahn 877.  
 Hohlspiegel 13, 14.  
 Holokrine Drüse 84.  
 Hookesche Formel 163.  
 Horizontalzellen 890.  
 Hormone 36, 45, 72, 81, 287.  
 Horn 136.  
 Horngebilde 136.  
 Hornhaut 136, 887, 907.  
 Hornpapillen 442.  
 Hornproduktion 137.  
 Hornschicht 673, 677.  
 Hornschuppen 136.  
 Hornwerkzeuge der Wirbeltiere 142.  
 Hortega-Glia 756.  
 Howshipsche Lakunen 243.  
 Hoyer-Grossersche Organe 742.  
 Hüllen 170.  
 — bindegewebige 145.  
 Hülsenarterie 365.  
 Hülsenarterien, Bau der 375.  
 Hülsenkapillaren 365.  
 Humerus 250.  
 Huxleysche Schicht des Haares 724.  
 Hyaloplasma 25.  
 Hydrationswasser 40.  
 Hypolemmale Endplatte 859.  
 Hypomorphe Zelle 143.  
 Hyponychium 735, 737.  
 Hypophyse 403.  
 Hypothese 28.  
 Idioplasma 23.  
 Idiozom 32.  
 Immersion 14.  
 Immersionssysteme 9, 11.  
 Implantation 658.  
 Implantationskegel 747.  
 Imprägnation 168.  
 Infektion 46.  
 Infusorien 16, 26, 27.  
 Innenpfeiler 876, 877.  
 Innenstreifen 584.  
 Innenzone der Niere 584.  
 Innenzylinder 832.  
 Innere, das — des Knorpelstückes 194.  
 Innervation des Cortischen Organs 877.  
 Inselapparat 407, 527.  
 Integrationsorte 787.  
 Interalveolarporen 570.  
 Interalveolareseptum 570.  
 Interannuläres Segment 827.  
 Interferenzerscheinung 8.  
 Interferenzfarben 225.  
 Interglobularräume 457.  
 Intermizellares Wasser 40.  
 Intermizellarräume 46.  
 Interstitiallamellen 222.  
 Interstitielle Körner 272.  
 Interterritorien 192.  
 Interterritorier Raum 659.  
 Interzellularbrücken 140.  
 Interzellularlücken 136, 139.  
 Interzellulärschicht 65, 152.  
 Intima 297, 301.  
 — der Venen 318.  
 — Piae 764, 775.  
 Intraepitheliale Nervenendigungen 851.  
 Intrazelluläre Speicherprodukte 81.  
 Intussuszeption 198.  
 Iondispers 171.  
 Ionen 36, 39, 153.  
 Iris 898.  
 Isokortex 797.  
 Isolationsmethoden 139, 160, 930.  
 Isotrope Schicht 270, 282.  
 Isthmus 427.  
 Kabelstadium der Nerven 824.  
 Kämme der Haut 682.  
 Kaliber 296.  
 Kalksalze 217.  
 — Ablagerung 230.  
 Kaltempfänger 853.  
 Kaltpunkte 851.  
 Kambiumschicht des Periosts 231.  
 Kammer, hintere, vordere 887.  
 Kammerwinkel 902.  
 Kandelaberarterien 697.  
 Kanälchen, Knochen- 224.  
 Kanäle in Epithelien 140.  
 — Volkmannsche durchbohrende 253.  
 Kanal, Haversscher 221.  
 — Volkmannscher 223.  
 Kanalsysteme 143.  
 — der Lymphknoten 357.  
 Kapillare Sinus 529.  
 Kapillaren 289.  
 Kapillarendothelien 289.

- Kapillargebiete der Haut 696.  
 — die übrigen 701.  
 Kapillarnetze der Haut 695.  
 Kapsel der Knorpelhöhle 192.  
 — Schwannsche 837.  
 Kapseln 170, 183.  
 Karmin 53.  
 Karotidenknötchen 398.  
 Karyokinese 86, 87, 88, 96.  
 Karyorhexis 348, 677.  
 Kationen 51.  
 Kegelpapillen 442.  
 Kehlkopf 551.  
 Keimbahn 42.  
 Keimblätter 121, 134.  
 Keime von Seeigel 141.  
 Keimepithel 604, 606.  
 Keimfleck 646.  
 Keimhüllen 106.  
 Keimschicht 136, 673, 674.  
 Keimzellen 63.  
 Keimzentrum 351.  
 Keratin 678, 681.  
 Keratohyalin 677.  
 Kerkringsche Falten 508.  
 Kern 20, 21, 52, 57.  
 — der Ganglienzelle 746.  
 — linsenförmiger 135.  
 Kernzyklus 90.  
 Kernplasmarelation 98.  
 Kernvakuole 42, 57.  
 Kiemenstrahlen 153.  
 Kinetisches Organ 867.  
 Kittflächen 216.  
 Kittlamelle 244.  
 Kittlinien des Herzmuskels 284.  
 Kittsubstanz 139, 140, 141, 158.  
 Klappen des Herzens 327.  
 Klasmatozyten 173, 379.  
 Kleinhirn 793.  
 Kleinhirnmark 797.  
 Kletterfasern 768, 796.  
 Klitoris 663.  
 Knäueldrüsen apokrine 706.  
 — ekrine 708.  
 Knochen 165, 214.  
 — Beleg-, Deck-, Ersatz- 228.  
 — enchondraler 237.  
 — geflechtartiger 218.  
 — knorpelig vorgebildeter 228.  
 — kurzer, glatter 247.  
 — nicht knorpelig vorgebildeter 228.  
 — periostaler 233.  
 — Verbindung der 253.  
 Knochenbildner 229.  
 Knochenbildung, enchondrale, perichondrale 233.  
 — freie 229.  
 — mit Knorpelmodell 229.  
 Knochengewebe 170.  
 Knochenhöhlen 214.  
 Knochenkanälchen 215, 224.  
 Knochenknorpel 217.  
 Knochenkörperchen 216.  
 Knochenmanschette 233.  
 Knochenmark 134, 182, 248, 345.  
 — primäres 231.  
 Knochenmarksriesenzelle 248.  
 Knochenröhrchen 221, 231.  
 Knochenschalen 222.  
 Knochenspongiosa 107.  
 Knochenzellen 231.  
 Knöchernes Labyrinth 870.  
 Knötchenkapillaren 367.  
 Knorpel 187.  
 — Ablagerung im 202.  
 — Alterserscheinungen im 201.  
 — der elastische 203.  
 — elastischer und hyaliner 166.  
 — elastischer, Faser- 187.  
 — Entstehung und Wachstum des hyalinen 196.  
 — Erweichungen im 203.  
 — fötaler 197.  
 — hyaliner 170.  
 Knorpelfasermantel 560.  
 Knorpelgrundsubstanz 188.  
 Knorpelhöhlen 188.  
 Knorpelkappe 258.  
 Knorpelkugel 193.  
 Knorpelsehne 209.  
 Knorpelspangen der Luftröhre 194.  
 Knorpelverbindungen 254.  
 Knospe 110.  
 Knospenarterien 394.  
 Knospung 145.  
 Knoten im elastischen Knorpel 204.  
 Koagulation 51.  
 Koagulationsnekrose 189.  
 Kochsalzlösung 47.  
 Kölbchen der Sinneszellen 865.  
 Köllikers Kapselgefäß 596.  
 Körnchen 152.  
 Körner, die interstitiellen 272.  
 — im elastischen Knorpel 205.  
 Körnerschicht 673.  
 — äußere, innere 803.  
 — des Kleinhirns 793.  
 Körnerschichten der Netzhaut 889.  
 Körnerzellen 798, 800.  
 Körper, Hassalsche 389.  
 Körperbedeckung 136.  
 Körperchen, Golgi-Manzonische 857.  
 — Grandrysche 857.  
 — Herbstsche 857.  
 — Lamellen- 854, 857.  
 — Meißnersche 852.  
 — Pacinische 854.  
 — Vatersche 854.  
 Körperwachstum 123.  
 Kohlehydrate 36, 57.  
 Kolbenhaar 733.  
 Kollagen 158, 190.  
 Kollagene Faser, Reaktionen zur Erkennung der 160.  
 — Fibrillen 65, 82.  
 Kollagenfasern 141.  
 Kolloid 392.  
 Kolloidaler Verteilungszustand 21.  
 Kolloidchemie 17, 37, 40.  
 Kolloiddispers 171.  
 Kolostrum 717.  
 Kolostrumkörperchen 717.  
 Kombination von Beanspruchungen 165.  
 Kommissuren des Rückenmarks 787.  
 Kompakta 107, 656.  
 Kompensationsokulare 11.  
 Kondensor 14.  
 Kondensorimmersion 16.  
 Kongruenz der Gelenkflächen 166.  
 Konstruktionselemente 154.  
 Kontraktilen Organ 79.  
 Kontraktion, Problem der 273.  
 Kontraktionsknoten 265.  
 Kontraktionsphänomen 297.  
 Konturen 135.  
 Koordination 79.  
 Koordinationslehre 39, 40.  
 Korbzellen 150.  
 Korium 141, 673.  
 Kornea 887, 907.  
 Kraftsinn 858.  
 Krausche Drüsen  
 — Endkolben 853.  
 Kreislauf in der Milz 364.  
 Kreuz, negatives 157.  
 Krusta 25, 42.  
 Krypten 142.  
 — der Magenschleimhaut 496.  
 — in Magen und Darm 138.  
 Kugelknorpel 198.  
 Kultur 151.  
 Kupfersulfat 51.  
 Kupfersche Sternzellen 377, 540.  
 Kupula 884.  
 Kutanes Netz 697, 705.  
 Kutikulae 34.  
 Kutikularbildungen 141.  
 Kutikularsaum 142, 508.  
 Kutis 673.  
 Labia majora 671.  
 — minora 663.  
 Labrum glenoidale 209.  
 Labyrinth 867, 869.  
 — der Niere 596.  
 — häutiges 135.  
 Labyrinthkanal 870.  
 Längenwachstum des Knorpels 241.  
 Läppchen 145.

