

# Beiträge zur Kenntniss der Darmdrüsen des Flusskrebses.

Mit 10 Figuren auf Tafel III.

von Prof. Dr. STEFAN VON APÁTHY und Dr. BÉLA FARKAS.

## I.

### Allgemeiner und historischer Theil.

Die Darmdrüsen des *Flusskrebses* lassen sich je nach ihrer Lage eintheilen in solche, welche in den Schlund, in den Mitteldarm und in den Enddarm münden.

Die Drüsen des Schlundes, deren Mündungen, in Form vom weissen Pünktchen, bereits mit der Lupe zu sehen sind, hat zuerst 1875 MAX BRAUN [1]<sup>1</sup> beschrieben und als Speicheldrüsen bezeichnet. Sie sind birn- oder eiförmig, mit langem Ausführungsgang, welcher die mit einer dicken Cuticula bedeckte Wand des Schlundes durchbohrt. Aehnlich beschreibt sie auch A. N. VITZOU [1]. In neuerer Zeit beschäftigte sich HANS WALLENGREN [1] eingehend mit diesen Drüsen, aber weniger mit ihrer histologischen Beschaffenheit, als viel mehr mit der Vertheilung ihrer Mündungen, zu deren Nachweis er eine Lösung von salpetersaurem Silber benutzte. Wir haben auch bei den Schlunddrüsen dieselben merkwürdigen Strukturverhältnisse nachgewiesen, welche wir weiter unten bei den Enddarmdrüsen schildern werden.

Gegen die Angabe BRAUN's, dass diese Drüsen in der Schlundwand überall vorhanden wären, in caudaler Richtung bis zum Magen, hier allerdings immer mehr zerstreut, weist WALLENGREN nach, dass sie nur im „unteren“ (rostralen) Abschnitt des Schlundes vorkommen, und selbst hier nicht im ganzen Umkreis des Schlundes, sondern nur an den drei grössten der sechs in das Lumen des Schlundes hineinragenden Längsfalten, nämlich an der sogenannten vorderen (dorsalen, beziehungsweise rostralen) Längsfalte und an den beiden lateralen. Die Drüsenmündungen sind in kleinen Gruppen zu dreien, seltener sechs oder acht, angeordnet. Indessen sind sie in dem hinterem (caudalen) Theil der rostralen Hälfte des Schlundes nicht mehr gruppenweise vertheilt, sondern einzeln und in grösseren Abständen zerstreut. Es sind welche auch auf den Mundtheilen nachweisbar, jedoch nach WALLENGREN nur auf der Ausenfläche der beiderseitigen Labiallappen, nach BRAUN auch auf der Lingula.

<sup>1</sup> Die Liste der benutzten Litteratur ist am Ende dieses Aufsatzes zusammengestellt. Inzwischen citire ich die angeführten Werke mit dem Namen des Autors und einer fettgedruckten Nummer in eckigen Klammern, welche Nummer die betreffende Arbeit des Autors in der Liste bezeichnet.

In den auf den Schlund folgenden Theil des Darmes, nämlich in den Magen, münden keine Drüsen, umso mehr ist der darauf folgende Abschnitt, der Mitteldarm, mit solchen versehen. Hier mündet, am Ende dieses Abschnittes, zunächst eine dorsale, mediane unpaare Aussackung, die sogenannte dorsale Darmtasche. Diese ist eine kleine, nach vorne geneigte blinddarmähnliche Bildung und dient offenbar nur der Resorption. An der ventralen Seite des Mitteldarms, nahe zum Magen, münden die paarigen sogenannten Mitteldarmdrüsen, die rechte und die linke, welche den Cephalothorax beinahe ganz ausfüllen. Jede zerfällt in drei secundäre Lappen, in einen vorderen (rostralen), hinteren (caudalen) und seitlichen (lateralen). RÖSEL (s. bei GERSTÄCKER [1], p. 974) unterscheidet vier Lappen: einer befindet sich vorne und ist schräg nach aussen gerichtet, die zwei folgenden lateralen stehen quer auf den Darmkanal, der vierte erstreckt sich caudalwärts. Von der ventralen Seite betrachtet, ist eine derartige Sonderung in Lappen nicht zu sehen. Die secundären Lappen entstehen durch Vereinigung zahlreicher kleiner, blind endigender Röhrchen (tubuli). Die secundären Lappen werden durch Bindegewebe, durch eine dünne Membran, zu den primären Loben zusammengefasst. Diese Membran besteht aus feinen collagenen Fibrillen, mit zerstreuten, verschiedenen geformten Zellkernen, welche in der Richtung der Fibrillen oft gestreckt sind. Hier und da befinden sich ziemlich grosse fibrillenlose Stellen und auch Löcher in der Membran. Auch jeder secundäre Lappen ist von einer besonderen Membran umhüllt. Zwischen den Röhrchen verlaufen Blutgefässe, welche in ein loses Bindegewebe eingebettet sind.

Die Röhrchen hängen fingerförmig und büschelweise an grösseren Ausführgängen. Das Epithel der einzelnen Röhrchen geht unmittelbar in das ebenfalls sekretorische Epithel des Ausführganges über. Die Röhrchen sind kurz, dünn; ihr Lumen ist im Querschnittsbilde sternförmig, was durch die verschiedene Höhe der Zellen des einschichtigen Epithels verursacht wird. In genau gerichteten Längsschnitten ist eine derartige Verschiedenheit der Höhe der Zellen nicht zu sehen, woraus hervorgeht, dass die gleich hohen Zellen parallel zur Längsachse des Röhrchens angeordnet sind. Eine gewisse, natürlich nur äusserliche Aehnlichkeit bezüglich der Form des Querschnittes sieht man zwischen den Röhrchen und dem Enddarm, mit dem Unterschiede, dass die Längswülste des Darmes nicht durch die verschiedene Höhe der Epithelzellen, sondern durch gegen das Lumen des Enddarmes hervorspringende Verdickungen des subepithelialen Bindegewebes hervorgerufen werden, in welchen Verdickungen verschieden gerichtete Bündel von Muskelfasern und die weiter unten zu beschreibenden Drüsen eingelagert sind. Indessen kann der Querschnitt der Röhrchen der Mitteldarmdrüse auch anders geformt sein. Ist das Röhrchen mit Flüssigkeit prall gefüllt, so kann der Querschnitt des Lumens ganz rund sein.

Die mit Fixirmediem behandelten Röhrchen zeigen tiefe Einschnürungen und sie sind beinahe perlschnurartig. Das kommt von der starken Zusammenziehung der die Röhrchen in regelmässigen Abständen umgebenden circulären Muskelfasern. Die Muskelfasern hatte bereits ein älterer Forscher, KARSTEN 1845 (s. bei WEBER (1) p. 439) gesehen und auch ihre Querstreifung abgebildet, sie jedoch als Capillargefässe gedeutet.

Ausserhalb der Muskellage befindet sich eine Tunica serosa, innerhalb der Muskelschichte eine Tunica propria.

Die Tunica propria ist eine anscheinend strukturlose Membran aus einer stark lichtbrechenden Substanz. Darauf sitzen, überall in einer Zellschichte angeordnet, die Zellen, welche das Sekret der Drüse liefern. Das Sekret verursacht die braune Färbung der Drüse. Nach der Fixirung löst sich die Epithelschichte leicht von der Tunica propria ab, wogegen die Muskelschichte auch dann eng mit ihr verbunden bleibt. Ebenfalls leicht löst sich auch die Tunica serosa los.

Man hat die Mitteldarmdrüse früher schlechtweg als Leber betrachtet. Heute nennt man sie vielfach Hepatopankreas, misst ihr aber ausser der Thätigkeit als Verdauungsdrüse auch in der Resorption eine grosse Rolle zu. Nach CUENOT [2], p. 255—259, ja vor ihm schon nach C. ST.-HILAIRE [1] soll die Mitteldarmdrüse auch eine excretorische Function ausüben, was indessen von JORDAN [3] 1904 widerlegt wurde. Von den verschiedenen Zellarten (besser Zellformen) ihres Epithels wurden zweie schon von den älteren Beobachtern erkannt. MECKEL sprach 1846 (s. bei WEBER [1], p. 441) von Fettzellen und bilinhaltigen Zellen, LEREBOLLET unterschied 1853 (s. ebendort) „cellules biliaires“ und „cellules graisseuses pures“ allerdings mit Übergangsformen („cellules intermédiaires“); FREY und LEUCKART sahn 1847 (s. ebendort p. 442) Zellen, welche Fett-tröpfchen enthalten neben dem mit diesen eng verbundenen Gallenfarbstoff, und Zellen mit wasserklarem eiweissartigen Inhalt. MAX WEBER [1] unterscheidet im Hepatopankreas, wie er die Drüse zuerst benannt hat (p. 453), Leberzellen und Fermentzellen. Eine dritte Zellart dürfte nach WEBER (p. 452) als Ersatzquelle der beiden übrigen Zellarten zu betrachten sein. Die Leberzellen enthalten zahlreiche Sekrettröpfchen (p. 430), welche durch Osmium geschwärzt werden; in den Fermentzellen befindet sich je eine grosse wasserhelle Sekretkugel, beziehungsweise eine grosse Blase mit wasserklarem Sekret darin (p. 452). Auch WEBER meint, dass die Farbe der Drüse von den fetthaltigen Leberzellen herrührt. Indessen zeigte PAUL MAYER [1] schon 1882 bei *Caprelliden*, dass die „Leberzellen“ WEBER's durchaus farblos sind, die „Fermentzellen“ dagegen einen, besonders bei *Protella*, „ungemein stark gefärbten und nicht flüssigen“ Sekretballen enthalten (p. 153). Bei der sonst sehr ähnlichen Beschaffenheit des Hepatopankreas der *Amphipoden* und *Decapoden* lag die Vermuthung wohl auf der Hand, dass auch bei *Decapoden* die Leberzellen farblos seien und die Fermentzellen den braunen Farbstoff enthalten. In der That giebt FRENZEL [2] p. 69 u. ff. dasselbe auch für *Decapoden* an.

PAUL MAYER zeigte auch, dass die Fettkugeln, welche in das Lumen des Drüsenschlauches entleert werden, dort die Farbe des gefärbten Schlauchinhaltes annehmen, dessen Farbstoff und wohl auch ein Theil der Flüssigkeit selbst von den Fermentzellen stammt (s. ebenda, p. 154). Nun haben aber die neuesten Beobachtungen festgestellt, dass die angeblichen Leberzellen eigentlich resorbirende Zellen sind und dass sie das im Lumen des Schlauches befindliche Fett nicht selbst producirt und entleert haben, sondern, im Gegentheil, in sich aufzunehmen im Begriffe sind. Man kann also vom Fett, als Secretionsproduct, gar nicht reden;

dass die Fettkügelchen innerhalb der „Leberzellen“ doch farblos sind, kommt von einer chemischen Veränderung während der Aufnahme des Fettes her. (S. bei SAINT-HILAIRE [1] p. 8, bei CUÉNOT [1] p. 1257 und JORDAN [1] p. 184 u. 186, [2] p. 31 u. ff.) JORDAN ([2] p. 32) konnte selbst nach sehr reichlicher Fettfütterung niemals „Tröpfchen im Lumen der Drüsenschläuche mit Sicherheit erkennen“, wogegen das Fett in den „Fetzellen“ der Schläuche eine sehr grosse Vermehrung zeigte, was dahin zu deuten wäre, dass das Fett nicht als solches in die Schläuche gelangt, sondern bereits im Magen oder im Mitteldarm hydrolytisch gespalten wird, um durch die Fettzellen, nach Resorption der Spaltungsproducte, wieder reconstruiert zu werden.

Die Fettzellen sind meist viel länger als dick. Nach FRENZEL ([2] p. 57,) beträgt ihre Höhe das 5 bis 8 fache ihrer Breite. Wir fanden sogar Fettzellen, welche, indem sie sich zwischen zwei stark aufgebauchten Fermentzellen befanden und durch diese zusammengedrückt wurden, noch viel dünner waren. Gegen ihre freie Oberfläche zu werden aber auch solche Zellen breiter. Die dem Lumen zugekehrte Fläche sämtlicher Epithelzellen ist mehr- weniger convex. Am wenigsten sieht man dies bei den jungen Fermentzellen (bei den Fibrillenzellen, s. weiter unten), denen an der Oberfläche des Epithels oft sogar eine kleine Vertiefung entspricht.

Bevor wir zu unseren eigenen Beobachtungen hinsichtlich der weiter unten zu definirenden drei Zellformen schreiten würden, wollen wir das Bild schildern, welches wir uns nach den in der Litteratur vorliegenden Angaben von den Zellen der Mitteldarmdrüse verschaffen können.

Das bereits Vorausgeschickte wollen wir nicht wiederholen und so erwähnen wir zunächst, dass man in den Fettzellen der Autoren nach Sublimatfixierung ausser den Fettkügelchen auch andere geformte Gebilde, nämlich Gruppen von groben Körnchen gefunden hat, welche in der Nähe der freien Zelloberfläche liegen und von FRENZEL ([2] p. 65) als aus einem besonderen Eiweisskörper bestehend gedeutet und später für eine Vorstufe des Fettes ([6] p. 443) gehalten wurden. Nachdem das Vorhandensein von gelegentlich grösseren Mengen von Glykogen in der Leber durch mehrere Autoren festgestellt wurde (s. u. A. bei A. VITZOU [1] p. 554 u. ff., CUÉNOT [2] p. 261—262, besonders aber bei KIRCH [1] die tabellarische Übersicht des Glykogenhaltes verschiedener Gewebe auf p. 23—24, und die mikroskopische Untersuchung der Leberzellen auf Glykogen p. 33—37), scheint es nicht ausgeschlossen, dass gewisse körnchenartige Gebilde der Fettzellen auch aus Glycogen bestehen dürften, obwohl KIRCH [1] p. 34—35 eine netzförmige feine Vertheilung des Glykogens in den Fettzellen, sowohl als auch in den Fermentzellen angiebt und nur am blinden Ende der Drüsenschläuche, in den noch sekretlosen Zellen auch Glykogenklümpchen vorfand. Das Protoplasma der Fettzellen ist mehr an dem dem Lumen zugekehrten (proximalen) und an dem basalen (distalen) Ende der Zellen angehäuft. Die Mitte der Zelle wird lediglich vom Kern und von den oft sehr zahlreichen und grossen Fetttropfen eingenommen. Eine starke und abweichende Färbung des basalen Theiles hebt besonders FRENZEL [2] p. 67 hervor und bezeichnet [6] p. 435 das dort befindliche Protoplasma als Archiplasma. Dies ist übrigens in

allen Zellen des Epithels der Drüenschläuche zu sehen, alle weisen drei, mit Ausnahme der Fermentzellen, welche eine breits stark herangewachsene Sekretblase enthalten, auf den ersten Blick auffällige Zonen auf: eine proximale, eine mittlere mit dem Kern und eine distale. Der Kern, meist etwas der distalen Zone genähert, ist bei guter Fixirung meist kugelig, von etwas verschiedener Grösse, welche jedoch in keinem constanten Verhältniss zur Grösse der betreffenden Zelle steht. Gegen das blinde Ende des Schlauches zu werden die Kerne der noch undifferenzirten, kleineren Zellen, ohne ihr Volumen merklich zu ändern, länglicher.

MAX WEBER ([1] p. 416) glaubte in der Mitteldarmdrüse makrochemisch Galle, beziehungsweise Gallenfarbstoffe, oder wenigstens den Gallenfarbstoffen der Wirbelthiere entsprechende Stoffe nachweisen zu können und localisierte diese, wie gesagt, in seine Leberzellen, in die Fettzellen. Daher gab er der Drüse, mit Rücksicht auf ihre sonstige Rolle bei der Verdauung, den Namen Hepatopancreas. Indessen hat FRENZEL [2] schon 1884 gezeigt, dass weder Gallensäure, noch Gallenfarbstoffe (p. 84 u. ff.) nachzuweisen sind; die andere, der des Pancreas ähnliche verdauende Function der Drüse, bereits 1877 durch HOPPESEYLER (s. bei WEBER [1]) dargethan, wurde später von mehreren Autoren bestätigt, und die Fermentbildung, den sogenannten Fermentzellen zugeschrieben.

