

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre

Plate, Ludwig

Jena, 1922

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Shelf Mark: Ui VI 1988 -1-

III. Kapitel. Histologie oder Gewebelehre.

[urn:nbn:de:hbz:38m:1-132397](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hbz:38m:1-132397)

Hälften der Zellen sich zum Entoderm abschnüren sollten, ähnlich wie bei der Delamination eines Geryoniden-Eis. Der Mund sollte dann später durch einen Spalt entstehen. Diese Ableitung ist unphysiologisch gedacht. In der Phylogenie muß die Bildung eines Darmes immer vom Munde ausgehen, denn ohne diesen gibt es keine Nahrungsaufnahme. In der Ontogenie kann der Darm vor dem Munde auftreten. Dasselbe gilt für die „Parenchymella“ von METSCHNIKOFF, einer Gastraea, deren Entoderm sich durch multiplare Einwanderung von Blastodermzellen in den Binnenraum gebildet haben soll. Die Gastraea braucht man sich nicht so differenziert vorzustellen, wie LANG (1912, S. 144) es darstellt mit besonderen Epithelmuskel-, Sinnes-, Gift-, Exkretions-, Ganglien-, dreierlei Darmzellen und mesodermalen Gonaden. Es genügt die Vorstellung von zwei Epithelien, welche alle Funktionen, auch die Bildung der Geschlechtszellen, ausübten. Von einer solchen „undifferenzierten“ Gastraea lassen sich eher die Spongien und Cölenteren ableiten.

Bei der Gastraea und der ihr vorhergehenden Blastaea waren wohl noch alle oder fast alle Zellen imstande als Geschlechtszellen zu dienen, wie dies für die merkwürdige, einen einschichtigen Zellschlauch bildende *Salinella* angegeben wird.

Bei dieser Ableitung der Metazoen von einer Kolonie von Protozoen (HAECKEL, Gastraeatheorie) ist es selbstverständlich, daß die Gewebe und Organe der ersteren nicht homolog sein können den ähnlich funktionierenden Organellen der letzteren; es kann also nicht etwa aus einer kontraktilen Vakuole der Infusorien ein Herz oder eine Niere entstanden sein. Jene zwei Kategorien sind nicht morphologisch, sondern nur physiologisch vergleichbar.

III. Kapitel.

Histologie oder Gewebelehre.

Ein Gewebe (ὁ ἱστός, τὸ ἱστικόν das Gewebe) ist ein Komplex im wesentlichen gleicher Zellen. Mehrere verschiedene Gewebe können sich zu einer bestimmten Funktion verbinden und bilden dann ein Organ. Die Zellen eines Gewebes hängen untereinander durch zarte Verbindungsfäden (Plasmodesmen, 59) oder eine Kitt- oder eine Grundsubstanz zusammen. Eine Ausnahme machen die Wanderzellen des Blutes und der Lymphe, welche wir hier zuerst besprechen wollen, während sie von manchen Forschern als Bindegewebe mit „flüssiger Grundsubstanz“ angesehen werden. Diese Auffassung ist irrig, denn die Blutflüssigkeit wird nicht von den Blutzellen ausgeschieden, sondern wird von den Mesenchymzellen und anderen Geweben geliefert, und läßt sich daher nicht mit der Grundsubstanz homologisieren.

A. Blut und Lymphe

sind ernährende Flüssigkeiten, welche in Gewebsspalten, Körperhöhlen oder besonderen Gefäßen zirkulieren. Bei den Wirbellosen und dem *Amphioxus* kann man nur eine derartige Flüssigkeit unterscheiden, welche als Blut bezeichnet wird, während von den Selachiern an zwei Flüssigkeiten vorhanden sind und je in besonderen Gefäßen sich bewegen: das mit roten und weißen Blutkörperchen versehene Blut und die nur weiße Blutkörperchen führende Lymphe. Es lassen sich drei Stufen der Ausbildung unterscheiden:

1. Bei Cölenteren, Plattwürmern und Appendicularien besitzt die Flüssigkeit in den Gewebsspalten noch keine besonderen Zellen. Dies kommt zuweilen auch in anderen Abteilungen vor, so bei den Larven von *Chironomus plumosus*.

2. Bei den übrigen Wirbellosen und dem *Amphioxus* enthält das Blut nur kleine amöboide Zellen, die sog. weißen Blutkörperchen oder Leukocyten (Amöbocyten). Sie sind eine Art Schutzpolizei, welche aus den Blutbahnen in die Gewebe übertreten, eingedrungene Bakterien auffressen (daher auch Phagocyten, Freßzellen genannt) und nicht mehr brauchbare Gewebeteile (z. B. bei der Metamorphose der Insekten) oder Exkretstoffe vernichten. Bei *Astacus* und Mollusken fallen unter ihnen einige, die sog. Throphocyten, dadurch auf, daß sie besonders in den Geweben liegen und mit vielen Körnern erfüllt sind, die als aufgespeicherte Nahrung gedeutet werden. Die Blutflüssigkeit ist farblos oder gelblich, grünlich oder sonstwie gefärbt. Durch gelöstes Hämoglobin ist die Flüssigkeit rot gefärbt bei Regenwürmern, Blutegeln, Gephyreen, *Branchipus*, den Larven der Zuckmücke (*Chironomus plumosus*) und unter den Mollusken bei *Planorbis* und einigen Muscheln. Bei vielen anderen wirbellosen Tieren finden wir als Sauerstoffträger statt des Hämoglobins das bläuliche, kupferhaltige Hämocyanin in der Blutflüssigkeit. So bei Mollusken (*Unio*, *Anodonta*, *Helix*, *Murex*, *Cephalopoden*), decapoden Krebsen, Scorpionen, Spinnen. Die Bindung des Sauerstoffs kann bei einzelnen Evertebraten durch einen eiweißhaltigen Farbstoff erfolgen, der in den Blutzellen seinen Sitz hat wie bei den Erythrocyten der Wirbeltiere: so bei Seeigeln durch das rötliche Echinochrom, bei Röhrenwürmern durch das grünliche Chlorocruorin und bei Gephyreen, durch das rote Hämerythrin. Bei der Spiunculide *Phycosoma lanzarotae* verschwindet sogar im Alter der Kern in den roten Blutzellen, in dem das Chromatin in das Cytoplasma übertritt.

3. Bei den Wirbeltieren mit Ausnahme des *Amphioxus* besteht das Blut aus der Blutflüssigkeit (Plasma sanguinis) und den zwei Sorten der weißen und roten Blutzellen. Erstere besteht aus Wasser mit gelösten Eiweißkörpern, Salzen, Kohlehydraten (z. B. Zucker beim Menschen normalerweise 0,1—0,15 Proz.). Unter den Eiweißkörpern ist das Fibrin besonders wichtig, weil es als faserige Masse ausfällt, sobald das Blut beim Austritt aus den Gefäßen gerinnt. Läßt man Blut stehen, so scheidet sich am Boden des Gefäßes der „Blutkuchen“ ab, welcher aus Fibrin und den Zellen sich zusammensetzt. Die darüberstehende Flüssigkeit heißt das Serum und kann noch andere Eiweißkörper enthalten, z. B. Antitoxine, welche vom Organismus ausgeschieden worden sind, um eingedrungene Bakterien unschädlich zu machen. Wird ein solches Serum in eine andere Tierart eingespritzt, so genießt sie denselben Schutz gegen jene Bakterien (Prinzip der Serumtherapie).

Die Blutzellen sind von dreierlei Art: Erythrocyten, Leukocyten und die ihrer Natur nach noch sehr unklaren Blutplättchen (Thrombocyten). Die ersteren beiden gehen im Knochenmark, in der Milz und Thymus und in den Lymphknoten aus gewissen Urzellen (Hämatogonien) hervor, welche den Lymphocyten sehr ähnlich

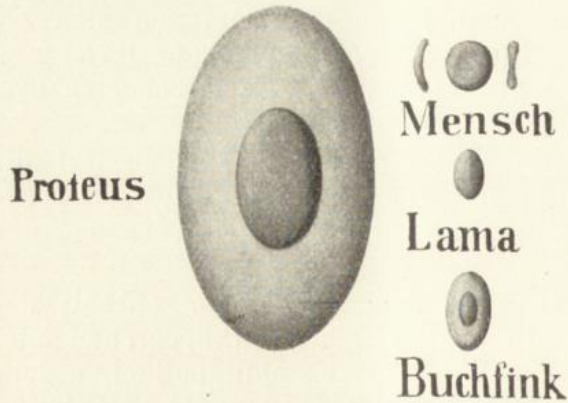


Fig. 61. Verschiedene Erythrocyten.

sind und zuerst in den sog. Blutinseln, außerhalb der Embryonalanlage auftreten. Weiße und rote Blutzellen sind also monophyletischen Ursprungs, oder, anders ausgedrückt, die roten sind aus den weißen in Anpassung an einen besseren Sauerstofftransport hervorgegangen.

Die **Erythrocyten** oder roten Blutkörperchen sind am zahlreichsten vorhanden (beim Menschen in 1 cmm ca. 5 Millionen). Obwohl sie einzeln gelb aussehen, bedingen sie durch

ihre Masse die rote Farbe des Bluts. Ihr Farbstoff ist das Hämoglobin, ein eisenhaltiger Eiweißkörper, welcher bei starkem Sauerstoffdruck, z. B. in den Atmungsorganen, sich mit O locker verbindet zu Oxyhämoglobin, dieses dann mit dem Blutstrom den Geweben zuführt und hier den Sauerstoff an das Protoplasma der Zellen abgibt. Das in die Organe einströmende oxyhämoglobinhaltige, sog. arterielle Blut sieht hellrot aus, während es nach Abgabe des O eine bläulich-dunkelrote

Farbe annimmt. Wahrscheinlich spielt das Hämoglobin auch bei dem CO²-Transport eine Rolle. Die Erythrocyten sehen von der Fläche gesehen oval und von der Seite gesehen bikonvex aus und besitzen einen Kern, nur bei Cyclostomen sind sie rundlich mit Kern, und bei Säugern rundlich und kernlos [Ausnahme: Kamel, Lama mit ovalen, kernlosen Blutkörpern (61)]. Ihre Größe ist bei verschiedenen Arten verschieden: *Proteus* hat die größten (58:35 μ), das Moschustier die kleinsten (2,5 μ). Beim Menschen sind die Erythrocyten runde, seicht

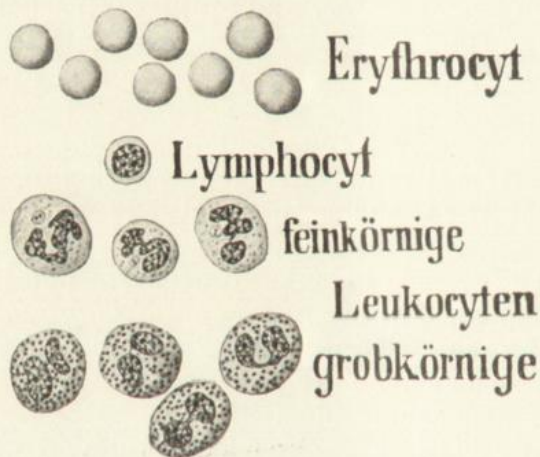


Fig. 62. Erythrocyten und 3 Sorten Leukocyten mit einfachen und gelappten Kernen vom Menschen.

bikonkave Scheiben mit 7,5 μ Durchmesser; zuweilen sind sie auch uhrglasförmig eingebogen. Außerhalb der Blutgefäße werden sie häufig sternartig oder kleben geldrollenartig zusammen. Sie sind dehnbar, elastisch und verändern beim Aufstoßen auf Hindernisse vorübergehend die Form. Sie entstehen aus kernhaltigen Zellen im roten Knochenmark und, wo dieses fehlt (Fische, Amphibien), in der Milz, verlieren später bei Säugern ihren Kern durch Auflösung, zuweilen auch durch Ausstoßung, und gehen nach einigen Wochen zugrunde.

Reste der Kerne, sog. Nukleioide, lassen sich bei Säugern zuweilen in Form kleiner, färbbarer Körner nachweisen. Die bei Urodelen zuweilen beobachteten kernlosen Erythrocyten scheinen Kunstprodukte zu sein. Sie zeigen sich entweder von normaler Größe, indem der Kern ausgestoßen ist oder als durch Abschnürung entstandene kleine Scheiben.

Die **Leukocyten** oder weißen Blutkörperchen (62) sind viel weniger zahlreich als die roten (Mensch: 1 cmm 6—8000, also kommen auf einen Leukocyten ungefähr 700 Erythrocyten). Ihr physiologisches Verhalten ist wie bei den wirbellosen Tieren. Da sie sich amöboid bewegen können, so verlassen sie oft die Gefäße und wandern in die Gewebe, Hohlräume, Speichel, Eiter u. dgl. unter Bildung zahlreicher spitzer Pseudopodien (63). Morphologisch sind sie verschieden, so daß beim Menschen vier Sorten unterschieden werden: a) kleine Lymphocyten mit einem großen Kern, ca. 7 μ im Durchmesser, bilden ungefähr 25 Proz. aller weißen Zellen des Blutes, massenweise finden sie sich in der Lymphe, dem Chylus und in den Lymphorganen; b) große Leukocyten (in 62 nicht abgebildet) mit einem großen Kern, mit einem Zelldurchmesser von 12—20 μ , etwa 4 Proz.; c) polymorphkernige feinkörnige Leukocyten, etwa 70 Proz., mit vielen zarten Granula im Protoplasma, mit einer Sphäre, welche zwei Centriolen umschließt (33), und einem stark gelappten oder eingeschnürtem Kern, der zuweilen auch in mehrere zerfallen kann. Eine Abart derselben sind die oben (35) abgebildeten Riesenzellen

(Megakaryocyten) aus dem Knochenmark und der Milz. d) polymorphkernige, grobkörnige Leukocyten, 1 Proz., mit zahlreichen runden oder unregelmäßigen Körnern, welche sich entweder mit sauren Anilinfarben (oxyphile Leukocyten) oder mit basischen Farben (basophile) färben. Die letzteren sind als sog. Mastzellen im lockeren Bindegewebe der Säuger weit verbreitet. Die Leukocyten entstehen aus den Lymphzellen, bei den Säugern und Vögeln in Lymphdrüsen und in der Milz, bei anderen Wirbeltieren auch in den Arterienscheiden und in anderen sog. lymphatischen Organen.

Die **Blutplättchen** (63) sind sehr kleine (3—7 μ), scheiben- oder spindelförmige amöboide Gebilde, in denen bei Amphibien und Säugern ein Kern nachgewiesen ist, der aber zuweilen fehlt. Sie kommen in

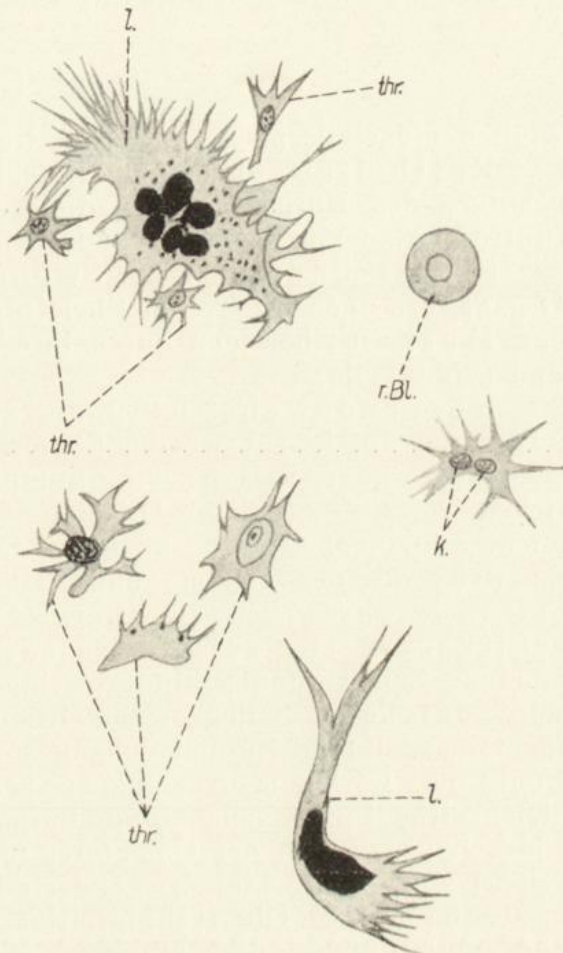


Fig. 63. Leukocyten und Thrombocyten im menschlichen Blut während der amöboiden Bewegung fixiert. Nach VAN HERWERDEN. 1000 : 1. r. Bl. rotes Blutkörperchen, l. Leukocyt, k. Kern, thr. Thrombocyt.

sehr großer Zahl vor, zerfallen aber außerordentlich leicht. Sie unterstützen durch ihren Zerfall die Gerinnung und Blutpfropfbildung bei Wunden und werden daher auch Thrombocyten genannt. Es handelt sich bei ihnen wohl um eine besondere Sorte von Leukocyten.

Die Lymphe der Wirbeltiere besteht aus Lymphplasma und Leukocyten und fließt in Gefäßen mit eigener Wandung, die außerordentlich fein in den Organen beginnen, allmählich zu größeren Stämmen sich vereinen und schließlich in die Venen einmünden.

B. Die Gewebe

werden eingeteilt nach ihrer Funktion in

Epithelien: kleiden Oberflächen und Höhlen aus, begrenzen und schützen den Körper, nehmen die Reize der Außenwelt auf, scheiden Stoffe aus oder erzeugen Sexualzellen;

Stütz- oder Bindegewebe: verbinden die Gewebe eines Organs, erzeugen die festen Skelettorgane;

Muskeln: bewegen durch ihre Kontraktilität den ganzen Körper und seine Teile;

Nervengewebe: leiten die aufgenommenen Sinnesreize weiter und rufen die Reizantworten hervor.

Morphologisch lassen sich nur die Epithelien an ihrer oberflächlichen Lage, ihrer polaren Differenzierung und horizontalen Schichtung leicht erkennen. Bei den übrigen drei Gewebesorten ist es nicht immer möglich, aus der Gestalt und Struktur der Zellen ihre Natur mit Sicherheit festzustellen: eine fibrillär differenzierte Zelle kann zur Muskulatur (95 a') oder zum Nervengewebe (107 b) gehören; retikulär verbundene Zellen können bindegewebiger (73) oder nervöser Natur (103) sein. In solchen Fällen ergibt sich die Art der Zellen aus ihrer Lage im Organ, ihrem Zusammenhang mit anderen Teilen und aus ihrer Funktion. Es kommen auch Zwischenformen vor: Sinneszellen, welche gleichzeitig Epithelzellen und unipolare Ganglienzellen (109 a) sind; Epithelmuskelzellen der Cölenteren (91); die Gliazellen (nervöse Stütz- zellen) sind in die Tiefe gewanderte Epithelzellen von bindegewebigem Charakter (106). Die Mannigfaltigkeit der Gewebe ist unerschöpflich und spottet nicht selten einer scharfen Systematik.

I. Die Epithelgewebe

begrenzen und schützen den Körper, indem sie die Oberfläche der Haut bilden und nur ganz selten (Zähne, Geweihe) fehlen. Ferner kleiden sie die Höhlungen (Lumina) der Organe aus, z. B. die Darm- und die Leibeshöhle. Dabei ist charakteristisch, daß die Epithelzellen in Form einer ein- oder mehrschichtigen Lamelle dicht zusammenliegen, wobei sie durch wenig Kittsubstanz zusammengeklebt werden. Diese kann durch 1-proz. AgNO³ nachgewiesen werden, indem die Kittsubstanz sich hierin durch ausfallendes Silber schwarz färbt. In anderen Fällen hängen sie untereinander durch interzelluläre Plasmabrücken (Plasmodesmen) zusammen (64 a, 59), welche zarte Spalträume durchsetzen. Die Oberhaut (Epidermis) aller Wirbellosen und des *Amphioxus* besteht aus einem einschichtigen Epithel, während alle übrigen Wirbeltiere eine vielschichtige Epidermis besitzen, welche bei den Landbewohnern auf der Oberfläche verhornt (64 b) ist. Nach der Form werden unter-

schieden: Plattenepithelien (c) mit ganz dünnen, membranartigen Zellen; kubische Epithelien (d) mit würfelförmigen Zellen, und Zylinderepithelien (e) mit höheren Zellen. Bei den Flimmerepithelien (36, 38, 64e) tragen die Zellen viele bewegliche Härchen (Cilien), während beim Geißelepithel (f) jede Zelle mit einer langen Geißel ausgerüstet ist. Das Protoplasma der Epithelzellen enthält häufig Fibrillen, z. B. in Flimmerzellen (38) oder bei Muskelinsertionen (64n, 200), wodurch es mechanischen Anforderungen besser gewachsen ist (Tonofibrillen). Nach innen zu grenzen sich die Epithelien häufig durch eine Basalmembran (d, bas), nach außen durch eine Cuticula (i) ab. Wenn alle Zellen eines Epithels miteinander verschmelzen, so daß keine Zellgrenzen vorhanden sind, spricht man von einem Symplasma (g) (vgl. S. 73). Ein solches findet sich am häufigsten bei Plattenepithelien.

Die interzelluläre Kittsubstanz ist häufig am freien Ende der Zellen verdickt zu sog. Verschlusleisten (64, e', f'). Die Spalten zwischen den Zellen sind für die Ernährung der Zellen von großer Bedeutung und um so wichtiger, als die Blutgefäße in den Epithelien fehlen. Ausnahmen kommen vor, so in der Epidermis der Ringelwürmer und Amphibien, im Darmepithel der Fische, in der Stria vascularis der Schnecke des Gehörorgans. Einen Uebergang zwischen ein- und vielschichtigem Epithel bildet das mehrreihige (64f'), dessen Zellen nur zum Teil die freie Oberfläche erreichen. In den mehrschichtigen Epithelien sind die basalen Zellen besonders groß, weil sie die Mutterzellen (Matrixzellen) der übrigen sind (64b).

Die große Verschiedenartigkeit der Epithelien kann noch weitere Ursachen haben.

1. Differenzierungen führen zu verschiedenen Zellen innerhalb des Epithels: es treten Drüsenzellen auf (64i), in den Sinnesepithelien erhalten sich gewöhnliche Zellen als „Stützzellen“ oder als „Deckzellen“ neben den Sinneszellen; bei den Landwirbeltieren verhornen die äußeren Zellen (64b), und aus der Hornschicht können Schuppen, Krallen, Hufe, Nägel, Federn, Haare hervorgehen. Zuweilen sind die Zellen desselben Epithels von verschiedener Höhe, indem einige sich proximalwärts verlängern (64m, 139, 150). Dies ist besonders häufig bei Drüsenzellen (64i) der Fall. Es kann auch vorkommen, daß die Hauptmasse des Cytoplasmas den Kern umgibt und die Epithelzelle im übrigen ein dünner Faden ist (Zellen der Wirbeltier- und Cephalopodenlinse).

2. Cuticularbildungen. Aus der ursprünglich homogenen zarten Cuticula (64i) wird eine Stäbchencuticula (64f') mit senkrecht zur Oberfläche stehenden Stäbchen, welche an ihrer Basis zuweilen einem Korn aufsitzen (64l), wodurch sie sich als ähnliche Bildungen wie die Cilien erweisen (36, 38). Bei den Arthropoden (64h) verdickt sich die Chitincuticula oft enorm und besteht aus vielen parallelen Lagen, bildet Warzen, Haare, Stacheln u. dgl. Der Schmelz der Zähne kann als eine stark verkalkte Cuticularbildung bzw. Basalmembran angesehen werden.