- Lakunen, Howshipsche 243.  
 Lamella statica 252.  
 Lamellen 154.  
 — General- 221.  
 — Interstitial- 222.  
 — Spezial- 221.  
 Lamellenknochen 218.  
 Lamellenkörperchen 854.  
 Lamellensysteme 221.  
 Lamina basalis 877.  
 — cribrosa 894.  
 — fibrosa 328.  
 — — des Perikards 333.  
 — fusca sklerae 897.  
 — reticularis 877.  
 — serosa des Perikards 333.  
 — spiralis ossea 870, 872.  
 Langerhanssche Inseln 407.  
 Langhans-Schicht 659.  
 Langhans-Zellen 677.  
 Langersche Spaltmethode 683.  
 Lanugo 719, 694.  
 Lappen 145.  
 Larven 153.  
 Lebende Struktur 42.  
 Lebenserscheinungen 74.  
 Lebenslauf der Zelle 172.  
 Lebenssubstrat 21.  
 Leber 528.  
 Leberläppchen 529.  
 Lebersche Theorien der  
 Kammerwasserzirkulation  
 904.  
 Leder 682, 684.  
 Lederhaut 141, 170, 673, 682.  
 Leistenhaut 682.  
 Leistung, mechanische 154.  
 Leistungen 150.  
 — der Haut 673.  
 — der Milz 361.  
 Leitgewebe 827.  
 Leitungsbogen 787.  
 Leitungsröhre 20.  
 Leptomeninx 771, 774.  
 Leukopenie 334.  
 Leukoplasten 30, 342.  
 Leukopoese 348.  
 Leukozyten 78, 169, 336.  
 Leukozytose 334.  
 Leydigsche Zellen 605.  
 Lezithin 36.  
 Lichtbrechung, Änderung der  
 160.  
 Lider 913.  
 Lidranddrüsen 706.  
 Lieberkühnsche Drüse 125.  
 — Krypten 509.  
 Ligamenta des Uterus 654.  
 Ligamentum circulare des  
 Zahnes 464.  
 — denticulatum 777.  
 — Nuchae 164.  
 — pectinatum 903.  
 Ligamentum spirale 871, 872,  
 875.
- Limbus cornea 907, 916.  
 — laminae spiralis 872, 875.  
 Liniensystem 20.  
 Linse 886, 905.  
 Linsenepithel 905.  
 Linsenepithelfasern 905.  
 Linsenepithelkapseln 905.  
 Lipasen 181.  
 Lipoide 41, 42, 53, 59.  
 Lippen 432.  
 Lippenrot 433.  
 Liquor cerebrospinalis 770,  
 774.  
 Lissauersche Randzone 787.  
 Literatur über die Muskulatur  
 285.  
 — über Stützsubstanzen 261.  
 — zu den Organen der Reiz-  
 aufnahme 920.  
 — zum Nervensystem 849.  
 — zur Technik 931.  
 Littresche Drüsen 629.  
 Lobuli testis 604.  
 Lobus olfactorius 797.  
 Locus coeruleus 792.  
 Lösungen 925.  
 Ludwigsches Gefäß 596.  
 Lückensystem 140.  
 Luftröhre 556.  
 Luftwege 135, 544.  
 Lunge 557.  
 — Blutgefäße der 568.  
 — Nerven der 568.  
 Lungenalveolen 135.  
 — Auskleidung der 135.  
 Lungengewebe, Gliederung des  
 562.  
 Lunula 735.  
 Lupe 3.  
 Luteinzellen 647.  
 Lymphatisches System 350.  
 — — peripheres 352.  
 — Wundernetz 357.  
 Lymphbahnen 134.  
 Lymphge 333, 342.  
 Lymphfollikel 364.  
 Lymphgefäße der Leber  
 540.  
 — der Niere 597.  
 Lymphgefäßsystem 320.  
 — Entstehung des 288.  
 Lymphherz 321.  
 Lymphkapillaren 321.  
 Lymphknoten 181, 350.  
 Lymphoblasten 355.  
 Lymphoepitheliale Organe  
 351.  
 — — der Mundhöhle 444.  
 — Symbiose 447.  
 Lymphoides Gewebe 350.  
 Lymphozyten 338.  
 Lymphscheiden 321.  
 Lymphsinus 358.  
 Lymphspalten 321.
- Macula lutea 893.  
 Maculae acusticae 882.  
 Magen 494.  
 Magenrübchen 496.  
 Makromeren 112.  
 Makrophagen 173, 341.  
 Mallory-Färbung 160, 930.  
 Malpighische Körperchen  
 364, 368, 582, 584.  
 Mamilla 715.  
 Mandelpröpfchen 453.  
 Mantelfasern 94.  
 Manzoni-Golgische Kör-  
 perchen 857.  
 Marginale Glia 764.  
 Mark der Lymphknoten 355.  
 — des Großhirns 797.  
 — des Haares 723, 724.  
 — des Kleinhirns 797.  
 — des Ovars 643.  
 Markbüschel 592, 597.  
 Markhöhle 245.  
 Markraum 245.  
 — primärer 233.  
 Markreifung 762.  
 Markscheide 762, 768, 824.  
 Markstränge 355.  
 — der Thymus 386.  
 Markstrahlen 582.  
 Markzellen der Thymus 388.  
 Maschen 175.  
 Mast-Leukozyten, basophile  
 174.  
 Mastzellen 174.  
 Material der Arterienwand  
 295.  
 — formbar elastisches und  
 formbar plastisches 166.  
 — zugfestes, widerstandslos-  
 biegsames 166.  
 Materialien des Skeletbaues  
 165.  
 Materialpotenzen 121.  
 Matrix 136, 735, 739.  
 Mattscheibe 14.  
 Mazerationsmethoden 139.  
 Meatus acusticus internus 877.  
 Mechanik des Blutstromes in  
 Arterien 293.  
 Media 297.  
 — der Venen 318.  
 Mediastinum testis 604.  
 Medullarplatte 122, 759.  
 Medullarrinne 759.  
 Medullarrohr 121, 122, 759.  
 Megakaryozyten 348.  
 Megaloblasten 342.  
 Mehrfachfärbungen 36.  
 Mehrlinge 427.  
 Meibomsche Drüsen 706,  
 917.  
 Meißnersche Tastkörper-  
 chen 852.  
 Meißnerscher Plexus 490.  
 Membran 21, 23.  
 — gefensterter 156.