Die Fermentzellen sind eben die von den meisten Autoren unterschiedene zweite Zellart im Epithel der Mitteldarmdrüse. In ihrem ganz ausgebildeten Zustand fallen sie durch ihre Grösse und kugelig aufgetriebene Gestalt sofort auf. Obwohl ihre stark gewölbte freie Oberfläche stark in das Lumen des Schlauches hineinragt, sind sie nicht selten weniger hoch als ihre Nachbarzellen, weil sie ihre Verbindung mit der Tunica propria verloren haben. Solcher Fermentzellen giebt es viel weniger als Fettzellen. Ihre Zahl steht in keinem Zusammenhang mit dem Ernährungszustande des Thieres. Bald sind mehrere, bald weniger anzutreffen. Manchmal hängen sie durch einen dünnen Stiel mit der Membrana propria zusammen und dann sind sie nicht selten sogar doppelt so hoch als ihre Nachbarn. Die proximale (richtiger die an die proximal gelegene Schichte der Resorptions-Stäbchen angrenzende) Zone des Zellkörpers enthält entweder zahlreiche und dann kleine, oder einige grössere Vacuolen. Nach FRENZEL [6] p. 432 sollen sie Fettkügelchen sein, ein konstanter Inhaltsbestandtheil heranreifender Fermentzellen. (Indessen werden sie durch Osmium nicht geschwärzt, nicht einmal gebräunt, wenigstens in den Fermentzellen mit bereits gebildeter Sekretblase, wo sie auffällig hell sind im Gegensatz zum mehr oder weniger gebräunten Protoplasma. Auch ihre Lichtbrechung ist anders als die der kleinen Fettkügelchen. Eine besondere Färbung konnten wir ihnen noch nicht verleihen, offenbar sind sie aber weder Fettkügelchen, noch Hohlräume, sondern Kügelchen aus einer besonderen Substanz. S. w. u.) Die Wabenwände des alveolaren Protoplasmas gehen in die Wand jener schliesslich sehr gross gewordenen Blase über, welche das Sekret enthält und deren Wand auch innerhalb der Zelle gut zu unterscheiden ist. Am Ende füllt die Sekretblase die ganze Zelle aus, nur ein kleiner proximaler und distaler Theil bleibt frei, jener für die erwähnten Kügelchen dieser für den Kern, welcher ganz an die Zelloberfläche gedrückt und von der Sekretblase eingebuchtet erscheint. Der Inhalt der

Sekretblase ist auch bei allen *Decapaden* körnig und gefärbt. Diese Farbe bedingt die Färbung des Inhaltes der Drüsenschläuche, welche beim *Flusskrebs* in der Regel hellgelb, oft aber auch dunkler bräunlich sein kann. (Dass die Farbe der Mitteldarmdrüse durch die Nahrung beeinflusst wird, sahn wir an den in den Behältern des Instituts aufbewahrten Thieren. Bei solchen, welche dauernd mit Rindsleber genährt wurden, war die Mitteldarmdrüse dunkelbraun. Inwiefern aber an dieser dunkleren Färbung ausser dem Drüseninhalte auch dunkel gefärbte Phagocyten des Drüsenbindegewebes theilhaftig waren, haben wir nicht untersucht.)

FRENZEL [6] und K. C. SCHNEIDER [1] sprechen noch von einer dritten Zellart im Epithel der Mitteldarmdrüse. Nach FRENZEL sind es Ersatzzellen, beziehungsweise Mutterzellen von Fermentzellen und Fettzellen. Sie sollen in grosser Anzahl vorkommen und durch ihre starke Färbung auffallen. In ihrem jüngsten Zustande sind sie isodiametrisch, später sind sie gleichseitige Pyramiden, deren Seiten von sphaerischen Dreiecken gebildet sind (p. 397) und deren Basis der Tunica propria breit aufliegt; sie enthalten einen grossen Kern. Noch später werden sie länglich kegelförmig und erreichen mit ihrer Spitze die freie Oberfläche des Epithels (p. 401). Es tritt in ihnen, dicht neben dem Kern, ein kleines Körnchen, von einem hellen Hof umgeben, auf, welches dem Centrosoma entsprechen sollte. Dieses „Centrosoma“ (p. 424) „theilt sich nachher noch wiederholtlich weiter, bis ein grösseres Klümpchen davon zu dem Fermentklumpen auswächst“ (p. 426). Der Fermentklumpen gestaltet sich zur Sekretblase, und somit ist das „Centralkörperchen“ der Fermentkeim.

Nach K. C. SCHNEIDER [1] gäbe es ausser den Fettzellen (Nährzellen) besondere Exkretzellen und die eigentlichen Drüsenzellen (Fermentzellen). Die Nährzellen SCHNEIDER's entsprechen den Leberzellen, beziehungsweise den Fettzellen anderer Autoren. Das, was FRENZEL (und andere Autoren) als Fermentzelle mit der grossen Sekretblase beschreibt, ist nach SCHNEIDER die Exkretzelle mit einer grossen Exkretblase. In dieser Deutung stützt sich SCHNEIDER (p. 491) auf CUÉNOT [2] welcher, wie erwähnt, der Mitteldarmdrüse auch eine exkretorische Thätigkeit zuschreibt und diese in die Zellen mit der grossen Blase, also in die Fermentzellen der Autoren verlegt. Doch hat JORDAN [3], wie ebenfalls schon erwähnt, nachgewiesen, dass die Mitteldarmdrüse keine specifische exkretorische Function ausübt. Die wirklichen Drüsenzellen, also die Fermentzellen, sind nach SCHNEIDER diejenigen Zellen, welche durch eine parallelfädige Struktur besonders ausgezeichnet sind. Die geschlängelten Fäden sind Sekretfibrillen. Sie werden von einer färbbaren Masse eingeschleitet, welche sich zu den Sekretkörnern umgestaltet. Die Sekretkörner ballen sich nicht zu grösseren Haufen zusammen, sondern werden einzeln ins Lumen des Tubulus ausgestossen. Der Kern ist grösser als in den Nährzellen. Endlich unterscheidet SCHNEIDER noch basal im Epithel einzeln eingestreute kleine Zellen, die er am wahrscheinlichsten für eingedrungene Lymphzellen hält. Weiter unten werden wir sehen, dass die SCHNEIDER'schen Drüsenzellen junge Fermentzellen, und die SCHNEIDER'schen Exkretzellen die auf der Höhe ihrer Entwicklung befindlichen FRENZEL'schen Fermentzellen sind. Der Fadenapparat der SCHNEIDER'schen Drüsenzelle ist, was FRENZEL [6] in den jungen Fermentzellen als pseudochromatische Substanz bezeichnet (p. 430 u. ff.).

Zuletzt wollen wir uns noch, hinsichtlich der Mitteldarmdrüse, einer nicht einmal heute noch endgültig erledigten Frage, nämlich dem Ersatze aufgebrauchter Drüsenzellen und dem Wachsthum der DrüsenSchläuche zuwenden.

Schon MECKEL (s. bei WEBER [1] p. 441) bemerkte, dass das blinde Ende des Schlauches aus anders beschaffenen Zellen besteht als der übrige Theil. Er setzte aber, mit Rücksicht auf den vermeintlichen plötzlichen Übergang, nicht nur eine anatomische, sondern auch eine physiologische principielle Verschiedenheit zwischen den Zellen des blinden Endes und den übrigen Zellen voraus. FRENZEL ([5] p. 240) unterscheidet auch einen secernirenden Theil und ein Keimlager. Hinsichtlich des Ersatzes der Zellen ist wohl die Auffassung PAUL MAYER's [1] p. 156 noch immer die annehmbarste. Nach ihm differenziren sich die verschiedenen Zellen des Drüsenepithels aus den noch undifferenzirten Zellen des blinden Schlauchendes heraus. Allerdings soll „eine und dieselbe Zelle bei ihrer Wanderung im Schlauche von hinten nach vorn verschiedene Functionen besorgen“ können. Eine principielle Verschiedenheit zwischen Fettzellen und Fermentzellen gäbe es nicht, da auch letztere zuweilen ganz deutlich einzelne Tropfen Fett enthalten. (Ganz undifferenzirt sind indessen nicht einmal die Zellen am Schlauchende, da sie bereits mehrerlei charakteristisch färbbare Granulationen enthalten, s. w. u.). Nach FRENZEL [6] sollen die sich in schräger Richtung amitotisch theilenden Mutterzellen den Ersatz für die zu Grunde gegangenen Zellen liefern. Es gäbe besondere Mutterzellen für die Fermentzellen und für die Fettzellen, was er übrigens, wie er selbst sagt, nicht direct zu beweisen vermag ([6] p. 405).

Wenn auch nicht die von MAYER angenommene Wanderung der Zellen vom blinden Schlauchende gegen die Schlauchmündung zu (s. w. u.), so doch eine Vermehrung und eine weitere Differenzirung der Zellen wird durch die in neuerer Zeit dort nachgewiesenen Mitosen dargethan. 1884 konnte FRENZEL [2] keine Zelltheilungen sehen; die Existenz von Mitosen in der Mitteldarmdrüse bestritt er 1891 [4] p. 562 noch ganz energisch: „... dass sie hier fehlen, kann ich umso sicherer behaupten, als meine Resultate in Kiel fortdauernd von Herrn JOS. SCHEDEL, einem Schüler FLEMMING's, kontrolirt wurden“ etc. Als aber ZIEGLER und VOM RATH bald darauf 1891 [1] p. 748 u. ff. die Mitosen in der Mitteldarmdrüse sicher nachgewiesen haben, wollte FRENZEL [5] und [6] wenigstens in dem Ersatz zu Grunde gegangener Drüsenzellen keine Rolle den Mitosen am blinden Schlauchende einräumen. Dazu sollen Zelltheilungen mit der von ihm so benannten nucleolären Kernhalbierung dienen. Eine nucleoläre Kernhalbierung nannte er jene amitotischen Kerntheilungen deshalb, weil dort „im Gegensatz zur Mitose der Nucleolus während der Theilung nicht verloren geht“ ([6] p. 391).

Was schliesslich noch die Intestinaldrüsen, die Enddarmdrüsen betrifft, so wurden sie in der Enddarmwand der *Decapoden* von mehreren Autoren erwähnt, kurz beschrieben, zum Theil auch abgebildet. Die Beschreibungen sind sehr flüchtig, die Zeichnungen ganz schematisch und nichtssagend. In der ganzen Litteratur giebt es keine wirklich nach dem mikroskopischen Praeparat hergestellte Abbildung der Enddarmdrüsen der *Decapoden*. (Dasselbe gilt übrigens auch für die Schlunddrüsen.) Am dürftigsten sind die Abbildungen von VITZOU [1] aus

1882 (s. z. B. Fig. 16 bei *Palinurus*). P. 523 sagt er von den Enddarmdrüsen einfach: „On peut constater leur présence et leurs conduits excréteurs chez tous les Crustacés Décapodes sans exception. Nous appellerions ces dernières glandes *glandes intestinales*.“ Nicht viel besser ist die Abbildung der Enddarmdrüsen von *Maja* bei FRENZEL [1], Fig. 11. Eine kurze Beschreibung derjenigen von *Maja*, *Pagurus* und *Palinurus* befindet sich auf p. 165—166 und von *Palinurus* schon vorher auf p. 151. Bei *Astacus* und *Scyllarus* sollen sie ganz fehlen, bei *Palinurus* auch ganz spärlich sein. „Wie ich mich überzeuge“, sagt er p. 150, „fehlen diese Drüsen völlig im Enddarm von *Astacus* und *Scyllarus* und sind auch bei *Palinurus* ganz spärlich vorhanden.“ Sie sollen (p. 165) ganz so gebaut sein, wie die Speicheldrüsen des Schlundes. Auch nach GERSTAECKER [1] sollen sie bei *Astacus* fehlen. HANS WALLENGREN [1] hat, als er mit der oben bereits erwähnten Silbermethode Nervenendigungen suchte, die Mündungen der Enddarmdrüsen auch bei *Astacus* angetroffen und in Figur 9 und 10 (p. 342) abgebildet. Nach VITZOU sollen sie nur im hinteren Theil des Enddarmes vorkommen; nach WALLENGREN sind sie auf den mittleren Abschnitt beschränkt, fangen bei einem 8,8 cm langen *Astacus* (p. 335) 18 mm hinter dem Mitteldarm an und enden etwa 17 mm vor dem Anus. Der ganze drüsentragende Abschnitt war 15 mm lang. Die Mündungen liegen in je einer Reihe längs der beiden Ränder der 6 Längswülste des Enddarmes, so dass es 12 solche Drüsenlängsreihen giebt. In diesen liegen sie ungefähr 20  $\mu$ . von einander und sind von einem geschwärtzten Hofe von etwa 8  $\mu$ . Durchmesser umgeben. Die Drüsen selbst hat er nicht untersucht. Es giebt bis jetzt überhaupt weder eine Beschreibung, noch irgend eine Abbildung der Enddarmdrüsen von *Astacus*. Deshalb sollen alle Abbildungen dieses Aufsatzes die Enddarmdrüsen von *Astacus* darstellen.

## II.

### Eigene Beobachtungen über die Epithelzellen der Mitteldarmdrüse.

A) Verschiedene Bemerkungen. Bevor wir den feineren Bau und den wahrscheinlichen Vorgang der Differenzirung der Epithelzellen der Mitteldarmdrüse schildern, müssen wir das Obige noch mit einigen Bemerkungen, auf dem Grunde eigener Beobachtungen, ergänzen.

Die circulären Muskeln, welche die ringförmigen Einschnürungen der Drüsenschläuche verursachen, bestehen nicht nur aus je einer Zelle, wie man bisher angegeben hat, sondern entstehen aus der Vereinigung von je zwei bis drei Muskelfasern, wenigstens ist es leicht nachzuweisen, dass jeder Muskel mehrere Zellkerne enthält. Diese sind in der Richtung der Faser mehr oder weniger gestreckt, etwas unregelmässig geformt und schon dadurch gut von denen anderer Zellen, namentlich von den mehr rundlichen Kernen der Zellen der Serosa zu unterscheiden. Die Muskelfasern besitzen ein recht auffälliges Sarcolemma, welches in Form eines weiten Röhrchens die contractile Substanz als Achse in sich einschliesst.