3. Intrazelluläre Einlagerungen: Pigmente, Fette, Stoffwechselprodukte aller Art. Nesselkapseln und basale Muskelfäden bei den Cnidariern (91). In den Kolbenzellen der Fische (167, 171) wird das Exoplasma gallertig; ebenso in den eiweißreichen LEYDIGSchen Zellen der Urodelen (197, *eiv.x*).

4. Interzelluläre Einlagerungen: Nerven durchsetzen die Epithelien fast immer und enden entweder frei oder an den Sinneszellen (360, e, h, i). Auf zuweilen vorkommende Blutgefäße wurde schon verwiesen. Leukocyten und Pigmentzellen wandern nicht selten in die Epithelien ein.

5. Verbreiterung der Interzellulärspalten. Während

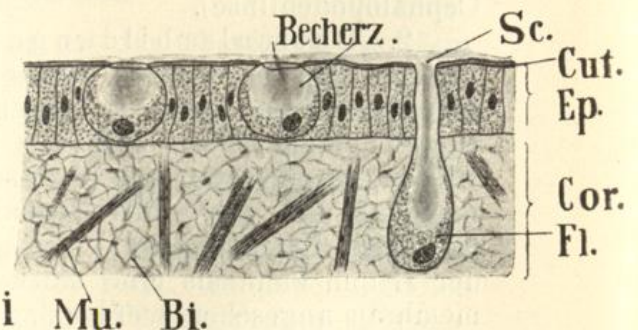
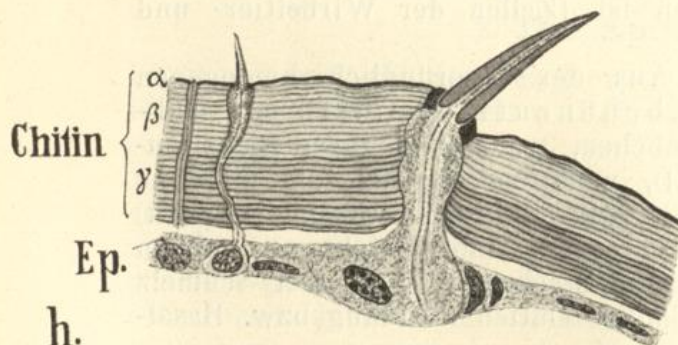
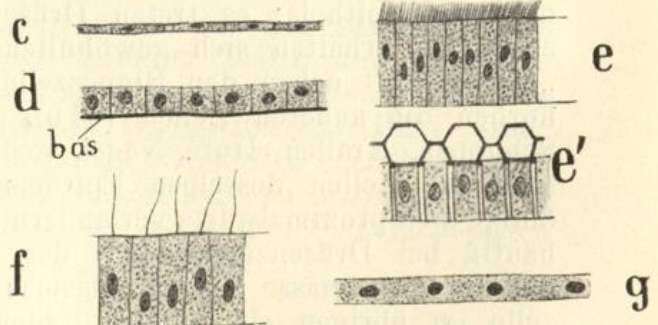
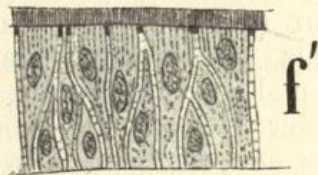
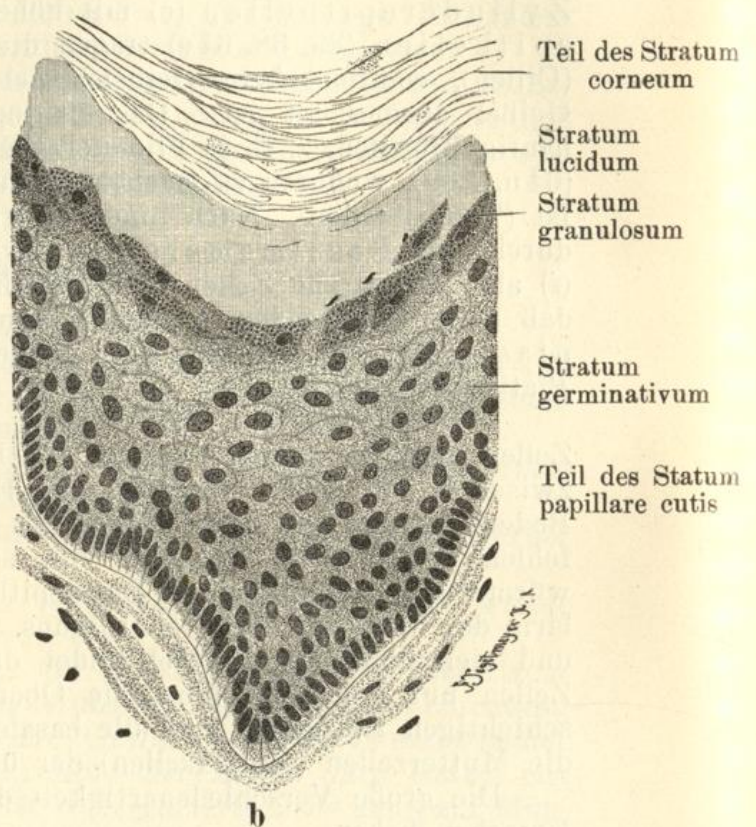
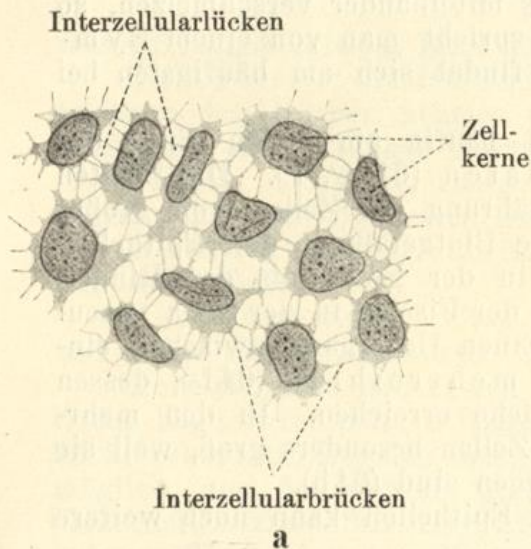


Fig. 64 a-i.

gewöhnlich die Epithelzellen durch eine Kittsubstanz oder durch Zellbrücken, welche ganz schmale Spalten durchqueren, verbunden sind, werden diese zuweilen so breit, daß jede Zelle isoliert erscheint. In

der Epidermis von Chiton (154) fehlen dabei die Zellbrücken fast ganz. Umgekehrt werden in einzelnen Epithelien die Zellbrücken sehr stark, und indem gleichzeitig die Spalten zu großen Hohlräumen werden, ent-

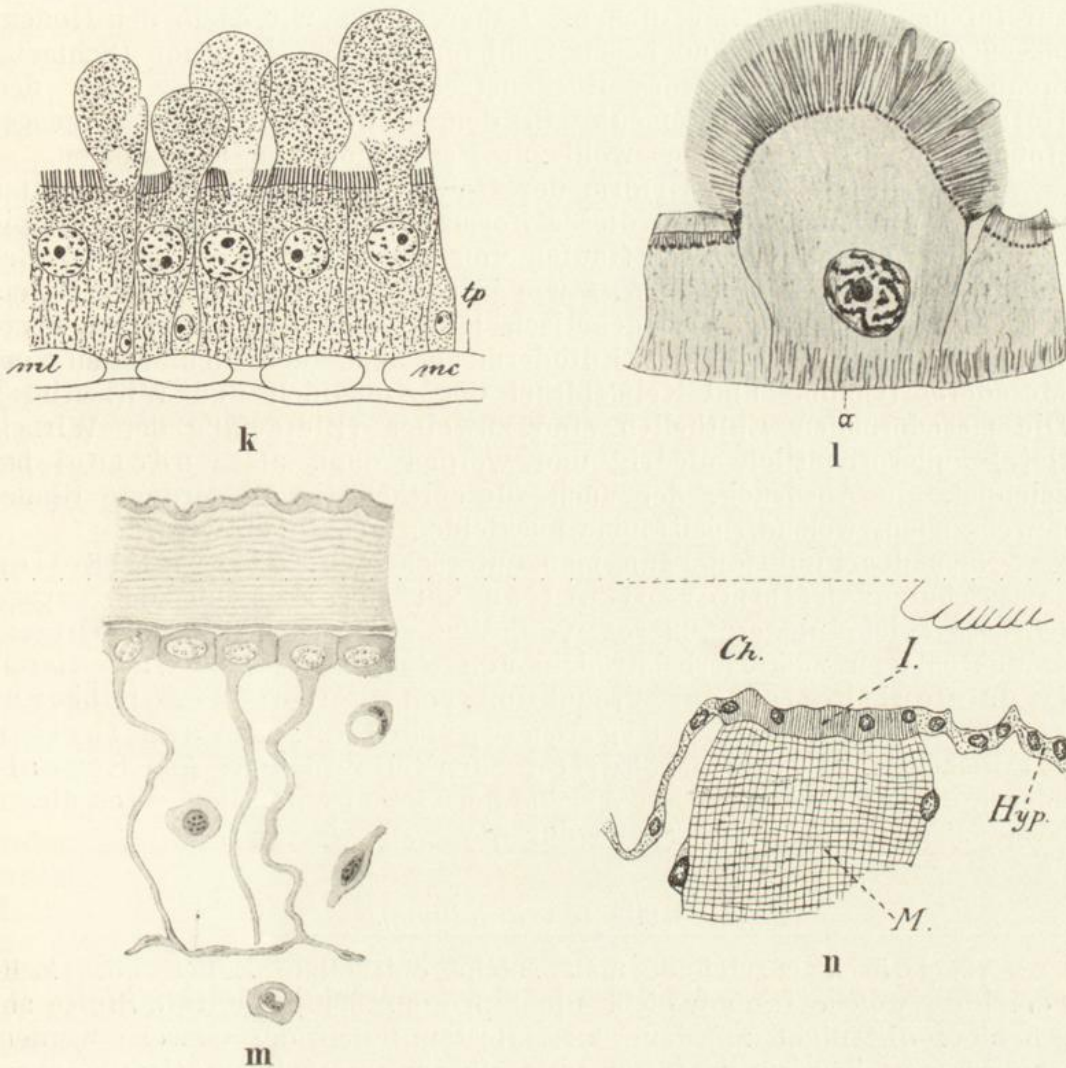


Fig. 64 k—n.

Fig. 66. Verschiedene Epithelformen (c—i Orig.). a Plattenepithel der Kieme einer Krötenlarve von der Fläche gesehen mit Interzellularbrücken, b Schnitt durch die Fußsohle des Menschen nach STÖHR, c Plattenepithel, d Kubisches Epithel, bas Basalmembran, e Zylinderepithel links mit Cilien, rechts mit Verschlussleisten der Kittsubstanz, f Geißelepithel, f' mehrreihiges Epithel mit Verschlussleisten, Interzellularbrücken, Stäbchencuticula und längsreihigem Plasma, g Symplasma, h Oberhaut eines Insekts (*Phyllium*) mit Borsten und mit Porenkanal, i Haut einer Schnecke, *Becherx* Becherzelle, *Bi* Bindegewebe, *Cor* Corium, *Cut* Cuticula, *Mu* Muskel, *Fl* Flaschenzelle, *Sc* Schleim, k drüsiges Darmepithel einer Mückenlarve nach VAN GEHUCHTEN, me, ml Muskeln, tp Bindegewebe, t Zelle aus einem *Chironomus*-Darm nach HOLMGREN. Die Zelle rechts mit Basalkörnern unter den Stäbchen der Cuticula. Die Zelle links befindet sich in Vorbereitung zur Sekretion und die Körner haben sich etwas in die Länge gezogen. Die Zelle in der Mitte sezerniert, wobei die Körner in lange, cilienähnliche Fäden ausgezogen sind. m Epithel aus der Flügelanlage der Puppe von *Samia cecropia* nach MAYER. Einige Zellen sind sehr verlängert und verwachsen mit der mesodermalen Grundmembran, zwischen ihnen Leukocyten. n Muskelinsertion an der Leibeswand einer Mückenlarve nach STAMM. Ch Chitin, I fibrillär differenzierte Zellen der Hypodermis (*Hyp*), welche die Anheftung des Muskels (*M*) vermitteln.

steht ein netzförmiges Epithel, welches dem retikulären Bindegewebe (73) sehr ähnelt, sich aber durch das Fehlen der Grundsubstanz von ihm unterscheidet. Die Spalten werden von Lymphe erfüllt und das Gewebe kann wegen seines Gehalts an eiweißreicher Flüssigkeit zur intensiven Ernährung dienen. Daher finden wir es in den Hodenbläschen der Blutegel und neben Gebieten starker Sekretion (Schmelzorgan der Säugerzähne, des Rückenstachels von *Spinax*, unter den Hornzähnen der Cyclostomen). In dem Follikelepithel nicht ausgestoßener Vogeleier dient es wohl zur Resorption von Nährstoffen.

Das Epithel ist die Urform der Gewebe, denn die 3 Keimblätter treten fast ausnahmslos in dieser Form auf. Sehr selten gehen Epithelien aus einem regellosen Haufen von Zellen hervor, so bei der Retina von *Oncidium* und *Pecten*, wie ja auch das Blastula-Epithel aus der Morula entsteht. Ontogenetisch leiten sich die Epithelien überwiegend vom Ektoderm und Entoderm ab, aber auch nicht selten vom Mesoderm (Cölom- und Keimepithel der Anneliden und Wirbeltiere). Die mesodermalen Epithelien sind zuweilen (Blutgefäße der Wirbeltiere) außerordentlich niedrig und werden dann als Endothel bezeichnet, ein Ausdruck, der auch für epithelartig angeordnete Bindegewebszellen, welche Spalträume auskleiden, gebraucht wird.

Nach der Funktion kann man unterscheiden: Deckepithelien zum Schutze; Flimmerepithelien zur Fortbewegung des ganzen Körpers (viele niedere Tiere), von Wasser (Muschelkieme), Drüsenprodukten oder zum Herbeistrudeln von Nahrung (sessile Wassertiere); Drüsenepithelien zur Produktion von Stoffen; Resorptions-epithelien im Darm; Pigmentepithelien; Myoepithelien (s. Muskeln); Sinnesepithelien zur Reizaufnahme, und Sexual- oder Keimepithelien zur Abgabe der Geschlechtszellen. Von diesen besprechen wir an dieser Stelle nur die

Drüsen (*Glandulae*).

Als Drüsen bezeichnet man solche epitheliale Zellen oder Zellkomplexe, welche irgendwelche nicht protoplasmatische, tote Stoffe ab scheiden, die nicht zu dauernden Bestandteilen der Gewebe werden, sondern den Körper in flüssiger, weicher, fester Form (Harnkonkremente und andere „geformte Sekrete“) oder zuweilen auch als Gase (Dufthaare der Schmetterlinge, Gaszellen im Epithel der Luftflasche der Siphonophoren) verlassen. Die Ausscheidungen stehen also nicht im Dienste der Drüse selbst, sondern in dem des ganzen Organismus. Gasförmige Ausscheidungen gehen im Tierkörper meist nicht von Drüsen, sondern von Blutgefäßen aus; so bei der Atmung, in den Schalenkammern von *Nautilus* (470) und in der Schwimmblase der Fische. Die Chitincuticula der Arthropoden, die Hornschicht der Landwirbeltiere, Eischalen, Cocons, die Grundsubstanzen des Bindegewebes u. dgl. gelten nach der üblichen Auffassung nicht als Drüsenprodukte, weil sie dauernd mit dem Gewebe zusammenhängen und einen Teil desselben darstellen. Aus demselben Grunde sind auch die Nesselkapseln der Cnidarier nicht als ein Sekret anzusehen, sondern als ein Zellorganell, während die ausgeschleuderte Flüssigkeit ein Sekret ist. Dagegen gilt die Bildung von Verbrauchsstoffen (z. B. Fett) innerhalb einer Zelle schon als Sekretion, denn hierunter versteht man allgemein die Ausscheidung innerhalb oder außerhalb der Zellen. Eine solche setzt

natürlich eine Aufnahme (Resorption) von Stoffen voraus, die verändert oder unverändert (z. B. Wasser) abgegeben werden. Die Sekretion kann daher intra- oder extrazellulär sein. Manchmal ist die Unterscheidung nicht scharf durchzuführen. Die Molluskenschale wird in flüssiger Form am Mantelrande ausgeschieden, erhärtet aber sofort; sie ist also wohl ihrer Entstehung nach ein Sekret, aber nicht nach ihrer Funktion, denn das Charakteristische der Drüsenprodukte ist, daß sie im Dienste des Organismus verbraucht werden. Dasselbe gilt für die Skelettnadeln der Schwämme, die Kalkkörper der Alcyonarien und ähnliche Hartkörper. Es ist nicht richtig, die Geschlechtsorgane als „Keimdrüsen“ zu bezeichnen, denn die Keimzellen werden nicht verbraucht, sie sind daher keine Drüsenprodukte. Die Ausscheidungen der Drüsen werden **Sekrete** genannt, wenn sie dem Körper noch irgendwie nützlich sind, hingegen **Exkrete**, wenn sie nicht mehr brauchbare Abfallstoffe sind. Es handelt sich bei ersteren meist um chemisch hochkomplizierte spezifische Stoffe, welche nur an einer Stelle des Körpers gebildet werden und eine ganz bestimmte Wirkung ausüben. Sehr häufig enthalten sie Enzyme. Die Exkrete hingegen sind meist einfacher gebaute Zerfallsprodukte des Eiweiß, welche im Körper weit verbreitet sind. So entsteht z. B. das kohlen saure Ammon als Vorstufe des Harnstoffs in allen Geweben des Wirbeltierkörpers. Der Speichel und der Magensaft sind Sekrete, weil sie verdauende Fermente liefern. Der Harn ist ein Exkret, weil er den nicht mehr brauchbaren Stickstoff aus dem Körper entfernt. Sekretion im weitesten Sinne kommt nicht nur in Epithelien und Drüsen, sondern in allen Geweben vor als Bildung von Grundsubstanzen, Fett, Farbstoffen u. dgl. In den Drüsen aber stellt die Produktion von Sekreten oder Exkreten die eigentliche Funktion dar.

In physiologischer Hinsicht ist die Tätigkeit der Drüsen so außerordentlich mannigfaltig, daß es kaum ein Gebiet der tierischen Lebenserscheinungen gibt, welches nicht durch sie gefördert wird. Als Verdauungsdrüsen (Speicheldrüsen, Magen, Leber, Pankreas u. a.) unterstützen sie die Umwandlung der Nährstoffe in eine resorbierbare Form; als Giftdrüsen, Stinkdrüsen, Schalendrüsen, Tintendrüsen, Schleimdrüsen wirken sie mit beim Angriff oder bei der Verteidigung; als Schleimdrüsen auch bei der Bewegung der Schnecken; als Klebdrüsen beim Laufen der Insekten an glatten und senkrechten Flächen oder zum Anheften von Eiern; als Schweißdrüsen bei der Regulation der Temperatur der Säuger; als Talgdrüsen beim Einölen der Haare; als Tränen drüsen beim Reinigen des Augapfels und als Schnauzendrüsen bei der Wahrnehmung der Windrichtung; als Milchdrüsen bei der Ernährung der Jungen; als Eiweißdrüsen und Dotterstöcke, um die Eier mit Nährstoffen zu versehen; als Duftorgane zum Anlocken der Geschlechter; als Leuchtdrüsen zur Lichterzeugung und als Nieren zur Exkretion. Während diese letzteren während der ganzen Lebenszeit funktionieren, treten andere Drüsen nur einmal auf einer bestimmten Altersstufe in Tätigkeit, wie z. B. die Gespinnstdrüsen der Raupen zur Anfertigung des Cocons bei der Verpuppung.

Die Sekretion erfolgt bei den meisten Drüsen nur zeitweilig, indem Perioden der Tätigkeit mit solchen der Ruhe abwechseln. Dieselbe Drüsenzelle kann dann wiederholt Stoffe ausscheiden und sich regenerieren. Bei einigen Drüsen, z. B. bei der Niere und Leber der höheren Tiere, erfolgt die Abscheidung andauernd. Die Reizung wird bewirkt entweder durch besondere sekretorische Nerven, so namentlich,

wenn die Sekrete häufig und rasch gebildet werden müssen (Verdauungsdrüsen) oder auch durch Hormone, wenn der Körper die Sekrete nur zu bestimmten Zeiten nötig hat. So erzeugen die weiblichen Genitalorgane der Säuger im trächtigen Zustande Reizstoffe, welche auf die Milchdrüse einwirken. Daher kann diese Milch abgeben, auch wenn sie an einer ganz anderen Körperstelle eingenäht ist und außer Zusammenhang mit Nerven steht.

Die Drüsen können morphologisch nach sehr verschiedenen Gesichtspunkten eingeteilt werden:

a) Nach der Form: einzellige und vielzellige (Drüsenknospen, Drüsenfelder, Drüsenpakete, tubulöse, alveoläre, tubulo-alveoläre).

b) Merokrine, wenn das Sekret von der Drüsenzelle gebildet und ausgestoßen wird; holokrine, wenn das Sekret aus abgestorbenen, ausgestoßenen Zellen besteht.

c) Exokrine mit Abscheidung nach außen, endokrine mit „innerer Sekretion“, ohne Ausführungsgang.

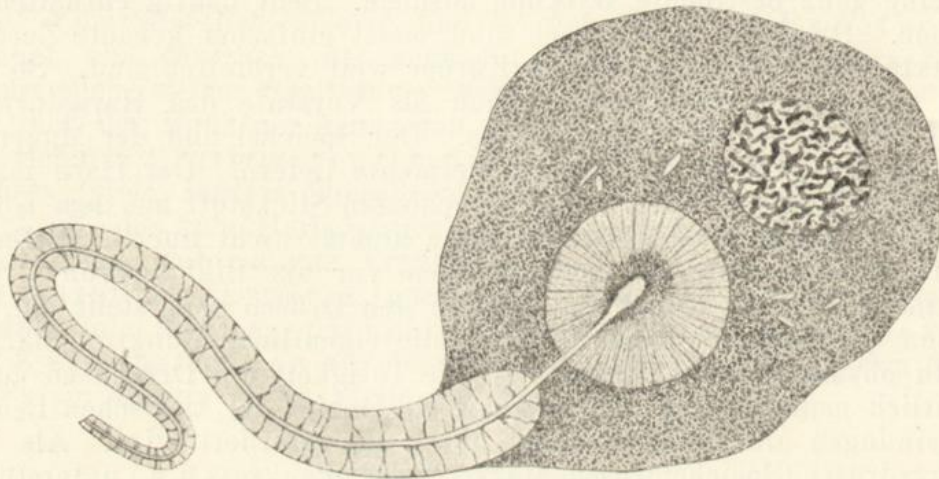


Fig. 65. Isolierte Drüsenzelle des Stinkapparates des Käfers *Blaps mortisaga*. Er besteht aus 2 Schläuchen, welche sich ventral vom After gemeinsam öffnen. Jeder Schlauch besteht aus vielen Epithelzellen der abgebildeten Art, die mit einem langen Ausführungsgang frei in das Lumen hineinragen. Er beginnt im Innern der Zelle mit einer großen, von Plasmafäden durchzogenen Blase. Nach GILSON.