- Membrana elastica externa 299.  
 — — interna 299.  
 — granulosa 644.  
 — limitans gliae 764.  
 — — externa, interna des Auges 891.  
 — — piae 765.  
 — reticularis 876.  
 — tectoria 877.  
 — tympani secundaria 872.  
 Membranae elasticae 297.  
 Membranen 141, 183.  
 Membrangehäuse 189.  
 Menisci 208.  
 Menstruation 655.  
 Meridianspannung 296.  
 Merkselsche Tastzellen 851.  
 Merokrine Drüse 84.  
 Mesenchym 122, 133, 150, 281.  
 — sekundäres 123, 151.  
 — Verdichtungen des 154.  
 Mesenchymnetz 67.  
 Mesenterium 577.  
 Mesoderm 121, 122, 134.  
 Mesomeren 112.  
 Mesothel 134, 572, 574.  
 Metachromatisch 148.  
 Metallimpragnation 54.  
 Metallniederschläge 54.  
 Metaphase 91, 94.  
 Metaplasie 128.  
 Metaplastische Regeneration 128.  
 Metazoen 68.  
 Metazoenkörper 69, 71.  
 Methode der Darstellung des Nervensystems 757.  
 Methylalkohol 51.  
 Methylenblau 41, 48.  
 Mikrogliä 764.  
 Mikromeren 112.  
 Mikrometerschraube 10, 31.  
 Mikronen 153.  
 Mikroorganismen 64.  
 Mikroorganismen 64.  
 Mikrophagen 341.  
 Mikrophotographie 17.  
 Mikroskop 9, 20.  
 — Wirkungsweise 1.  
 Mikroskopierplatte 14.  
 Mikrosomen 24.  
 Milch 717.  
 Milchdrüsen 148, 706, 713.  
 Milchflecken 350, 578.  
 Milchleiste 713.  
 Milchsäure 715.  
 Milz 134, 181, 361.  
 Milzgewebe 363.  
 Milzretikulum 368.  
 Milzsäure 365, 368.  
 Milzvene 365.  
 Mineralsäure 51.  
 Mitochondrien 29.  
 Mitose 86, 87, 88, 96.  
 Mittelmembran 270.  
 Mittelohr 867.  
 Mittelschicht 328.  
 Mittelstück der Spindelfaser 858.  
 Mizellartheorie 39, 45.  
 Mizellen 39, 40, 44.  
 Modiolus 870.  
 Moleküle 35, 39, 153.  
 Molekulargewicht 35.  
 Molekularschicht 793.  
 — der Großhirnrinde 801.  
 Molekularsubstanz 763.  
 Mollische Drüsen 917.  
 Molybdänhämatoxylin 56.  
 Monaster 89.  
 Monozyten 339.  
 Montgomerysche Drüsen 716.  
 Moosfasern 796.  
 Morgagnische Kanälchen 522.  
 — Taschen 522.  
 Morphologie 27.  
 Motorische Endigungen 843.  
 — Endplatten 844.  
 — Ursprungskerne 787.  
 Müllersche Flüssigkeit 925.  
 — Stützzellen 891.  
 Müllersches Gesetz 854.  
 Mukoide 190.  
 Multiforme Zellen 798, 803.  
 Multipolare Ganglienzellen 745, 837, 838.  
 Mundhöhle 136, 411.  
 — Die kleinen Drüsen der 144.  
 Muscularis mucosae der Speiseröhre 482.  
 Musculus ciliaris 902.  
 — stapedius 879.  
 — tensor tympani 879.  
 Muskelfaser 133.  
 — Entwicklung der 281.  
 Muskelfasern, klare 273.  
 — rote 273.  
 — trübe 273.  
 — weiße 273.  
 Muskelfibrille 22.  
 Muskelgewebe 63.  
 Muskelkörperchen 272.  
 Muskellogen 279.  
 Muskelsäulchen 268.  
 Muskelschicht des Darmes 486.  
 Muskelspindeln 280, 857.  
 Muskelzellen, glatte 145.  
 Muskulatur 66, 263.  
 — der Arterie 301.  
 — der Haut 692.  
 — Literatur über die 285.  
 — glatte 263.  
 — quergestreifte 263.  
 Mutterschicht 136.  
 Muzin 154, 158.  
 Myelin 41, 770, 825.  
 Myelinfiguren 41, 825.  
 Myeloarchitektonik 766.  
 Myeloblasten 348.  
 Myeloisches Gewebe in der Thymus 390.  
 — Gruppe 338.  
 — Zellen, Stammbaum der 349.  
 Myeloisches System 345.  
 Myeloplaxen 236.  
 Myelozyten 348.  
 Myoblasten 281.  
 Myoepikardialer Mantel 285, 323.  
 Myoepithelzellen 421.  
 Myofibrillen 27, 95, 264, 268, 281.  
 Myofibrillenmantel 282.  
 Myohämatin 273.  
 Myokard 323, 326.  
 Myometrium 650.  
 Myoseptum 281.  
 Myotom 281, 843.  
 Nabelstrang 153.  
 Nachschub der Zellen 138.  
 Nägel 734, 735.  
 Nährmedium 151.  
 Nagelbett 735.  
 Nagelfalz 735, 740.  
 Nagelplatte 737.  
 Nagelwall 735, 740.  
 Nase 135.  
 Nasenhöhle 545.  
 Nasenmuschel 548.  
 Nasenrachenraum 136.  
 Natriumsulfat 18.  
 Natternhemd 137.  
 Nebenhoden 618.  
 Nebenniere 396.  
 Nebennierenmark 400.  
 Nebennierenrinde 398.  
 Nebenzellen 498.  
 Negativform 169.  
 Nematoden 93.  
 Neoptortex 797.  
 Nephron 583.  
 Nerv-Muskelsystem: Einheit des 843.  
 Nerven: Aufbau der 830.  
 — der Arterienwand 302.  
 — der Leber 540.  
 — der Lunge 568.  
 — der Niere 597.  
 — der Schilddrüse 393.  
 — der Speiseröhre 483.  
 — des Augapfels 908, 912.  
 — des autonomen Systems 837.  
 — des Darmes 489.  
 — des Herzens 333.  
 Nervenbündel, die grauen 829.  
 Nervenendigungen: eingekapselte 851, 852, 857.  
 — freie 851, 857.  
 — intraepitheliale 851.  
 Nervenfasern 66, 744.  
 — Bau der peripheren 829.  
 Nervenfasern: die weißen 824.