Letzere giebt in regelmässigen Abständen vertikale Seitenäste ab, welche auch das Sarcolemma begleitet und welche die circulären Fasern mit einander verbinden. Die so entstehende Längsmuskulatur verursacht an den Drüsenschläuchen mit der Achse derselben parallele regelmässige Längsfurchen. Die Längsäste der circulären Muskelfasern sind auch miteinander durch feinere Aeste in querer Richtung verbunden. Indessen verbinden gewisse Längsäste nicht nur benachbarte circuläre Fasern, sondern auch entferntere mit einander, indem sie gelegentlich mehrere solche kreuzen. Auf diese Weise entsteht ein zierliches Muskelnetz, welches aber natürlich nicht leicht im Zusammenhänge im Praeparat darzustellen ist. Am besten gelang uns dies nach Fixirung in APÄTHY's Formol-Salpetersäure, nach der APÄTHY'schen Dreifachfärbung und vorsichtigem Zerdrücken der Drüsenschläuche in Gummisyrup. (Formol-Salpetersäure 1:6 procentige Formollösung mit 3 Procent Salpetersäure, d. h.: 6 ccm des käuflichen Formols, 7.5 ccm der käuflichen 40 procentigen, oder 9 ccm der 33 procentigen Salpetersäure, 86.5 ccm  $H_2O$ , beziehungsweise 85 ccm; Einwirkung mindestens 24 Stunden. Länger schadet nicht. Monate, bis über ein Jahr kann das Object in der Mischung verweilen. Auswaschen in sofort sehr reichlichem, fliessendem Wasser. Steigender Alkohol, bis Alkohol absolutus, selbst wenn nicht eingebettet werden soll. Alkohol abs., mindestens 12 St. lang, gehört noch zur Fixirung. Dreifachfärbung: Färbung mit Haemateinlösung I. A., s. bei APÄTHY [2] Nachfärbung mit Rubinammoniumpikrat 15–20 Minuten. Letzteres: 0.20 g Säurerubin, 0.80 g Ammoniumpikrat, 10 ccm Alk. abs., 89 ccm  $H_2O$ . Abspülen sehr rasch in  $H_2O$ , dann sofort Gummisyrup. Gummisyrup: 50 g Würfelzucker; 50 g Gummi arabicum, weiss, ausgesucht; 47 ccm  $H_2O$ ; 3 ccm Formol. Vierfach dann zweifach, verdünnt mit  $H_2O$  als Übergang aus  $H_2O$ ; in diesem Fall kurzes Verweilen in beiden verdünnten Gummilösungen. Einzelne abgeschnittene Schläuche in unverdünnten Gummisyrup auf dem Objectträger, unter dem Deckglas bei langsamer Verschiebung des letzteren, zu zerdrücken. Das Deckgläschen darf nicht mehr aufgehoben werden. N. B.: die Haemateinfärbung ist in wässrigen Medien nur dann haltbar, wenn das Object nach dem Auswaschen in  $H_2O$  und dem Verweilen in etwas kalkhaltigem Wasser, d. h. in Quellwasser dergl., auch in 70 procentigem Alkohol etwa eine halbe Stunde gelegen hat. Ein Verweilen in Alkohol gehört zur Fixirung der Haemateinfärbungen, übrigens auch zu der der Carminfärbungen.)

Auch die Zellen der Tunica serosa bilden Netze. Die Balken derselben bestehen hauptsächlich aus zweierlei Bindegewebsfibrillen. Die einen bilden zum Theil etwas grössere Bündel und verlaufen dicht an den circulären Muskelfasern parallel mit diesen. Die anderen sind langgezogene, dünne Fortsätze von sternförmigen Bindegewebszellen und verbinden die queren Bündel mit einander in schrägen Richtungen. Die queren Bündel erwähnt WEBER nicht. Der Körper der sternförmigen Bindegewebszellen ist nur wenig abgeplattet, springt also in der sonst sehr dünnen Serosa stark hervor. Er enthält, um den Kern herum, nur wenig Körnchen, welche sich gelegentlich auch in die Fortsätze erstrecken. Diese Art von Zellen ist besonders gegen das blinde Schlauchende zu zahlreich.

Überhaupt sind die Zellen der Tunica serosa in zwei Gruppen

zu theilen: *a)* in Zellen mit wenig Körnchen und langen, dünnen Fortsätzen, *b)* in solche mit vielen Körnchen und kurzen, dicken Fortsätzen. Die körnchenarmen Zellen bilden mit ihren langen Fortsätzen, wie erwähnt, die zweite Sorte der Balken des Netzwerkes. Ihr Kern ist verhältnissmässig gross, oft etwas unregelmässig, rundlich. Der Zellkörper bildet eine sehr dünne Zone und zieht sich gleich in der Nähe des Kernes in die dünnen Fortsätze aus. Die Körner, welche sich im Zellkörper und hie und da auch in den Fortsätzen befinden, sind recht gross; an den Fortsätzen verursachen sie auffällige Verdickungen (s. g. Desmochondrien). Die Fortsätze der körnchenreichen Zellen sind lappenförmig oder kurz fingerförmig, manchmal unregelmässig verästelt; zu feineren Fäden ziehen sie sich nicht aus und betheiligen sich an der Netzbildung nicht. Ihr Kern ist verhältnissmässig kleiner, regelmässig kugelig, höchstens eiförmig. Der Zellkörper bildet eine breite Zone und ist, sowohl als auch die Fortsätze, mit groben Körnchen vollgepfropft. Die Grösse und die färberische Reaction der Körnchen ist in verschiedenen Zellen verschieden. Möglicherweise giebt es also hier verschiedene Arten von Körnerzellen. Sie sind den im Bindegewebe besonders der Fische und der Amphibien vorkommenden amoeboid beweglichen Körnerzellen sehr ähnlich. Offenbar handelt es sich auch hier um Leukocyten, um amoeboiden Wanderzellen. Unter ihnen sind die von mehreren Autoren (besonders von CUÉNOT) beobachteten Phagocyten zu suchen.

Alle vier weiter unten zu beschreibenden Formen von Epithelzellen der Drüsenschläuche und auch ihre verschiedenen Uebergangsformen sind mit einer Cuticula bedeckt. Die Cuticula liegt dem Stäbchensaum (s. weiter unten) gegen das Lumen des Drüsenschlauches zu dicht an, oder man sieht, wie sie sich stellenweise vom selben abhebt. Bald ist sie sehr dünn, bald 1, ja sogar bis 2  $\mu$  dick. Wo sie am dünnsten ist, färbt sie sich nach der APÁTHY'sen Dreifachfärbung (welche wir des Weiteren kurz Dreifärbung nennen wollen) blass grau-violett; je dicker sie ist, eine umso auffälliger gelbe Färbung zeigt sie, sie nimmt also eine immer grössere Affinität zum Ammoniumpikrat an. An Stellen, wo sich die Cuticula schon ganz vom Stäbchensaum losgelöst hat, zeigt sich, in enger Verbindung mit dem Stäbchensaum, bereits die Bildung einer frischen Cuticularschichte. Die Cuticula hebt sich meist in Form grosser, zusammenhängender Laken von grossen Stücken des Epithels auf einmal ab. Solche liegen oft zahlreich und stark zusammengefaltet im Lumen des Drüsenschlauches und füllen dieses stellenweise beinahe ganz aus.

Die Existenz und die obige Beschaffenheit der Cuticula müssen wir mehreren Forschern gegenüber betonen, welche die Entstehung einer nur scheinbaren besonderen Cuticula durch Quellung und Loslösung des Stäbchensaumes erklären. Gegen diese Auffassung spricht auch, dass eine gelungene Dreifärbung dem Stäbchensaum eine helle rosaroth Farbe, der Cuticula dagegen, wo sie bereits gut ausgebildet ist, eine gelbe verleiht. Rother Stäbchensaum und gelbe Cuticula sind an einer und derselben Zelle, gleichzeitig deutlich zu sehen. Die Cuticula der Drüsenschläuche verhält sich übrigens auch hinsichtlich anderer Farbenreactionen genau so, wie die Cuticula des Enddarmes. Nur ist sie, natürlich, weniger dick und weniger dicht.

Zum Demonstrieren der Cuticula haben wir auch ein anderes Verfahren angewandt. Wir legten die frischen Drüsenschläuche in kleinen flachen, auch starker Vergrößerung zugänglichen Behältern in 15 procentige Lösung von Kalilauge. Unbewegt behielten darin die Drüsenschläuche 4—5 Tage, ja eine Woche lang ihre Form. Beim Vorsichtigen Ersetzen der Kalilauge durch destillirtes Wasser zerfielen sie sofort und lösten sich auf. Man konnte so das Verschwinden der Schlauchwand unter dem Mikroskop verfolgen und man sah in der Mitte des Schlauches die Cuticula in Form eines stark lichtbrechenden Streifens zurückbleiben.

Auch das von BETHE empfohlene Salzsäure Anilin-Chloralhydrat und nachherige Behandlung mit Kalium bichromicum gab beim Nachweis der Cuticula gute Resultate.

Alle vier Zellformen sind unterhalb der Cuticula mit einem wohl entwickelten, ganz typischen Stäbchensaum bedeckt. Dieser Stäbchensaum ist ganz so, wie der der Epithelzellen des Mitteldarmes, wo dessen Verhältniss zu der dort ebenfalls vorhandenen Cuticula auch dieselbe ist. Die Dicke des Stäbchensaumes ist durchschnittlich  $1\frac{1}{2}$   $\mu$ . Er färbt sich bei der Dreifärbung, wie erwähnt, rosaroth.

Unter dem Stäbchensaum ist keine wirkliche Zellmembran vorhanden, sondern nur eine stärker färbbare, bei der Dreifärbung oft hell rothe, nicht selten beinahe homogene Schichte des Zellkörpers, in welche die alveoläre Grundstructur des sonstigen Zellkörpers übergeht und gelegentlich eine Schichte sehr feiner, dunkelblau gefärbter Körnchen mit sich trägt. Diese proximalste Zone des Zellkörpers wird von den resorbirenden Stäbchen (kurzen Resorptionsfibrillen) durchbrochen.

Die resorbirenden Stäbchen nehmen unterhalb des Stäbchensaumes, beziehungsweise unterhalb der eben erwähnten proximalsten, mehr homogenen Schichte des Zellkörpers eine Zone von etwa 3—5  $\mu$ . Dicke ein. Die Zone der resorbirenden Stäbchen ist gegen den Kern zu sehr scharf abgegrenzt. Die Stäbchen selbst stehen mehr oder weniger dicht, immer genau vertikal auf der proximalen Zelloberfläche. Sie sind keine Fortsetzungen der Stäbchen des Stäbchensaumes, auch gehen sie in die Alveolenwände des alveolären Zellkörpers, also in das eigentliche Protoplasma, nicht über, noch stehen sie in irgend einer Verbindung mit der sonstigen fibrillären Differenzirung des Zellkörpers. Indessen können die Fibrillen des Zellkörpers (die Sekretionsfibrillen, s. w. u.) zwischen die Resorptionsstäbchen hindringen und bis zu den erwähnten Körnchen der proximalsten Zellkörperschichte reichen. Kurz, das Protoplasma der Zellen gelangt zwischen den resorbirenden Stäbchen bis zum Stäbchensaum. Die Haemateinlösung I. A färbt die resorbirenden Stäbchen nicht einmal dann, wenn sie das Protoplasma der Zelle, beziehungsweise die darin differenzirten Fibrillen oder sonstige Gebilde, bereits sehr dunkel violettblau resp. graublau gefärbt hat. Dagegen zeigen die resorbirenden Stäbchen eine grosse Affinität zum Ammoniumpikrat; weshalb sie bei der Dreifärbung intensiv gelb aussehen.

Auch sonstige Reactionen, die wir hier nicht aufzählen wollen, zeigen, dass die resorbirenden Stäbchen wohl differenzirte, spezifische elementare Zellorgane sind, welche man nicht verwechseln darf mit anderen fibrillären Gebilden in den Epithelzellen der Drüsenschläuche. Wir nennen sie

resorbirende Stäbchen, weil sie in den mit der Resorption besonders betrauten Abschnitten des Darmes bei den verschiedensten Thieren vorkommen und überall gleich beschaffen sind. (Diese Thatsache hat APÁTHY in seinen Vorlesungen über vergleichende Histologie schon vor einer Reihe von Jahren dargethan.)

Die Längsstreifung der proximalen Zone der Zellen der Mitteldarmdrüse hat schon FRENZEL [2] und [6] beschrieben; er meinte aber, dass die Fibrillen dieser Zone sich distal, wie Pfahlwurzeln, verästeln und in die sonstige Zellstructur übergehen. Auch meint FRENZEL, dass es unterhalb des Stäbchensaumes eine besondere, fein durchlöchernte Zellmembran giebt. In der Höhe dieser vermeintlichen Zellmembran befindet sich die Kittleiste, welche die Höhe des Stäbchensaumes nicht erreicht. In Osmiumpraeparaten erscheint sie im Querschnitt als ein schwarzer Punkt. Eine besondere Zellmembran ist übrigens auch an den Seitenflächen und an der distalen Oberfläche der Zellen nicht nachweisbar.

Cuticula, Stäbchensaum und eine Schichte von resorbirenden Stäbchen sind allen vier Zellformen des Epithels der Drüsenschläuche, ebenso gut wie den Epithelzellen des Mitteldarmes, eigen. Den Epithelzellen des Mitteldarmes sind am meisten die Zellen der grösseren Ausführungsgänge der Mitteldarmdrüse und die des blinden Endes der Drüsenschläuche ähnlich. Es ist evident dass sich die verschiedenen Formen der Epithelzellen des Drüsenschlauches aus dem Zelltypus des Mitteldarmes differenzirt haben, entsteht ja auch die Mitteldarmdrüse als Ausstülpung des Mitteldarmes und bei manchen Krebsen bleibt sie auch eine einfache Aussackung. So ist denn auch eine ihrer wichtigsten physiologischen Bestimmungen die Vergrösserung der resorbirenden Fläche des Mitteldarmes (s. besonders JORDAN [2] und [3]).

Das schliessliche Resultat der Differenzirung sind vier Zellformen. Wir sprechen nicht von vier Zellarten, weil zwischen ihnen alle möglichen Übergänge zu finden sind, und selbst auf der Höhe ihrer Differenzirung giebt es in keiner irgend welche specielle Gebilde, welche in den beiden anderen Formen ganz zu vermissen wären.

Die vier Zellformen wollen wir mit den folgenden Namen kurz bezeichnen, welche nichts über ihre specifische Function aussagen: *a)* einfache resorbirende Zellen, schlechthin Mitteldarmzellen, beziehungsweise Anfangszellen (s. weiter unten), *b)* Alveolenzellen, *c)* Fibrillenzellen, *d)* Blasen Zellen. Die Alveolenzellen entsprechen den Nährzellen von K. C. SCHNEIDER ([I] p. 490), die Fibrillenzellen seinen Drüsen- oder Fermentzellen, die Blasen Zellen seinen Exkretzellen. Die Fettzellen FRENZEL's und anderer Autoren sind mit den Alveolenzellen, die jungen Fermentzellen oder die Fermentmutterzellen FRENZEL's mit den Fibrillenzellen, die entwickelten Fermentzellen FRENZEL's und anderer Autoren mit den Blasen Zellen identisch. Die Keimzellen der Autoren sind die undifferenzirten Mitteldarmzellen.

Die Thatsache, dass der Inhalt der Drüsenschläuche sich bei der Dreifärbung violett, der Inhalt der Blasen in den fertigen Fermentzellen dagegen mehr-weniger gelb oder orangefarbig tingirt, spricht dafür, dass die beiden Substanzen nicht gleich sind. Wir halten es für möglich dass der Inhalt der Drüsenschläuche aus der Mischung, beziehungsweise

Vereinigung von zweierlei Sekreten entsteht, und dass in den fertigen Fermentzellen die eine Substanz, welche bereits zum Theil in das Drüsolumen entleert wurde, durch die andere verdrängt, wenigstens färberisch nicht mehr nachweisbar gemacht wird (s. weiter unten).

In den angehenden Fermentzellen besonders jüngerer Krebse, noch vor der Beendigung des Zustandes, den wir die Fibrillenzelle nennen, ist meist in der Mitte der Zelle unweit vom Kern ein bald rundliches, bald unregelmässig geformtes und dann in zahlreiche Körnchen getheiltes Gebilde zu sehen, welches bei der Dreifärbung intensiv citronengelb wird und durch starke Lichtbrechung von seiner Umgebung absticht. Es scheint, als ob kleine Theilchen dieses Gebildes an die proximale Oberfläche der Zelle gelangen, durch den Stäbchensaum hindurchtreten und sich, bei Veränderung ihrer färberischen Reaction, über dem Stäbchensaum ausbreiten würden. Je dicker aber diese dem Stäbchensaum aufgelagerte Schichte wird, umso mehr bekommt sie ihre citronengelbe färberische Reaction zurück, und das ist die erwähnte Cuticularsubstanz. Auf diese Weise wird es wahrscheinlich, dass die Zellen, denen man bisher nur die Erzeugung eines fermenthaltigen Verdauungssekretes (beziehungsweise gewisse Autoren fälschlich auch eine exkretorische Thätigkeit) zugeschrieben hat, daneben auch eine ganz andere Substanz produciren, welche sie frühzeitig entleeren und welche die ganze innere Oberfläche des Drüsenschlauches, als Cuticula, überzieht.