Die **einzelligen Drüsen** (64i) sind außerordentlich weit verbreitet und liegen im einfachsten Falle einzeln zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen, von denen sie in der Jugend nicht zu unterscheiden sind. Später treten Körnchen (Sekretgranula) auf, welche zu einer weichen oder flüssigen Masse werden und die Zelle am freien Ende zum Platzen bringen oder einfach nach außen diffundieren. Zuweilen fallen sie schon durch ihre Gestalt auf. Nach der Form unterscheidet man die Becherzellen von den weit nach innen vorspringenden Flaschenzellen (64i). In der vielschichtigen Epidermis der Fische wandern die Drüsenzellen allmählich an die Oberfläche und entleeren hier ihren Schleim (182). Die Drüsenzellen der Arthropoden sind häufig durch einen zarten Sekretkanal ausgezeichnet, welcher bis tief in die Zelle hineinragt und hier mit einer Erweiterung endet (65). Bei *Argulus* hängt die runde Drüsenzelle an einem langen Sekretkanal wie die Kirsche an ihrem Stiel; zuweilen ist dieser mehreren Zellen gemeinsam. Bei den Drüsenhaaren der Gliedertiere münden große Zellen mit häufig verästelten Kernen einzeln oder paketweise durch hohle Chitin-

haare nach außen. Ueber die Bedeutung des Kernes bei der Sekretion s. S. 43 (20, 21). Bei Plattwürmern (138, 140) können Zellen des Parenchyms einen drüsigen Charakter annehmen und mit einem oder mehreren Fortsätzen nach außen sich verlängern, so daß sie als eingesenkte Epithelzellen gedeutet worden sind.

Wenn sich mehrere Drüsenzellen zusammenlegen, so entstehen Drüsenknospen, -pakete, -polster oder -felder. Das Charakteristische ist, daß jede Zelle für sich ausmündet und ein gemeinsamer Ausführungsgang noch fehlt. Solche Haufen von Drüsenzellen können unter dem Epithel liegen (66) oder auch in ihm (67) und dann durch Bildung von Falten eine Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche bewirken, wie dies z. B. bei der Hypobranchialdrüse der Prosobranchier oft vorkommt. Bei den echten **vielzelligen Drüsen** ergießen die Zellen ihr Sekret in einen gemeinsamen Hohlraum, der bei den tubulösen Drüsen röhrenförmig, bei den alveolären (acinösen) beerenförmig gestaltet ist. Ist der Gegensatz zwischen den Röhren und den rundlichen Erweiterungen nicht scharf, so spricht man von tubuloalveolären Drüsen (68). Indem nun solche Bildungen sich massenweise verästeln, durch umgebendes Bindegewebe zu Lappen und Läppchen zusammengefaßt und von Nerven, Blutgefäßen, Muskeln, event. auch von Tracheen durchsetzt werden, entstehen sehr komplizierte Organe. Beim Menschen sind die Drüsen des Magens, die LIEBERKÜHNSCHEN Drüsen des Darms und die Schweißdrüsen der Haut einfache tubulöse Drüsen, während bei der Leber die Röhren netzartig miteinander zusammen-

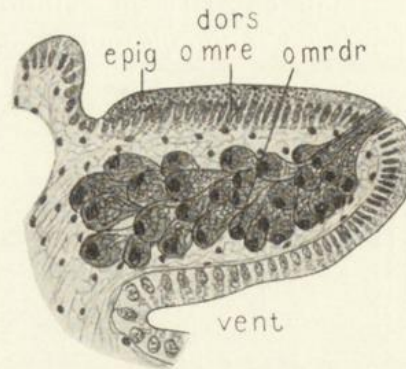


Fig. 66. Dorsale Mantelranddrüse von *Patella vulgata* nach THIEM. *epig* Pigment des Epithels, *omre* oberes Mantelrandepithel, *omrdr* obere Mantelranddrüse, *dors* dorsal, *vent* ventral.



Fig. 67. Drüsenfeld einer Blattlaus, *Mindarus abietinum*, nach NÜSSLIN. Ein solches liegt jederseits ventral am 5. und 6. Abdominalsegment und produziert Wachsfäden zum Schutze der Eier.

hängen und bei den Nieren in den verschiedenen Abschnitten sehr verschieden ausgebildet sind. Die Talgdrüsen (70) sind einfache acinöse Drüsen, während die Milchdrüsen (305) sehr komplizierte Vertreter desselben Typus sind. In den großen Drüsen pflegen die sezernierenden Zellen auf ganz bestimmte Regionen beschränkt zu sein, während die übrigen Teile als Sammelgänge, Reservoirs und Ausführungsgänge mit gewöhnlichem Epithel ausgekleidet sind (68 C, 69). Die letztere Abbildung der Unterkieferspeicheldrüse zeigt sehr deutlich, wie nebeneinander eine komplizierte Arbeitsteilung eingetreten sein kann: der Hauptausführungsgang (*HA*) hat ein zweireihiges Epithel. Er spaltet sich in kleine Aeste (*kLA*) mit einfachem Epithel. Diese gehen in die Speichel- oder Sekretrohre (*Sp*) über, deren Zellen gelbes Pigment

führen und schon sezernieren. Sie setzen sich in die zarten Schalt-röhren mit kubischem Epithel und weiter in die Acini fort, welche von dreierlei Art sind: rein seröse (*SE*), welche Eiweiß absondern; rein muköse, welche Schleim produzieren, und solche gemischter Natur. Bei den Wirbellosen sind dieselben Gegensätze weit verbreitet: die Speicheldrüsen der Insekten sind tubulös oder auch acinös gebaut, ihre Nieren sind immer tubulös.

Eine andere Art der Unterscheidung der Drüsen geht von der Lebensdauer der sekretorischen Zellen und der Art der Entleerung aus. Die meisten Drüsen sind **merokrin** oder vitalsezernierend (*Glandulae liquoriparae*), d. h. die lebende Zelle bildet und entleert das

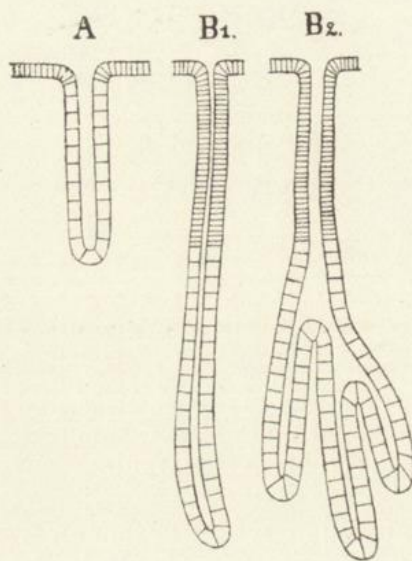


Fig. 68.

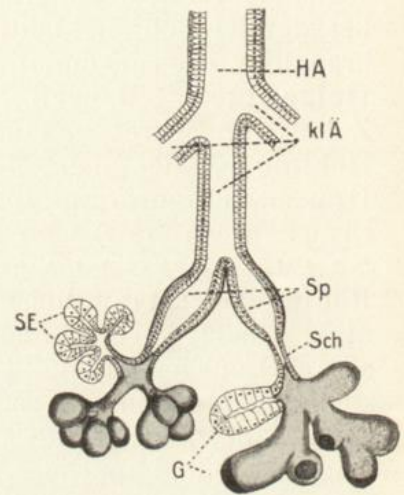


Fig. 69.

Fig. 68. Schema vielzelliger Drüsen. A tubulös ohne Ausführungsgang, B₁ tubulös mit Ausführungsgang, B₂ tubulös und verästelt, C alveolär (acinös).

Fig. 69. Schema der menschlichen Submaxillardrüse nach SCYMONOWICZ. HA Hauptausführungsgang, klÄ kleinere Äeste desselben, Sp Speichelröhren, Sch Schaltkanal, SE seröse Acini, G muköse Acini, welche am Ende mit dunklen serösen Zellen (GRANUZZISCHEN Halbmonden) abschließen.

Sekret, und zwar in der Regel wiederholt. Die Zelle wird also durch die Ausscheidung nicht zerstört. Entweder scheiden die Zellen das Sekret in Form von Bläschen oder Tröpfchen aus (64 k), oder es werden Papillen gebildet, welche Cytoplasma und Sekret enthalten und dann abgeschnürt werden (Milchdrüsen). Nach vollzogener Sekretion verkleinern sich die Zellen, um dann allmählich wieder größer zu werden und von neuem zu sezernieren. Während oder vor der Sekretbildung teilt sich der Kern häufig ein- oder mehrere Male amitotisch. Daher sind merokrine Zellen oft mehrkernig. Ein Teil der Kerne kann mit dem Sekret ausgestoßen werden. Alle Drüsen der wirbellosen Tiere gehören zum merokrinen Typus. Im Gegensatz zu ihnen stehen die **holokrinen** oder nekrobiotischen (*Gl. celluliparae*), welche nur bei Wirbeltieren vorkommen, und deren Sekret aus fettig degenerierten oder verquollenen, abgestoßenen Zellen besteht. Die Drüsenzellen gehen also bei ihrer Tätigkeit zugrunde. Hierher gehören die Talgdrüsen (70) und die MEIBOM'Schen Lid-drüsen der Säuger, die Bürzeldrüse und die Ohrenkanaldrüsen der Vögel. — Der Gegensatz zwischen beiden Drüsen-

arten ist nicht scharf, denn auch die merokrinen Zellen werden allmählich verbraucht und ausgestoßen, und die holokrinen Zellen produzieren die Fettröpfchen genau so im Innern der Zelle wie jene. Es wäre wohl denkbar, daß Zwischenformen vorkommen, deren Ausscheidung halb aus Sekret, halb aus ausgestoßenen Zellen besteht.

Ein drittes wichtiges Unterscheidungsmoment der Drüsen besteht in der Art ihrer Sekretabgabe. Die im Vorstehenden aufgezählten Drüsen sind sog. **offene, exokrine**, weil sie sich auf der Haut oder auf der Oberfläche von Organhöhlen mit oder ohne Ausführungsgang öffnen. Im Gegensatz zu ihnen entleeren eine Anzahl Drüsen ihre Produkte

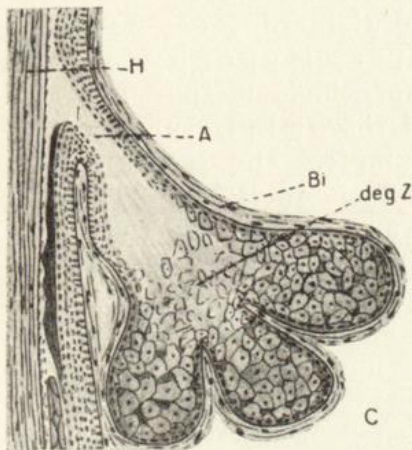


Fig. 70.

Fig. 70. Talgdrüse nach HOFFMANN. A Ausführungsgang, Bi Bindegewebe, deg Z die abgestoßenen degenerierenden Zellen, H Haar.

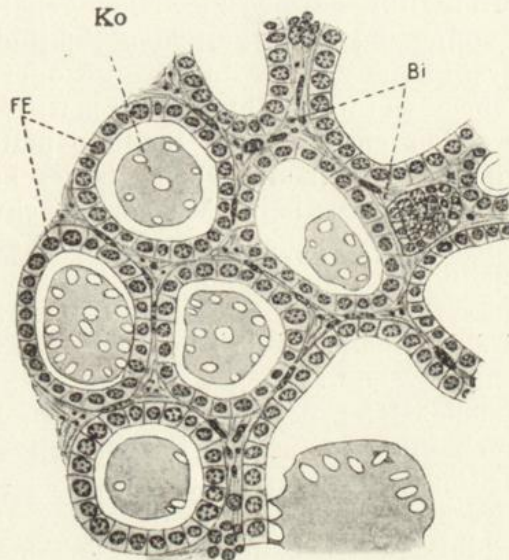


Fig. 71.

Fig. 71. Schnitt durch die Schilddrüse einer jungen Ziege nach PFLÜCKE. Bi Bindegewebe, Fe Follikelepithel, Ko kolloidale Sekretmassen.

nicht durch einen Ausführungsgang nach außen, sondern geben sie direkt an das Blut ab. Man bezeichnet sie dann als **geschlossene, endokrine** Drüsen oder als Drüsen mit innerer Sekretion, und nennt die von ihnen erzeugten Stoffe **Inkrete** oder **Hormone** (ὁρμῶν reizen), weil sie vielfach einen spezifischen Reiz auf das Wachstum oder die Funktion anderer, oft weit entfernt liegender Organe ausüben. Eine Drüse kann gleichzeitig eine äußere und eine innere Sekretion ausüben. Die Geschlechtsorgane z. B. (wenn wir sie einmal als Drüsen ansehen wollen) geben die Eier bzw. Samenfäden nach außen ab. Außerdem aber bereichern sie zur Brunstzeit das Blut mit gewissen Stoffen, welche die sekundären Geschlechtsmerkmale hervorrufen, so die Daumenschwiele des männlichen Frosches, die Schmuckfedern des Hahns, den Bart und die tiefe Stimme des Mannes. Dieser Zusammenhang wird dadurch bewiesen, daß bei jung kastrierten Männchen die genannten Bildungen nicht auftreten. Das Pankreas ist eine offene Verdauungsdrüse und gibt außerdem mit den sog. Langerhansschen Inseln einen Stoff an das Blut ab, welcher den Zuckergehalt des Blutes verringert, indem er die zur Bildung des Zuckers in der Leber notwendigen Nervenreize hemmt. Eine Erkrankung dieser Drüse kann daher zur

Zuckerharnruhr (Diabetes mellitus) führen. Zu den Drüsen mit innerer Sekretion gehören manche Organe, welche früher als rudimentär angesehen wurden, weil man keinen Ausführgang beobachtete. Die am Kehlkopf der Säuger gelegene Schilddrüse (*Glandula thyreoidea*) erzeugt einen jodhaltigen Eiweißkörper, welcher auf das Wachstum einwirkt, denn Verlust dieser Drüse im Jugendalter bewirkt Zwergwuchs und Ausbleiben der sexuellen Reife. Sie geht hervor aus einer medianen und zwei lateralen Epithelwucherungen der ventralen Rachenwand und hat anfangs einen tubulösen Bau. Der Ausführgang bildet sich frühzeitig zurück und das Epithel der Röhren verwandelt sich in viele geschlossene Bläschen (Follikel), die von Blutgefäßen umspinnen und durch Bindegewebe zusammengehalten werden (71). Aus einer abnorm gesteigerten Tätigkeit der Schilddrüse erklärt sich die Basedowsche Krankheit, welche durch eine operative Verkleinerung des Kropfes gehoben werden kann. Thymus, Epiphyse, Hypophyse und die aus den embryonalen Schlundspalten hervorgehenden sog. Epithelkörperchen sind ebenfalls geschlossene Drüsen; Entfernung der letzteren erzeugt beim Menschen schwere Krämpfe. Die Nebennieren geben das Adrenalin an das Blut ab, welches die Weite der Arterien beeinflusst. Die Placenta des Uterus, vielleicht auch der Embryo, erzeugt ein Inkret, welches die Milchdrüse zur Sekretion anregt. Am Vorderende des Hodens mancher Kröten liegt ein rudimentäres Ovar (BIDDERSches Organ), dessen nicht entwicklungsfähige Eier ein Sekret an das Blut abgeben, welches den Stoffwechsel im Frühjahr anregt und die psychischen Brunsterscheinungen auslöst. Bei wirbellosen Tieren sind unsere Kenntnisse über Drüsen mit innerer Sekretion zur Zeit noch sehr dürftig; die Corpora alba hinter den Augen der Tintenfische scheinen mir hierher gehörige Bildungen zu sein, denn nach meinen Untersuchungen sind sie nicht nervöser Natur und bestehen aus vielen kleinen Zellen, die von Blutgefäßen durchsetzt werden. Bei der Sipunculide *Phycosoma lanzarotae* liegen den Nierenschläuchen außen Zellen an (Internephridialorgan), welche in ihrem Plasma viele, aus dem Kern stammende Körner enthalten, die an die Leibeshöhlenflüssigkeit (Blut) abgegeben werden. Es handelt sich wohl um Inkrete, denn die Tiere sterben nach Verlust des Organs.

Wenn man will, kann man auch die Abgabe von Nährstoffen an das Blut durch den Darm oder von Sauerstoff durch die Atmungsorgane hierher rechnen. Aber es ist praktischer, den Begriff der inneren Sekretion zu beschränken auf die Bildung spezifischer Stoffe. Dagegen steht nichts im Wege, auch von innerer Exkretion zu sprechen und darunter z. B. die Abgabe des in der Leber gebildeten Harnstoffs an das Blut zu verstehen.

2. Die Stütz- oder Bindegewebe

liegen im Innern des Körpers, und ihre Zellen sind nicht in Lamellen, sondern zerstreut angeordnet. Indem diese Zellen fast immer eine eiweißhaltige interzelluläre „Zwischen- oder Grundsubstanz“ um sich herum ausscheiden, rücken sie voneinander ab und bilden Gewebe, welche die verschiedenen Teile eines Organs untereinander zusammenhalten, sie umhüllen, die verschiedenen Organe untereinander verbinden oder ihnen Festigkeit und Halt gewähren. Sie verdanken ihre Entstehung hauptsächlich dem Mesoderm. Während in den Epithelien die

Zellen die eigentlichen funktionierenden Elemente sind, treten diese hier an Masse ganz zurück, und ihre Produkte, die Grundsubstanzen, übernehmen die lebenswichtigen Aufgaben. Die Zellen sind sehr häufig mit verästelten Ausläufern versehen, wodurch sie für die Ausscheidung großer Mengen von Zwischensubstanz sehr geeignet werden. In der Jugend sind sie oft amöboid beweglich. Die Grundsubstanz ist nicht lebendig, wie oft behauptet wird, sondern tot, denn sie ist nicht reizbar, zeigt keinen Stoffwechsel oder andere Lebenserscheinungen, sondern alle ihre Veränderungen spielen sich unter dem Einfluß der lebenden Bildungszellen ab. Die Bildung und allmähliche Vergrößerung von Fibrillen ist kein Beweis des Lebens, sondern nur ein Beweis der kolloidalen Natur der Grundsubstanz. Bei dem Bindegewebe im engeren Sinne ist die Grundsubstanz weich, beim Knorpel elastisch, beim Knochen und Zahnbein hart. Die Grundsubstanz ist als Zellabscheidung nicht prinzipiell verschieden von der Cuticula, Basalmembran und Kittsubstanz der Epithelien, daher treten in allen nicht selten fibrilläre

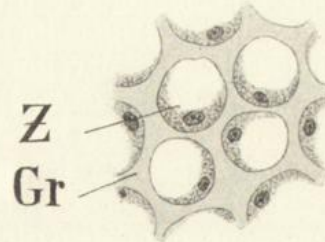


Fig. 72. Zelliges Bindegewebe (sog. LEYDIGSche Zellen) aus dem Mantelrande einer Flußmuschel. Original. Z Zelle, Gr Grundsubstanz.

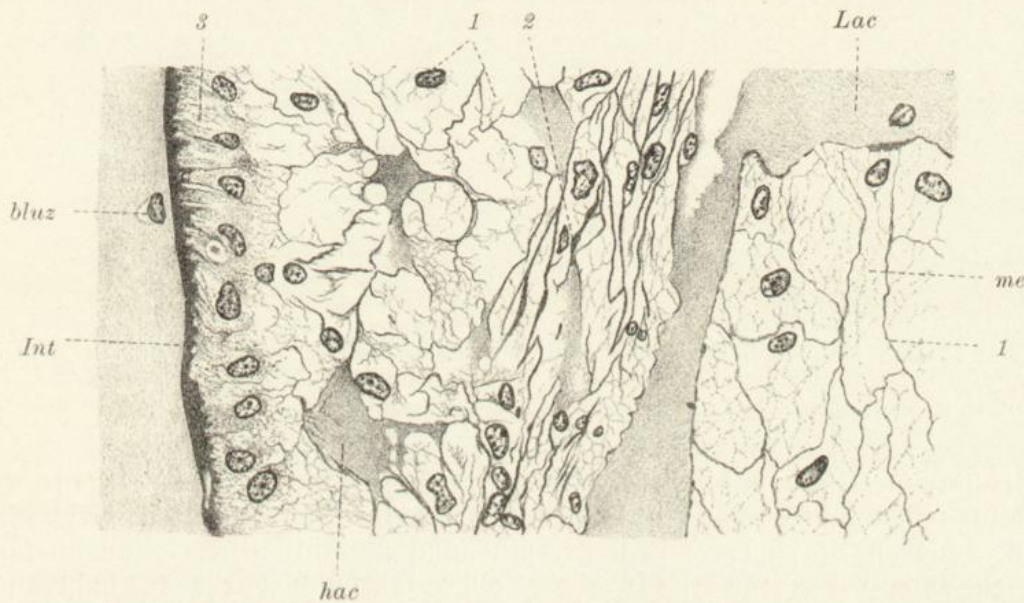


Fig. 72 A. Hautschnitt von *Astacus fluviatilis* nach SCHNEIDER. 1 LEYDIGSche Bindegewebszellen mit zartem protoplasmatischen Netzwerk, 2 solche mit derbfaserigen Protoplasmasträngen, 3 solche, welche eine Intima (Int) zur Begrenzung der Blutgefäße erzeugen, Lac Blutlaktone, me Membran der LEYDIGSchen Zellen, bluz Blutzelle.

Strukturen in geschichteter Anordnung auf. Es handelt sich dabei um physikalisch-chemische Prozesse, denn gewisse kolloidale Massen werden durch Zusatz von Essigsäure fest, und wenn sie dabei unter Spannung stehen, so bilden sich Fasern wie im Bindegewebe.

A. Die Bindesubstanzen

zerfallen in zelliges Bindegewebe, Gallert- oder Schleimgewebe, retikuläres Bindegewebe, fibrilläres Bindegewebe, Fett- und Pigmentgewebe. Alle diese 6 Kategorien

gehen ohne scharfe Grenze ineinander über, da die Neigung zur Bildung von verästelten Zellen und von Fibrillen überall mehr oder weniger deutlich hervortreten kann. Fett- und Pigmentzellen erzeugen keine Grundsubstanz, sind daher keine echten Bindegewebe; sie schließen sich aber an sie an, da diese oft Fettröpfchen, Pigmentkörner, Glykogen und andere Einschlüsse enthalten. Die Fibrillen der Grundsubstanz sind sehr oft parallel angeordnet in der Richtung der mechanischen Beanspruchung, so z. B. in den Sehnen und Bändern, oder sie kreuzen sich nach den drei Raumrichtungen, wie in der Haut der Fische, um einem Zuge nach jeder Seite gewachsen zu sein.

a) Bei dem **zelligen** oder **blasigen Bindegewebe** (72) tritt die homogene oder fibrilläre Grundsubstanz an Masse ganz zurück hinter den eng zusammenliegenden Zellen, welche nicht durch Ausläufer zusammenhängen und meist blasig sind, da sie im Innern prall mit Wasser, Eiweiß oder Schleim gefüllt und dadurch druckelastisch sind.