- Nervengewebe 63, 744.  
 Nervenröhren 825.  
 Nervenstrang 832.  
 Nervensubstanz 763.  
 Nervensystem 66, 73, 744.  
 — autonomes 824.  
 — das periphere 823.  
 — zentrales 759.  
 — zerebrospinales 824.  
 Nervenzellen 66, 121, 125  
 Nervus acusticus 878.  
 — opticus 890, 893.  
 Netz, großes 577.  
 — embryonal bindegewebiges 152.  
 — mesenchymales 152.  
 Netzfäden 169.  
 Netzhaut 885, 889.  
 Netzknochen 203.  
 Netzmaschen 152.  
 Netzwerk 151.  
 Neubildung von Kapillaren 289.  
 Neukeratingerüst 825.  
 Neuralplatte 759.  
 Neurilemm 827, 829.  
 — und Sarkolemm 829.  
 Neurit 66, 746, 765, 766.  
 Neuroblast 125, 744, 747, 760.  
 Neuroepithelzellen 865.  
 Neurofibrillen 27, 747, 750.  
 Neurofibrillenstruktur 753.  
 Neuroglia 755.  
 Neurokeratin 770.  
 Neuron 66, 744.  
 Neuronentheorie 744.  
 Neuropil 843.  
 Neuroplasma 744, 750.  
 Neuroplasmatische Fasern 744.  
 Neutrale Fläche 196.  
 Neutralfette 36.  
 Neutralrot 48.  
 Nidabuchscher Fibrinstreifen 660.  
 Niere 579.  
 Nierenbecken 600.  
 Nierenkapsel 582, 593.  
 Nierenkörperchen 582.  
 Nierenlabyrinth 582.  
 Nierenschleifen 135.  
 Nierensubstanz 582.  
 Nisslsche Körperchen 747.  
 Nissl-Substanz 747.  
 Noduli lymphatici aggregati 351.  
 — — solitarii 350.  
 Nucleus dentatus 793.  
 — proprius corn. post. 787.  
 — pulposus 213.  
 — ruber 787, 792.  
 Nuhn'sche Drüsen 423, 431.  
 Nukleine 31, 59.  
 Nukleinsäure 31, 35.  
 Nukleolen 23, 58.  
 Nukleoproteide 35.  
 Oberflächenfunktion 133, 142.  
 Oberflächenschicht 656.  
 Oberflächenvergrößerung 142.  
 Oberhäutchen 677.  
 — des Haares 724.  
 Oberhaut 673.  
 — Epithel der 136.  
 Objektiv 5, 8, 11.  
 Objektträger 10, 14.  
 Odontoblasten 455, 464.  
 Öffnung des Objektivs 8.  
 Öffnungsbild 7.  
 Ödem 176.  
 Ödembläschen, künstliches 155.  
 Ohr 867.  
 — äußeres 882.  
 Ohrmuschel 867.  
 Okular 5, 11.  
 Oligodendroglia 756.  
 Omentum majus 577.  
 Ontogenie 104.  
 Oolemma 646.  
 Oocyte 643.  
 Opticusfaserschicht 890.  
 Ora serrata 889.  
 Orcein 930.  
 Organe 150.  
 — Beweglichkeit der 171.  
 — der chemischen Sinne 861.  
 — der Reizaufnahme 850.  
 — der Reizbearbeitung 673.  
 — der Stoffaufnahme 411.  
 — des Stoffverkehrs 287.  
 — lymphatische 181.  
 — mit innerer Sekretion 383.  
 — Zusammenhalt der 170.  
 Organismus 18, 19.  
 Organkomplex 126.  
 Organleistung 133.  
 Orificium urethrae 669.  
 Osmiumsäure 42, 51, 53, 56.  
 Osmiumtetroxyd 51.  
 Osteoblasten 228, 229.  
 Osteoid 231.  
 Osteoklasten 236.  
 Osteon 221.  
 Otolithen 884.  
 Otolithenmembran 884.  
 Ovarium 641.  
 Oxychromatin 60.  
 Oxychromiolen 58.  
 Oxydasereaktion 338, 339, 348.  
 Pacchionische Granulationen 777.  
 Pacinische Körperchen 854.  
 Paläokortex 797.  
 Paneth'sche Zellen 509.  
 Pankreas 523.  
 Pankreasinseln 407.  
 Papilla acustica spiralis 875.  
 — nervi optici 893.  
 Papillae conicae 442.  
 — filiformes 441.  
 — foliatae 444, 861.  
 — fungiformes 444, 861.  
 — vallatae 444, 861.  
 Papillargefäße 697.  
 Papille des Haares 721.  
 Papillen 142, 682.  
 — der Haut 673.  
 — der Niere 582.  
 — der Zunge 441.  
 Papillengänge 583.  
 Papillstock 441.  
 Paraboloidkondensator 155.  
 Paraffin 53.  
 Paraffineinbettung 926.  
 Paraganglien 403.  
 Parallelkontakt 768.  
 Paramyometrium 650.  
 Paranephros 396.  
 Parasiten 129.  
 Parenchym 170.  
 Parotisdrüse 144.  
 Pars analis recti 521.  
 — coeca retinae 889.  
 — intestinalis recti 521.  
 — membranacea des Schlundes 479.  
 — olfactoria der Nase 548.  
 — respiratoria der Nase 548.  
 — optica retinae 889.  
 Partialsystem 70.  
 Paukenhöhle 867, 879.  
 Penis 628.  
 Pepsin 36, 160, 161.  
 Perikard 333.  
 Perichondrale Knochenbildung 233.  
 Perichondrium 188, 233.  
 Perimysium externum, internum 276, 278.  
 — — — des Herzens 324.  
 Perineurium 832, 833.  
 Periode der Querstreifung 270.  
 Periodische Veränderung des Uterus 654.  
 Periodontium 454, 464.  
 Periostr 231, 233, 253.  
 — Kambiumschicht des 231.  
 — Stratum fibrosum des 183.  
 Periostaler Knochen 233.  
 Periphere Glia 762.  
 — Gliazellen 824.  
 Peripheres Herz 296.  
 — lymphatisches System 352.  
 — Nervensystem 823.  
 Peristaltik 150.  
 Peritenonium 184.  
 Periterminales Netzwerk 768.  
 — — Boekes 844.  
 Perithele Wand 297.  
 Perizyten 291, 379.  
 „Person des gereizten Nerven“ 854.  
 Peyersche Haufen 351, 494.  
 Pfannenlippen 208.

- Pflanzenzelle 19, 21.  
 Phänotypus 118.  
 Phäochromozyten 401.  
 Phagozyten (Freßzellen) 75,  
 171, 376.  
 Phagozytose 75, 78.  
 Phalangenzellen 876.  
 Pharynxtonsille 453.  
 Phasen 37, 41.  
 Phosphatide 36.  
 Phosphor 36.  
 Phosphorsäure 36.  
 Photographie 17.  
 Pia mater 771, 775, 777.  
 Picein 930.  
 Pigment in Ganglienzellen 749.  
 Pigmentepithel der Iris 899.  
 — des Auges 885, 889.  
 Pigmentkörnchen 33.  
 Pikrinsäure 51.  
 Pilzpapillen 444.  
 Pinselarterien 364.  
 Planspiegel 13.  
 Plasmazellen 175, 338.  
 Plasmodien 63, 66.  
 Plasmodium 133.  
 Plasmolyse 20, 188.  
 Plasmosomen 30.  
 Plasmodesmen 71, 73.  
 Plastin 58.  
 Plastochondrien 29.  
 Plastokonten 29.  
 Plastosomen 22, 30, 42, 86,  
 94, 152.  
 Platinchlorwasserstoffsäure 51.  
 Platten des Alveolarepithels  
 566.  
 — epitheliale 137.  
 Plattenepithel, geschichtetes  
 134, 136.  
 Plazenta 658.  
 Plazentarzotten 67.  
 Pleura 576.  
 Plexiforme Schicht 892.  
 Plexus entericus 489.  
 — hämorrhoidarius 523.  
 — infraganglionaris 796.  
 — intragranularis 796.  
 — myentericus 489.  
 — supraganglionaris 796.  
 Plicae circulares 508.  
 — semicirculares 514.  
 Polare Differenzierung des  
 Epithels 142.  
 Polarisationsapparat 157 (s.  
 auch mikroskopische Tech-  
 nik).  
 Polsterungen 166.  
 Polstrahlen 96.  
 Polyedrische Gestalt 135.  
 Porendurchmesser 176.  
 Postganglionäre Bahn 837.  
 Postkapillare Venen 319.  
 Potenzapparat 116.  
 Potenzen 109, 114, 117.  
 Potenzfunktion 121.  
 Präganglionäre Bahn 837.  
 Präkapillare Arterien 306.  
 Präkollagene Fibrillen 168.  
 Präputiale Drüsen 641.  
 Präpermatiden 607.  
 Primärbündel 183, 184.  
 Primärer Markraum 233.  
 Primäres Knochenmark 231.  
 Primärpapille 441.  
 Primitivorgane 104, 105, 106,  
 122.  
 — die mesodermalen 122, 123,  
 150.  
 Primordialfollikel 643.  
 Primordialkranium 227.  
 Primordialskelet 227.  
 Progressive Färbung 55.  
 Projektion 17.  
 Prolegomena 133.  
 Prophase 91.  
 Proportionalitätsgrenze 163.  
 Prostata 624.  
 Prostatakern 627.  
 Prostatakörperchen 627.  
 Protomeren 46.  
 Protoplasma 20, 21.  
 Protoplasmafaserung 140.  
 Protoplasmaströmung 76.  
 Protoplasten 20, 69.  
 Protozoen 26, 31.  
 Pseudochromosom 30.  
 Pseudonucleolus 23.  
 — der Ganglienzelle 747.  
 Pseudopodien 26, 77.  
 Pseudounipolare Ganglien-  
 zellen 837.  
 — Zellen 762.  
 Pulpa der Milz 364.  
 — des Zahnes 463.  
 Pulpaanlage 470.  
 Pulpaarterien 365.  
 Pulpakapillaren 367.  
 Pulparetikulum 368, 373.  
 Pulpavenen 365.  
 Punktsubstanz 763.  
 Pupille 886, 898.  
 Purkinjesche Fasern 326.  
 — Zellen 793.  
 Pyknose 677.  
 Pyknotischer Kern 348.  
 Pylorusabschnitt 502.  
 Pyramiden der Niere 582.  
 Pyramidenschicht, äußere,  
 innere 803.  
 Pyramidenzelle 799.  
 Pyrrolzellen 173.  
  