Die FRENZEL'schen Ersatzzellen, welche er Fermentmutterzellen nennt, weil sie durch amitotische Theilung die Fermentzellen erzeugen sollten, können wir als solche nicht annehmen. Zellen, wie er sie zeichnet und beschreibt, sieht man allerdings in grosser Anzahl, das sind aber meistentheils nichts weiter, als schräg oder quer durchschnittenen junge Fermentzellen; im ersteren Fall zeigen sie eine länglich dreieckige, im letzteren eine mehr isodiametrische Gestalt im Schnittpraeparate. In keinem genau diametral getroffenen Längsschnitt und in keinem genau vertikal auf der Längsachse geführten Querschnitt der Drüsenschläuche fanden wir solche Formen vor; umso zahlreicher aber in tangentialen Längsschnitten und schrägen Querschnitten.

Was diejenigen Zellen anbelangt, welche FRENZEL für Mutterzellen der Fettzellen hält, so sind diese wohl nichts weiter als Lymph- oder Blutzellen, resp. Phagocyten, welche durch die Membrana propria gedrungen sind und sich zwischen den Basaltheilen der Epithelzellen eingekeilt haben. Meist sind es kleinere, isodiametrische Zellen mit kleinem, stark tingirbarem Kern, welchen ein oft concentrisch geschichtetes Protoplasma umgiebt. Genau solche Zellen findet man in den Blutgefässen zwischen den Drüsenschläuchen. Ausserdem giebt es noch andere eingewanderte Zellen, welche verschiedene Grösse und Beschaffenheit zeigen.

Wie von mehreren Autoren richtig angegeben, kommen Mitosen nur zeitweise, dann aber in grösserer Anzahl vor. Bei den meisten Thieren kann man, selbst nach den geeignetesten Fixirungen und Färbungen, lange suchen ohne eine einzige Mitose zu finden. Dagegen fanden wir bei einzelnen Thieren am blinden Ende der Drüsenschläuche in nahezu jedem Gesichtsfelde mehrere (Schnittdicke 10  $\mu$  Vergrösserung 500 fach). Mit der Häutung kann das Auftreten zahlreicher Mitosen nicht in Zusam-

menhang gebracht werden, wie z. B. ZIEGLER und VOM RATH es annehmen. Vielmehr scheint ein solcher Zusammenhang mit der reichlicheren Nahrung zu bestehen, namentlich in den Frühlingsmonaten, wie z. B. auch bei Tritonen, Schnecken und anderen Thieren. FRENZEL [6] zeichnet die mitotischen Figuren nicht ganz richtig. Zunächst bekommt der Kern eine länglichere Form und eine auffällig starke Tingirbarkeit mit chromatinfärbenden Mitteln. An Stelle der Ruhestructur (eine sehr feine Wabenstructur mit kleinen chromatischen Körnchen und einigen grösseren chromatischen Schollen, stets in den Wabenkanten gelagert, ein oder zwei achromatische Nucleolen, kaum differenzirte Kernmembran: das Aussehen aller gut fixirten Kerne bei allen Thieren, mit Ausnahme der Kerne besonders differenzirter Zellen) tritt im Stadium des Mutterspirems, eine grössere Anzahl kleiner Chromosomen, kurze Stäbchen, an dem einen Ende zugespitzt, mit dem spitzen Ende, alle gegen denselben Pol des Kernes, gegen eine Langseite desselben gekehrt. Die scharfe Begrenzung des Kernes verschwindet, er ist von einem hellen Hof umgeben. Später nehmen die Chromosomen die Form von an beiden Enden verdickten Stäbchen an und ordnen sich in einer Schichte, in der Aequatorialebene, vertical auf dieser. Die Aequatorialebene ist der Längsachse der Epithelzelle entsprechend gelegt. Die achromatischen Fäden bilden zwei sehr flache Kegel. Im Diastroidstadium bleiben die Chromosomen in den beiden Tochtersternen einschichtig und scheibenförmig angeordnet. Im Dispirem krümmt sich die Scheibe zusammen und geht so in den ruhenden Tochterkern über. So lange, schleifenförmige Chromosomen, wie sie FRENZEL zeichnet, haben wir nicht gesehen. Mitosen giebt es in der Höhe der Drüenschläuche, wo bereits Blasen zellen vorhanden sind, wahrscheinlich höchstens ganz wenige; wir haben keine gesehen. Die Mitosen reichen nicht hin, um die Grössenzunahme der Drüenschläuche während des postembryalen Lebens zu erklären. Zum grossen Theil erscheint die Volumzunahme der Mitteldarmdrüse als Folge der Vergrösserung der einzelnen Epithelzellen selbst. Diese sind bei jungen Thieren kaum halb so hoch, wie bei grossen, nahezu erwachsenen.

B) Der Vorgang der Differenzirung. Beim Schildern des wahrscheinlichen Vorganges der Differenzirung der Epithelzellen der Mitteldarmdrüse müssen wir von der Aehnlichkeit der Epithelzellen des Mitteldarmes, der grösseren Ausführungsgänge und der blinden Schlauchenden ausgehen.

Wie erwähnt, hat APÁTHY schon vor Jahren nachgewiesen, dass die specifischen resorbirenden Zellen im ganzen Thierreich durch den Stäbchensaum und durch besondere intracelluläre resorbirende Stäbchen, beziehungsweise Fibrillen gekennzeichnet sind. Der Stäbchensaum ist nicht zu verwechseln mit dem Bürstenbesatz und anderen ähnlichen extrazellulären Gebilden an der freien Zelloberfläche, und die resorbirenden Fibrillen sind, wie APÁTHY wiederholt betonte, wohl zu unterscheiden von den exkretorischen Fibrillen, von den sekretorischen Fibrillen, den Tonofibrillen und den FLEMMING'schen Protoplasmafibrillen, um von anderen intracellulären Fibrillen, wie Gliafibrillen, Myofibrillen und Neurofibrillen und von den verschiedenen intracellulären Saftkanälchen gar nicht zu reden, da es ja doch zu keiner Verwechslung von diesen mit resorbirenden Fibrillen kommen kann.

Indessen können wir hier noch besonders erwähnen die Cilienwurzeln, die wirkliche intrazelluläre Fortsetzung der Cilien, welche leicht zu unterscheiden sind vom intracellulären Fibrillenconus (s. APÁTHY [2] und GURWITSCH [1]) gewisser Flimmerzellen, aber umso schwerer von den resorbirenden Fibrillen jener Flimmerzellen, welche, wie im Darmkanal der Muscheln, ausser zur Beförderung der Nahrung auch zum Resorbiren dienen. Auf diesen schweren Gegenstand können wir hier nicht eingehen; dagegen erwähnen wir, dass die FLEMMING'schen Protoplasmafibrillen, aus welchen das eigentliche Protoplasma bestehen sollte, allerdings nichts Specifics, aber auch nichts Natürliches sind. In gut fixirten Zellen sind sie auf keine Weise sichtbar zu machen; in nicht rasch genug fixirten Zellen, also in den Zellen der tieferen Zonen des Stückes bei allerlei Fixirungen, wo die Zelle erst absterben und dann von der zunächst in capillarer Verdünnung an sie herantretenden Fixirflüssigkeit macerirt werden kann, entstehen sie aber so zu sagen vor den Augen des Beobachters.

Auch die Fibrillen des neuerdings mehrerseits untersuchten Chromidialapparates dürfen wir hier nicht unerwähnt lassen. Diese sind durch starke Färbbarkeit mit chromatinfärbenden Agentien gekennzeichnet, wären also mit den resorbirenden Stäbchen nicht zu verwechseln, da ja diese (s. oben) sich in dieser Hinsicht sehr renitent verhalten. Hingegen könnten die sehr chromatischen, richtiger mit einer sehr chromatischen Substanz eingehüllten Sekretionsfibrillen in die Kategorie des Chromidialapparates mit hineingezogen werden. Überhaupt werden mit diesem Namen sehr verschiedene Dinge bezeichnet und zusammengewürfelt. Eine und dieselbe Fibrille kann, wie z. B. gerade die Sekretionsfibrillen in den Fibrillenzellen der Mitteldarmdrüse, bald sehr chromatisch, bald recht achromatisch aussehen. Ein anderes, noch besseres Beispiel dafür ist das Gerüstwerk in den Halsdrüsenzellen von *Hirudo*, welche APÁTHY [1] eingehend beschrieben hat (s. weiter unten).

Zu den Resorptionsfibrillen zurückgekehrt, so erstrecken sich diese, immer von der freien Zelloberfläche, mehr oder weniger weit gegen den Kern zu. Die Exkretionsfibrillen, welche ebenfalls sehr verschiedenen lang sein können, streben von dem basalen Zellende dem Kerne zu. Beide sind einander parallel und vertikal auf der Epithelfläche, beziehungsweise radiär angeordnet, erstere vielleicht nie, letztere auch selten wellig. Die Sekretionsfibrillen erstrecken sich entweder über die ganze Höhe der Epithelzelle, oder sie sind am meisten in der Mitte der Zelle, in der Höhe des Kernes entwickelt, oft erreichen sie weder das proximale, noch das distale Ende der Zelle. Letzteres ist gerade in den Fibrillenzellen der Mitteldarmdrüse häufig der Fall. Im Ganzen und Grossen sind sie parallel mit einander, aber meist wellig. Die Tonofibrillen erstrecken sich ebenfalls meist über die ganze Höhe der Zelle; sie convergiren oft in distaler Richtung, sonst ist ihr Verlauf sehr Verschieden.

Jede Art von Fibrillen ist, die Protoplasmafibrillen ausgenommen, durch eine bestimmte Gruppe von Reactionen mikrotechnisch gekennzeichnet. Die Gleichheit einzelner Reactionen berechtigt nicht zur Identificirung histologischer Formbestandtheile, andrerseits darf man aber aus dem Versagen gewisser Reactionen in einem gegebenen Fall ebensowenig auf Verschiedenheit schliessen. Manche Reactionen hängen ja vom phy-

siologischen Zustände ab. (Verschiedene färberische Reaction nach verschiedener Vorbehandlung kommt natürlich gar nicht in Betracht. S. APÁTHY: Mikrotechnik, II. Bd., Einleitung.) Wir müssen betonen, dass wir in der Beurtheilung der zu schildernden Formbestandtheile von diesen kritischen Grundsätzen geleitet wurden, selbst wo wir uns, der Kürze halber, nicht auf die Aufzählung mehrerer Reactionen ausdehnen.

Also finden wir den Stäbchensaum und die Schichte der resorbirenden Stäbchen bei allen Epithelzellen des Mitteldarmes und der Mitteldarmdrüse; wir finden sie aber weder im Schlund, noch im Magen oder im Hinterdarme. Entwicklungsgeschichtliche und vergleichend anatomische Beobachtungen zeigen, dass die Mitteldarmdrüse eine mehr-weniger complicirte Ausstülpung des Mitteldarmes ist, von zwei nach hinten gerichteten einfachen, blinddarmartigen Aussackungen angefangen bis zur riesigen Entwicklung, welche sie bei *Decapoden* zeigt. Die verschiedenen Epithelzellen der Mitteldarmdrüse müssen sich demnach aus den resorbirenden Epithelzellen differenzirt haben, welche wir in kaum veränderter Form in den grösseren Ausführungsgängen und in den blinden Schlauchenden antreffen. Da ferner das Längenwachstum der Drüenschläuche zum Theil, die Vermehrung und der Ersatz der Drüsenzellen im postembryalen Leben wahrscheinlich ganz auf Kosten der mitotischen Theilungen der Epithelzellen des blinden Schlauchendes vor sich geht: so muss die Differenzirung der einfachen resorbirenden Epithelzellen in die verschieden beschaffenen Zellen der Drüenschläuche auch postembryal dauernd stattfinden. Mithin können wir den ganzen Vorgang der Differenzirung schon aus dem Vergleich der vom blinden Schlauchende her aufeinander folgenden Zellen erschliessen.

Den einfachen resorbirenden Epithelzellen am nächsten stehen die nach unserer obigen morphologischen Eintheilung so genannten Fibrillenzellen des Drüenschlauches. Den Fibrillenzellen sehr ähnliche Epithelzellen giebt es auch im Mitteldarm; in geringerer Anzahl kommen aber dort auch den Alveolenzellen ähnliche Epithelzellen vor, deren Alveolen ebenfalls mit Fettkügelchen erfüllt sind. Nur den Blasenzellen ähnliche Epithelzellen sind im Mitteldarm nicht zu finden. Mithin sind die Blasen-zellen die specifischsten Zellen des Epithels der Mitteldarmdrüse.

Dass wir berechtigt sind auf Grund des Stäbchensaumes und der resorbirenden Stäbchen nicht nur den einfachen Mitteldarmzellen, sondern, trotz ihrer sonstigen sehr verschiedenen Beschaffenheit, auch den anderen drei Zellformen eine resorbierende Thätigkeit zuzuschreiben, geht aus dem sehr grossen, ja weit überwiegenden Antheil der Mitteldarmdrüse an der Resorption der Nahrung hervor, welcher von mehreren Autoren experimentell nachgewiesen wurde. Diesen grossen Antheil könnten die in den Drüenschläuchen befindlichen verhältnissmässig wenigen, einfachen Mitteldarmzellen nicht erklären. Und für diesen grossen Antheil sprechen auch drei bereits von Anderen mehrfach betonte anatomische Thatsachen. Die eine ist, dass nur eine sehr kurze Strecke des langen Darmtractus vom *Flusskrebs*, der nur 4—5 mm lange Mitteldarm, von specifischen resorbirenden Epithelzellen bekleidet wird. Die zweite ist die riesige Entwicklung der Mitteldarmdrüse, welche beinahe den ganzen Cephalothorax ausfüllt, eine jedenfalls viel grössere Verdauungsdrüse,



als der langsam verdauende und zu langem Fasten befähigte Flusskrebs nothwendig haben kann. Die dritte Thatsache ist, dass das lose Bindegewebe, in welches die Mitteldarmdrüse eingebeitet ist und welches auch jeden Drüsenschlauch einzelnen umhüllt, einen besonderen Reichtum an Blutgefässen, an Lymphspalten und verschieden beschaffenen Leukocyten aufweist.

Die geplatzten Blasenellen, welche die in ihnen entstandene grosse Blase in das Drüsenlumen entleert haben (s. weiter unten), können sich an der Resorption natürlich nicht weiter betheiligen, umso mehr müssen dies, aus den angeführten Gründen, die anderen Epithelzellen des Drüsenschlauches thun.

Die Differenzirung der am blinden Schlauchende befindlichen einfachen, jungen resorbirenden Zellen schreitet in zwei divergirenden Richtungen vor. Die eine Richtung führt zu den Fibrillenzellen, die andere zu den Alveolenzellen. Fibrillenzellen werden also nicht zu Alveolenzellen und Alveolenzellen nicht zu Fibrillenzellen. Die Alveolenzellen erfüllen als solche ihre Bestimmung, indem sie Fettkügelchen in ihren Alveolen aufspeichern. Die Fibrillenzellen haben wahrscheinlich auch als solche eine besondere Bestimmung; in ihrer weiteren Entwicklung gestalten sie sich aber zu Blasenellen um.

Die jüngsten Zellen am blinden Schlauchende wollen wir des Weiteren kurz Anfangszellen nennen (weil die Bildung der Drüsenzellen mit ihnen anfängt).