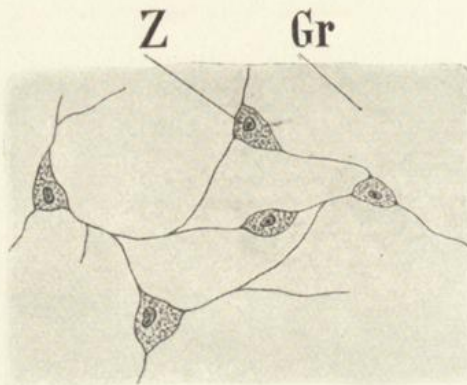


Fig. 73.

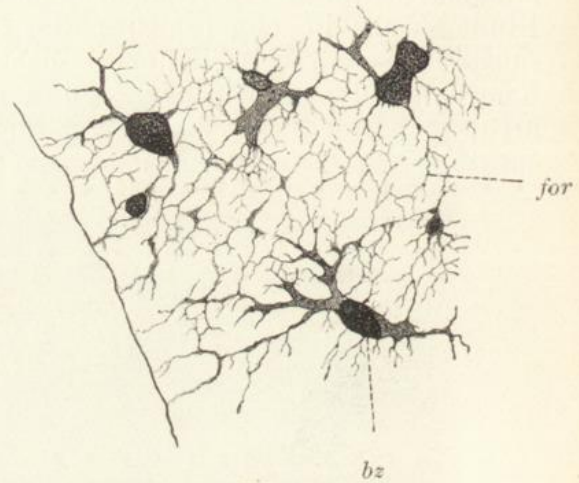


Fig. 74.

Fig. 73. Gallertgewebe aus einer Meduse. Z Zelle, Gr Grundsubstanz. Orig.
Fig. 74. Gallertgewebe aus der Extremität einer *Salamandra maculosa*-Larve nach SCHNEIDER bz Bindegewebszelle, for deren Fortsätze.

Vorkommen: im Mantel und in der Umgebung der inneren Organe der Mollusken, Krebse und Insekten als sog. LEYDIG'sche Zellen mit Glykogen und anderen Stoffen; bei den Arthropoden fehlt die Grundsubstanz meist und das Netzwerk in den Zellen ist bald sehr zart, bald auch derbfaserig (72). Bei *Argulus* umgeben sich die Zellen vielfach mit derben, zuweilen faserigen Hüllen; in der aus dem Ektoderm stammenden Chorda der Wirbeltiere, bei der die Zwischensubstanz zwischen den Zellen auf ein Minimum reduziert ist oder auch fehlt, aber als zellenlose Chordascheide das ganze Organ umgibt. Sie ist bei Cyclostomen fibrillär differenziert (322).

b) In dem **Gallert-, Schleim- oder homogenen Bindegewebe** ist die Grundsubstanz durchsichtig, strukturlos oder zuweilen fibrillär. Die Zellen entstammen ursprünglich dem Epithel der Blastula, sind zuerst amöboid, können näher oder weiter auseinander liegen und stehen häufig durch Ausläufer in Verbindung (73), in welchem Falle man von **retikulärem Gallertgewebe** spricht. Vorkommen: weit verbreitet bei den durchsichtigen Planktontieren, den sog. „Glastieren“ des Meeres (vielen Larven, Medusen, Ctenophoren, Siphonophoren u. a.);

bei den Schwämmen bildet es die Hauptmasse des Körpers und ist sehr oft von Fasern durchsetzt; bei Wirbeltierembryonen als sog. **Mesenchym** (74) zwischen Ektoderm und Entoderm, dessen Zellen zuerst amöboid umherkriechen und sich später in fibrilläres Bindegewebe umwandeln. Es fehlt daher im ausgewachsenen Körper der höheren Wirbeltiere, findet sich aber noch stellenweise in der Haut der Fische und Amphibien. Das Gewebe des Glaskörpers im Auge ist dem Schleimgewebe nur äußerlich ähnlich, da seine Fasern von den Gliazellen der Retina ausgehen.

c) In den Lymphdrüsen, der Thymus und der Milz findet sich ein retikuläres Gerüstwerk, aber ohne Grundsubstanz, dessen Maschen von Lymphzellen ausgefüllt werden (75). Man bezeichnet dieses Gewebe als **adenoides**.

d) **Fibrilläres** oder **faseriges Bindegewebe** ist dadurch ausgezeichnet, daß in der homogenen Grundsubstanz viele Fibrillen meist in der Richtung des Zuges liegen. Bei den wirbellosen Tieren (76) sind

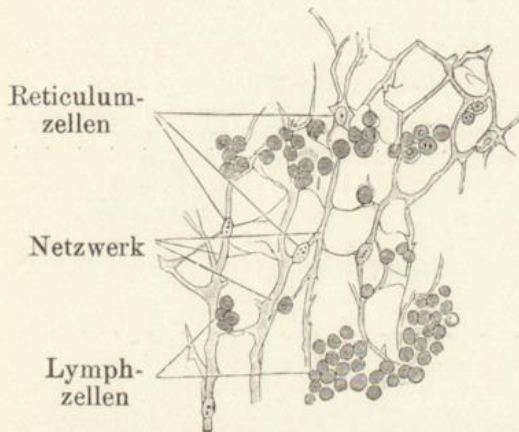


Fig. 75.

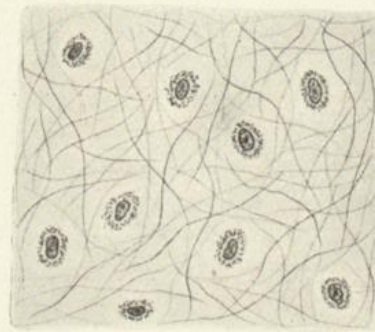


Fig. 76.

Fig. 75. Adenoides Gewebe aus einer Lymphdrüse des Menschen, nach STÖHR.
Fig. 76. Fibrilläres Bindegewebe aus der Haut einer Schnecke. Original.

sie in der Regel wirr angeordnet, während sie bei Wirbeltieren meist in Bündeln oder in paralleler Anordnung auftreten. Sie bestehen bei den letzteren aus 2 Substanzen: entweder geben sie mit kochendem Wasser Leim und lösen sich in schwachen Säuren auf (leimgebende oder kollagene Fasern) oder sie sind viel widerstandsfähiger und werden durch diese Reagenzien nicht angegriffen; man nennt sie dann wegen ihrer Dehnbarkeit „elastische Fasern“. Die leimgebenden Fibrillen sind sehr zart (ca. 1 μ dick), unverzweigt und sehr zugfest, die elastischen hingegen sind von wechselnder, oft beträchtlicher Dicke, verzweigt, wenig zugfest, und ihre Substanz tritt auch in Form von Netzen, Platten oder durchlöcherten Membranen auf. Infolge ihrer großen Elastizität bewirken sie nach Zug die Rückkehr der Gewebe in die ursprüngliche Lage. Daher finden sie sich besonders in solchen Geweben und Organen, welche großen Spannungen ausgesetzt sind: im Nackenband, in der Wand der Gefäße, in den Stimmbändern, Lungenalveolen, Herzklappen u. dgl. Bei den wirbellosen Tieren sind elastische Fasern bis jetzt noch nicht nachgewiesen. Beide Sorten kommen häufig zusammen vor, wobei durch Pikrofuchsin das Kollagen rot, das Elastin gelb gefärbt wird. Trypsin verdaut nur leimgebende Substanz, nicht

die elastische, während in Pepsin-Salzsäure beide aufgelöst werden. Sind die elastischen Fasern in größerer Menge zusammengelagert, so erscheinen sie gelb. Daher auch die Bezeichnung gelbes Bindegewebe. Finden sich die Elemente so angeordnet, daß die kollagenen Bündel und die elastischen Fasern sich wirr durchflechten und dabei viele Gewebsspalten mit Leukocyten, Fett- oder Pigmentzellen vorhanden sind, so spricht man von lockerem Bindegewebe (77, 78), während sie im straffen Bindegewebe des Coriums (mit Ausnahme der Säuger), der Sehnen, des Perichondriums, des Periosts und der Sklera des Auges eng zusammenliegen. Das lockere Bindegewebe ist das verbreitetste Gewebe im Wirbeltierkörper, indem es fast alle Organe durchdringt und umhüllt und die Nerven, Muskeln, Knochen, Blut- und



Fig. 77.

Fig. 77. Lockeres Bindegewebe des Menschen mit leimgebenden Fibrillen und elastischen Fasern, nach FÜRBRINGER.

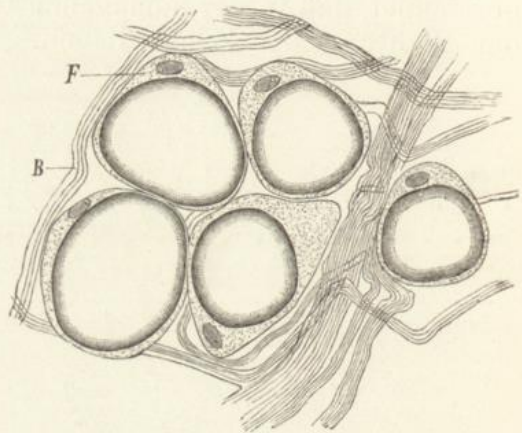


Fig. 78.

Fig. 78. Fettgewebe mit Fettzellen (F) und lockerem Bindegewebe (B).

Lymphgefäße an ihre Umgebung anheftet. Weiter bildet es den Hauptbestandteil der Gefäßwandungen und das Corium der Säuger. Das straffe Bindegewebe ist frei von elastischen Fasern.

e) Die im lockeren Bindegewebe der Wirbeltiere häufig vorkommenden **Fettzellen** (78) sind runde Zellen mit Membran, wandständigem Protoplasma, mit Kern und einem oder mehreren zentralen Fetttropfen. Das Fett dient als Reservenahrung, wo aber diese Zellen in großer Menge dicht zusammenliegen, wie in der Unterhaut der Säuger, wirken sie auch als druckelastisches Stützgewebe. Unter den Wirbellosen besitzen nur die Insekten, und zwar besonders deren Larven, einen bindegewebigen „Fettkörper“ um die inneren Organe herum, in denen Reservenahrung für die Metamorphose und die Bildung der Eier aufgespeichert wird, und der sich vereinzelt am Aufbau von Leuchtorganen beteiligt. Die übrigen Wirbellosen bilden Fette und Öle in den Zellen der verschiedensten Organe, namentlich des Darms und bei den Mollusken der Leber. Die Fische speichern das Fett hauptsächlich in der Unterhaut und in den Mesenterien auf, die Frösche in lappigen Gebilden an den Nieren, die Warmblüter in der Unterhaut als *Panniculus*

culus adiposus, im gelben Knochenmark und um die Nieren herum. Die Fettzellen der Wirbeltiere gehen aus Bindegewebszellen hervor, die entweder bis zur Abscheidung des Fetts ihre ästige Form behalten oder sich vorher vergrößern und polyedrisch werden. Bei unvollkommenem pathologischen Stoffwechsel wird häufig Fett aufgespeichert und führt dann zur „fettigen Degeneration“ der Muskeln, Niere, Leber.

f) **Pigmentzellen (Chromatophoren).** Mit diesem Namen werden verästelte Zellen mit beweglichen Farbkörnern, seltener mit gelösten Farbstoffen bezeichnet, welche besonders häufig in der Unterhaut der verschiedensten Tiergruppen und sonst im Bindegewebe vorkommen. Bei Wirbeltieren wandern sie auch in die Epidermis ein, sind aber nicht durch Zellbrücken mit den umgebenden Zellen verbunden, so daß ihre manchmal behauptete ektodermale Herkunft nicht wahrscheinlich ist. Phylogenetisch sind sie abzuleiten von Leukocyten, welche gefärbte Stoffwechselprodukte, zerfallene Erythrocyten u. a. in sich aufgespeichert haben. Durch die Einwanderung in die Haut können sie bei den Häutungen ausgestoßen werden. Die Pigmentzellen sind die Hauptursache der bunten Färbung der Haut und der inneren Organe, soweit diese nicht durch Blut, Gallenfarbstoffe u. dgl. hervorgerufen wird. Es ist begreiflich, daß diese Zellen mit Vorliebe längs der Blutgefäße auftreten. Die Chromatophoren erzeugen den Farbwechsel vieler Tiere, indem die Pigmentkörner sich entweder in der Mitte zusammenballen oder durch die weit ausgebreitete Zelle verteilen. Im ersteren Falle erscheint die Haut hell, im letzteren dunkel. Dabei mag es dahingestellt bleiben, ob wirklich alle Pigmentzellen die Fähigkeit haben, die Farbkörner durch intrazelluläre Strömungen zu verschieben. Wahrscheinlich gilt dies nur für solche Zellen, welche dem Lichte ausgesetzt sind, denn wo eine solche Umlagerung beobachtet wird, erfolgt sie auf wechselnde Belichtung oder in Anpassung an die Farbe der Umgebung, bei Tintenfischen und Wirbeltieren auch als Ausdruck psychischer Erregungen. Unter den



Fig. 79. Zwei netzförmig verbundene Pigmentzellen aus dem Corium von *Amblystoma*, nach SCHUBERG.

wirbellosen Tieren kommen die Chromatophoren in allen Gruppen vor, nur die Tracheaten besitzen sie, abgesehen von der *Corethra*-Larve und gewissen *Thrips*-Arten, gar nicht, was um so merkwürdiger ist, als sie bei den Crustaceen erstaunlich mannigfaltig sind. Es hat dies darin seinen Grund, daß bei den Tracheaten das Pigment im Chitin oder in den Epidermiszellen seinen Sitz hat.

Es lassen sich 3 Arten von Pigmentzellen unterscheiden: kleine amöboide, große unbewegliche und die sehr komplizierten Zellen der Tintenfische. Die amöboiden Pigmentzellen sind klein und daher wohl manchmal nur die Jugendstadien der großen. Sie stellen das phylogenetisch älteste leukocytenähnliche Stadium dar. Sie werden zwar nur für Fische und Amphibienlarven angegeben, aber die Beobachtungen sind noch unsicher und weitere Untersuchungen werden wohl



Fig. 80.

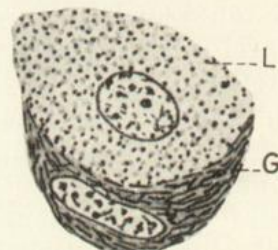


Fig. 81.

Fig. 80. Chromatophore mit Nervengeflecht aus der Kopfhaut des Hechts, nach BALLOWITZ. *d* Durchtritt der Nervenfaser durch die Farbzelle. Die 2 hellen exzentrischen Flecke sind die Kerne.

Fig. 81. Grüne Rückenhaul von *Hyla* mit äußerer gelber Lipophore (*L*) und innerer weißer Guanophore (*G*). Nach SCHMIDT.

ergeben, daß sie weit verbreitet sind, namentlich bei Jungtieren. Die in der Epidermis der Fische und Amphibien so häufigen Farbzellen sind wohl überwiegend durch Wanderung aus der Cutis hierher gelangt (185, *pag* 1, 172). Die großen unbeweglichen Chromatophoren sind überall in der Unterhaut der Wirbellosen und der Wirbeltiere weit verbreitet. Es sind oft sehr große, reich verästelte, ein- oder mehrkernige Zellen, die sich zu mehreren syncytienartig verbinden können (79). Sie sind nicht amöboid veränderlich, sondern behalten ihre Gestalt, auch wenn alles Pigment sich im Zentrum zusammengeballt hat. Ein oder mehrere Kerne liegen meist exzentrisch, während die Mitte von einem hellen wabigen Plasma eingenommen wird. Die Pigmentkörnchen sind in Reihen angeordnet und bewegen sich in diesen Reihen im Gänsemarsch nach außen oder nach innen, da sie voneinander durch zarte Stäbchen

getrennt werden, die als helle Linien im lebenden Zustand erscheinen. Plötzliche rasche Kontraktionen der ganzen Zelle mit darauffolgender Expansion sind bei Fischen (*Mullus*) beobachtet worden als Rest der ursprünglichen Leukocytennatur. Neben dem ausgehöhlten Kern der Pigmentzellen wird oft eine „Attraktionssphäre“ dichten Plasmas mit Centriol beobachtet. Jede Zelle wird von einem Geflecht feiner Nerven umspunnen (80), welche sie unter Umständen durchbohren. Nach der Färbung unterscheidet man 1) die mit schwärzlichen Körnern gefüllten Melanophoren, 2) die gelben oder roten Lipophoren, deren Farbstoff an ein Fett gebunden ist, welches sich leicht löst, so daß sie an konserviertem Material oft fehlen, und 3) die mit Guaninplättchen (Fische) oder Guaninkörnchen (Chamäleon) gefüllten, weißlich schimmernden Guanophoren, auch wohl Leukophoren oder Iridocyten genannt, welche den Silberglanz der Fische und das Irisieren der Haut und Augen der Tintenfische bedingen. Dazu kommen 4) sog. Allophoren, die einen im chemischen Verhalten dem Melanin ähnlichen, körnigen, in Aether und Alkohol unlöslichen Farbstoff enthalten von sehr verschiedenem Aussehen. Man bezeichnet diese Zellen je nach ihrer Farbe als

Xanthophoren (gelb), Erythrophoren (rot), Porphyrophoren (rotblau) oder Phäophoren (braun), wobei jede Sorte in mancherlei Farbtönen auftreten kann. Bei den höheren Krebsen, welche oft einen sehr lebhaften Farbenwechsel zeigen, finden sich auch Zellen mit gelösten gelben, roten oder blauen Farbstoffen; weiter auch solche mit Farbkörnern in einer Farblösung. Bei den Fischen und Amphibien können sich mehrere verschieden gefärbte Zellen in bestimmter Weise eng aneinander legen zu einem „chromatischen Organ“. So wird die grüne Farbe des Laubfrosches (81) durch becherförmige Guanophoren hervorgerufen, welche nach außen zu eine gelbe Lipophore umgreifen. Merkwürdig sind die „Doppelsternchromatophoren“ (Melano- und Lipophoren) im Schwanzsaum der Urodelenlarven, deren eine kernhaltige Portion auf der einen Körperseite liegt und einen Protoplasmastrang zur anderen, ohne Kern, auf der anderen Seite abgibt (81 A). Auf der höchsten Stufe stehen die Chromatophoren der Tintenfische (82), welche sich aus einer einkernigen Pigmentzelle entwickeln, die durch wiederholte amitotische Teilung eine große Zahl von kleinen Kernen

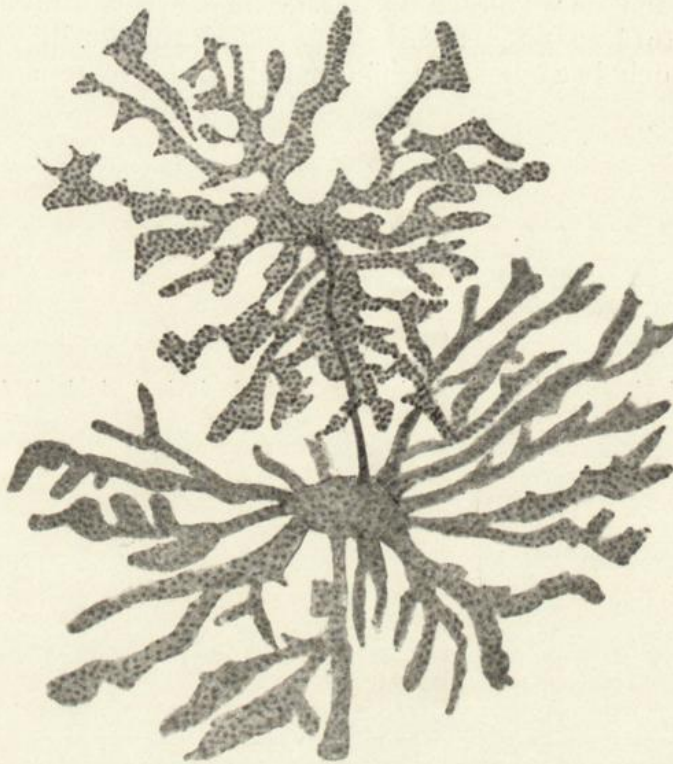


Fig. 81 A. Doppelstern-Lipophore einer Salamanderlarve, nach SCHMIDT.

hervorgehen läßt. Diese wandern an die Peripherie, in die Wurzel radiärer Fortsätze, welche nach Ausscheidung von kontraktile Substanz als Muskeln fungieren und mit ihren Spitzen im umgebenden Gewebe verankert sind. Wenn sie sich kontrahieren, so wird die zentrale Zellscheibe nach außen gezogen und das Pigment verteilt. Läßt der Zug nach, so zieht sich die Zelle infolge der Elastizität ihrer Membran wieder zusammen, wobei auch die kontraktile Substanz zwischen den Radiärfasern wie ein Sphinkter mitwirken mag!