**Quelle** 38.  
 Quellungsvorgang 199.  
 Quellungswachstum 199.  
 Quergestreifte Muskulatur 66,  
 122.  
 Querkämme 689.  
 Querlinien des Herzmuskels  
 283.  
 Rachenmandel 351.  
 Radius 251.  
 Radspeichenkern 338, 346.  
 Radspeichenstruktur 826.  
 Rami communicantes grisei  
 838.  
 — viscerales (communicantes  
 albi) 837.  
 Ramus visceralis 762.  
 Randfibrillen 264.  
 Randschleier 762.  
 Randsinus 353, 355, 662.  
 Ranviersche Einschnürung  
 826.  
 Raumbitterstruktur 158.  
 Reaktion, Ewaldsche 160,  
 182.  
 Reaktionen zur Erkennung  
 der kollagenen Fasern 160.  
 Reaktionsbasis, historische  
 752.  
 Reaktionsnorm 118.  
 Recessus pharyngeus 551.  
 Reduktion 100.  
 Reduktionsteilung 607.  
 Regenbogenhaut 898.  
 Regeneration 125, 126, 171.  
 — der weißen Nervenfasern 829.  
 Regenerationsschicht 652.  
 Regio olfactoria 864.  
 Regressive Färbung 55.  
 Regulation 119.  
 — des Blutdrucks 294.  
 Reifungsteilungen 100, 607.  
 Reihenstellung der Knorpel-  
 höhlen 239.  
 Reißnersche Membran 871,  
 875.  
 Reizaufnahme, Organe der  
 850.  
 Reizgestaltung 106.  
 Reizleitungsbahn 66.  
 Reizleitungsfasern 326.  
 Reizleitungssystem 73, 326.  
 — des Herzens 745.  
 Relativbewegung 165.  
 Resorption 64.  
 Resorzinfuchslein 930.  
 Restplasma 751.  
 Rete testis 616.  
 Retikuläres Bindegewebe 170,  
 181.  
 Retikulin 182.  
 Retikuloendothelialer Apparat  
 134, 182, 376.  
 Retikulum 167.  
 — das mesenchymatische 379.  
 Retikulumzellen 75, 379.  
 Retina 885, 889.  
 Retinakreislauf 909.  
 Retziussche Streifen 461.  
 Rezeptoren 750, 850.  
 — der Tiefensensibilität 857.  
 Rhizopoden 26, 27, 78.  
 Riechregion 798.  
 Riechschleimhaut 864.

- Richtung der Fasern 168.  
 Riesenpyramiden 800.  
 Riesenzellen 133, 169, 236, 348.  
 — der Plazenta 662.  
 Rinde der Lymphknoten 355.  
 — des Großhirns 797.  
 — des Haares 724.  
 — des Kleinhirns 793.  
 — des Ovars 643.  
 Rindenfelderung 798.  
 Rindenknötchen 355.  
 Ringerlösung 13, 47.  
 Ringspannung 296.  
 Röhrenknochen 245.  
 Rosenmüllersche Grube 551.  
 Rotationsbewegung 76.  
 Rouget-Eberth'sche Zellen 291.  
 Rückbildung 128.  
 — von Follikeln 646.  
 — von Kapillaren 289.  
 Rückenmark 787.  
 Rückenmarkshäute 771.  
 Ruffinis „Endbündel“ 857.  
 Rundzellen 350.  
  
 Säugtierembryo 153.  
 Säule, Clarkesche 788.  
 Säurealizarinblau 930.  
 Säuren 51.  
 Saffranin 148.  
 Saftspalten 176.  
 Saftstrom im Knorpel 203.  
 Sakkuli 563.  
 Sakkulus 870.  
 Salze 36, 51.  
 Salzlösung 20.  
 Samenbildungszellen 604.  
 Samenblasen 622.  
 Samenleiter 622.  
 Samenzelle 607.  
 Sammellinse 15.  
 Sammelrohr 583.  
 Sarkolemm u. Neurilemm 829.  
 Sarkolemma 268, 276.  
 Sarkoplasma 130, 268.  
 Satelliten 837.  
 Saure Farben 48, 56.  
 Scala tympani 871, 872.  
 — vestibuli 871.  
 Schachtelsysteme 223.  
 Schaffersche Schicht 727, 729.  
 Schaltstück 145, 427, 583.  
 Schaltstücke des Herzmuskels 284.  
 Schaltvenen 536.  
 Schambeinfuge 209.  
 Scharlachrot 930.  
 Scheide, Henlesche 828.  
 — Schwalbesche 161.  
 — Schwannsche 827.  
 Scheiden 136, 170.  
 Scheidenkutikula 724.  
 Scheidenwände, epitheliale 145.  
 Scheidenzellen 770.  
 Schicht der multiformen Zellen 803.  
 — subendokardiale 325.  
 Schichten der Netzhaut 889.  
 Schieferung 202.  
 Schilddrüse 392.  
 Schleim 148.  
 Schleimbeutel 134.  
 Schleimdrüsen 148.  
 Schleimhaut 141.  
 — der Luftwege 545.  
 — der Mundhöhle 415.  
 — des Darmes 491.  
 Schleimhautrezeptoren 851.  
 Schleimkörper 153.  
 Schleimschicht 142.  
 Schlemmscher Kanal 908.  
 Schlund 479.  
 Schlußleistennetz 141.  
 Schmeckbecher 861.  
 Schmelz 458.  
 Schmelzepithel 471.  
 Schmelzleiste 468.  
 Schmelzoberhäutchen 460.  
 Schmelzorgane 468.  
 Schmelzpulpa 471.  
 Schmerzempfindung 851.  
 Schmidt-Lautermannsche Einschnürungen 827.  
 Schmidtsche Zellen 510.  
 Schnecke 867, 870.  
 Schmitztechnik 926.  
 Schüppchen 136.  
 Schulze-Ruzicka-Färbemethode 160.  
 Schusterkugel 15.  
 Schutzepithel 136.  
 Schutzmittel 136.  
 Schwalbesche Scheide 161.  
 Schwammkörper 450.  
 Schwangerschaftszellen der Hypophyse 407.  
 Schwannsche Kapsel 837.  
 — Scheide 762, 827.  
 — Zellen 757, 770, 824, 827.  
 Schwannscher Kern 827.  
 Schwefelkohlenstoff 36.  
 Schweigger-Seidelsche Kapillare 365.  
 Schweiß 148.  
 Schweißausbruch 150.  
 Schweißdrüsen 148, 706.  
 Schwellgewebe 666.  
 Schwellkörper 629.  
 Schwermetallsalze 51.  
 Seeigel, Keime von 141.  
 Segment, interannuläres 827.  
 Segregationsapparat 174.  
 Sehnen 154, 156, 157, 164, 170, 183.  
 — Bau der 184.  
 Sehnenfaser 183.  
 Sehngewebe 166.  
 Sehnenlängsschnitt 157.  
 Sehnenscheiden 134, 259.  
 Sehnenscheiden, Verstärkungsbänder der 183.  
 Sehnenspindel 281, 857.  
 Sehnenzellen 183.  
 Sehnerv 893.  
 Seitenknospen 145.  
 Seitenplatten 150.  
 Seitenstrang 789.  
 Sekret 82.  
 — geformtes 167.  
 Sekretgranula 34, 60.  
 Sekretion 64, 75, 81.  
 Sekretionsdruck 149.  
 Sekretkanälchen 146.  
 Sekretrohr 425.  
 Sekretstrom 149.  
 Sekretvakuolen 34.  
 Sekundärbündel 184.  
 Sekundäre freie Talgdrüsen 734.  
 Sekundärfollikel 644.  
 Sekundärknötchen 356.  
 Sekundärpapille 441.  
 Selbstdifferenzierungsapparat 116, 117.  
 Selbstreinigung der Haut 137.  
 Semipermeable Außenhaut 188.  
 Sensible Endkerne 787.  
 Septen 145.  
 Septula testis 603.  
 Septum dorsale der Arachnoidea 772, 777.  
 — linguae 438.  
 Seröse Häute 572.  
 — Höhlen 572.  
 Seröses Sekret 83.  
 Serosa des Darmes 488.  
 Sertolische Zellen 604.  
 Sezernierende Endstücke 144.  
 Sezernierendes Gewebe, Vermehrung des 145.  
 Sharpeysche durchbohrende Fasern 253.  
 — Fasern 219, 231.  
 — — des Zahnes 462.  
 Siegelringform 177.  
 Silberfärbungen 758.  
 Silberfibrillen 168.  
 Silbernitrat 135.  
 Siliziumverbindungen im Nabelstrang 154.  
 Sinnesepithelien 64.  
 Sinneshärcchen 862.  
 Sinnesorgane 850.  
 Sinnesschicht des Auges 891.  
 Sinneszellen 121, 850.  
 — der Netzhaut 889.  
 — der Riechschleimhaut 864.  
 Sinus 319.  
 — ejaculatorius 622.  
 — prostaticus 624, 627.  
 — urogenitalis 628.  
 — venosus sklerae 904.  
 Sinuskapillare 366.  
 Skelet, das blastematische 227.