Schon in den Anfangszellen finden wir, ebenso wie in allen Zellen des Mitteldarmes, nahe zum Kern, proximal je eine Vacuole, in welcher sich ein homogener kugelig Körper befindet. In etwas älteren Anfangszellen sieht man deren zwei, selten mehr, bald in einer gemeinsamen, bald in getrennten Vacuolen eingeschlossen. Die Vacuole, der ungefärbte Hof um den Körper herum, ist nichts weiter als der infolge der Schrumpfung des Kügelchens entstandene Hohlraum. Die besten Fixirungen, zum Beispiel eine gut gelungene Fixirung isolirter Schläuche mit HERMANN'scher Flüssigkeit, zeigt die Kügelchen in unmittelbarer Berührung mit dem sonstigen Zellkörper. Bei der Dreifärbung werden sie intensiv fleischfarben und diese Färbbarkeit verlieren sie auch in der HERMANN'schen Flüssigkeit nicht. Chromatinfärbende Haemateinlösungen tingieren sie entweder überhaupt nicht oder sehr schwach, auch dann mehr graulich.

FRENZEL [6] hielt diese Kügelchen für Centrosomen. Dafür spricht aber nur ihre Lage oft unmittelbar neben dem Kern an dessen proximalem Pol. Dagegen spricht ihr weiteres Schicksal. Eine Centrosomenfärbung nach M. HEIDENHAIN versagte bei ihnen. Das Cytocentrum der Anfangszellen glauben wir in Form von Doppelcentriolen weiter vom Kern und näher zum proximalen Zellende, in der Zellachse aufgefunden zu haben. Auch nimmt in der HERMANN'schen Flüssigkeit der achromatische Nucleolus der Kerne, welcher sich hier ähnlich wie das Centrosom zu verhalten pflegt, eine bräunlich gelbe Farbe an und lässt eine Rubinfärbung überhaupt nicht zu, während jene Kügelchen bei Dreifärbung, wie gesagt, durch Rubin intensiv fleischfarbig werden.

Ausser den neben dem Kern liegenden Kügelchen befinden sich ebenfalls schon in den jüngsten Anfangszellen andere (mit den Doppel-

centriolen natürlich nicht zu verwechselnde), kleinere Körnchen in meist grösserer Anzahl, näher zum proximalen Ende der Zelle, hart an den resorbirenden Stäbchen, in einer mehr oder weniger dicken Schichte gelagert. Von der HERMANN'schen Flüssigkeit werden sie stark gebräunt, aber nicht geschwärzt, wie Fett, selbst wenn es in ganz kleinen Tropfen vertheilt ist. Bei der Dreifärbung nehmen sie dann gar keine weitere Färbung an.

Durch Osmium geschwärzte Fettkügelchen sind indessen schon in jungen Anfangszellen ebenfalls vorhanden, aber meist nur zwischen Kern und distalem Zellende.

Sublimat fixirt die Kügelchen neben dem Kern ziemlich gut, die Körnchen näher zur proximalen Oberfläche der Anfangszelle dagegen sehr schlecht.

Die Differenzierung in der Richtung der Fibrillenzellen beginnt damit, dass der Zellkörper nach Sublimatfixirung mit kernfärbenden Haemateinlösungen beinahe ebenso dunkel färbbar wird, wie das Kernchromatin. Nach HERMANN'scher Fixirung hingegen bleibt der Zellkörper viel heller als der der übrigen Epithelzellen des Drüsenschlauches und zeigt dann zu Haemateinlösungen überhaupt keine Affinität. Bald darauf kommt auch die längsfibrilläre Beschaffenheit des Zellkörpers zum Vorschein. Gleichzeitig wird der Zellkern grösser; der der Fibrillenzelle übertrifft dauernd den der Alveolenzellen; er ist auch meist etwas länglicher (was auch FRENZEL [6] richtig zeichnet, z. B. in Figur 12, Taf. XXV, Fig. 1, Taf. XXVI).

Nach FRENZEL wäre die fibrilläre Structur nur eine scheinbare und durch Streckung der Alveolen des Zellkörpers in der Richtung der Längsachse der Zelle bedingt, womit die Einlagerung einer „pseudochromatischen Substanz“ in die Alveolenwände Hand in Hand gienge. K. C. SCHNEIDER spricht im Gegentheil von besonderen Sekretfibrillen, er meint also, dass die fibrilläre Structur durch elementare Zellorgane, durch wirkliche, differenzierte Fibrillen verursacht wird.

Man kann die Frage auf die folgende Weise entscheiden. Man fertige nach guter Sublimatfixirung (also nach Fixirung einzelner isolirter Drüsenschläuche und nicht grösserer Lappen der Drüse) tadellose (also nicht zusammengedrückte und besonders nicht an ihrer Oberfläche rauhe) Schnitte von höchstens 5  $\mu$  Dicke. Man färbe die Schnitte sehr stark mit der APÁTHY'schen Haemateinlösung I (nicht mit I. A, von welcher sie sich dadurch unterscheidet, dass sie statt 3 Procent Alaun und 3 Procent Eisessig nur  $\frac{1}{8}$  Procent Alaun und  $\frac{1}{3}$  Procent Eisessig enthält, demnach auch den Zellkörper viel intensiver färbt). Nun vergleiche man das Bild, welches man so gewinnt, mit dem, welches nach succesivem Ausziehen der Farbe mit Salzsäure-Alkohol, auf verschiedenen Stufen der Entfärbung entsteht. Die Hauptsache ist, dass man mit den besten homogenen Immersionssystemen von 1.40 N. A., mit einem Beleuchtungskegel von derselben Apertur (also mit Immersionscondensor) in der von APÁTHY in seiner Mikrotechnik angegebenen Weise beobachtet. Nur so kann man feinste Farbdifferenzen, um welche es sich hier zum Theil handelt, unterscheiden.

Es stellt sich heraus, dass erstens die Substanz der Alveolenwände

des Zellkörpers, das heisst das eigentliche Protoplasma, zweitens die stark chromatische Substanz und drittens die längs verlaufenden Fibrillen: alle drei verschiedene Dinge sind. Zwar sind die Alveolen in der Richtung der Längsachse der Zellen oft gestreckt, aber die Längsstreifung ist ebenso auffällig in Zellen oder an solchen Stellen der Zelle, wo die Waben in allen Richtungen gleiche Dimensionen haben. Die Alveolen sind in der That in Längsreihen angeordnet, und in die mit der Längsachse der Zelle parallelen Wände benachbarter Alveolen, richtiger in die gemeinsame Kante von je drei (oder mehr) solchen, ist die dunkelblau gefärbte Substanz zum grossen Theil eingelagert. Dadurch erscheinen die Längswände der Waben viel dicker als die Querwände. Im quer getroffenen Zellkörper erscheinen die gemeinsamen Längskanten der Waben in einem optischen Querschnitt von der geringsten Tiefe, welche Linse und Beleuchtung bei der grössten Apertur gewähren, als eckige dunkle Punkte, von welchen, den queren Wabenkanten entsprechend, feine Fortsätze bis zu den nächsten benachbarten schwarzen Punkten ausstrahlen. Die dunklen Punkte sind die Querschnittbilder der gemeinsamen Kante von drei (oder mehr) benachbarten Alveolen. In der Mitte dieser Querschnitte sieht man je ein sehr kleines ungefärbtes, aber stark lichtbrechendes Pünktchen. Nach Ausziehen der blauen Farbe kann man sich davon überzeugen, dass die hellen Pünktchen Querschnitte je einer feinen Fibrille sind, welche in der gemeinsamen Kante benachbarter Alveolen, in eine stark chromatisch färbbare Substanz eingehüllt, verlaufen. Im Längsschnittbilde der Zelle sind sie nicht zu sehen, so lange man die stärkere Färbung der sie einhüllenden Substanz nicht ausgezogen hat. Sie sind in der Zelle auf lange Strecken einzeln verfolgbar, haben einen welligen Verlauf, sind in ihrer ganzen Länge gleich dick, nicht verzweigt, mit einander durch Anastomosen nicht verbunden. Dagegen bildet die mit Haemateinlösung so stark färbbare Substanz stellenweise grössere Verdickungen an ihnen. Wir fanden noch kein Verfahren, um sie specifisch zu tingiren. Gegen macerirende Mittel sind sie viel resistenter als das Protoplasma, daher sind sie auch in weniger gut fixirten, etwas ausgelaugten Zellen zu sehen, nur ist in solchen ihre natürliche Anordnung nicht zu erkennen. Oft sind dann benachbarte Fibrillen stellenweise verklebt und scheinen dadurch ein Netzwerk zu bilden.

Zwischen den Fibrillen werden, in kleinen oder grösseren Vacuolen, kleinere oder grössere Körnchen, beziehungsweise Kügelchen allmählich in immer grösserer Anzahl sichtbar und sind wohl als Sekrettropfen zu deuten. Diese Sekrettröpfchen tingirt selbst die stärkste chromatische Haemateinfärbung nur sehr blass, und zwar mit deutlicher Metachromasie, rosaroth. Roth tingirt sie bei der Dreifärbung auch das Rubin.

Wir erinnern hier wieder an die Beobachtungen APÁTHY's [1], durch welche er die Art und Weise der Entstehung des Sekretes der Halsdrüsenzellen bei *Hirudo* nachgewiesen hat. In den jüngsten angehenden Drüsenzellen (-es handelt sich dort um grosse birnförmige einzellige Drüsen mit langem Ausführgang-) beschrieb er ein mit seiner Haemateinlösung sehr stark färbbares, mit Verdickungen besetztes Gerüstwerk (Figur 9). Während die stark färbbare Substanz immer mehr schwindet, treten in der stark heranwachsenden Zelle immer mehr Sekretkügelchen auf, welche anfangs auch bei der Dreifärbung blass blaugrau bleiben

und allmählich die ganze Zelle füllen. Später verlieren sie ihre Affinität zur Haemateinlösung ganz und werden durch Ammoniumpikrat und Rubin in gleichem Grade tingirbar, erhalten daher bei der Dreifärbung eine intensive Orangefarbe. Noch später, wo sie schon zum Entleeren reif sind, behalten sie nur zum Ammoniumpikrat eine Affinität und tingiren sich rein schwefelgelb.

Aehnliche Aenderungen der Tingirbarkeit sind auch in Fibrillenzellen der Mitteldarmdrüse wahrnehmbar, während sie sich zu Blasen umgestalten. Die dunkelblau färbbare Substanz verschwindet allmählich, und die roth tingirten Kügelchen werden immer zahlreicher. Später treten sie zu rundlichen Gruppen zusammen, um welche sich im Zellkörper je eine helle Blase bildet. Die kleinen Blasen vereinigen sich, und es entsteht eine grosse Blase, welche bereits eine wohl unterscheidbare Membran erhalten hat, gewissermassen eine intracelluläre Cuticula, welche die Blase sehr scharf gegen den noch übrig gebliebenen Zellkörper abgrenzt. Die grosse Blase drängt den Kern, welcher bereits etwas kleiner geworden ist als in der Fibrillenzelle, immer mehr an die Basis der Zelle, buchtet ihn ein und gestaltet ihn kappenförmig. Zu dieser Zeit ist keine Spur mehr von der stark blau färbbaren Substanz vorhanden, hingegen sind längs der Zelle, durch die Blase an die Seite gerückt, die kaum färbbaren glatten, stark lichtbrechenden Fibrillen noch immer gut zu sehen, welche früher die stark färbbare Substanz eingescheidet hatte. Je mehr die Blase heranwächst, umso mehr Affinität gewinnt ihr Inhalt zum Ammoniumpikrat. Eine so rein und intensiv schwefelgelbe Färbung, wie die dicken Cuticularschichten im Drüsenlumen, bekommt dieser Inhalt doch nicht.

Nach diesen Beobachtungen müssen wir jenen Forschern recht geben, welche die bei Dreifärbung anfangs roth tingirten und später in der Sekretblase vereinigten Sekretkügelchen auf Kosten der stark blau färbbaren Substanz entstehen lassen. Auch die Bezeichnung der nicht tingirbaren Fibrillen als Sekretfibrillen ist richtig, nur wäre wohl der Name Secretionsfibrille passender. (Sekretkügelchen ist ein aus Sekret bestehendes Kügelchen, demnach wäre eine Sekretfibrille eine aus Sekret bestehende Fibrille, unsere Fibrillen aber sind nicht das Sekret, sondern dürften beim Produciren des Sekretes specifisch thätig sein.)

Was geschieht nun aber während der Ausbildung der Fibrillenzelle mit jenen centrosomähnlichen Kügelchen neben dem Kern und jenen kleineren Körnchen, welche dicht an der Schichte der resorbirenden Stäbchen eine besondere Lage bildeten?

Bis in der angehenden Fibrillenzelle die stark färbbare Substanz erscheint, hat sich das Kügelchen neben dem Kern bereits wiederholt getheilt. Neben den aus der Theilung des ersten Kügelchens hervorgegangenen Körnchen erzeugt vielleicht die Zelle unabhängig vom ersten „centrosomartigen“ Gebilde noch andere. Und bis auch die Längsstreifung der Zelle deutlich wird und die roth tingirbaren Sekretröpfchen zwischen den Fibrillen erscheinen, daweil ist jeder Unterschied zwischen den letzteren und den aus den Theilungen des „centrosomartigen“ Gebildes hervorgegangenen Kügelchen verschwunden. Am Ende kann man unter den Sekretkügelchen nicht mehr erkennen, was zwischen den Fibrillen auf

Kosten der stark färbbaren Substanz, und was durch Theilungen des von FRENZEL so genannten Fermentkeimes (s. oben p. 122) entstanden ist. Möglicherweise handelt es sich dennoch um dauernd verschiedene Dinge, welche wir aber färberisch nicht auseinanderhalten können. Weiter oben haben wir die Vermuthung ausgesprochen, dass der Inhalt des Drüsen-schlauches durch Vereinigung von zweierlei Sekreten entsteht und das eine Sekret grösstentheils früher als das andere entleert wird. Vielleicht wird dieses eine Sekret, entstanden etwa aus dem FRENZEL'schen Fermentkeim (dem centrosomähnlichen Körperchen), gar nicht mit in die grosse Sekretblase eingeschlossen, sondern successive entleert, während der Inhalt der Sekretblase durch Platzen der Blase, oder mit der ganzen Blase auf einmal in das Lumen des Schlauches gelangt. Wenn wir noch jene Gruppe stark gelb gefärbter Körnchen, welche sich in der Fibrillenzelle noch vor der grossen Blase bildet und welche wir mit der Cuticula-bildung in Zusammenhang brachten (s. oben p. 129), berücksichtigen, so müssen wir annehmen, dass die Fibrillenzellen drei verschiedene, besonders zu entleerende Substanzen erzeugen.

Ja es scheint hierzu noch eine vierte Substanz zu kommen, welche sich indessen mit dem Inhalt der grossen Sekretblase vereinigt. Zur Zeit als bei der Umgestaltung der Fibrillenzelle zur Blasen-zelle die Sekretblase schon im Heranwachsen begriffen ist, sieht man zwischen der grossen Blase und der Schichte der resorbirenden Stäbchen, in der Regel sehr gut, eine Lage von verschiedenen grossen Tröpfchen, welche dieser Zone der Zelle ein schaumiges Aussehen verleihen. Die Tröpfchen konnten wir bis jetzt nicht besonders färben; zu den färbenden Principien der Dreifärbung zeigen sie überhaupt keine Affinität. Osmium lässt sie auch ganz ungefärbt. Dass sie dennoch nicht nur Vacuolen mit Zellsaft sind, beweist ihre grosse, die der Umgebung und der sonstigen Sekretkörnchen weit übertreffende Lichtbrechung. Wir glauben, dass sie aus jenen Körnchen der Anfangszelle entstehen, welche sich dicht an der Schichte der resorbirenden Stäbchen befinden. Den Übergang haben wir bis jetzt nicht verfolgen können. Später werden die farblosen Tropfen von der schon gross gewordenen Blase einverleibt und sie vermischen sich mit der Flüssigkeit, in welcher die Sekretkörnchen in der Blase eingebettet sind. Es scheint, als ob die Sekretkörnchen der Blase von dieser Zeit an eine grössere Affinität zum Ammoniumpikrat bekommen würden, und als ob sich gerade die mehr gelb gefärbten Körnchen zu grösseren Ballen, oft zu einem grossen kugeligen Gebilde in der Mitte der Blase vereinigten. Die getrennt bleibenden Körnchen sind es, welche auch weiter eine ziemliche Affinität zum Rubin behalten und daher dunkel orangeroth bleiben. Vielleicht haben wir in den farblosen Tropfen das Agens vor uns, welches die Verklebung und die Aenderung der färberischen Reaction der Sekretkörnchen bewirkt. Die Untersuchung nicht tingirter, noch besser frischer Drüsen-schläuche zeigt, dass besonders die ehrvähnten Konkretionen in den Sekretblasen eine braune oder grünlichgelbe Färbung besitzen.