Die Funktion der Pigmentzellen ist sehr verschieden je nach der Tierart und Lage im Körper. Phylogenetisch wird der Farbstoff zuerst als ein Stoffwechselprodukt in ihnen aufgetreten sein, wie noch jetzt bei den höheren Krebsen sich in der Nacht ein blauer Farb-

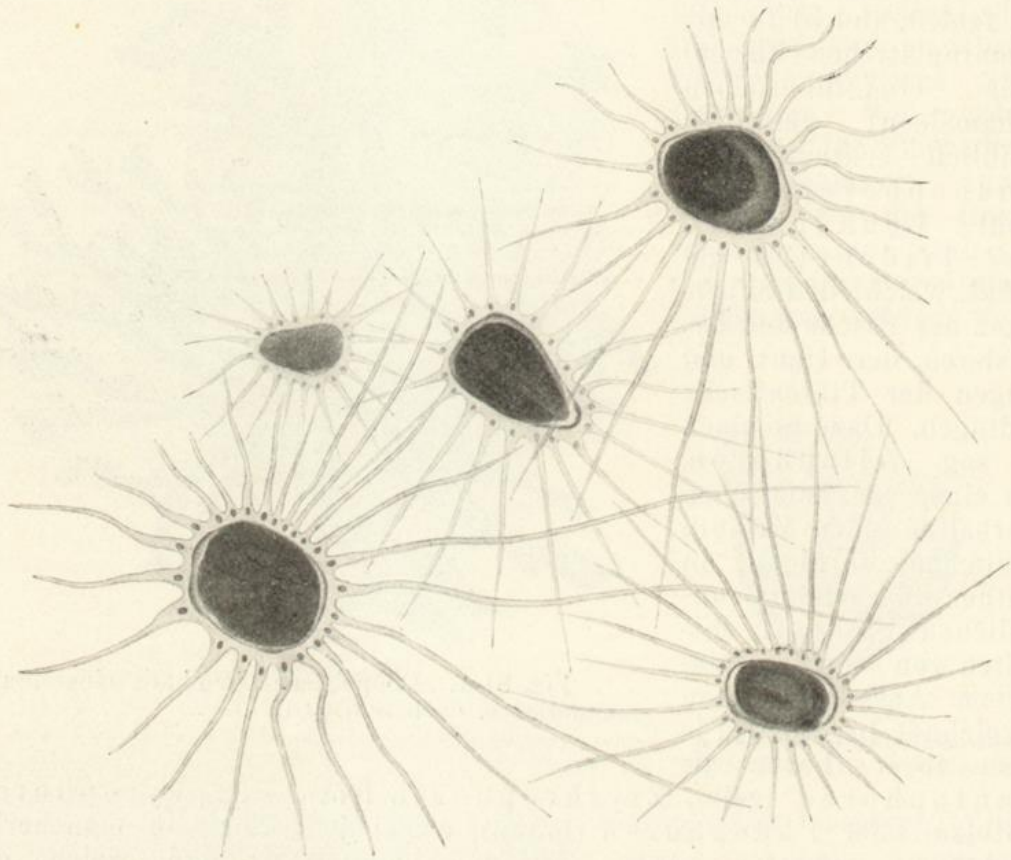


Fig. 82. Chromatophoren von *Loligo vulgaris* mit überkreuzten Radialmuskeln, welche zur Expansion der Zelle dienen und an deren Basis je ein Kern liegt. Die zentralen Kerne der Chromatophoren werden durch das Pigment verdeckt. Nach HOFMANN.

stoff bildet, der unter der Wirkung des Lichts sich in interzelluläres Fett der Epidermis umwandelt, und wie richtige Exkrete und Zerfallsprodukte (Guanin u. a.) in den Pigmentzellen weit verbreitet sind. Eine ähnliche Bedeutung mögen noch jetzt die Pigmentzellen in den Mesenterien, in den Gehirn- und Rückenmarkshäuten und anderen inneren Organen haben. In der Haut haben sich die Chromatophoren in den Dienst neuer Aufgaben gestellt, nämlich der Wärmeregulation, der Lichtregulation und der Farbenanpassung. Indem sie in manchen Versuchen bei höheren Krebsen, Tintenfischen, Knochenfischen, Amphibienlarven und Reptilien sich in andauernder Wärme zusammenziehen

und dadurch eine helle Färbung erzeugen, setzen sie die Aufnahme der Wärmestrahlen herab, während in der Kälte die Expansion der Zellen und die dadurch erzeugte dunkle Färbung umgekehrt wirken. Es ist begreiflich, daß dieser Farbenwechsel nur bei poikilothermen Tieren beobachtet wird. Als Schutz zum Fernhalten des Lichts treffen wir das schwarze Pigment in der Retina, in der Chorioidea und Iris vieler Augen an; in den Retinazellen sehen wir es als Mittel zur optischen Isolation der Strahlen und in der Haut vieler, namentlich augenloser Tiere, als Organ zur Lichtwahrnehmung (s. Sinnesorgane, 7, B, 4). In der Haut dunkler Menschenrassen dient es zum Fernhalten ultravioletter Strahlen. Unter dem Einfluß der Selektion haben die Hautpigmente eine außerordentliche Bedeutung erlangt, indem sie zu Schutz-, Schreck-, Herden-, mimetischen und sexuellen Schmuckfarben wurden. Ihre höchste Ausbildungsstufe erreichen die Schutzfarben bei den Tieren mit Farbenwechsel (Tintenfische, Krebse, Bodenfische [Scholle], Chamäleonen), welche ihre Hautfarbe durch einen vom Auge aus vermittelten

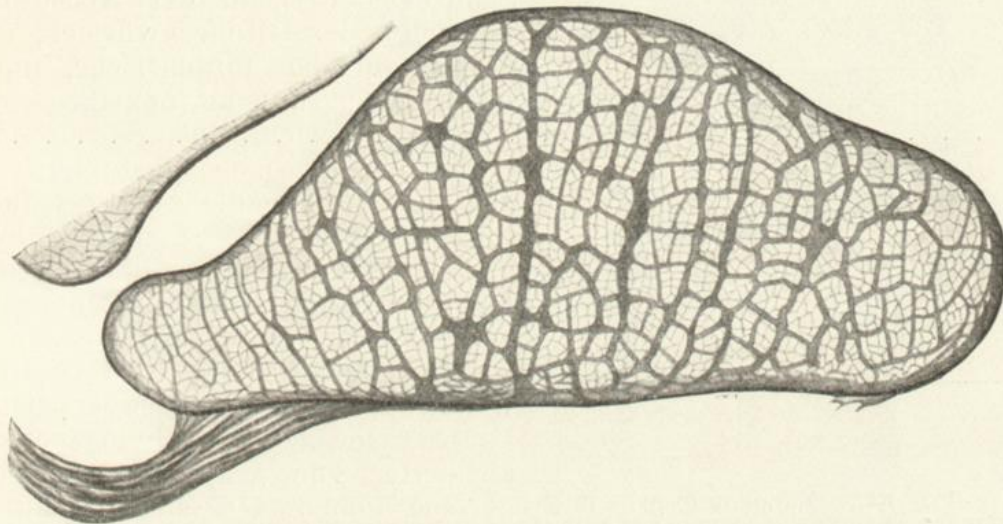


Fig. 83. Querschnitt durch den Zungen-Vorderknorpel von *Fissurella graeca* nach NOWIKOFF. Die Grundsubstanz bildet vertikale Balken entsprechend dem Druck, welcher von der aufliegenden, hier nicht eingezeichneten Radula ausgeht.

Reflex ihrer Umgebung anpassen. Bei Fischen steht diese Umfärbung unter einem Zentrum in der Medulla oblongata, bei Tintenfischen im Lobus basalis und im Ganglion pedunculi (472) des Gehirns. Bei Fröschen spielen die Berührungsreize eine größere Rolle als die optischen; ein Laubfrosch wird auch im Dunkeln hellgrün, sobald er auf Blätter gesetzt wird. Aus dieser Vielseitigkeit erklärt es sich, daß im speziellen Falle die Bedeutung der Chromatophoren oft schwer abzuschätzen ist. Dieselbe Pigmentveränderung kann in mehrfacher Weise nützlich sein, indem z. B. die helle Färbung eines *Phrynosoma* (Wüsteneidechse) in der Hitze und bei Sonnenschein sowohl einer Uebererwärmung entgegenwirkt, wie auch als Schutzfärbung dient. Da die Chromatophoren allgemein auf Licht, Temperatur und taktische Reize reagieren, so ergeben sich je nach Intensität und Kombination oft die verschiedensten Wirkungen.

B. Der Knorpel

ist viel fester als das Bindegewebe, so daß er sich leicht schneiden läßt, dabei ist er biegsam und elastisch, wenn er nicht Kalkeinlagerungen

enthält, und von milchweißer Farbe. Er dient wegen seiner physikalischen Eigenschaften bei Röhrenwürmern, Tintenfischen, Schnecken und Wirbeltieren als Skelett- und Stützsubstanz, zum Offenhalten von Röhren (Kehlkopf, Luftröhre) und als elastisches Kissen unter der Radula und bei Gelenken, wobei die Anordnung im einzelnen dem Gesetz der funktionellen Anpassung folgt (83). Er kommt in zwei nicht scharf voneinander gesonderten Formen vor, einer niederen, dem Chondroidgewebe, und einer höheren, dem echten Knorpel.

Das Chondroidgewebe enthält noch wenig Grundsubstanz, so daß die Druckfestigkeit hauptsächlich auf dem Turgor der großen, unverzweigten, schleimerfüllten, blasigen Zellen mit wandständigem, kernhaltigem Protoplasma beruht, welche nicht in deutlichen Gruppen angeordnet sind und nur von zarten „Kapseln“ umhüllt werden. Es kommt vor in dem Radulapolster der Schnecken (84), in der Achse der Kiemen der Röhrenwürmer, in der Sklera der Tintenfische, unter Arthropoden nur an der Basis der *Limulus*-Kiemen, im Skelett der Cyclostomen, bei Vierfüßlern in dem Sesamknoten der Achillessehnen, in der Ohrmuschel kleiner Säuger und an anderen Stellen mit verhältnismäßig geringer mechanischer Beanspruchung. Die Grundsubstanz ist wabig oder faserig differenziert, wenn sie nicht homogen erscheint. Dieses Gewebe ist phylogenetisch abzuleiten von dem zelligen Bindegewebe, von dem es sich nur unterscheidet durch die härtere, chondromukoidhaltige Grundsubstanz.

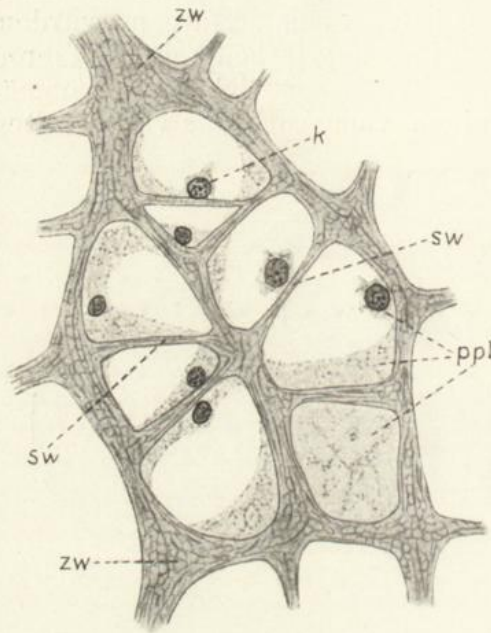


Fig. 84. Zungenknorpel der Trochide *Monodonta turbinata* nach FRANK. *k* Kern, *ppl* Protoplasma, *sw* Scheidewände zwischen benachbarten Zellen, *zw* Zwischensubstanz.

Derechte Knorpel unterscheidet sich von dem vorigen durch die starke Entwicklung der Grundsubstanz, deren Zellen meist in deutliche Gruppen gesondert sind. Ontogenetisch leitet sich der Knorpel bei Wirbeltieren ab von gewöhnlichem faserigen Bindegewebe, welches seine Oberfläche als sog. Perichondrium bedeckt, wobei die kollagenen Fibrillen der Grundsubstanz durch mehr oder weniger bedeutende Mengen von Chondromukoiden (Verbindungen der Chondroitinschwefelsäure mit Eiweißkörpern) zusammenge kittet werden. Der echte Knorpel ist ein ausgesprochen mechanisches Gewebe, welches überall da aus dem Bindegewebe hervorgeht, wo hauptsächlich Druckkräfte, in geringerem Maße auch Biegungs- und Zugkräfte wirksam sind. Er ist sehr arm an Blutgefäßen. Die Ernährung der Zellen erfolgt von den peripheren Blutgefäßen aus durch Strömungen in der weichen Kittsubstanz zwischen den Fibrillen, ist aber im Innern des Knorpels oft so unvollkommen, daß hier Rückbildungen der Zellen eintreten. Eigentliche Saftkanäle fehlen. Zwei verschiedene Arten von diesem Gewebe haben sich unabhängig voneinander entwickelt, der verästeltzellige und der glattzellige Knorpel.

Der verästeltzellige Knorpel ist eine verhältnismäßig seltene Erscheinung. Er ist sehr charakteristisch für den Kopf- und Mantelknorpel der Tintenfische (85), dessen Zellen bald mit wenigen, bald mit sehr vielen reich verästelten und untereinander zusammenhängenden Ausläufern versehen sind. Die Grundsubstanz ist wohl immer fibrillär differenziert, auch wenn sie hyalin erscheint, denn bei *Ommastrephes gigas* finde ich die Fibrillen so deutlich und nach so verschiedenen Richtungen verlaufen, daß sie sicherlich kein Kunstprodukt sind. Schön verästelte Zellen kommen ferner bei Selachiern und als Jugendstadium im wachsenden Gelenkknorpel der Säuger vor, wobei die innerste Schicht der Grundsubstanz als Kapsel die Fortsätze begleiten kann (86).

Der glattzellige Knorpel ist bei Wirbeltieren sehr weit verbreitet. Die Gruppenbildung ist meist deutlich, kann aber auch fehlen. Jede Zelle oder auch zwei Tochterzellen sind umgeben von einer „Kapsel“, einer Schicht von besonders dichter Grundsubstanz, worauf ein oder mehrere konzentrische Höfe folgen, welche früher als Kapseln fungierten (87). Die letzte umschließt die Zellen einer Gruppe, welche von derselben Mutterzelle abstammen. Das Wachstum erfolgt teils vom Perichondrium, teils von den Zellgruppen aus, wobei auch ganze Zellen zerfallen und ihre Plätze von Grundsubstanz eingenommen werden. Die konzentrischen Kapseln und die interkapsuläre Substanz sind nicht wesentlich verschieden, sondern Teile derselben von den Zellen ausgeschiedenen Grundsubstanz, die nur im Alter fester wird. Die innerste Kapsel kann natürlich auch als eine Zellmembran angesehen werden. Nach der Beschaffenheit der Grundsubstanz unterscheidet man Hyalin-, Netz- und Faserknorpel.

Der Hyalinknorpel (87, A) kommt vor als Skelett der Knorpelfische, als ontogenetisches Vorstadium des Knochenskeletts, als Gelenk-, Rippen-, Nasen-, Kehlkopf-, Luftröhren- und Skleralknorpel. Die Zelle füllt den Hohlraum der Grundsubstanz ganz aus, schrumpft aber sehr leicht. Sie enthält Fett- und Glykogen-tröpfchen, ein Centriol, fädige Mitochondrien u. a. Die Grundsubstanz erscheint frisch ganz homogen, durchscheinend, weißlich, aber durch Trypsinverdauung und andere Mittel lassen sich feinste kollagene Fibrillen nachweisen. Diese Fibrillen verlaufen außen parallel der Oberfläche, gehen also aus dem Perichondrium hervor, während die konzentrischen Strukturen durch die successiven Ausscheidungen der Zellen erzeugt werden und hauptsächlich der Druckfestigkeit dienen. Die Fibrillen liegen hier eben-



Fig. 85. Verzweigte Knorpelzellen aus dem Kopfknoorpel von *Sepia officinalis* nach NOWIKOFF.

falls konzentrisch um die Zellen herum oder sie sind zwischen den Kapseln nach den verschiedenen Richtungen angeordnet. Der Hyalinknorpel enthält 70 Proz. und mehr Wasser und gibt im kochenden Wasser den sog. Chondrinleim, welcher chemisch von dem Glutininleim des Bindegewebes verschieden ist. Sehr häufig treten Körner von CaCO_3 in der Grundsubstanz auf, namentlich im Alter und im Embryonalknorpel vor der Verknöcherung. Bei den Haien sind die Wirbel in charakteristischer Weise von Kalk durchsetzt, wodurch sie fast die Härte von knöchernen Wirbeln erreichen.

Der Netz- oder elastische Knorpel (87, C) sieht frisch gelblich und undurchsichtig aus, weil seine Grundsubstanz durchsetzt ist von

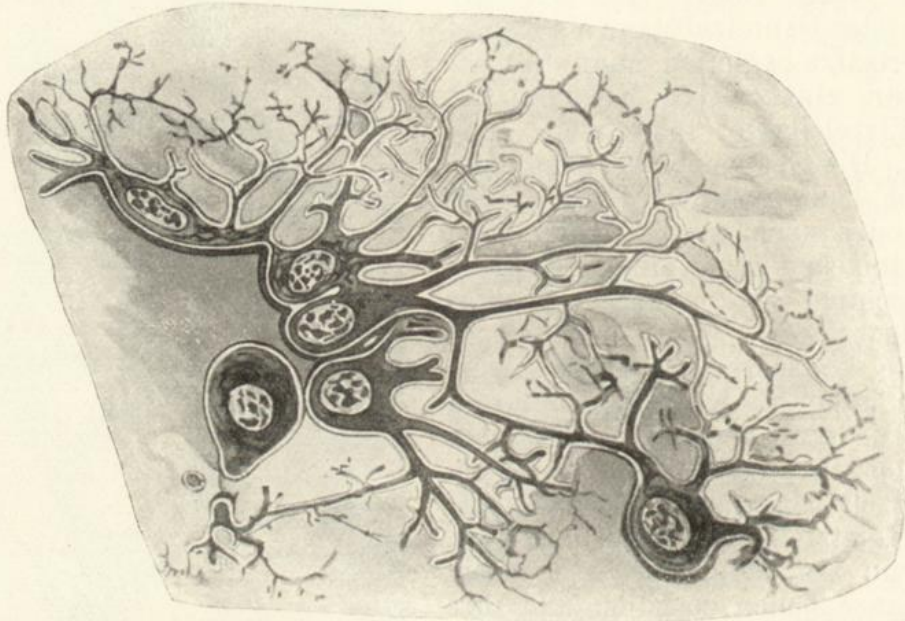


Fig. 86. Reich verästelte und anastomosierende Knorpelzellen aus dem Gelenknorpel vom Tarsus eines Kalbes nach HAUSEN.

einem Netzwerk elastischer Fasern, die bald zarter, bald dicker sind und mit denjenigen des Periondriums zusammenhängen. Er geht ontogenetisch aus Hyalinknorpel hervor. Kalkkörner treten nie in ihm auf. Vorkommen: Ohrmuschel, Gehörgang, Epiglottis, Kehlkopf der Säuger, Nase der Amphibien; auch bei Ganoiden.

Der Bindegewebs- oder Faserknorpel ist ein Gemisch von derbfasrigen leimgebenden Fibrillen und eingestreutem Hyalinknorpel (87, B). Er tritt namentlich an den Gelenken und in den Zwischenwirbelscheiben auf.

Die phyletische Entstehung des Knorpels ist insoweit klar, daß er als eine Differenzierung des Bindegewebes anzusehen ist. Da die embryonalen Bindegewebszellen in der Regel verästelt sind, so ist es nicht weiter auffallend, daß die Knorpelzellen diese Form bei den Tintenfischen und in einzelnen anderen Fällen beibehalten haben. Bei den Wirbeltieren verwandeln sich die Mesenchymzellen durch Einziehung ihrer Fortsätze und dichte Zusammenlagerung in den „Vorknorpel“ und darauf erst durch Ausscheidung von Grundsubstanz in die Knorpelzellen und außen in das Perichondrium. Ich nehme an, daß phylogenetisch zuerst chordoide Zellen mit schleimigem Inhalt als Stützelemente auftraten. Diese verwandelten sich in die chondroiden

durch Ausscheidung von etwas fester Grundsubstanz. In demselben Maße wie diese dicker wurde, bildete sich der flüssige Zellinhalt zurück, und es entstand so das echte Knorpelgewebe. Der Vorknorpel und die fasrige Hülle des Perichondriums sind spätere Erwerbungen zum raschen Aufbau.

C. Der Knochen

kommt nur bei Wirbeltieren vor und dient wegen seiner Festigkeit zum Aufbau des Skelettes und zur schützenden Umhüllung wichtiger Organe (Gehirn, Rückenmark, Auge, Nase, Ohr). Seine große Härte beruht auf seinem Gehalt an anorganischen Substanzen (zirka 65 Proz.). Von diesen bildet phosphorsaurer Kalk (über 80 Proz.) die Hauptmasse, wozu phosphorsaure Magnesia, kohlensaurer Kalk, kohlensaures Natron, Fluorcalcium u. a. kommen. Ferner findet sich im Knochen eine organische Grundsubstanz, der Knochenknorpel

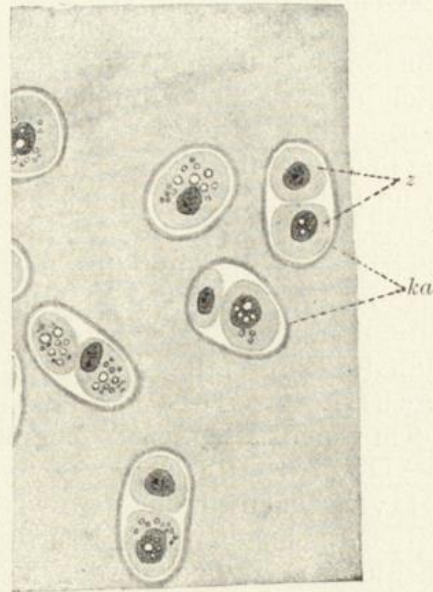


Fig. 87 A.

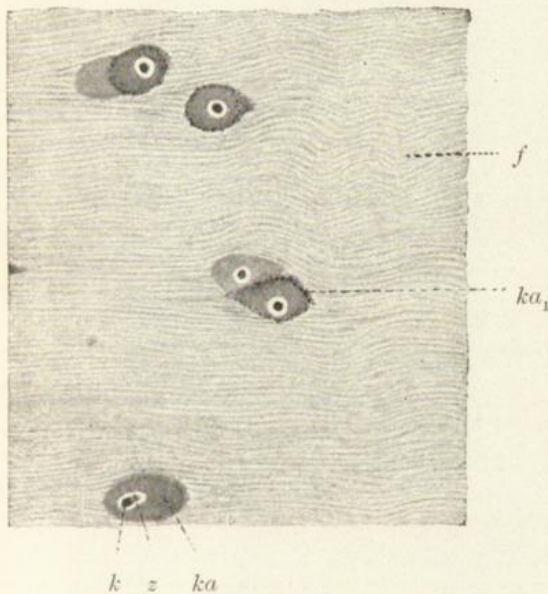


Fig. 87 B.

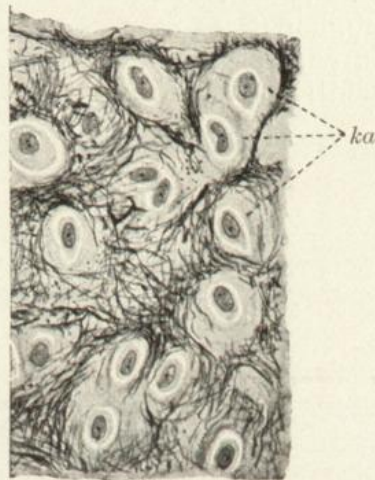


Fig. 87 C.

Fig. 87. Verschiedene Knorpelarten nach SOBOTTA. A Hyalinknorpel der menschlichen Rippe. B Faserknorpel, C Elastischer Knorpel des Ohrs, z Knorpelzelle, ka Kapsel, ka_1 Kalkkörner, k Kern, f kollagene Fibrillen.

(Ossein) (ca. 35 Proz.), welcher aus kollagenen Fibrillen besteht. Diese werden durch eine Kittsubstanz zusammengehalten, welche die Salze umschließt. Durch Säuren lassen sich die anorganischen, durch Glühen (Calcinieren) die organischen Substanzen eines Knochens zerstören, ohne daß derselbe seine Gestalt verliert. Im Alter nehmen die anorganischen Bestandteile und damit die Schwere und die Brüchigkeit des Knochens zu. Der Knochen wird außen von straffem Binde-

gewebe, dem Periost, umhüllt und von vielen HAVERSSchen Kanälen, welche Blutgefäße und Nerven führen, durchzogen. Er entsteht aus bindegewebigen Bildungszellen, den sog. Osteoblasten welche sich an der Grenze des Periosts und um die Blutgefäße herum in epithelartiger Anordnung (88) anhäufen. Ihre Herkunft ist noch unsicher, man hat sie vom Mesoderm, aber auch vom Ektoderm abgeleitet, was vom phyletischen Standpunkt aus sehr unwahrscheinlich ist. Diese Bildungszellen besitzen viele verästelte, mit den Nachbarzellen zusammenhängende Ausläufer, und indem sie die Knochensubstanz ausschwitzen, werden sie gleichzeitig von ihr umhüllt und so zu Knochenzellen. Dabei bildet sich ein doppeltes Lamellensystem, eins um die Blutgefäße herum (HAVERSSche Lamellen) und eins parallel dem Periost (Grund- oder General lamellen). Jedes System von HAVERSSchen Lamellen wird von einer gebogenen „Kittlinie“ umschlossen. Zwischen den verschiedenen konzentrischen Systemen schieben sich Schaltlamellen ein (89), welche stellenweise von feinen, unverkalkten Bindegewebsbündeln (SHARPEYSchen Fasern) durchsetzt sind. Auf trockenen Schliffen erscheinen die luftgefüllten

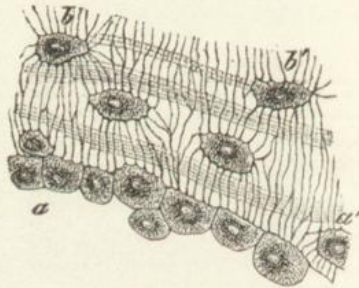


Fig. 88.