- Skelet, das häutige 227.  
 — das knöcherne 227.  
 — das knorpelige 227.  
 — embryonales 219.  
 Skelet- und Binde-substanzen 150.  
 Skeletbau, Materialien des 165.  
 Skeletgewebe 65.  
 Skelettmuskelfasern 66.  
 Skeletsubstanzen 30, 34, 82.  
 — Einteilung der 170.  
 Sklera 887, 907.  
 Skleroblasten 82.  
 Sklerotome 150.  
 Sohlenhorn 736.  
 Sol 39, 44, 49, 153, 176.  
 Somatopleura 572.  
 Somazellen 63.  
 Sorption 41.  
 Spaltbarkeit der Muskeln 267.  
 Spalten, Gewebs-, Saft- 176.  
 — zwischen den Epithelzellen 140.  
 Spaltenmethode, Langersche 683.  
 Spalträume 152.  
 Spannungsempfindungen 857.  
 Spannungsmuskulatur 296.  
 Spannungszustand 168.  
 — und Ausbildung der Binde-gewebsfasern 169.  
 Speicheldrüsen 144.  
 Speicheldrüsenzelle 29.  
 Speichelröhren 145.  
 Speichelrohr 425.  
 Speichersfett 179.  
 Speiseröhre 481.  
 Sperma 612.  
 Spermatide 89, 607.  
 Spermatogenese 606.  
 Spermatogonien 57, 607.  
 Spermatohistogenese 606.  
 Spermatozyten 607.  
 Spermatozytogenese 606.  
 Spermien 612.  
 Spermium 89, 102, 103.  
 Spermophagen 620.  
 Speziallamellen 221.  
 Sphäre 32.  
 Sphärenapparat 32.  
 Sphinkter pupillae 899.  
 Spiegelschicht 444.  
 Spinalnervenganglien 836.  
 Spinalnervenzwurzeln, hintere 788.  
 — vordere 787, 788.  
 Spindelapparat 858.  
 Spindelfasern, Muskel- 858.  
 Spindelzellenschicht 803.  
 Spitzendendrit 799.  
 Splanchnopleura 572.  
 Splenium des Balkens 797.  
 Spongioblasten 760.  
 Spongiosa 107, 656.  
 — lamellosa 252.  
 Spongiosa pilosa 255.  
 — trabeculosa 253.  
 — tubulosa completa 251.  
 Sprossung 145.  
 Spumoiden 44.  
 Stabzellen 708.  
 Stachelzellen 140, 674.  
 Stachelzellschicht 674, 676.  
 Stäbchengallerte der Gang-lienzelle 753.  
 Stäbchensol der Ganglien-zellen 753.  
 Stäbchenstruktur 588.  
 Stäbchenzellen 889.  
 Stärke 57, 81.  
 Stammbaum der Zellen 172.  
 Stammteil der Talgdrüsen 710.  
 Statisches Organ 867.  
 Staubzellen 380.  
 Steatoblasten 181.  
 Stechapelformen 336.  
 Steißdrüse 398.  
 Stellmuskulatur 296.  
 Stellröhren 294.  
 Stereozilien 619.  
 Sternblende 16.  
 Sternzellen 793.  
 Stiften der Sinneszellen 865.  
 Stimmband 553.  
 Stirnlappen 797.  
 Stoffverkehr 287.  
 — im Embryo 153, 171.  
 Stoffwechsel 75.  
 Stomata der Milchsinus 371.  
 Stoßdruck 165.  
 Strahlenbändchen 906.  
 Strahlenkegel 13, 16.  
 Strahlungen 32.  
 Stratum compactum 682, 684.  
 — corneum 673, 677.  
 — cylindricum 674.  
 — fibrosum 256.  
 — — des Periosts 231.  
 — germinativum 136, 673, 674.  
 — glandulo-vasculare 682, 684.  
 — granulosum 673.  
 — lucidum 677.  
 — Malpighi 673, 674.  
 — mucosum 136, 673, 674.  
 — papillare 416.  
 — proprium 141.  
 — — der Darmschleimhaut 182.  
 — — der Intima 301.  
 — — des Darmes 491.  
 — subcutaneum 682.  
 — subpapillare 416, 682, 684.  
 — synoviale 256.  
 Streifenstück 425.  
 Strickleitervenen 314.  
 Strömungswiderstände 294.  
 Stroma der Erythrozyten 336.  
 — iridis 899.  
 — ovarii 643.  
 Stromazellen 652.  
 Struktur 18, 21, 22, 35.  
 — molekulare 158.  
 Stützfixierung 925.  
 Stützfasern 866.  
 Stützgerüst 20.  
 Stützgewebe, „blasiges“ 207.  
 Stützsubstanz 123, 151.  
 Stützsubstanzgruppe, Arten der 169.  
 Stützzellen der Riechschleim-haut 864, 866.  
 — des Cortischen Organs 875.  
 — Müllersche 891.  
 Subarachnoidealraum 134.  
 Subduralraum 775.  
 Subendokardiale Schicht 325.  
 Subkutis 154, 673.  
 Sublingualisläppchen 431.  
 Submikromen 41, 153.  
 Submukosa der Speiseröhre 482.  
 — des Darmes 488.  
 Subpapillares arterielles Netz 697.  
 Subperichondrale Schichten 192.  
 Substantia adamantina 458.  
 — compacta 245, 248.  
 — gelatinosa Rolandi 788.  
 — nigra 792.  
 — reticularis 791.  
 — spongiosa 345.  
 Substanzkomplexe 21.  
 Substanzumlagerung 199.  
 Subtraktionsfarbe 157.  
 Sudan III 930.  
 Sulze, Whartonsche 153.  
 Suprachorioidea 897.  
 Supravitale Färbung 48.  
 Suspensionen 38.  
 Suspensioide 38.  
 Sympathischer Grundplexus 846.  
 Symphyse 210.  
 Synapsen 838, 840.  
 Synapsis 610.  
 Synaptologie 766.  
 Synarthrosen 253.  
 Synchondrosen 254.  
 Synovia 258.  
 Synovialmembran 256.  
 Synthese 84.  
 Synzytien 63.  
 Synzytium 66, 67, 129, 133, 151.  
 System der Makrophagen 380.  
 — hämopoetisches 182.  
 — lymphatisches 350.  
 — myeloisches 345.  
 — peripheres lymphatisches 352.  
 Taenien 784.  
 Talgdrüsen 148, 706, 709, 710.  
 Talgzellen 711.  
 Tangentialfasern der Mole-kularschicht 795.