So viel geht aus Obigem auf alle Fälle hervor, dass wir es hier, bei der Differenzirung der Fibrillenzellen und der Blasen-zellen, mit sehr complicierten Vorgängen zu thun haben. Wir sind auch weit entfernt davon, unsere bezüglichlichen Beobachtungen für abgeschlossen und für

entscheidend zu halten. Dazu bedarf es einer eigens ausgearbeiteten Technik und besonders des Vergleiches der Vorgänge bei verschiedenen *Crustaceen*.

Dass die vollkommen ausgewachsene Sekretblase die proximale Oberfläche der Blaszelle stark hervorwölbt und dass dadurch die Blaszelle viel höher wird als die übrigen Epithelzellen und stark in das Lumen des Drüsenschlauches hineinragt, dagegen ihre Verbindung mit der Membrana propria verliert; dass weiter die Blase entweder in situ platzt und so ihren Inhalt entleert oder aber die ganze Blase ausgestossen wird und so im Lumen des Drüsenschlauches schwimmt, ja sogar bis in den Magen hineingerathen kann: das alles ist schon bekannt und leicht festzustellen. Wir können höchstens noch hinzufügen, dass die im Drüsenlumen schwimmende Blase oft eine auffällig dicke, feste Wand besitzt, welche eine grosse Affinität zum Ammoniumpikrat zeigt.

Viel einfacher gestaltet sich die Differenzirung der Anfangszellen in der anderen Richtung, nämlich die Entstehung der Alveolenzellen. Sie beginnt damit, dass das „centrosomartige“ Kügelchen neben dem Kern zu einer Blase wird, welche allmählich heranwächst und in sich kleine, ungleich grosse, von Natur bräunliche, gelbliche oder schwarze Körnchen anhäuft. Diese Körnchen sehen ganz so aus, als ob sie aus natürlichem Pigment bestünden. Zuweilen sieht man an Stelle der einen, grösseren Pigmentblase zwei kleinere, verschieden grosse. In der Regel bleiben sie in der Nähe des Kernes; selten gerathen sie proximal bis zur Schichte der absorbirenden Stäbchen. Sie sind selbst in den mit Fettkügelchen schon gefüllten, ganz entwickelten Alveolenzellen vorhanden. Dagegen verschwinden jene kleineren Körnchen der Anfangszelle aus der Nähe der resorbirenden Stäbchen sobald die ersten grösseren Fetttropfen aufgetreten sind; an ihrer Stelle bleibt nur eine stärkere Färbbarkeit, eine stärkere Bräunung des Zellkörpers nach Fixirung mit HERMANN'scher Flüssigkeit in einer an die Schichte der resorbirenden Stäbchen angrenzenden dickeren oder dünneren Lage zurück. Auch sonst bräunt sich der Körper der Alveolenzellen nach Behandlung mit osmiumhaltigen Medien viel mehr, als der der Fibrillenzellen, welcher, wie schon erwähnt, nach solcher Behandlung auffällig hell bleibt. Die Alveolen sind die Räume, welche die Fetttropfen enthalten. Sie verleihen der Zelle, nach Ausziehen oder beim Ungefärbtbleiben des Fettes, jenes schaumige Aussehen, welches die Alveolenzellen bezeichnet.

### III.

#### Eigene Beobachtungen über die Enddarmdrüsen.

Unsere Beobachtungen über die Enddarmdrüsen, sowohl als auch über die Schlunddrüsen von *Astacus* führten zu mehreren neuen Thatsachen, unter anderen zu solchen, welche, nach unserem Erachten, eine gewisse grössere vergleichend histologische Bedeutung haben dürften. Diesmal werden wir uns auf die Schilderung der Enddarmdrüsen beschränken.

Am interessantesten erscheint hier das eigenthümliche Verhältniss, in welchem die Drüsenzellen und die Ausführkanälchen des Drüsenproduktes, beziehungsweise die die Ausführkanälchen erzeugenden specifischen Zellen, zu einander stehen. Die Ausführkanälchen sind intrazellulär erzeugte Gebilde in besonderen Zellen, und wir sehen hier ein ähnliches Ineinandergreifen und eine ähnliche innige Verwebung von zwei verschiedenen Zellarten, den die Ausführungsgänge erzeugenden Zellen und den Drüsenzellen, wie bei den Ganglienzellen und den Gliazellen, was zuerst APÁTHY [2] 1897 dargethan hat.

Die Gliazellen der *Hirndincken* sind sehr grosse, sternförmig verästelte Zellen. Die Fortsätze gewisser Gliazellen können mit den in den Fortsätzen enthaltenen Gliafibrillen gleichzeitig zahlreiche Ganglienzellen umspinnen. Die Gliafibrillen dringen in den Körper der Ganglienzellen ein und bilden dort, in einer gewissen Zone des Zellkörpers, von APÁTHY innere Gliazone genannt, ein feines Gliagitter, welches indessen vom Neurofibrillengitter in der Ganglienzelle wohl zu unterscheiden, nach der APÁTHY'schen Goldmethode färbereich gut zu differenzieren ist.

Später hat HOLMGREN in mehreren Arbeiten nachgewiesen, dass auch die Fortsätze von anderen Zellen in den Körper der Ganglienzellen eindringen. Diese Fortsätze tragen feine Fibrillen mit sich in die Ganglienzelle, und zwischen diesen Fibrillen ragen Büschel von kürzeren, fingerförmigen Kanälchen in den Körper der Ganglienzelle hinein. HOLMGREN nannte das Geflecht von derartigen Fibrillen mit den von diesen Fibrillen umspinnenen Kanälchen Trophospongium. Die das Trophospongium liefernden Zellen können als Nährzellen der Ganglienzellen betrachtet werden, ebenso wie die Gliazellen als specifische Stütz- und Hüllzellen der Ganglienzelle und überhaupt des Nervensystems gelten dürften.

Nun haben wir beim Flusskrebs specifische Ausfuhrzellen gefunden, welche ebenfalls sehr gross und sehr reichlich verästelt sind und die Ausführkanälchen der einzelnen Drüsenzellen, sowohl als auch den grösseren Ausführungsgang der ganzen Drüse intrazellulär erzeugen (s. besonders Figur 7, 8 und 9). Ebenso wie die Gliafibrillen mit den Fortsätzen der Gliazellen zwischen die Ganglienzellen und in die Ganglienzellen dringen, gerathen hier die Ausführkanälchen mit den Fortsätzen der Ausfuhrzellen zwischen die Drüsenzellen und auch in die einzelnen Drüsenzellen hinein. Feine Fibrillen, welche in den Fortsätzen der Ausfuhrzellen enthalten sind, durchdringen den Körper der Drüsenzelle, welche auch von den vielfach verzweigten feinen Aestchen der Ausführeröhrchen durchwoben wird (s. besonders Figur 4, 5 und 6).

Was nun zunächst das Vorkommen der Enddarmdrüsen beim Flusskrebs betrifft, so müssen wir gegen WALLENGREN bemerken, dass die Enddarmdrüsen im hintersten Abschnitt des Enddarmes zwar fehlen, aber schon im vordersten Abschnitt vorhanden sind. WALLENGREN irrt sich, dass sie erst etwa 18 mm hinter dem Mitteldarm beginnen würden. Wir haben sie in der Wand des Enddarmes gleich dort angetroffen, wo auf die mit Stäbchensaum versehenen resorbirenden Epithelzellen des Mitteldarmes ohne jeden Übergang, sofort das mit dicker Cuticula bedeckte Epithel des Enddarmes folgt.

Eine gute Fixirung des Enddarmes ist keine leichte Aufgabe. Wir haben sehr verschiedene Fixirungsmethoden versucht (so Alkohol absolutus, Formolalkohol, Sublimat, MÜLLER'sche, FLEMMING'sche und HERMANN'sche Flüssigkeit und Lösungen von Osmiumtetroxyd allein, Salpetersäure, verschiedene Mischungen von Salpetersäure, Sublimat, Formol, Alkohol etc.) Keine gab befriedigende Resultate. Endlich stiessen wir auf eine Mischung von Pikrin-Sublimat und Formol-Salpetersäure, welche sowohl die Drüsenzellen, als auch die Ausfuhrzellen gut conservirte und schöne Differenzirung bei der Dreifärbung ergab. (Concentrirte wässrige Pikrinsäurelösung mit Sublimat gesättigt und die oben, auf p. 125 schon angegebene Formol-Salpetersäure zu gleichen Theilen. Einwirkung 24 Stunden, weitere Behandlung wie nach Formol-Salpetersäure.) Setzten wir der Mischung noch etwas Chromsäure zu, so gelang auch Safraninfärbung sehr gut und führte zu schönen färberischen Differenzirungen.

Nach solcher Fixirung findet man die Drüsen in allen Theilen des Enddarmes, den hintersten Abschnitt ausgenommen, sehr leicht auf und überzeugt sich, dass sie in grosser Menge vorhanden sind. Bei einfacher Safraninfärbung fallen sie schon dadurch auf, dass sich die Drüsenzellen viel dunkler färben als die umgebenden blasigen Bindegewebszellen. Bei schlechter Fixirung und Färbung sind sie nämlich gerade von diesen Bindegewebszellen nicht zu unterscheiden. Sie kommen in den 6 Längswülsten des Enddarmes nicht überall in gleicher Menge vor. Am zahlreichsten sind sie an beiden Seiten der Muskelstränge, welche in der Länge der Darmwülste dahinziehen, besonders gegen die Basis des Wulstes zu. Zerstreut kommen sie aber im ganzen Querschnitt des Enddarmes vor, so schon unmittelbar unter der Basalmembran des Epithels, in mehr oder weniger entwickelter Form.

Es sind compliciert gebaute tubulöse Drüsen, mit sehr geschlängelten und verästelten Ausführgängen, welche das Sekret aus länglichen Gruppen von Drüsenzellen sammeln. Diese länglichen Gruppen sind als kurze Tubuli aufzufassen, deren Achse, das Lumen des Tubulus, von je einem kleineren Aste der im Ganzen meist radiär, aber, wie gesagt, sehr geschlängelt und compliciert verlaufenden Ausführgänge erster Ordnung gebildet wird. Die länglichen Gruppen von Drüsenzellen verlaufen meist parallel zur Länge des Darmes. Daher stossen wir in Querschnitten des Darmes meist auf Querschnittsbilder der Drüsen, wie sie Figur 1, 2 und 3 zeigt, und auf Längsschnittsbilder der Ausführgänge erster Ordnung, wie in Figur 4, 5 und 8.

Zu bemerken ist indessen, dass Ausführgänge jeder Ordnung als Lumina von Drüsentubuli dienen, andererseits aber die Drüsenzellen nirgends direct bis an das Lumen, an den gemeinsamen Ausführgang mehrerer Drüsenzellen stossen. Dieser ist nämlich überall vom Zellkörper der Ausfuhrzelle umhüllt. Das Sekret gelangt entweder durch die in die einzelnen Drüsenzellen eindringenden Aestchen des Ganges oder durch Vermittlung des Zellkörpers der Ausfuhrzelle in das Lumen der Drüse (s. weiter unten).

Die Drüsen selbst bestehen also aus zwei sehr verschiedenen Zellarten: 1) aus den eigentlichen Drüsenzellen, 2) aus



den Ausfuhrzellen, aus grossen amoeboïd geformten, vielfach verästelten Zellen mit zahlreichen Fortsätzen, welche überall von Drüsenzellen umgeben sind und die Ausführwege für das Sekret in Form von durch sie erzeugten intracellulären Kanälen liefern (s. z. B. Figur 6).

Die Abgrenzung der Gruppen von Drüsenzellen gegen die umgebenden blasigen Bindegewebszellen ist keine sehr deutliche zu nennen. Indessen kommt es nicht selten vor, dass feinere Bindegewebsfibrillen eine netzartige Hülle um einzelne Gruppen von Drüsenzellen bilden, wodurch die Absonderung der Drüse vom Bindegewebe eine schärfere wird.

Meist sind je 8 Drüsenzellen um den Querschnitt eines Ausführkanälchens angeordnet. Figur 1, 2 und 3 sind genaue Abbildungen drei ganz verschiedener Stellen aus drei verschiedenen Thieren. Dennoch gleicht die Anordnung der Drüsenzellen besonders in Figur 2 und 3 in überraschender Weise. Die entsprechenden Zellen sind mit gleichen Zahlen bezeichnet (s. die Tafelerklärung). Ganz constant ist indessen diese Zahl nicht. Manchmal findet man mehr, manchmal weniger als 8 Drüsenzellen in einem solchen Querschnitt. Auch dringen zwischen die Drüsenzellen gelegentlich Blutgefässe und Muskelfasern ein, wodurch das Querschnittbild ebenfalls unregelmässiger wird (Figur 3: *urs* Blutgefäss; Figur 5: *iz* Muskelfaser).

Die Drüsenzellen besitzen die gewöhnliche, charakteristische Form der Zellen einer tubulösen Drüse mit engem Lumen. Im Querschnitt des Tubulus erscheinen sie breiter an ihrer Basis, schmaler gegen das Lumen zu. Hier verschmelzen sie ganz mit dem Zellkörper der Ausfuhrzelle. Auch seitlich sind die Zellgrenzen meist sehr verschwommen und die Drüsenzelle geht hier in die Fortsätze der Ausfuhrzelle über, welche sich zwischen die Drüsenzellen hineinschieben. Nur distal ist die Drüsenzelle schärfer begrenzt. (S. besonders Figur 1 und 6; in Figur 2, 3, 4 und 5 ist die Begrenzung der Drüsenzelle gegen die Ausfuhrzelle viel zu scharf gezeichnet und in der Lithographie noch schärfer ausgefallen).

Der Kern der Drüsenzelle ist bald rundlich, bald unregelmässig, etwas länglich und liegt näher zur Basis der Zelle. Er enthält einen grossen Nucleolus, oder zwei, und zeigt in unseren besten Praeparaten ein unregelmässiges, loses Gerüst, das Chromatin in Form von grossen, groben Schollen, oft vorwiegend an die Kernmembran gerückt. Nun glauben wir keineswegs, dass das die natürliche Struktur des Kernes der Drüsenzellen ist; aber wenn diese Kerne bei einer gegebenen Behandlung eine bestimmte Beschaffenheit zeigen, die Kerne der Ausfuhrzellen aber bei derselben Behandlung immer ganz anders aussehen und im Praeparat ebenfalls stets dieselbe Beschaffenheit haben: so sind auch das Merkmale, auf welche man Gewicht legen kann. In der That haben die Kerne der Ausfuhrzellen ein von dem der Kerne der Drüsenzellen und der Bindegewebszellen (welche letztere ebenfalls wieder anders als die der Drüsenzellen sind,) so abweichendes, charakteristisches Aussehen, dass die Ausfuhrzellen schon durch ihre Kerne sofort auffallen (s. weiter unten). Drüsenzellen mit zwei Kernen sind nicht selten (s. die Erklärung von Figur 2—3).