Fig. 88. Schnitt durch in Bildung begriffenes Knochengewebe aus GEGENBAUR. *a* Osteoblasten, *b* Knochenzellen.

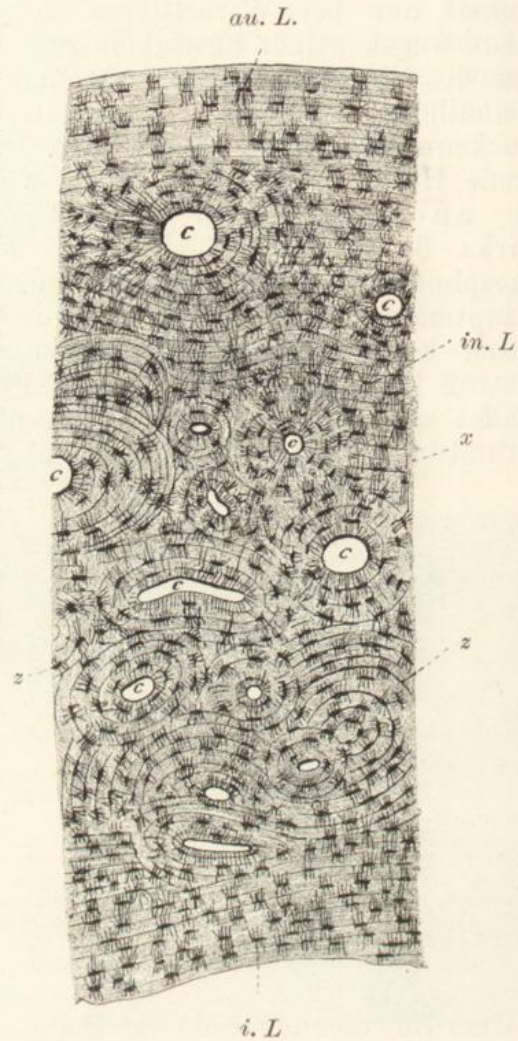


Fig. 89.

Fig. 89. Schnitt durch den Metatarsus des Menschen nach KÖLLIKER. *c* HAVERSSche Kanäle, *au.L.* äußere Grundlamellen, *in.L.* innere Grundlamellen, *x* Grenzlinie der Lamellen, *z* Knochenzelle.

Hohlräume der Zellen als schwarze verästelte Punkte (89), die früher als „Knochenkörperchen“ bezeichnet wurden. Der Knochen wächst nur durch Anlagerung (Apposition) neuer Teile. Dabei finden aber fortwährend innere Veränderungen statt, indem eingewanderte vielkernige Riesenzellen (Osteoklasten) Knochensubstanz zerstören, so daß Hohlräume entstehen, welche von dem bindegewebigen, roten oder fettreichen gelben Knochenmark erfüllt werden. Der geschilderte lamellöse Bau gilt für

die kompakte Knochensubstanz an der Außenseite der großen Knochen. Die innere wabenförmige Spongiosa entbehrt der deutlichen Lamellen und der HAVERSSchen Kanäle; ihre Hohlräume werden von Mark erfüllt. Das rote Mark, welches sich hauptsächlich in den Epiphysen der langen Knochen, in den platten Knochen und in den Wirbelkörpern findet, ist die wichtigste Bildungsstätte der roten Blutkörper, denn es enthält die kernhaltigen Bildungszellen derselben neben Leukocyten, Mastzellen, Fettzellen und Riesenzellen.

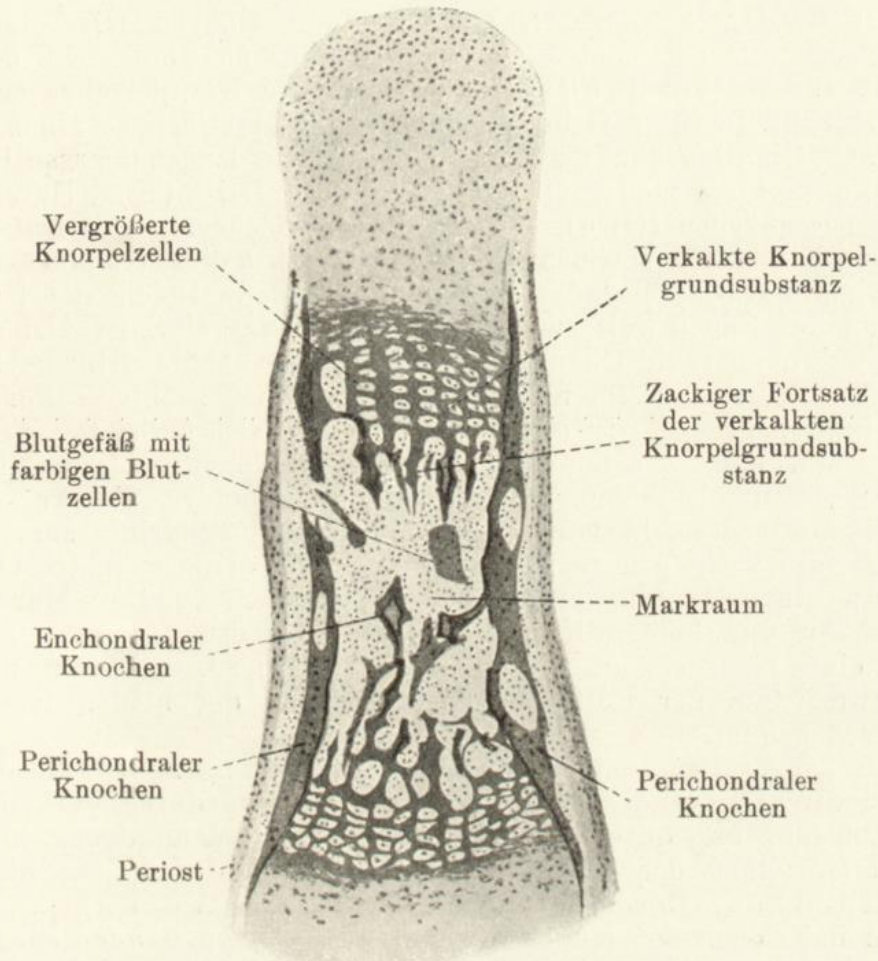


Fig. 90. Längsschnitt durch die Anlage eines Röhrenknochens (Fingerglied eines Menschen). Nach STÖHR.

Obwohl das Knochengewebe fast überall in derselben Weise von Osteoblasten ausgeschieden wird, lassen sich 2 Arten der Verknöcherung unterscheiden, was beweist, daß der Knochen diphyletischen Ursprungs ist. Bei der einen entsteht das Hartgewebe direkt aus embryonalem Bindegewebe der Haut nach Vermehrung der Blutgefäße ohne irgendwelche Beziehung zum Knorpel; wir nennen die so entstandenen Knochen daher primäre, bindegewebige, achondrale und wegen ihrer Lage nach außen von der knorpeligen Skelettanlage Deck-, Beleg- oder **Hautknochen**. Es gehören hierhin, um nur einige zu nennen: Palatinum, Vomer, Maxillare, Nasale, Frontale, Parietale; ferner die Knochen und Schuppen in der Haut der Fische, Eidechsen, Schildkröten und Krokodile. Im Gegensatz hierzu werden bei der

chondralen Knochenbildung die Skeletteile zuerst knorpelig angelegt und später durch Knochen ersetzt (**Ersatzknochen** oder **primordiale Knochen**, weil sie aus dem primordialen Knorpel hervorgehen).

Die meisten Knochen gehören zu dieser letzteren Art, z. B. am Schädel die Occipitalia, Sphenoidea, Ethmoid, Gehörknöchelchen, Zungenbein; ferner Wirbel, Rippen, Brust- und Beckengürtel, Extremitäten. Diese Bildungsweise hat den Vorteil, daß die hyaline interstitiell sich vergrößernde Knorpelanlage dem rasch wachsenden Körper in den Proportionen folgen kann. Den knorpeligen Anlagen wird dann die Knochensubstanz entweder außen (perichondral) aufgelegt oder sie wird im Innern (enchondral) gebildet. Die Knorpelzellen scheiden zunächst Kalk in ihrer Grundsubstanz aus und bilden so einen weißlichen „Ossifikationspunkt“, um den herum die Knochenmasse bei den Röhrenknochen als manschettenartige Hülle auftritt (90). Durch vielkernige Riesenzellen (Chondroklasten), welche mit den Blutgefäßen in die verkalkte Knorpelmasse eindringen, wird diese zerstört und so die „primäre Markhöhle“ des Knochens gebildet. Indem die Knorpelmasse an den Enden weiterwächst und später verkalkt, wiederholt sich derselbe Vorgang: die Chondroklasten der Markhöhle dringen in den Knorpel ein und zerstören ihn, wobei er mit zackigen Fortsätzen („Ossifikationsgrenze“) in die Markhöhle eingreift (90). Darauf treten in der Markhöhle enchondrale Knochenbildungen auf, welche das Längenwachstum bedingen, während die perichondrale Verknöcherung das Dickenwachstum hervorruft, wobei das Perichondrium zum Periost wird. In die verknöcherte primäre Markhöhle dringen später Osteoklasten ein und rufen durch Zerstörung die „sekundäre Markhöhle“ hervor. An den langen Knochen erhält sich etwas vor den beiden Enden eine Knorpelzone, die Epiphysenlinie, von der aus das Längenwachstum der mittleren Diaphyse und der beiden terminalen Epiphysen erfolgt.

Nur ganz selten besteht die ältere Auffassung zu Recht, daß der Knorpel direkt in Knochen sich umwandeln kann durch Verkalken der Grundsubstanz und durch Bildung von Ausläufern an den Zellen. So bei den Geweihen der Hirsche, den Stirnzapfen der Rinder und dem Schlüsselbein des Menschen (metaplastische Verknöcherung).

Ich habe oben den Knochen als diphyletisch entstanden bezeichnet, womit aber nur gesagt sein soll, daß die Ersatzknochen nicht aus Hautknochen hervorgegangen sind. In dieser Frage haben sich die Anschauungen im Laufe der Zeit gewandelt. GEGENBAUR und seine Schule vertraten die Ansicht, daß die Knochen als Integumentalgebilde „dem im Innern des Körpers sich entfaltenden Knorpelskelett ursprünglich fern“ waren, daß sie aber allmählich in die Tiefe drangen, sich des Knorpels bemächtigten, ihn zerstörten und sich an seine Stelle setzten. Die Hautknochen sind danach die primären, die Ersatzknochen die sekundären. GEGENBAUR stützte sich dabei hauptsächlich auf die Untersuchungen von O. HERTWIG, nach denen diese Hautknochen aus den verschmolzenen knöchernen Zahnsockeln der Placoidschuppen hervorgegangen sein sollten. Diese Auffassung läßt sich nicht halten, denn, wie im Abschnitt über die Haut der Fische gezeigt werden wird, sind diese Sockel nur Verbreiterungen des Dentins und verschwinden, wenn die Placoidzähne sich zurückbilden. Dagegen ist es sicher, daß bei den paläozoischen Fischen Hautknochen in weitester

Verbreitung vorhanden waren und ein inneres Knorpelskelett umgaben. Sie zeigten also ähnliche Zustände wie noch jetzt bei den Knorpelganoiden. Die Hautknochen sind hiernach in phyletischer Hinsicht die primären Bildungen. Es spricht aber nichts dafür, daß jeder Ersatzknochen aus einem in die Tiefe gerückten Hautknochen hervorgegangen ist, sondern die Tatsachen der Ontogenie und der vergleichenden Anatomie machen es wahrscheinlich, daß das Knorpelskelett unter der Wirkung von Druck und Zug selbständig verknöcherte, und nun beide Arten von Hartgebilden vielfach in innige Verbindung und Wechselwirkung traten. Die Ontogenie lehrt z. B. nicht, daß die 3 Knochenkerne jedes Wirbels aus 3 in der Haut entstandenen Knochen hervorgehen. Dagegen zeigt sie, daß Hautknochen am Schädel und an einigen andern Stellen sich innig an Ersatzknochen anlegen und beide unter Umständen zu einem Mischknochen verwachsen; so beim *Squamosum*,

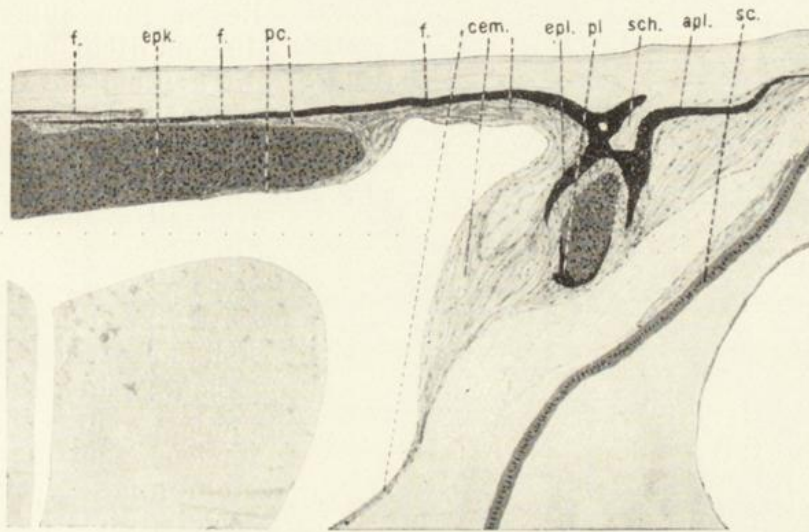


Fig. 90 A. Querschnitt durch das Frontale eines 38 mm langen *Cyclopterus* nach UHLMANN. *apl* Apolamelle, *cem* Cerebralmembran, *epk* Epiphysalknorpel, *epl* Epilamelle, *f* Frontale, *pc* Perichondrium, *pl* Perilamelle, *sc* Skleralring, *sch* Schleimkanal.

Articulare und *Dentale* der Fische und beim Schlüsselbein der Landwirbeltiere, welches aus der *Clavicula* als Deckknochen und dem *Procoracoid* als Ersatzknochen hervorgeht. Da die Haut bei den Embryonen der Fische dicht über das Knorpelcranium hinwegzieht, so ist es oft schwer zu entscheiden, ob man einen Knochen als Ersatz- oder Deckknochen bezeichnen soll. Das erstere wird der Fall sein, wenn der sich bildende Knochen unmittelbar dem Knorpel aufliegt (perichondrale Entstehung), das letztere, wenn er weit ab von ihm auftritt (apochondrale Entstehung). Wenn aber der Knochen in geringer Entfernung vom Knorpel (epichondrale Entstehung) angelegt wird, indem die Osteoblasten zwischen ihm und dem Knorpel liegen, ist die Entscheidung unmöglich. Daher sind *Opisthoticum* und *Sphenoticum* bald zu der einen, bald zu der andern Sorte gerechnet worden. Wie 90 A erkennen läßt, kann derselbe Knochen, in diesem Falle das *Frontale*, des durch einen sehr stark entwickelten Knorpelschädel ausgezeichneten *Cyclopterus* (Knochenfisch) alle drei Modi (Peri-, Epi- und Apolamelle) gleichzeitig aufweisen, obwohl dieser Knochen sonst als ein typischer Belegknochen gilt. Es gibt eben alle Uebergänge zwischen Haut- und

Ersatzknochen. Darin liegt zugleich die Möglichkeit, die Knochenbildung monophyletisch aufzufassen, indem man sagt, gewisse weiche Bindegewebszellen haben die Fähigkeit erworben, solche Kalkmassen abzuscheiden, welche wir Knochen nennen. Derartige Zellen traten zuerst in der Haut auf, später auch in nächster Nähe des Knorpels, den sie an den mechanisch besonders beanspruchten Stellen allmählich verdrängt haben. Sie können aber auch an anderen Stellen auftreten, z. B. in Sehnen.

Als eine Abart des eigentlichen Knochens sei hier das **Osteoid-Gewebe** der Knochen der Teleosteer erwähnt (90 B). Dasselbe ist

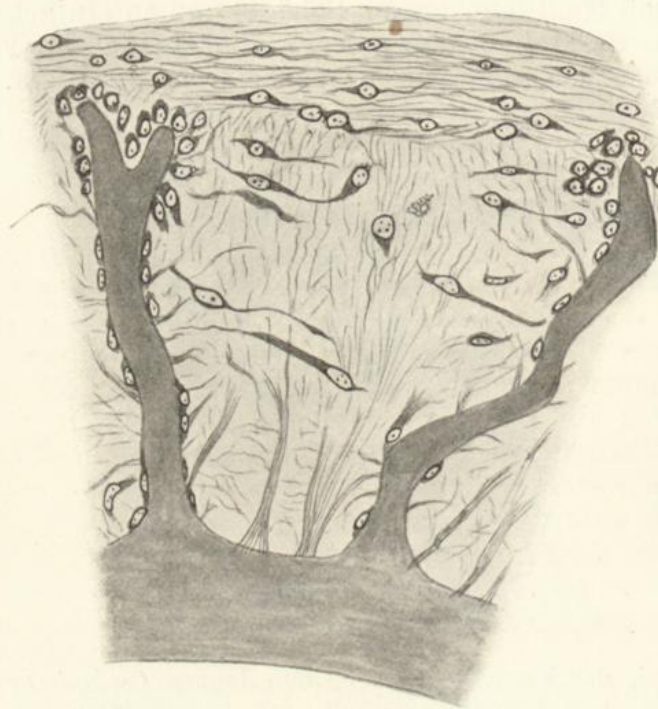


Fig. 90 B. Querschnitt durch den jungen Wirbelkörper einer 2 cm langen Larve von *Lophius* mit Osteoidgewebe (grau gehalten). Um dasselbe herum legen sich Osteoblasten, dann schleimiges Füllgewebe und ganz außen fibrilläres Bindegewebe. Osteoblasten nur an den seitlichen Fortsätzen. Nach STUDNICKA.

homogen oder lamellös, enthält aber keine Zellen, oder nur vereinzelte Spuren derselben. Die Osteoblasten liegen ihm außen in der Jugend dicht an, scheiden die kalkhaltige Grundsubstanz aus und werden hierbei nur selten von ihr umschlossen. Sie gehen meist frühzeitig zugrunde. Auf die erste Knochenlamelle werden vielfach seitliche Fortsätze aufgesetzt, die sich untereinander netzförmig verbinden, wodurch weitmaschig-spongiöse Knochen entstehen, deren Hohlräume von einer schleimig-fasrigen Grundsubstanz mit fettreichen verästelten Zellen erfüllt sind.

Es gibt noch eine Anzahl anderer Hartsubstanzen, welche mit den Knochen große Ähnlichkeit haben und in Zähnen und in Fischschuppen vorkommen. Wir erwähnen

hier nur die wichtigsten Verhältnisse. Die Zähne der Wirbeltiere lassen gewöhnlich eine Zusammensetzung aus 3 Substanzen erkennen: Dentin, Schmelz und Zement. Das **Dentin** (90 C) umgrenzt die Pulpa-höhle und besteht aus einer homogenen Grundsubstanz, welche von zahlreichen radiären und etwas verästelten Röhren durchzogen wird. Sie beherbergen die Ausläufer der mesodermalen Odontoblasten, welche in epithelartiger Anordnung die Wand der Höhle bedecken und die Hartsubstanz ausscheiden. Das Dentin unterscheidet sich also dadurch von der gewöhnlichen Knochensubstanz, daß es keine Bildungszellen umschließt, sondern nur deren Ausläufer und daher einseitig wächst, während jene Substanz sich allseitig vergrößert. Nach außen geht das Dentin häufig über in eine strukturlose Schicht ohne Kanälchen, das Vitrodentin. Der **Schmelz** bedeckt das Dentin an der Zahnkrone; er ist das

härteste tierische Gewebe und daher besonders geeignet zum Zerkleinern harter Nahrungsteile. Er wird ausgeschieden von der ektodermalen Epidermis, indem diese sich tief in das Corium einstülpt zu dem sog. Schmelzorgan. Der Schmelz enthält Fluorcalcium und phosphorsauren Kalk. Er läßt eine dünne strukturlose Oberhaut und zahlreiche parallele, etwas gebogene Schmelzprismen erkennen. Das Zement besteht aus gewöhnlicher Knochensubstanz und umhüllt die Zahnwurzel. Als **Vasodentin** bezeichnet man die Zahnschubstanz der Gadiden, weil die zahlreichen Blutgefäße der Pulpa sich mit vielen anastomosierenden Schlingen in das Vitrodentin fortsetzen. Dentinröhren fehlen vollständig. Auf der Spitze der Zähne sitzt eine Schmelzkappe.

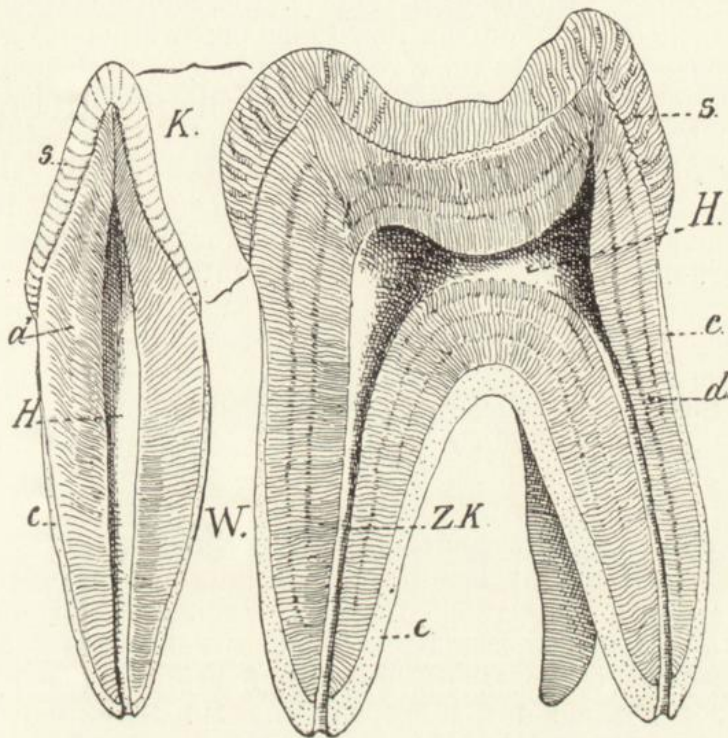


Fig. 90 C. Längsschnitt durch einen Schneidezahn und einen Backzahn des Menschen. c Zement, d Zahnbein, H Pulpahöhle, K Krone, s Schmelz, ZK Zahnkanal, W Wurzel.