- Tangentialwanderung 138, 509.  
 Tapetum nigrum 889.  
 Tarsus des Lides 913.  
 Taschenband 555.  
 Tastballen 687, 734, 735.  
 Tastkörperchen 689.  
 — Meißnersche 852.  
 Tastmeniskus 851.  
 Tastzellen 851.  
 Technologie der mechanischen Gewebe 164.  
 Teerfarben 54.  
 Tegmentum 791.  
 Teilung 97, 145.  
 Teilungsapparat 94.  
 Teilungsfähigkeit der Zelle 124.  
 Teilungsfigur 125.  
 Tela chorioidea 783.  
 Tenonsche Fascie 915.  
 Tentorium cerebelli 771, 774.  
 Terminalhaar 720.  
 Terminalretikulum 848.  
 Territorien 192.  
 Tetrade 100, 608.  
 Theca folliculi 644.  
 Thekazellen 644.  
 Thionin 148.  
 Thrombozyten 341.  
 Thymusdrüse 385.  
 Thymusretikulum 386.  
 Thysonsche Drüsen 641, 706.  
 Tibia 251.  
 Tiefensensibilität, Rezeptoren der 857.  
 Tierische Zelle 21.  
 Tigroidsubstanz 747.  
 Tingible Körper 356.  
 Toluidinblau 148, 929.  
 Tonerdelacke 56.  
 Tonofibrillen 27, 140, 678.  
 Tonoplast 25.  
 Totipotent 259.  
 Trabekel 354.  
 Trabekelvenen 365.  
 Trachea 556.  
 — Aufbau der Knorpelringe der 194.  
 Tränen drüse 148.  
 Tränenorgane 913, 917.  
 Trajektorielle Anordnung 107, 252.  
 Transplantaten 71.  
 Triaster 96.  
 Tritonlarve 33.  
 Trockensysteme 9, 11.  
 Trommelfell 867, 879.  
 Trophische Einheit des Neurons 744.  
 Trophoblasten 30, 658, 660.  
 Trophospongien 31.  
 Trypsin 36, 160, 161.  
 Tuba Eustachii 867.  
 — uterina 647.  
 Tube 647, 879.  
 Tubengravidität 658.  
 Tubercula Montgomery 716.  
 — Morgagni 716.  
 Tuberositäten 253.  
 Tuberositas unguicularis 735.  
 Tubuli contorti 582.  
 — seminiferi 603.  
 Tubulus 144.  
 Tunica adventitia 297.  
 — fibrocartilaginea 560.  
 — intima 297.  
 — media 297.  
 — mucosa des Darmrohres 412.  
 — muscularis des Darmrohres 412.  
 — propria der Mundschleimhaut 416.  
 — vasculosa 887, 895.  
 Tunnel des Cortischen Organs 875.  
 Turgor 188.  
 Tympanaltasche 867.  
 Tyndalkegel 16.  
 Übergangszellen 393.  
 Übergangszonen der Magenschleimhaut 502.  
 Ulna 251.  
 Ultrafiltration 39.  
 Ultramikronen 41.  
 Ultramikroskop 17.  
 Ultrastruktur 21, 22, 41.  
 Umbau der Knochensubstanz 242.  
 Umbildung des Knochenstückes 240.  
 Umwandlung der Stützsubstanzen 259.  
 Umwandlungsschicht 673.  
 Umwandlungszone 137.  
 Uncus hippocampi 797.  
 Ungeformtes Bindegewebe 170.  
 — — Aufbau des 172.  
 Unterhaut 673, 682.  
 Unterlage der Epithelien 141.  
 Untersuchung lebensfrischer Teile 931.  
 Ureter 600.  
 Ureterepithel 134.  
 Urethra 136, 628, 669.  
 Urgeschlechtszellen 606.  
 Ursamenzellen 606.  
 Ursegmente 150.  
 Ursegmentstiele 150.  
 Uterus 650.  
 Utriculus prostaticus 624.  
 Vagina 663.  
 Vagus 836.  
 Vakuolen 25, 42, 44, 152.  
 Valenztheorie 39.  
 Vasa afferentia 595.  
 — deferens 622.  
 — efferens 596.  
 — vasorum 302.  
 Vaso zonale Ringe 534.  
 Vater-Pacinische Körperchen 854.  
 Venae stellatae 597.  
 Venen 314.  
 — große 320.  
 — mittlere 319.  
 — postkapillare 319.  
 Venenherz 314.  
 Venenklappen 314, 318.  
 Venenplexus des Rektums 523.  
 Venensystem der Haut 703.  
 Venenwand, Bau der 315.  
 Venöses Hauptnetz 704.  
 — — der Haut 695.  
 Ventrikel epithel 760.  
 Veränderungen in der Thymus 390.  
 Verbindung der Nervenfasern mit den Erfolgsorganen 843.  
 Verbindungen der Knochen 253.  
 Verdichtungen des Mesenchyms 154.  
 Vererbung 117.  
 Vererbungslehre 101.  
 Vererbungstheorie 103.  
 Vererbungsträger 102.  
 Verhalten, elastisches — von kollagenem und elastischem Gewebe 163.  
 — optisches und chemisches — der kollagenen Fasern 156.  
 Verhornung 677.  
 Verkalkung 231.  
 Verknöcherung der Epiphysen 240.  
 — der kurzen Knochen 240.  
 — der platten Knochen 240.  
 — enchondrale 236.  
 Verknöcherungslinien 240.  
 Verknöcherungspunkte 236.  
 Verknorpelung 198.  
 Verlauf der Harnkanälchen 584.  
 Vermehrung 75, 85, 103.  
 — des sezernierenden Gewebes 145.  
 — von Fibrillen 168.  
 Verschiebeschicht 279.  
 Verschieblichkeit der Organe 179.  
 Versilberung nach Bielschowsky 160.  
 Verstärkungsbänder der Gelenkkapseln und Sehnen scheiden 183.  
 Verteilung des Blutes 294.  
 Verteilungsröhren 294.  
 Verzweigung 312.  
 Verzweigungen in Drüsen 145.  
 Vestibularapparat 867.  
 Vestibularorgan 882.  
 Vibrissae 547.

- Virchow-Robinscher Raum 764, 781, 785.
- Vitalfärbung 29, 47, 172, 341, 931.
- Vitalismus 42.
- Volkmannsche durchbohrende Kanäle 253.
- Volkmannsche Kanäle 223.
- Vordere Kammer 887.
- Spinalnervenzurzeln 787.
- Vorderhorn 787.
- Vorderstrang 789.
- Vorderwurzel 788.
- Vorknorpel 196.
- Vulva 663.
- Wachstum 75, 85, 103, 123.
- der Drüse 145.
- des hyalinen Knorpels 196.
- des Knochenstückes 240.
- des Nagels 742.
- Wände des Kanalsystems 145.
- Wärmeregulation 148.
- Wallpapillen 444.
- Wand der Knorpelhöhle 192.
- Wanderzellen 66, 139, 169.
- des Bindegewebes 175.
- ruhende 173.
- Wandteile der Mundhöhle 432.
- Wangen 432.
- Wangenfettpropf 166.
- Warzenhof 715.
- Wasser 35, 40.
- Wasserhaushalt 171.
- Wasserkühlung 14.
- Wasserverschiebung 171.
- Weiche Hirnhaut 771, 774, 775.
- Weichteile des Zahnes 463.
- Weidenreichsche Kapillaren 367.
- Weismannsches Bündel 858.
- Weißer Nervenfasern 824.
- Substanz: Bau der 768.
- des Rückenmarks 789.
- Tangentialstreifen der Großhirnrinde 765.
- Whartonsche Sulze 153.
- Widerstand 162, 163, 165.
- Wimperhaare 22, 79.
- Windkessel 294.
- Wirbelkanal 771.
- Wollhaarkleid 719.
- Wuchsformen der Drüsen 145.
- Wurmfortsatz 515.
- Wurzel des Haares 723.
- Wurzelhaut 474.
- Wurzelkanal 466.
- Wurzelscheide 721, 724.
- Wurzelspitze des Zahnes 466.
- Xylol 53.
- Zähne 454.
- Zahl der Erythrozyten 334.
- der Leukozyten 334.
- Zahnbein 455.
- Zahnbeinkugeln 457.
- Zahnfleisch 466.
- Zahnröhrchen 456.
- Zahnsäckchen 470.
- Zahntasche 466.
- Zapfen, solide 145.
- Zapfenzellen 889.
- Zedernholzöl 14.
- Zeichenapparat 12.
- Zeichnen 12, 17.
- Zellanhäufungen 154.
- Zellauflagerung 22.
- Zellbestand der Großhirnrinde 798.
- Zellbiologie 33.
- Zelldefinition 20, 21.
- Zelldegeneration 130.
- Zelle 18—21, 24, 40, 67, 70, 85.
- hypomorphe 143.
- Zelleib 21, 23, 97.
- Zelleinlagerungen 22, 34.
- Zellen 172.
- des Alveolarepithels 566.
- Eberth-Rougetsche 291.
- Korb- 150.
- Rougetsche 291.
- „verdämmernde“ 201.
- zweikernige 137.
- Zellenlehre 19, 46.
- Zellenstaat 62.
- Zellformen 119, 169.
- besondere im Epithel 139.
- Zellgewebe 735.
- Zellhaut 20.
- Zellinhalt 20.
- Zellknorpel 198.
- Zellmembran 20.
- Zellnetze 153.
- Zelloidineinbettung 927.
- Zellorgan 22, 25, 35, 40, 44, 59.
- Zellorganisation 19.
- Zellsaft 20, 21.
- Zellstämme 108.
- Zellsubstanz 41.
- Zellteilung 71, 85, 88, 90, 98.
- als Verdoppelung 86.
- Zelltod 130.
- Zellulose 21, 57.
- Zellvergrößerung 85.
- Zellwall 447.
- Zement, primärer 462.
- sekundärer 463.
- Zementdentikel 463.
- Zenkersche Lösung 925.
- Zentrale Lymphräume 355.
- Zentrales Nervensystem 759.
- Zentralkanal 787.
- Zentralspindel 94, 95.
- Zentralvenen 536.
- Zentren 32.
- Zentriol 32.
- Zerrosomen 32, 88, 93, 96.
- Zerebrospinales Nervensystem 824.
- Zerstörung des Knorpels 236.
- Zerteilungsgrad 37, 40, 54.
- Zervixschleimhaut 653.
- Ziliarfortsätze 901.
- Ziliarkörper 900.
- Zilien 27, 79, 916.
- Zimmermannsche Venen 447.
- Zipfelklappen 327.
- Zirbel 407.
- Zona columnaris cutanea 522.
- — intermedia 522.
- fasciculata der Nebennierenrinde 389, 399.
- glomerulosa der Nebennierenrinde 389, 399.
- reticularis der Nebennierenrinde 389, 399.
- Zonula ciliaris Zinii 906.
- Zonulaschicht 903.
- Zooglöa 444.
- Zotten 142.
- der Gelenkkapsel 258.
- des Darmes 510.
- Zugbelastung 158.
- Zuggurtung 196.
- Zugspannung 196, 275.
- Zuleitungswege des Blutes 145.
- Zunge 437.
- Zungenbälge 441, 444.
- Zusammenhalt der Epithelzellen 139.
- der Organe 170.
- Zustände des Hodens 612.
- Zuwachsstellen 277.
- Zwischenschichten 194.
- Zwischenstrukturen 139.
- Zwischenwirbelscheibe 166, 209.
- Zwischenzellen 605.
- des Ovariums 647.
- Zylinderepithel 134, 135.
- einschichtig 134.
- geschichtet 134.
- mehrreihig 134.
- mehrschichtiges 136.
- Zylinerzellen 140.
- Zylogenkörner 81, 83.
- Zytoarchitektonik 766.
- Zytonale Ringe 534.
- Zytoplasma 22, 24, 31.
- Zytozentrum 24.