In grösserer Menge sind die Sekretkörnchen in den Drüsenzellen meist proximal, dort angeordnet, wo ihr Körper ohne scharfe Grenze in den der Ausfuhrzelle übergeht. Ausserdem können sie sich auch seitlich in grösserer Anzahl befinden, beiderseits vom Fortsatz der Ausfuhrzelle, welcher sich zwischen die Drüsenzellen hineinschiebt. Die Sekretkörnchen tingiren sich nach der erwähnten Fixirung mit Safranin intensiv braunroth. Zu keinem der färbenden Principien der Dreifärbung zeigen sie besondere Affinität; ihre Farbe wechselt zwischen grau und schmutzig orange-gelb. Mit Sekretkörnchen so stark gefüllte Zellen, wie sie in anderen Drüsen vorkommen, haben wir hier nicht gefunden, woran indessen auch eine besonders schwere Fixirbarkeit dieses Sekretes, beziehungsweise dass wir die richtige Fixirung noch nicht gefunden haben, Schuld sein mag.

Ein besonders auffälliges Merkmal dieser Drüsenzellen sind ihre intracellulären Sekretcapillaren. Sie sind reichlich vorhanden, verlaufen in der ganzen Zelle, jedoch meist proximal vom Kern, unter mannigfachen Verzweigungen, bei welchen ihr Durchmesser nur selten etwas geringer wird. Vergleicht man die ganz objectiv gehaltenen Figuren 1, 4, 5 und 6 miteinander, so sieht man, dass die Sekretcapillaren überall gleich weit sind und einen runden Querschnitt besitzen. Das in eine Drüsenzelle eindringende Ausführkanälchen ist bereits ebenso eng, wie seine weiteren Verzweigungen in der Drüsenzelle. (S. Figur 1 in der Mitte links und Figur 5 links unten. Auch Figur 2 zeigt das gleich dick Bleiben der Sekretcapillaren. Zieht man in Betracht, dass Figur 2 bei halb so starker Vergrösserung gezeichnet ist, wie die anderen, so kann man sich überzeugen, dass die Sekretcapillaren auch hier ebenso weit sind, nämlich etwa  $1\ \mu$ . Die Figuren sind nach Praeparaten aus verschiedenen Thieren gezeichnet.) Bald münden die dünnsten Kanälchen direkt in einen gemeinsamen, dickeren Ausführweg ein (Figur 1 und 5), bald vereinigen sich mehrere zu einem weiteren Kanälchen und dursetzen so die Umhüllung der grossen Sammelröhren, den Zellkörper der Ausfuhrzelle (s. Figur 4 unten und Figur 10).

Sonst besitzt der Körper der Drüsenzelle, so weit er in unseren Praeparaten conservirt ist, eine grobe alveoläre Structur, und die Alveolenwände gehen unmittelbar in die Verzweigungen der Fortsätze über, welche die Ausfuhrzelle in die Drüsenzelle hinein sendet (Figur 6).

Die andere Zellart, die Ausfuhrzelle, ist überall von Drüsenzellen umgeben. Wie gesagt, sind das grosse, amoebenartig geformte Zellen, welche durch ihren riesigen und charakteristisch beschaffenen Kern sofort auffallen (Figur 5, 6 und 8: *usm*). Nicht nur dringen sie mit ihren reichlich verzweigten Fortsätzen, welche die Sekretcapillaren mit sich führen, zwischen die Drüsenzellen und in die Drüsenzellen ein, sondern sie umhüllen dieselben stellenweise ganz (Figur 4 rechts oben).

Und wir können nicht genugsam betonen, dass der Körper, richtiger das Protoplasma der Drüsenzelle und der Ausfuhrzelle in einander überall ohne jede Grenze oder färberischen Unterschied übergehen. Da ferner die Drüsenzelle nicht nur proximal an die Ausfuhrzelle stösst, sondern mit den Fortsätzen der letzteren auch seitlich, ja gelegentlich an allen Seiten in Berührung kommt und mit der Ausfuhrzelle verschmilzt,

indem die Wabenwände der Drüsenzelle mit den in die Drüsenzelle eingedrungenen reich verzweigten Fortsätzen der Ausfuhrzelle eine unzertrennbare Einheit bilden: so entsteht hier ein Syncytium, eine Symbiose von zwei verschiedenen Zellarten, wie sie dem geläufigen Schema des zelligen Aufbaues des fertigen Organismus nicht sehr entspricht. Umso mehr entspricht diese Thatsache unseren neueren Kenntnissen hinsichtlich des embryalen Verhältnisses der Zellen zu einander; und je vorurtheilsloser wir die Zellverbände des entwickelten Thieres betrachten, umso mehr andere Beispiele davon finden wir im ganzen Thierreich. Eine scharfe Abgrenzung der mit einander in vitalen Beziehungen stehenden Zellen dürfte die Ausnahme, und ihre sehr innige anatomische Verbindung die Regel sein.

Am besten ist hier dieses Verhältniss durch Figur 1 und 6 veranschaulicht.

Was die Entstehung der Ausführwege für das Drüsensekret betrifft, so müssen wir zunächst wiederholen, dass die anatomischen Befunde nur die Deutung zulassen, dass die Ausführwege eine intracelluläre Differenzirung der Ausfuhrzellen sind. Mehrere Ausfuhrzellen hintereinander verschmelzen ohne irgend welche Zellgrenzen, und wir müssen annehmen, dass an der Bildung je einer Strecke des Ausführganges mehrere Ausfuhrzellen theilhaft sind. Jedenfalls kann man die den einzelnen Ausfuhrzellen zukommenden Abschnitte des Ganges nicht bestimmen. Längs der Ausführgänge erster Ordnung sehen wir die grossen, charakteristischen Kerne der Ausfuhrzellen in kleinerer (Figur 7 und 8) oder grösserer Entfernung von einander. So verbinden sich die Ausfuhrzellen auch mit einander zu Syncytien und bilden mit ihren reichlich verzweigten und anastomosirenden Fortsätzen complicierte Netze. Einzelne Ausführgänge erster Ordnung können sich schon in der Nähe des Kernes, im Körper der Ausfuhrzelle verästeln (Figur 5, 6, 7 und 8), und im selben Schnitt durch eine Ausfuhrzelle können wir mehrere Durchschnitte des Ausführganges in verschiedenen Richtungen antreffen, je nach dem sich dieser dort windet (Figur 7) oder verästelt. Gelegentlich giebt ein Ausführgang in nahezu derselben Höhe, strahlenförmig mehrere Aeste ab (Figur 10), welche in je einem Fortsatz der Ausfuhrzelle ihren weiteren Weg nehmen. Entweder unabhängig davon, oder mit der Verzweigung der Fortsätze der Ausfuhrzelle verästeln sich die Ausführgänge weiter, sie werden zum Lumen kurzer Drüsencapillaren (Figur 1, 2 und 3) und senden ihre letzten Zweige als Drüsencapillaren zwischen die Drüsenzellen und in die Drüsenzellen hinein, wie wir es bereits geschildert haben (s. z. B. Figur 1). Es wurde ebenfalls schon erwähnt, dass der Körper der Ausfuhrzelle, beziehungsweise die Gänge erster und zweiter Ordnung, ebenso gut wie die kleineren Gänge von Drüsenzellen umgeben sind und dass gewisse Drüsenzellen ihr Sekret auf dem Wege eines capillaren Ganges direct in einen grösseren Gang entleeren können (Figur 5).

Die Kerne der Ausfuhrzellen sind nur selten gleich gross wie die der Drüsenzellen (Figur 7, oben); gelegentlich sind sie zweimal (Figur 7 unten), meist viermal (Figur 6) oder noch mehrere male (Figur 5 und 8) so gross. Meist erscheinen sie im Durchschnitt rundlich, am häufigsten

müssen sie also kugelig sein (Figur 6). Seltener trifft man, in langgezogenen Ausfuhrzellen, auch längliche Kerne (Figur 9). Vielleicht immer besitzen sie nur einen (die Drüsenzellen oft zwei) Nucleolus; sie enthalten ein feineres, dichteres Gerüst und in den Knotenpunkten des Gerüsts stets kleine, aber stark tingirbare zahlreiche, gleich grosse Chromatinkörnchen in gleichmässiger Vertheilung. Grössere oder an die Kernmembran gerückte Klumpen von Chromatin kommen in ihnen nicht vor. Wenn sie also in unseren Praeparaten auch kein natürliches Aussehen zeigen, so ist ihr Verhalten doch sicher ganz anders als das der Kerne der Drüsenzellen.

Die Beschaffenheit des Zellkörpers der Ausfuhrzellen ist eine zonenweise verschiedene. Manchmal sind die Zonen verschwommen, oft aber ziemlich deutlich. Um den Kern herum befindet sich eine feingekörnte Zone (Figur 6); eine solche umgiebt, als Scheide, auch die grösseren Ausführungsgänge. Manchmal ist diese Hülle der Ausführungsgänge (Figur 3, 9 und 10) beinahe homogen oder zeigt im Querschnitt nur eine feine concentrische Streifung (Figur 10, *vb*). Diese Zone des Zellkörpers, welche die grösseren Ausführungsgänge begleitet (Figur 10, unten), färbt sich auch etwas anders als der sonstige Zellkörper. Auf die feinkörnige Zone folgt eine feinfibrilläre mit welligen, jedoch im Ganzen und Grossen mit den Ausführungsgängen parallelen Fibrillen; diese Zone geht endlich in eine unregelmässig und grob fibrilläre, mehr spongiöse, wabige, wie zerfressene Zone über; doch ordnen, dichten und verfeinern sich die Fibrillen in der Begleitung der dünnsten Aeste der Ausführungsgänge wieder. (Figur 4, *kvá*. Die Lithographie giebt diese Verhältnisse ziemlich schlecht wieder.)

Die grössten Ausführungsgänge sind innen von einer scharf begrenzten Cuticula (mit starken doppelten Konturen) bekleidet (Figur 5 und 10: *vc*), welche sich im Praeparat stellenweise abheben kann. Überhaupt besitzen die grösseren Ausführungsgänge eine sehr deutliche, dicke und sehr stark lichtbrechende Wand, welche sich sogar auf die dünneren Aeste, bis auf die Capillaren erstreckt, nur successive immer dünner wird. Deshalb haben wir die Ausführwege überhaupt mit so dunklen Linien gezeichnet. Die scharfe Begrenzung ihrer Wände ist keineswegs übertrieben.

Die cuticula der Ausführungsgänge ist  $0.5-0.75\ \mu$ , ja gelegentlich bis  $1\ \mu$  dick (Figur 5). Zieht man nach Imprägnirung mit salpetersaurem Silber und nach geeigneter Macerirung die Cuticula des Enddarmes vorsichtig ab, so kann man mit ihr auch ziemlich lange Strecken der Cuticula-Bekleidung der Ausführungsgänge herausziehen.

Wie erwähnt, liegt ein grosser Theil der Sekretkörnchen dort, wo die Drüsenzelle proximal und seitlich in die Ausfuhrzelle, beziehungsweise in deren Fortsätze übergeht (Figur 1, 2, 5: *musz*). Und da es überhaupt keine scharfe Grenze zwischen Drüsenzelle und Ausfuhrzelle giebt, so geht ein Theil der Sekretkörnchen direct in die Ausfuhrzelle über und ist in dieser gelegentlich ziemlich weit von der Drüsenzelle anzutreffen. (S. in Figur 4, 5, besonders aber in 3: *vusz*. Leider sind in der Lithographie auch die Sekretkörnchen viel verschwommener und weniger dunkel herausgekommen, als sie gezeichnet waren.)

Die Enddarmdrüsen sollen bei den *Decapoden*, bei welchen sie etwas

eingehender untersucht wurden, genau so beschaffen sein, wie die Speicheldrüsen des Schlundes (s. FRENZEL [1], p. 165). Dennoch hat man ihr Sekret nicht für Speichel, sondern für Schleim gehalten. Wir haben zwar die Enddarmdrüsen von anderen *Decapoden* noch nicht untersucht, da sie aber beim *Flusskrebs* wesentlich andere Reactionen zeigen als die Schlunddrüsen, so glauben wir, dass die Übereinstimmung auch bei anderen *Decapoden* nicht so gross sein dürfte. (Das Vorhandensein besonderer Ausführzellen auch in den Schlunddrüsen haben wir schon erwähnt.) Dass das Sekret der Enddarmdrüsen Schleim sein dürfte, zeigt die rothbraune Färbung der Sekretkörnchen, und die rothbraune Farbe der gelegentlich um die Drüsenmündungen herum befindlichen Substanz nach Tinction mit Safranin, sowohl als auch allerdings nicht besonders gelungene Färbungen mit Thionin, Methylenblau und Mucikarmin. Gewissermassen unsicher wurden wir in diesem Schlusse durch die Thatsache, dass wir in unseren Praeparaten nirgends die für Schleim so charakteristische metachromatische rothviolette Färbung der Sekretkörnchen mit Haemateinlösungen bekamen. Möglicherweise verhindert die Fixirung, welche uns die besten Resultate gab, jene Farbenreaction des Schleimes. Wir sind der Sache noch nicht nachgegangen. Auffällig ist es des Weiteren, dass wir die Ausführgänge immer ganz leer gefunden haben. Wurde aus ihnen das Sekret durch die Behandlung so vollkommen entfernt, so weist das auch nicht gerade auf Schleim hin.

Jedenfalls wird das Sekret in der Verdauung keine Rolle mehr spielen, sondern behufs leichteren Entfernens des Excrementes, zum Schlüpfrigmachen der Enddarmwand und zum Verkleben der Theilchen des Excrementes dienen. Dass es nichts mit dem Verdauen zu thun hat, dafür sprechen auch die Versuche JORDAN's [2], welcher bestimmte Quantitäten von Pepton in den vorn und hinten abgebandenen Enddarm injizierte und nach einem Tage noch keinen Nitrogeniumverlust am Darminhalte constatiren konnte. Auch nach Fütterung von Eisen zeigte sich keine Eisenaufnahme durch die Enddarmwand. Man könnte indessen meinen, dass die von uns nachgewiesene grosse Entwicklung der Enddarmdrüsen selbst bei *Astacus*, wo ihr Vorhandensein sogar geleugnet wurde, nicht im Einklang mit einer so geringen physiologischen Bedeutung steht. Und z. B. bei *Maja* sollen die Enddarmdrüsen selbst nach FRENZEL [1], welcher sie bei *Astacus* vermisste, ganz besonders reichlich vorhanden sein. Erneute Versuche in dieser Richtung dürften wohl am Orte sein.

### Erklärung der Figuren auf Tafel III.

**Allgemeine Erklärung.** Alle Figuren sind nach Querschnitten aus dem Enddarm von *Astacus fluviatilis* mit dem ABBE-APÁTHY'schen Zeichenapparat von F. KORISTKA (Milano) bei einer 1100—1200 fachen Vergrösserung gemacht, nur Figur 2 mit einer 600 fachen. Die 1100—1200 fache Vergrösserung wurde erzielt mit dem Oelimmersionssystem  $\frac{1}{12}$ " und 1'30 N. A. von REICHERT und dem HUYGHENS'schen Ocular No. IV; die Verschiedenheit der Vergrösserung kommt daher, dass, der Dicke des Deckgläschens entsprechend, die Tubuslänge etwas verschieden

genommen werden musste, um eine richtige Correction und ein möglichst scharfes Bild zu erzielen. Für die 600 fache Vergrösserung wurde mit demselben Objectivsystem Ocular II angewandt. Fixirung: Gemisch von Pikrinsublimat und Formolsalpetersäure, mit Ausnahme bei Figur 3, wo die Fixirung mit Sublimat stattgefunden hat. Bei Figur 1 und 2 Zuthat von Chromsäure zu obiger Mischung (s. p. 140). Färbung: APÁTHY's Dreifärbung, ausgenommen Figur 1 und 2 nach Safraninfärbung. Einbettung: Paraffin. Schnittdicke 5  $\mu$ . — Am dunkelsten sind die Konturen der Ausführgänge, der starken Lichtbrechung ihrer Wand entsprechend, gehalten. Manche Einzelheiten sind nur angedeutet, die Zeichnungen zum Theil nicht ganz ausgeführt, aber nirgends schematisirt; was gezeichnet wurde, giebt, ohne jede Verallgemeinerung, bestimmte Stellen des Praeparates genau wieder.