Das **Trabeculardentin** ist eine spongiöse Hartsubstanz, welche die Pulpa vieler Zähne der Selachier und Knochenfische erfüllt und auch in den Schuppen mancher Fische (195, B, G, H) und im Vomer und Parasphenoid des Hechts vorkommt. Von den Hohlräumen strahlen kurze Kanälchen aus. In den Schuppen der Ganoiden findet sich eine sehr harte lamellöse Knochenmasse ohne Zellen und Dentinröhren, das sog. **Ganoin** (195, C, D), welches dem oben erwähnten Osteoidgewebe der Knochenfische sehr nahe steht.

Als **Isopedin** (195, B—G) wird verkalktes Bindegewebe bezeichnet, das die Hauptmasse in den Schuppen vieler Fische bildet und deutliche Schichten von gekreuzten Fibrillen wie im Corium erkennen läßt. Auf niederer phyletischer Stufe (*Lepidosteus*) enthält es Zellen, die später (*Amia*, die meisten Teleostee, Dipnoer) verschwinden.

3. Das Muskelgewebe

ist dadurch ausgezeichnet, daß die Zellen eine „kontraktile Substanz“ ausgeschieden haben, welche auf einen nervösen oder sonstigen Reiz hin sich vorübergehend zusammenzieht, wobei der Muskel kürzer und dicker wird, ohne sein Volumen zu ändern. Im ungereizten Ruhestadium ist also der Muskel gedehnt. Die Muskeln bestehen aus sehr vielen langgestreckten Fasern, welche durch lockeres Bindegewebe (Perimysium) zusammengehalten und häufig außen noch von einer derberen bindegewebigen Hülle (Fascie) umschlossen werden. Die kontraktile Substanz ist meist fibrillär differenziert, und derartige Fibrillen kommen schon bei Protozoen im Ektoplasma vor, z. B. als Ringfasern bei Gregarinen, als Längsfasern bei Ciliaten (s. Lokomotionsorgane unter 3). Die Bildungszellen der kontraktilen Substanz werden Myoblasten, ihr Protoplasma Sarkoplasma genannt. Solche begegnen uns zuerst bei den Spongien als spindelförmige Zellen mit fibrillärem Ektoplasma um die Dermalporen herum, die sie ohne Nervenreiz verschließen. Die Fibrillen der Metazoen sind bei den sog. glatten Muskeln homogen, bei den quergestreiften abwechselnd aus heller und dunkler Substanz zusammengesetzt. Die glatten sind für andauernde Arbeit bestimmt, wobei sie sich langsam, häufig im Laufe von 50—100 Sekunden, zusammenziehen, während die quergestreiften die raschen Bewegungen vermitteln und für eine Kontraktion nur Bruchteile einer Sekunde ($\frac{1}{10}$, $\frac{1}{100}$ oder noch weniger) benötigen. Es gibt aber auch einzelne glatte Muskeln, welche sich sehr rasch zusammenziehen (Stielmuskel von *Vorticella*, Schließmuskel von *Lepas*). Die quergestreiften Muskeln vermögen sich bei der Einzelzuckung bis auf ungefähr $\frac{1}{4}$ der ganzen Länge zusammenzuziehen, die glatten auf ungefähr die Hälfte. Jene sind daher besonders geeignet, um Körperteile zu verschieben. Im tetanisierten Zustande (s. weiter unten) ist die Verkürzung weit größer und kann 65—85 % der Ruhelänge erreichen. Dafür kann der glatte Muskel eine größere Kraft entfalten: der glatte Schließmuskel der Muscheln vermag bis 15 kg auf dem $\square$ cm Querschnitt zu heben, hingegen die quergestreiften Skelettmuskeln des Menschen nur 10. Die glatten ermüden auch weniger und bleiben länger kontrahiert, oft 50 und mehr Sekunden. Daher besteht der Schließmuskel von *Pecten* und andern Muscheln aus 2 Portionen: einer größeren, dunklen, schräg gestreiften zum raschen Zusammenschlagen der Schalen beim Schwimmen und einer kleineren glatten, um sie lange geschlossen zu halten. Bei den höheren Wirbeltieren stehen die glatten nicht unter der Herrschaft des Willens und werden vom Sympathicus innerviert, während die quergestreiften willkürlich bewegt und von Spinalnerven versorgt werden mit Ausnahme des Herzmuskels. Wenn beide Sorten nebeneinander vorkommen, wie bei Wirbeltieren und manchen Wirbellosen (s. S. 115), so dienen die quergestreiften zur Bewegung der Gliedmaßen, Mundwerkzeuge, Fühler und anderer äußerer Organe, bei denen rasche, ausgiebige Bewegungen erforderlich sind, die glatten hingegen in den Eingeweiden (Darm, Genitalorgane u. a.) zu kräftigen andauernden Kontraktionen. Nur das Herz ist bei Wirbeltieren immer, bei Wirbellosen sehr häufig gestreift. Die Arthropoden (mit Ausnahme von *Peripatus*) sind dadurch ausgezeichnet, daß sie fast nur quergestreifte Muskeln besitzen.

Die Muskeln sind die vollendetsten Kraftmaschinen, welche wir kennen. Sie leisten Arbeit, indem sie die zugeführte chemische Energie

in mechanische und in Wärme umsetzen, im günstigsten Falle mit einem Nutzeffekt von 35—50 %, während unsere besten Maschinen nur mit 15 % arbeiten. Die Größe der Arbeit hängt ab vom Querschnitt des Muskels, aber nicht von seiner Länge. Je dicker er ist, um so mehr Fasern enthält er, und um so kräftiger wirkt er; je länger er ist, um so größer ist der Weg, die Hubhöhe, des bewegten Organs. Will man 2 Muskeln vergleichen, so muß der Querschnitt „physiologisch“ gelegt werden, d. h. so, daß er alle Fasern trifft, z. B. bei schräg gestreiften Muskeln (97), die mehr leisten, als man nach dem physikalischen Querschnitt erwarten sollte. Wenn die Reize in deutlichen Intervallen auf einen Muskel einwirken, wie bei der elektrischen Reizung, so sind auch die Zuckungen getrennt. Folgen sie andauernd oder so rasch aufeinander, daß der Muskel nicht mehr Zeit zur Erschlaffung hat, so tritt eine Dauerkontraktion (Tetanus) ein; diese erfolgt bei trägen Muskeln schon bei geringerer Reizfrequenz als bei einem flinken.

Alle normalen Bewegungen des Tier- und Menschenkörpers sind tetanisch und kommen dadurch zustande, daß sich die vom Nervensystem ausgehenden, in Bruchteilen von Sekunden aufeinanderfolgenden Reize summieren zu einer anhaltenden Kontraktion, welche viel stärker ist als bei einer Zuckung. Werden einem Muskel andauernd schwache Reize vom Zentralnervensystem zugeführt, so tritt eine leichte Dauerkontraktion ein, welche als Tonus bezeichnet wird. Die Weite der Blutgefäße wird z. B. durch tonische Reizung der glatten Muskeln reguliert. Äußerlich unterscheidet sich der Tonus nicht vom Tetanus. Tonus und Tetanus kommen bei den Skelettmuskeln nebeneinander vor; ersterer bedingt durch marklose Sympathicusfasern (S. 126), letzterer durch markhaltige Spinalnerven. Im Tonus ermüdet der Muskel nicht, er bedeutet eine Ruhespannung, im Tetanus hingegen tritt rasch Ermüdung ein. Bei der Regulierung des Muskeltonus kommt, wie wir später sehen werden, den statischen Organen eine große Bedeutung zu. Die Stabheuschrecken können stundenlang im starren (kataleptischen) Zustand den Körper auf den Beinen tragen, ohne zu ermüden und ohne den Stoffwechsel zu steigern durch diesen Muskeltonus. Auf das Auftreten von elektrischen Strömen bei der Kontraktion und im verletzten Zustande, auf die Wärmeproduktion und andere physiologische Eigenschaften kann hier nicht eingegangen werden.

Nach einer tetanischen Kontraktion kehrt der Muskel wieder in den schlaffen, gedehnten Zustand zurück und zwar teils infolge seiner Elastizität, teils durch irgendwelche antagonistische Gegenwirkungen. So sind die Streckmuskeln die Antagonisten der Beuger bei den Extremitäten und umgekehrt, bei den Muscheln wirkt das elastische Schloßband als Antagonist der Schließmuskeln; im Hautmuskelschlauch der Würmer sind die Ring- und die Längsmuskeln infolge der unter Druck stehenden Körperhöhlenflüssigkeit Antagonisten.

Die Bedeutung der Muskelbewegungen ist außerordentlich verschieden. Sie dienen: 1. zur Ortsbewegung durch Bewegung von Extremitäten, Schlängeln des Körpers oder bestimmter Teile (Schneckenfuß). Hierüber s. den Abschnitt Lokomotionsorgane. 2. zur Bewegung und Gestaltsveränderung von Organen oder ihrer Teile (Augen-, Kau-, Zungen-, Atemmuskeln u. a.). 3. zur Verlängerung sog. erektiler Organe durch Hineinpressen von Flüssigkeit (Füßchen der Echinodermen, Fuß der Muscheln, Penis der Säuger). 4. zur Weiterbewegung oder zum Herauspressen von Stoffen (Peristaltik des Darms, Entleerung von

Harn, Sperma, Faeces, Giften u. dgl.). 5. zum Verschluß von Hohlorganen (Schließmuskel der Muscheln, Sphinkter der Harnblase).

Nach ihrer **Herkunft** kann man 3, freilich nicht scharf geschiedene Arten unterscheiden.

1. Epithelmuskeln, bei denen die Fibrillen in Epithelzellen liegen, so daß diese gleichzeitig als Epithel- und als Muskelzellen dienen.

2. Epithelogene Muskeln: die Myoblasten sind zuerst Epithelzellen, wandern aber später in die Tiefe, indem sie Falten bilden, welche zu „Muskelkästchen“ (102) verwachsen, wodurch eine blattartige Anordnung resultiert, oder sich unregelmäßig zu „Primitivbündeln“ abschnüren. So entstehen die Längsmuskeln der Ringelwürmer, die Muskeln der Arthropoden und Echinodermen und die Skelettmuskeln der Wirbeltiere aus dem Epithel der mesodermalen Ursegmente.

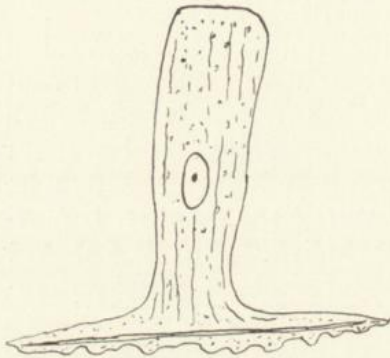


Fig. 91.

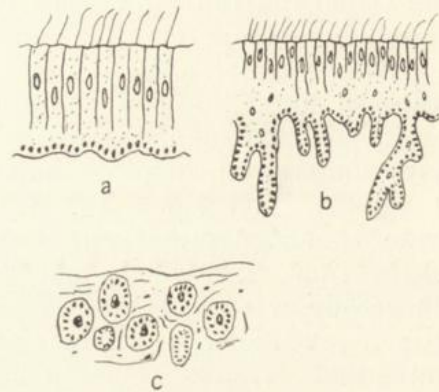


Fig. 92.

Fig. 91. Epithelmuskelzelle von *Hydra*, nach SCHNEIDER.

Fig. 92. Epitheliale (a, b) und epithelogene (c) Muskellamellen einer Seerose. Nach HERTWIG.

3. Mesenchymatische Muskeln, bei denen die Bildungszellen aus dem embryonalen Mesenchym hervorgehen (Ctenophoren, Plattwürmer, Ringmuskeln der Ringelwürmer, Mollusken).

1. Die Epithelmuskeln kommen besonders bei Cölenteren vor, bei denen, abgesehen von den Ctenophoren, fast alle Muskeln nach diesem Typus gebaut sind. Die Zellen der Haut und des Darms laufen an der Basis in eine Platte aus, welche eine oder mehrere kontraktile Fibrillen umschließt (91). Indem die Epithelzellen sich subepithelial einstülpen, können komplizierte Muskellamellen entstehen (92), welche aber meist im Zusammenhang mit dem Epithel bleiben. Die Fibrillen sind meist glatt. Bei manchen Medusen kommen an der Subumbrella solche mit deutlicher Querstreifung vor. Unter der Haut der Nematoden findet sich ein mesodermales Epithel von großen langgestreckten Zellen, welche wie ein Peritoneum die Leibeshöhle auskleiden. Bei den Ascariden springen sie in diese mit einem großen Zellkörper vor, welcher sich nach außen verschmälert und hier einen Mantel von Längsfibrillen trägt (93), die zu radiären Platten angeordnet sind (94). Radiäre Fibrillen durchziehen auch die ektodermalen Oesophaguszellen der Nematoden und scheinen muskulöser Natur zu sein (94 A).

2. Die epithelogenen und die mesenchymatischen Muskeln lassen sich im fertigen Zustand meist nicht voneinander unterscheiden. Man hielt sie daher ursprünglich alle für mesodermalen Ursprungs, was für die große Mehrzahl auch zutrifft. Immerhin bilden die ektoder-

malen Epithelien der Amphibiendrüsen und der Iris der Wirbeltiere echte Muskeln. In den Schweißdrüsen der Säuger (292) finden sich nach außen von den sezernierenden Zellen epithelogene Muskelfasern, welche sich verästeln können und dann als „Korbzellen“ bezeichnet werden. Wir

unterscheiden daher hier nur nach der Struktur die glatten und die gestreiften Muskeln. Beide enthalten lange fadenförmige Gebilde, welche entweder aus einkernigen „Muskelzellen“ oder aus vielkernigen „Muskelfasern“ bestehen. Die letzteren sind bei den Arthropoden und Appendicularien (13 A, B) als ein Sympasma (s. S. 73) anzusehen, welches durch Verschmelzung aus mehreren Muskelzellen hervorgeht, während sie bei Wirbeltieren durch wiederholte Kernteilungen aus einer einkernigen Zelle entstehen.

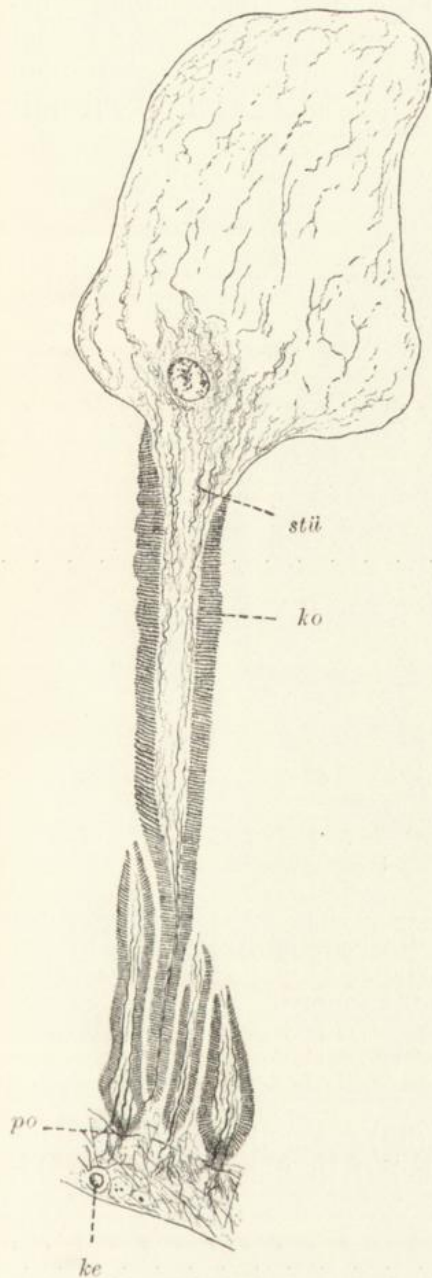


Fig. 93.

Fig. 93. Muskelzellen von *Ascaris* auf dem Querschnitt, nach SCHNEIDER. *ke* Kern im Epidermis-Syncytium. *ko* Kontraktile Rinde. *stü* Stützfasern, welche bei *po* aus den Zellen herausdringen und unter dem Syncytium ein Geflecht bilden.

Fig. 94. Schnitt durch die kontraktile Schicht einer Muskelzelle von *Ascaris*, nach SCHNEIDER. Die Muskelfibrillen (*m.fi*) sind zu Platten angeordnet innerhalb einer Kittsubstanz (*ki.su*). Zwischen diese Platten dringen die Stützfasern (*st.fi*) der Zelle. *bi* Bindegewebige Hülle. *k* Protoplasmakörner.

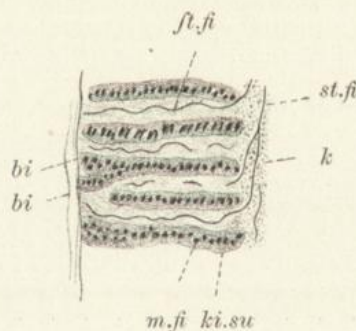


Fig. 94.

meisten Fällen zerfällt diese in Fibrillen, welche den Kern allseitig umgeben (95, a'). Bei den Wirbellosen kommen auch vielkernige Fasern vor (95, b). Bei den Wirbeltieren sind sie stets einkernige, lange, dünne Gebilde

von rundlichem oder plattem Querschnitt, welche an beiden Enden spitz auslaufen, wobei sie sich zuweilen spalten. Bei niederen Wirbeltieren (Harnblase des Frosches) können sie verästelt sein. Die glatten Muskelzellen legen sich entweder zu Bündeln zusammen (Haut, Pupillennuskeln) oder zu Schichten (Wand der Gefäße, des Darms, vieler Ausführungsgänge), wobei sie ringförmig oder längsgerichtet sind. Bei den Trematoden kann sich die Muskelzelle von der Faser abtrennen und nur durch einen dünnen Strang mit ihr oder auch wohl mit

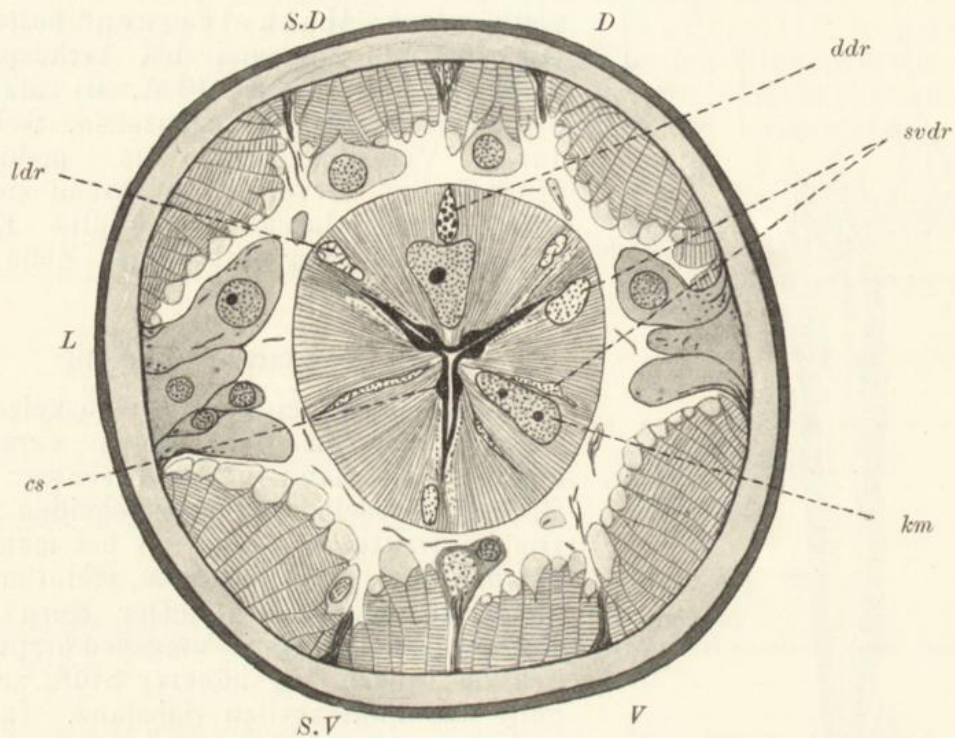


Fig. 94 A. Querschnitt durch die Schlundregion eines freilebenden marinen Nematoden (*Thoracostoma* sp.), nach RAUTHER. *D* Rücken-, *V* Bauchleiste der Epidermis mit medianen Nervenstämmen. *SD*, *SV* Subdorsal- und Subventralleiste. *L* Seitenwulst aus 3 Zellreihen bestehend und mit Anschnitten zerstreuter Nervenfasern. *cs* verdickte Längsleiste der Pharynxcuticula. *ddr*, *ldr*, *svdr* dorsale, laterale, subventrale Schlunddrüse. *km* Kern der Epithelmuskelzelle.

mehreren Fasern im Zusammenhang bleiben (96). Ähnliche mehrfasrige („polyine“) Muskelzellen sind auch subepithelial in den Tentakeln der Meduse *Carmarina* beobachtet worden.

B. Phyletisches Verhältnis der glatten zu den quergestreiften Muskeln.

Eine Reihe von Tatsachen beweisen, daß der glatte Muskel den niederen Zustand darstellt, welcher bei starker Inanspruchnahme sich im Laufe der Stammesgeschichte in den höheren quergestreiften umwandelt.

1. Tiere mit schneller Bewegungsfähigkeit, die Arthropoden und die Wirbeltiere, bedienen sich hierfür der quergestreiften Muskeln, während die langsameren Würmer, Mollusken usw., zur Ortsbewegung glatte besitzen. Die Ringelwürmer haben glatte Muskeln, aber *Protula* und Verwandte, welche sich blitzschnell in ihre Röhren zurückziehen, quergestreifte. Unter den Tunicaten haben die festsitzenden den

niedereren, die freibeweglichen (Salpen u. a.) den höheren Zustand, und ebenso finden wir den letzteren an der Subumbrella mancher Medusen und an den Schwimglocken der Siphonophoren. Unter den Krebsen haben die festsitzenden Cirripeden fast nur glatte Muskeln, und unter den landbewohnenden Arthropoden gilt dasselbe für die langsamen Tardigraden und *Peripatus*.