## Histologie und mikroskopische Anatomie.

Von Professor Dr. **Hans Petersen**, Würzburg.

Erster und zweiter Abschnitt: **Das Mikroskop und allgemeine Histologie.**  
Mit 122 zum Teil farbigen Textabbildungen. III, 132 Seiten. 1922. RM 3.50\*

Dritter Abschnitt: **Spezielle Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. Epithelien, Drüsen und mechanischer Apparat.**  
Mit 221 zum Teil farbigen Textabbildungen. V, 153 Seiten. 1924. RM 12.—\*

Vierter und fünfter Abschnitt: **Organe des Stoffverkehrs. Fortpflanzungsorgane.** Mit 447 zum Teil farbigen Abbildungen. VII, 385 Seiten. 1931. RM 39.—\*

---

### Ⓜ Grundriß der Histologie des Menschen.

Von Dr. **S. Schumacher-Marienfrid**, o. ö. Professor der Histologie und Embryologie an der Universität Innsbruck. Mit 198 zum großen Teil farbigen Abbildungen. VI, 173 Seiten. 1934. RM 15.—; gebunden RM 16.80

---

### Ⓜ Histologischer Atlas von Zupfpräparaten unfixierter menschlicher Organe und Gewebe.

Von Dr. phil. et med. **Hanns Plenk**, Privatdozent für Histologie an der Universität Wien. Mit 49 Abbildungen im Text und auf 28 Tafeln. VI, 60 Seiten. 1928. RM 6.—

---

## Anatomie des Menschen.

Ein Lehrbuch für Studierende und Ärzte. Von **Hermann Braus**, weil. o. ö. Professor an der Universität, Direktor der Anatomie Würzburg. In 4 Bänden.

Erster Band: **Bewegungsapparat.** Zweite Auflage. Bearbeitet von **Curt Elze**, o. ö. Professor an der Universität, Direktor der Anatomie Rostock. Mit 387 zum großen Teil farbigen Abbildungen. XI, 822 Seiten. 1929. Gebunden RM 36.—\*

Zweiter Band: **Eingeweide.** (Einschließlich periphere Leitungsbahnen, I. Teil.) Zweite Auflage. Bearbeitet von **Curt Elze**, o. ö. Professor an der Universität, Direktor der Anatomie Rostock. Mit 332 zum großen Teil farbigen Abbildungen. VI, 710 Seiten. 1934. Gebunden RM 45.—

Dritter Band: **Centrales Nervensystem.** Von **Curt Elze**, o. ö. Professor an der Universität, Direktor der Anatomie Rostock. Mit 126 zum Teil farbigen Abbildungen. VII, 234 Seiten. 1932. Gebunden RM 14.80

Vierter Band: **Periphere Leitungsbahnen** (Nerven, Blut- und Lymphgefäße). **Sinnesorgane. Vegetatives Nervensystem.** Von **Curt Elze**, o. ö. Professor an der Universität, Direktor der Anatomie Rostock. In Vorbereitung.

---

## Lehrbuch der systematischen Anatomie.

Von Professor Dr. **Julius Tandler**, Vorstand der I. Anatomischen Lehrkanzel, Wien.

Erster Band: **Knochen-, Gelenk- und Muskellehre.** Zweite Auflage. Mit 352 meist farbigen Abbildungen. VIII, 467 Seiten. 1926. RM 36.—; gebunden RM 39.—\*

Zweiter Band: **Die Eingeweide.** Mit 285 meist farbigen Abbildungen. IV, 312 Seiten. 1923. RM 20.—; gebunden RM 23.—\*

Dritter Band: **Das Gefäßsystem.** Mit 186 meist farbigen Abbildungen. VIII, 381 Seiten. 1926. RM 24.—; gebunden RM 27.—\*

Vierter Band: **Nervensystem und Sinnesorgane.** Mit 406 meist farbigen Abbildungen. XIII, 649 Seiten. 1929. RM 65.—; gebunden RM 68.—\*

---

\* Auf die Preise der vor dem 1. Juli 1931 erschienenen Bücher des Verlages Julius Springer in Berlin wird ein Notnachlaß von 10% gewährt. Ⓜ Verlag von Julius Springer in Wien.

## **Vorlesungen über vergleichende Anatomie.**

Von **Otto Bütschli †**, Professor der Zoologie in Heidelberg.

1. Lieferung: **Einleitung; vergleichende Anatomie der Protozoen; Integument und Skelet der Metazoen.** Mit den Textfiguren 1—264. VIII, 401 Seiten. 1910. Unveränderter Neudruck 1928. RM 36.—\*
2. Lieferung: **Allgemeine Körper- und Bewegungsmuskulatur; elektrische Organe und Nervensystem.** Mit den Textfiguren 265—451. IV, 244 Seiten. 1912. Unveränderter Neudruck 1921. RM 9.—\*
3. Lieferung: **Sinnesorgane und Leuchtorgane.** Mit den Textfiguren 452 bis 722. 289 Seiten. 1921. Unveränderter Neudruck 1925. RM 24.—\*
4. Lieferung: **Ernährungsorgane.** Herausgegeben von **F. Blochmann**, Tübingen, und **C. Hamburger**, Heidelberg. Mit den Textfiguren 1—274. IV, 380 Seiten. 1924. RM 27.—\*
5. Lieferung: **Leibeshöhle.** Überarbeitet und herausgegeben von **C. Hamburger**, Heidelberg. Mit den Textfiguren 275—389. IV, 110 Seiten. 1931. RM 16.80\*
6. Lieferung: **Atemorgane.** Überarbeitet und herausgegeben von **C. Hamburger**, Heidelberg, unter Mitwirkung von **F. Blochmann †**, Tübingen, und **W. v. Buddenbrock**, Kiel. Mit den Textfiguren 390—650. IV, 210 Seiten. 1934. RM 32.—
7. und 8. Lieferung: **Blutgefäßsystem, Exkretions- und Geschlechtsorgane.** In Vorbereitung.

---

**Pathologische Histologie.** Ein Unterrichtskurs für Studierende und Ärzte. Von Dr. **Max Borst**, o. ö. Professor der Allgemeinen Pathologie und der Pathologischen Anatomie an der Universität München. Zweite Auflage. Mit 275 Abbildungen im Text. XIII, 435 Seiten. 1926. RM 48.—; gebunden RM 52.—\*

---

**Die pathologisch-histologischen Untersuchungsmethoden.** Von Professor Dr. **G. Schmorl †**, Geheimer Medizinalrat und Direktor der Pathologisch-Anatomischen Abteilung am Stadtkrankenhaus Dresden-Friedrichstadt. Sechzehnte, neubearbeitete Auflage. Herausgegeben von Professor Dr. **P. Geipel**. X, 469 Seiten. 1934. RM 30.—; gebunden RM 32.—

---

**Lehrgang der Histopathologie** für Studierende und Tierärzte. Von Professor Dr. **Oskar Seifried**, Vorstand des Instituts für Tierpathologie der Universität München. Mit 142 zum Teil farbigen Abbildungen. VIII, 195 Seiten. 1934. RM 23.40; gebunden RM 24.80

---

**Grundriß der pathologischen Anatomie.** Von Professor Dr. **Gotthold Herxheimer**, Direktor des Pathologisch-Bakteriologischen Institutes am Städtischen Krankenhaus zu Wiesbaden. Zwanzigste Auflage des Schmaus'schen Grundrisses der pathologischen Anatomie. Mit 529 zum großen Teil farbigen Abbildungen. XI, 712 Seiten. 1932. RM 58.—; gebunden RM 59.60

---

**Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der pathologischen Anatomie.** Begründet von Professor **H. Ribbert**. Zweite, vollständig umgearbeitete Auflage. Von Dr. **Carl Sternberg**, Professor für Pathologische Anatomie an der Universität Wien. Mit 759 Abbildungen. XV, 650 Seiten. 1933. RM 38.—; gebunden RM 39.80

---

\* Auf die Preise der vor dem 1. Juli 1931 erschienenen Bücher wird ein Notnachlaß von 10% gewährt.