**Erklärung der Zeichen.** *usm* Kern der Ausfuhrzelle, *ust* Zellkörper der Ausfuhrzelle, *vii* Lumen des Ausführganges, *vc* Cuticula des Ausführganges, *usny* Fortsatz der Ausfuhrzelle, *vb* Umhüllung der grösseren Ausführgänge innerhalb des Leibes der Ausfuhrzelle, *kv* kleinerer Ausführgang, *kva* weitere Verästelungen der kleineren Ausführgänge, Sekretcapillaren ausserhalb der Drüsenzelle, *sbv* Sekretcapillaren innerhalb der Drüsenzelle, *ms* Drüsenzelle, *msm* Kern der Drüsenzelle, *vusz* Sekretkörnchen im Körper der Ausfuhrzelle, *musz* Sekretkörnchen in der Drüsenzelle, *vors* Blutgefäss, *iz* Querschnitt einer Muskelfaser.

**Figur 1.** Querschnitt eines Tubulus der Enddarmdrüsen. In der Mitte Querschnitt des betreffenden Fortsatzes der Ausfuhrzelle, in welchem der Durchschnitt eines engeren und eines weiteren Ausführganges zu sehen ist. Vom weiteren geht ein kleiner, bereits capillarer Seitenast ab, welcher sich für je eine Drüsenzelle in zwei Aestchen spaltet. Sekretcapillaren sind auch in anderen Drüsenzellen zu sehen. Man sieht, dass 8 Drüsenzellen um den Ausführgang im Querschnitt angeordnet sind. Ebenso sind auch in Figur 2 und 3 acht Zellen, als zum betreffenden Querschnitt gehörig, zu sehen. Sekretkörnchen sind besonders dort wahrnehmbar (in der Lithographie etwas verschwommen), wo der Körper der Ausfuhrzelle ohne scharfe Grenze in den Körper der Drüsenzelle übergeht, und ausserdem dort, wo die Fortsätze der Ausfuhrzelle sammt den Sekretcapillaren, die sie mit sich führen, zwischen zwei Drüsenzellen hineindringen. Das die 8 Drüsenzellen umgebende Gewebe ist nur angedeutet.

**Figur 2 und 3.** Je 8 Drüsenzellen um den Querschnitt je eines Fortsatzes einer Ausfuhrzelle und des darin befindlichen Astes eines Ausführganges angeordnet. Die Zahlen, mit welchen die einzelnen Zellen bezeichnet sind, zeigen die vollkommen gleiche Anordnung der Drüsenzellen im Querschnitt des Tubulus, welcher in den zwei Figuren aus zwei verschiedenen Praeparaten gewählt ist. *a* und *b* sind zwei Drüsenzellen, welche dem weiteren Verlauf des Tubulus angehören, aber infolge einer Krümmung desselben zufällig in diejenige optische Ebene der Schnittdicke hineingefallen sind, welche die Kerne aller 8 Drüsenzellen traf und daher als Grundebene für die Zeichnung gewählt wurde. Zelle 4 und 8 sind in Figur 3 zweikernig. (Zweikernige Drüsenzellen sind nicht selten; eine ist auch in Figur 5 links unten und eine in Figur 6 links oben gezeichnet.)

*Figur 3.* Um den Querschnitt des Ausführungsganges concentrirt sich die Zellsubstanz der Ausfuhrzelle zu einer Zone, welche eine von der des sonstigen Zellkörpers abweichende Beschaffenheit zeigt. Eine solche Zone, welche die unmittelbare Umhüllung der grösseren und kleineren (jedoch nicht der allerkleinsten) Ausführunggänge bildet (*vb*), ist homogener und zeigt gelegentlich eine concentrische Schichtung (*Figur 10*, in der Lithographie schlecht herausgekommen). Sie zeigt eine etwas grössere Affinität zum Ammoniumpikrat, fällt daher oft durch ihre gelbliche Färbung auf. Indessen sind auch grössere Ausführunggänge nicht immer von einer derartig differenzirten Zone des Körpers der Ausfuhrzelle umgeben (*Figur 5*). Zwischen die mit *8*, *a* und *b* bezeichneten Zellen keilt sich ein Blutgefäss, Blutlacune *urs* ein, das darin fixirte Blut füllt es mit einer intensiv gelb gefärbten homogenen Masse aus: die charakteristische Farbenreaction des Blutes bei der Dreifärbung.

*Figur 4 und 5.* Längs getroffene Drüsen zur Darstellung des Verhältnisses zwischen Ausfuhrzellen und Drüsenzellen.

*Figur 4.* Hier ist nur ein grosser Fortsatz der Ausfuhrzelle mit einem grösseren Ausführunggang und die Drüsenzellen, welche diesen Ast umgeben, zu sehen. Der Ausführunggang *kv* ist eine grosse Strecke längs getroffen, und man sieht, wie er von der Zellsubstanz der Ausfuhrzelle umhüllt wird. Fortsätze dieser Substanz schieben sich zwischen die Drüsenzellen und dringen auch in die Drüsenzellen ein. Einzelne dickere Fortsätze enthalten kleinste Ausführunggänge, Sekretcapillaren (*kva*). Sekretkörnchen befinden sich sowohl in den Drüsenzellen (*musz*), als auch in der Ausfuhrzelle (*vusz*). Die Sekretkörnchen in den Drüsenzellen sind meist kleiner und tingieren sich schwächer als diejenigen, welche bereits in die Ausfuhrzelle gerathen sind. Der Zellkörper der Ausfuhrzelle (*vst*) zeigt feine wellige Fibrillen (zu dick in der Lithographie), bildet aber hier um den Ausführungsgang keine differenzierte Zone.

*Figur 5.* Ausfuhrzelle sammt Kern (*vsm*) zu sehen. Es fällt auf den ersten Blick auf, dass dieser Kern viel grösser ist als die anderen Zellkerne und auch seine Structur von der der anderen abweicht. Er enthält nur einen Nucleolus. Das Chromatin ist in Form von kleinen Körnchen, ziemlich gleichmässig vertheilt. Um den Kern herum ist eine fibrilläre Substanz zu sehen, über und unter dem Kern, von doppelten Konturen umgeben, zwei Durchschnitte eines hier gekrümmten Ausführungsganges erster Ordnung. Der Ausführunggang hat eine dicke Cuticula (*vc*), ist aber von keiner differenzierten Zone des Zellkörpers der Ausfuhrzelle umgeben. Im letzteren sind grössere Hohlräume sichtbar (schlechte Fixirung?). In den längs getroffenen Ausführunggang zweiter Ordnung, welcher keine besondere Cuticula mehr besitzt, mündet ein aus einer zweikernigen Drüsenzelle kommendes, capillares Kanälchen direct ein. Darunter befindet sich die Einmündungsstelle eines anderen solchen Kanälchens, welches indessen dort getroffen wurde, wo es gerade umbiegt, daher sieht es so aus, als ob es blind endigen würde.

*Figur 6.* Querschnitt des Körpers der Ausfuhrzelle, mit der umgebenden Drüse im Querschnitt, welche indessen zum Theil nur angedeutet ist. Um den grossen Kern der Ausfuhrzelle ist eine hier ziemlich scharf vom übrigen Zellkörper abgegrenzte feinkörnige Zone zu sehen, welche

auch die Querschnitte von zwei Ausführungsgängen (*kv*) einschliesst. Nach aussen wird der Zellkörper der Ausfuhrzelle dicht fibrillär, nur stellenweise etwas loser gebaut. Besonders gut sieht man hier das Eindringen der feinen Fortsätze der Ausfuhrzelle zwischen die Drüsenzellen und in den Leib der Drüsenzellen. Der der Ausfuhrzelle zugekehrte Theil der Drüsenzelle zeigt eine grobe alveoläre Structur mit Alveolenwänden, welche in die Fortsätze der Ausfuhrzelle übergehen.

*Figur 7 und 8.* Je zwei Ausfuhrzellen neben einander, mit ganz verschmolzenen Zellkörpern.

*Figur 7.* Nur die Ausfuhrzellen mit ihren sehr nahe neben einander liegenden Kernen und die vom Schnitt getroffenen Ausführungsgänge sind gezeichnet. Von einem doppelt S förmig gekrümmten Ausführungsgang sind drei kurze Strecken in der Schnittdicke enthalten; ausserdem sind zwei Durchschnitte von etwas grösseren und vier Durchschnitte von capillaren Gängen sichtbar. Der Zellkörper ist lose fibrillär; nur an einer Stelle zeigt er eine feinkörnige Verdichtung um zwei Gangdurchschnitte. Die Kerne sind ausnahmsweise klein, der eine nicht grösser als der der Drüsenzellen.

*Figur 8.* Der Ausführungsgang, welcher sich zwischen den zwei Kernen der Ausfuhrzellen dahinwindet, ist längs getroffen. Es gehen davon zwei grössere Aeste, welche, gleich bei ihrem Ursprung durchschnitten, wie Aussackungen aussehen, ab, ausserdem links oben zwei capillare Aestchen. Rechts theilt er sich dichotomisch in zwei capillare Endäste, deren weiterer Verlauf stellenweise auch in der Schnittdicke enthalten ist. Beide Kerne sind, im Gegensatz zu denen in Figur 7, gross. Im Körper der Ausfuhrzelle (*vst*) sind links oben und rechts unten auch Sekretkörnchen zu sehen (*vvsz*).

*Figur 9.* Ausfuhrzelle längs getroffen. Sowohl die Zelle als auch ihr Kern zeigt, von den bisherigen Bildern abweichend, eine längliche Form. Um den Kern herum sind Fibrillen zu sehen, die feinkörnige Zone des Zellkörpers beginnt rechts von Kern. Dieser Theil enthält zwei Querschnitte eines grösseren und einen Querschnitt eines capillaren Ausführungsganges. Um den grösseren Gang herum ist die Zellsubstanz noch besonders verdichtet.

*Figur 10.* Querschnitt einer Ausfuhrzelle mit umgebenden Drüsenzellen, welche in der Zeichnung grösstentheils nur angedeutet sind. Vom Kern der Ausfuhrzelle ist in der Schnittdicke nichts enthalten. Schön ist in der Mitte der Zelle der Querschnitt eines Ausführungsganges erster Ordnung mit Cuticula (*vc*) zu sehen, umhüllt von verdichteter und concentrisch fein geschichteter Zellsubstanz (*vb*). Auf diese Zone folgt eine feinkörnige, welche gegen die Drüsenzellen zu in eine fibrilläre übergeht. Die concentrische Zone ist im Praeparat gelb gefärbt. Eine ähnliche verdichtete Zellsubstanz umhüllt auch die Aeste (*kv*) des Ausführungsganges. 5 Hauptäste streben in der Schnittdicke dem Ausführungsgange zu und erreichen ihn in nahezu gleicher Höhe. Es ist in der Zeichnung nicht wiedergeben, aber man sieht im selben Schnitt bei anderer Einstellung, dass einer dieser Aeste die concentrische Hülle und die Cuticula des Hauptganges durchbohrt und dort einmündet. Die dichtere Umhüllung der Aeste ist in der Lithographie sehr verschwommen.



## Litteraturverzeichniss.

- APÁTHY, ST. [1], Beschaffenheit und Function der Halsdrüsen von *Hirudo medicinalis* L. — Értésítő. Berichte der math. naturw. Section des Siébenbürg. Museumvereins. II. Medic. Abth. XIX. Bd. 1897, p. 37—77, Tafel IV—VI.
- [2], Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. — Mittheil. Zool. Station Neapel. Bd. 12 p. 495—748, Taf. 23—32.
- BRAUN, M. [1], Ueber die histologischen Vorgänge bei der Häutung von *Astacus fluviatilis*. — Arb. a. d. zool. zootom. Inst. in Würzburg Bd. II. 1875. p. 121—166, Taf. 23—32.
- CUÉNOT, L. [1], Sur la physiologie de l'Écrevisse. — Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, t. 116. 1893, p. 1260.
- [2], Études physiologiques sur les Crustacés Décapodes. — Arch. Biologie. Tome XIII (1895), p. 245—303, pl. XI—XIII.
- [3], L'organe phagocytaire des Crustacés Décapodes. — Arch. Zool. Expérimentale et Générale, (4) tome 3., 1905, p. 1—15.
- FRENZEL, J. [1], Ueber den Darmkanal der Crustaceen, nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration, — Arch. Mikr. Anat. Bd. XXV, 1885, p. 137—190, Taf. VIII—IX.
- [2], Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. — Mittheilungen aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. V. (1884) p. 50—101, Taf. 4.
- [3], Die nucleoläre Kernhalbierung, eine besondere Form der amitotischen Kerntheilung. — Biol. Centralbl. Bd. XI, (1891), p. 701—704.
- [4], Zur Bedeutung der amitotischen (direkten) Kerntheilung. — Biol. Centralbl. Bd. XI (1891), p. 558—565.
- [5], Zellvermehrung u. Zellersatz. — Biol. Centralblatt, Bd. XIII (1893), p. 238—243.
- [6], Die Mitteldarmdrüse des Flusskrebsses u. die amitotische Zelltheilung. — Arch. Mikr. Anat. Bd. XII, 1894, p. 389—451, Taf. XXV—XXVI.
- GERSTAECKER [1], Classen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. V, Abth. II. 1895.
- GURWITSCH, ALEXANDER [1], Studien über Flimmerzellen. Theil I Histogenese der Flimmerzellen. — Arch. Mikr. Anat. Bd. LVII, 1900, p. 184—229, Taf. XI—XII.
- JORDAN, H. [1], Die Function der sogen. Leber bei *Astacus fluviatilis*. — Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft, 12. Vers. 1902, p. 183—186.
- [2], Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. (Der Verdauungsapparat des Flusskrebsses (*Astacus fluviatilis*) — Arch. Ges. Physiologie, Bd. 101, 1904, p. 263—310, 6. Figg., Taf. VII.
- [3], Zur Frage nach der excretiven Function der Mitteldarmdrüse („Leber“) bei *Astacus fluviatilis*. — Arch. Ges. Physiologie, Bd. 105 (1904), p. 365—379.
- KIRCH, J. B. [1], Das Glycogen in den Geweben des Flusskrebsses. Inaug. Diss. Bonn, 1886. pp. 48.
- MAYER, PAUL [1], Die Caprelliden des Golfes von Neapel und der

- angrenzenden Meeres- Abschnitte. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel, VI. Monographie. Leipzig, Engelmann, 1882.
- SCHNEIDER, K. C. [1], Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Thiere. GUSTAV FISCHER, Jena, 1902.
- ST.-HILAIRE, C. de [1], Sur la résorption chez l'Écrevisse. — Bull. Acad. Sc. de Belgique, (3) t. 24, 1892, p. 506--516.
- VITZOU, A. N. [1], Recherches sur la structure et la formation des Téguments chez les Crustacés Décapodes. — Archives de Zoologie Expérimentale et Générale. T. X, 1882, p. 451—576, pl. XXIII—XXVIII.
- WALLENGREN, H. [1], Ueber das Vorkommen und die Verbreitung der sogenannten Intestinaldrüsen bei den Decapoden. — Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 70 (1901). p. 321—345, 12 Figg.
- WEBER, M. [1], Ueber den Bau und die Thätigkeit der sogenannten Leber der Crustaceen. — Arch. Mikr. Anat. Bd. XVII, 1880, p. 285—457, Taf. XXXVI—XXXVIII.
- ZIEGLER, H. E. [1], Die biologische Bedeutung der amitotischen (directen) Kerntheilung im Thierreich — Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891, p. 372—389.
- ZIEGLER, H. E. u. O. vom RATH [1], Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. — Biol. Centralbl. Bd. XI, 1891, p. 744—757.
-