2. Dasselbe Organ kann bei verwandten Arten glatt oder quergestreift sein. Der Pharynx der Ringelwürmer ist im allgemeinen glatt, bei *Syllis* quergestreift. Bei den Rädertieren sind die Hauptmuskeln glatt, nur bei den sehr beweglichen Gattungen *Synchaeta*, *Triarthra* u. a. quergestreift. Bei den Echinodermen sind alle Muskeln

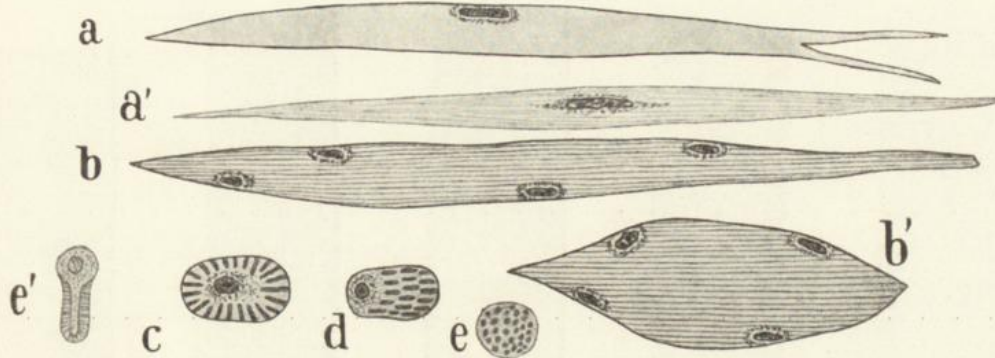


Fig. 95. Glatte Muskeln verschiedener Art. *a* einkernige nichtfibrilläre Muskelzelle, *a'* einkernig, fibrillär, *b* mehrkernige fibrilläre Muskelfaser, in Ruhe und kontrahiert (*b'*); *c* Sarkoplasma, in der Mitte des Querschnitts mit Kern, *d* Kern an der Seite, *e* Querschnitt außerhalb der Kernregion, *e'* nematoide Muskelfaser im Querschnitt aus der Haut des Regenwurms. — Orig.

glatt, nur diejenigen der Pedicellarien teilweise, nämlich die Schließmuskeln der tridaktylen Organe der Echiniden, quergestreift. Die Muskeln der Mollusken sind glatt, aber im Herzen und Schlundkopf der Schnecken, im Schließmuskel der Muscheln und bei Tintenfischen häufig quergestreift. Die Darmmuskeln der Wirbeltiere sind glatt, nur bei *Anguilla*, *Cobitis* und *Tinca* quergestreift. Da der glatte Zustand der primitive ist, so erhält er sich zuweilen in gewissen wenig



Fig. 96. Muskelzelle einer Cercarie, deren Ausläufer mit mehreren glatten Fasern in Verbindung stehen. Nach BETTENDORF.

beanspruchten Muskeln, während die übrigen in demselben Tier die höhere Stufe zeigen. So kommen glatte Muskeln vor im Darm der Krebse, bei Insektenlarven, im Abdomen von Spinnen.

3. Derselbe Muskel kann bei verwandten Arten glatt oder gestreift sein. So ist der Schließmuskel glatt bei *Mytilus*, während er bei *Pecten*, *Ostraea*, *Anomia*, *Lima* beide Sorten nebeneinander aufweist; er zerfällt in eine große graue Portion mit quergestreiften Fasern und in eine kleinere weiße mit glatten.

4. In der Ontogenie entwickelt sich der quergestreifte Muskel meist aus einem glatten und ebenso bei der Regeneration.

C. Die gestreifte Muskulatur

tritt in zwei verschiedenen Formen auf, als schräg- und als quergestreifte.

a) Die **schräggestreifte** (helicoidale) kommt vor im Schließmuskel der Muscheln, im Herzen und Schlundkopf mancher Schnecken, in den Kiemenherzen, Mantel- und Armmuskeln der Tintenfische, bei manchen Ringelwürmern, den Armmuskeln von Schlangensterne u. a.

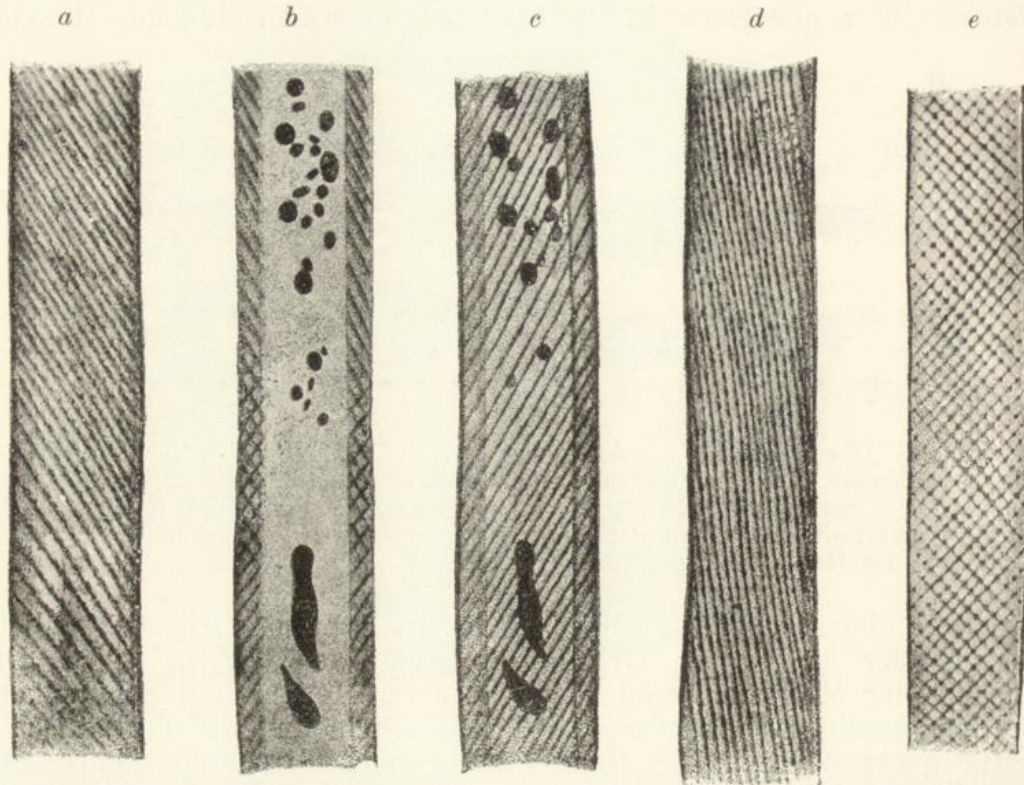


Fig. 97. Schräggestreifte Muskelfasern von Cephalopoden nach BALLOWITZ. a, b, c aus dem Mantel von *Sepia Rondeleti*, a bei hoher, b bei mittlerer, c bei tiefer Einstellung, d aus dem Schlundkopf von *Eledone* mit sehr steilstehenden Schraubenfasern, e von der Fläche gesehen aus dem Mantel desselben Tiers.

Sie tritt auf als einfache Schrägstreifung um das zentrale Sarcoplasma herum oder als doppelte (97), bei der 2 Systeme von Fibrillen sich kreuzen. Die sehr verschiedenen Bilder erklären sich daraus, daß die spiralförmig verlaufenden Fibrillen glatt oder quergestreift sein können. Dieser Verlauf gestattet wahrscheinlich eine starke Verkürzung der sehr langen und doch wenig Raum einnehmenden Fibrillen.

b) Die **quergestreifte** Substanz tritt selten als einkernige Muskelzelle auf, meist als vielkernige Muskelfaser, deren Fibrillen von einer strukturlosen Membran (Sarkolemm) zusammengehalten werden. Die länglichen Kerne liegen, von etwas Protoplasma umgeben, dieser an (98, a). Jede Fibrille besteht aus 2 verschiedenen Substanzen, die gesetzmäßig miteinander abwechseln, aus der dunklen, sich ziemlich stark färbenden, das Licht im Polarisationsmikroskop doppeltbrechenden anisotropen Substanz und aus der hellen, sich wenig färbenden, das Licht einfach brechenden isotropen. Es lassen sich verschiedene Stufen der Komplikation unterscheiden, von denen die wichtigsten in 99 abge-

bildet sind. Im einfachsten Falle (a) folgen bei manchen Wirbellosen helle Felder und dunkle „Querscheiben“ (*Q*) aufeinander; auf der nächsten Stufe schieben sich sog. KRAUSESche Zwischen- oder Grundmembranen (*Z*) in der Mitte jedes hellen Feldes ein, wodurch jede Fibrille in sog. Muskelkästchen zerfällt (99, b). Dann bildet sich in jeder Querscheibe eine hellere Mittelzone, die sog. HENSENSche Linie aus (c). Endlich kann in dieser noch eine deutliche Mittelmembran (*M*) auftreten und in dem isotropen Teile können eine oder mehrere, aus Körnern aufgebaute Nebenscheiben (*N*) hinzukommen. Die erste Stufe ohne *Z* wird angegeben für die Flügelmuskeln von Insekten, Vögeln und Fledermäusen, bei denen die Fibrillen eingebettet liegen in sehr vielem und körnerreichem Sarkoplasma. Die zweite und dritte Stufe sind bei Wirbellosen und Wirbeltieren sehr weit verbreitet, die vierte findet sich besonders bei Insekten. Diese verschiedenen Zustände werden manchmal an demselben Objekt nebeneinander beobachtet. Ueber die Bedeutung der Grundmembran *Z* gehen die Meinungen noch weit auseinander. Einige Forscher halten sie für ein mechanisches Stützelement, welches auch die interfibrillären Zwischenräume durchsetzt und

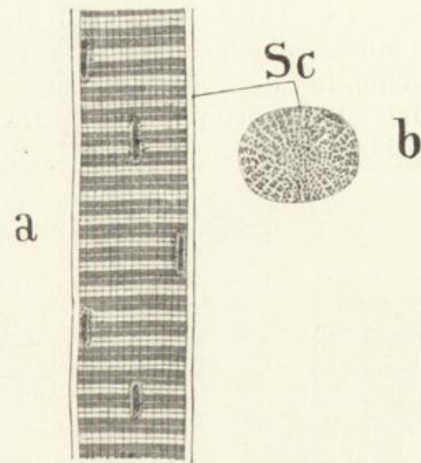


Fig. 98. Quergestreifte Muskelfaser. a Längsschnitt, b Querschnitt, Sc Sarkolemm. Orig.

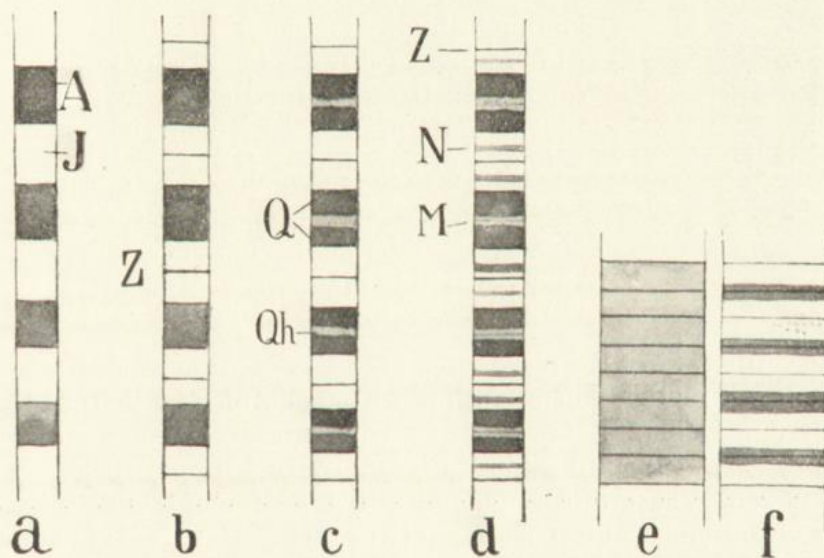


Fig. 99. Schema der verschiedenen Ausbildung der quergestreiften Muskelfibrillen. *A* anisotrope, doppelt lichtbrechende, *J* isotrope Substanz. *Q* Querscheibe oder anisotropes Feld. *Qh* HENSENSche helle Zone darin, *M* Mittelmembran der letzteren, *N* Nebenscheibe. *Z* Zwischenmembran, *e* und *f* Kontraktionsstadien; *e* das erste Stadium der homogenen Faser, *f* das zweite mit den Kontraktionsstreifen neben *M*. Orig.

zur Folge hat, daß die gleichen Teilchen benachbarter Fibrillen meist in derselben Querebene liegen. Andere Histologen sehen in ihr einen Kanal, welcher die Nährstoffe zuleitet. Neuerdings wird sie nicht als eine die Fibrillen durchquerende, sondern sie nur ringförmig umgreifende Bildung

kollagener Natur beschrieben, welche sich aus dem interfibrillären Plasma entwickelt. Die Körner zwischen den Fibrillen bestehen aus Eiweiß, Fett, Lezithinen, Glykogen oder andern Stoffen. Sie sind um so zahlreicher vorhanden, je mehr der Muskel zu arbeiten hat, daher sind sie besonders häufig in den Herzmuskeln. Körnerreiche Fasern fallen bei den höheren Tieren durch ihr trübes Aussehen auf.

Die Herzmuskeln der Krebse, Mollusken und Wirbeltiere sind dadurch ausgezeichnet, daß die Fasern durch in spitzem Winkel abgehende Seitenäste zusammenhängen, so daß ein Geflecht entsteht. Bei den Wirbeltieren sind die Fasern ohne Sarkolemm und außerdem eigentümlich segmentiert, durch stark lichtbrechende, quere „Schaltstücke“ oder „Glanzstreifen“, welche



aus bazillenähnlichen Stäbchen in den Fibrillen bestehen und beiderseits von einer Grundmembran begrenzt werden. Sie haben wohl eine mechanische Bedeutung, da die Seitenäste in der Regel von ihnen ausgehen (100). Jedes Segment enthält in der Sarkoplasmaachse ein oder zwei Kerne, so daß man sie früher für Muskelzellen hielt. Sie entsprechen aber nicht diesen, da die ganze Faser aus einer Muskelzelle hervorgeht. Ähnliche Muskelnetze sind vom Darm der Arthropoden beschrieben worden.

Erwähnenswert sind die Muskeln im Schwanz der Appendicularien, welche jederseits eine Platte von 10 oder mehr verschmolzenen Zellen bilden. In jeder Platte liegen die durch die ganze Länge des Schwanzes ziehenden quergestreiften Fibrillen innen, das Sarkoplasma mit den gitterförmigen oder dendritischen Kernen außen (13).

Fig. 100. Ein Stück Muskelgeflecht aus dem Herzen des Menschen, um den durch Schaltstücke segmentierten Bau zu zeigen. Nach HEIDENHAIN. Das unvollständige Stück in der Mitte ist nicht typisch.

Ueber die Vorgänge bei der **Kontraktion** gehen die Meinungen sehr stark auseinander. Es scheint festzustehen, daß nur die anisotrope Substanz (*A*, *Q*) das Element ist, welches sich auf $\frac{1}{2}$ oder mehr verkürzt und dabei dicker wird, indem es in der Querrichtung durch Wasseraufnahme aufquillt. Die isotrope Substanz wird in jedem Kästchen nur passiv verbreitert. Der Nervenreiz bewirkt einen Zerfall der Kohlehydrate (Glykogen, Traubenzucker) im interfibrillären Sarkoplasma, wobei Milchsäure frei wird und sich mit dem Eiweiß der anisotropen Substanz verbindet. Dies hat die Quellung zur Folge, die äußerlich in dem Auftreten von schmalen „Kontraktionsstreifen“ zu beiden Seiten von *M* sich kennzeichnet (99 f). Das Quellwasser entstammt wahrscheinlich der isotropen Substanz, nicht dem Sarkoplasma, weil andernfalls die Existenz derselben nicht einleuchtet. Indem die Milchsäure sofort wieder durch aktiven O verbrannt wird, erfolgt umgekehrt die Entquellung, bei der *Q* durch Wasserabgabe sich verlängert. Ist nicht genügend O vorhanden, wie

in der frischen Leiche, so erhält sich die Kontraktion als sog. Totenstarre längere Zeit. Vorübergehend kann die Fibrille homogen (99, e) aussehen, als ob beide Substanzen sich optisch gleich verhielten im halbkontrahierten Zustand. Es ist beachtenswert, daß auch die glatten Fasern, wenn sie zu mehreren zusammenliegen, doppeltbrechend sind; dasselbe gilt für Geißeln und Cilien, so daß alle diese kontraktile Gebilde vermutlich dieselbe anisotrope Substanz enthalten. Die Quellung in der Querrichtung wird verständlich durch die Annahme, daß die ultramikroskopischen Teilchen der anisotropen Substanz in der Ruhe die Gestalt von Stäbchen, in der Kontraktion von Kugeln haben, indem die verflüssigte Substanz der Tropfenform zustrebt. Für den glatten Muskel nehme ich eine innige Durchmischung beider Substanzen an; dann wird es längere Zeit dauern, bis die Milchsäure zu allen isotropen Teilchen vorgedrungen ist und das für die Quellung nötige Wasser freigemacht hat.

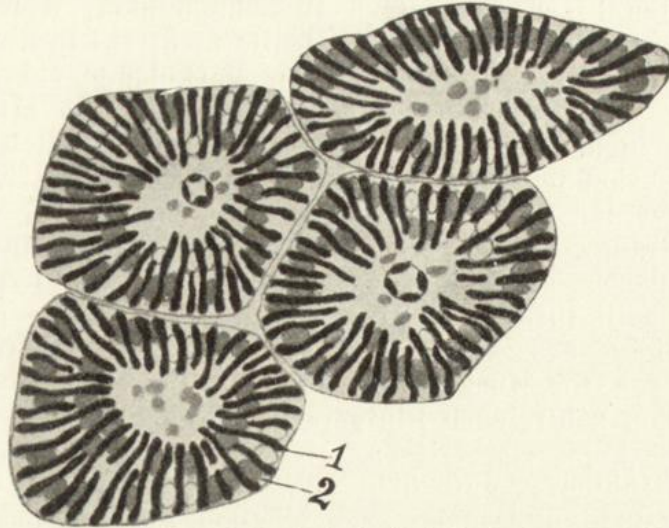


Fig. 101. Querschnitt durch Fasern aus dem Flügelmuskel einer Libelle. Nach HOLMGREN. 1 Fibrillen, 2 Sarkoplasma.

Untersucht man die Muskelfasern, glatte wie quergestreifte (abgesehen von den Epithelmuskeln) auf dem **Querschnitt**, so treten uns die Fibrillen in 3 Formen der Anordnung entgegen.

1. Als runde Querschnitte, außen begrenzt von einer strukturlosen, als Zellmembran anzusehenden Sarkolemmhülle, im Innern erfüllt von körnigem Sarkoplasma, indem die Fibrillen dicht gedrängt und manchmal radiär angeordnet liegen.

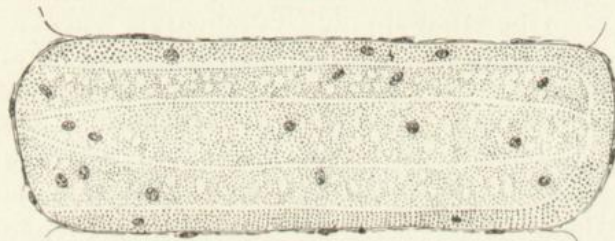


Fig. 102. Querschnitt durch ein Muskelband von *Ammocoetes*, nach MAURER. Es wird außen umhüllt von Bindegewebe.

Die Kerne liegen bei niederen Wirbeltieren im Innern der Faser, bei den höheren an der Peripherie (98, b).

2. Die Fibrillen schließen sich zu radiären Bändern aneinander (101), zwischen denen die zur Ernährung dienenden Körner liegen. So bei Insekten, Mollusken, manchen Knochenfischen u. a.

3. Als breite von vielen Kernen durchsetzte Muskelbänder, welche von Bindegewebe umhüllt werden. Sie kommen in der Haut der Regenwürmer und bei *Amphioxus* und *Petromyzon* vor und entstehen, indem die Epithelzellen der Ursegmente zu Bändern auswachsen (102).

Die quergestreiften Fibrillen treten in den Myoblasten zuerst in Form homogener Fäden auf, welche als Mitochondrien gedeutet werden. Erst später zeigt sich eine Sonderung in die 2 verschiedenen Substanzen.

Nach anderen Forschern gehen die Fäden aus Granula hervor, welche sich reihenweise anordnen und später verschmelzen. Beim Forellenembryo ist im Myoblast zuerst nur eine Fibrille vorhanden, welche durch aufeinanderfolgende Spaltungen sich vermehrt.

Die quergestreiften Muskeln gehen an ihren Enden, abgesehen von den Fischen, vielfach in Sehnen über, wobei die Muskelfibrillen sich entweder (Herz der Wirbeltiere) direkt in die Sehnenfibrillen fortsetzen, oder die letzteren von dem Sarkolemm entspringen.

Die glatten wie die quergestreiften Muskelfasern sind sehr verschieden reich an Sarkoplasma. Ursprünglich ist diese Substanz reichlich vorhanden, und je mehr die Faser sich differenziert, desto zahlreicher werden die Fibrillen und desto mehr wird das Sarkoplasma zurückgedrängt. Dieses schließt nicht aus, daß unter Umständen das Sarkoplasma sich enorm vergrößert, um die Ernährung der Fibrillen und damit ihre Leistungen zu fördern [*Ascaris* (93), Muskeln der Rückenflosse des Seepferdchens, welche das Umherschwimmen bewirken].

Die Muskeln der Wirbeltiere sehen frisch meist rot aus, weil sie von zahlreichen Blutgefäßen durchströmt werden und viel körnerreiches Sarkoplasma besitzen. Es kommen aber auch namentlich bei Haustieren (Hühner, Kaninchen) sog. weiße Muskeln vor, welche weniger Blutgefäße und meist auch weniger Sarkoplasma enthalten. Die roten arbeiten langsam, aber andauernd, die weißen rasch, aber unter baldiger Ermüdung. Der Pectoralis der Hühner, die ja nur selten fliegen, ist weiß, ihre Beinmuskeln, die beständig in Tätigkeit sind, rot. Kalb- und Lammfleisch ist weiß, Rind- und Schafffleisch rot. Bei den glatten Muskeln der Wirbeltiere und den Muskeln der Wirbellosen spricht sich dieselbe Arbeitsteilung aus in körnerreiche trübe, langsam und andauernd funktionierende Muskeln, und in körnerarme, helle für rasche, vorübergehende Leistungen. Viele Muskeln der höheren Tiere enthalten gleichzeitig rote und weiße Fasern, um verschiedenen Anforderungen zu genügen.

Die Muskeln der Tracheaten werden von Tracheen durchsetzt, und zwar in sehr verschieden reichem Maße. Bei manchen im Wasser lebenden Larven (*Agrion*) fehlen sie fast ganz, während die Flügelmuskeln der erwachsenen Libellen so reich an ihnen sein können, daß fast jedes Muskelkästchen einen Ast erhält.

Bei allen Wirbeltieren und den meisten Wirbellosen wird jede Muskelfaser bzw. -zelle von einer (ev. auch zwei) Nervenfasern versorgt (s. S. 126) und kontrahiert sich nur, wenn ein Reiz von dieser auf sie übertragen wird. Ob diese Abhängigkeit vom Nervensystem auch für alle Muskeln von niederen Wirbellosen gilt, ist zweifelhaft, da sie sich im Laufe der Phylogenie ausgebildet haben wird. Sie fehlt sicher bei den Myoblasten der Spongien, da diese noch kein Nervensystem besitzen.

4. Das Nervengewebe

zeigt die allen Zellen in geringem Grade eigene Fähigkeit der Reizleitung und unter Umständen auch diejenige der Reizaufnahme in besonders gesteigertem Maße. Es fehlt noch bei Schwämmen. In seiner einfachsten Form (103) tritt es uns entgegen bei Cölenteren und zeigt hier schon die zwei charakteristischen Elemente, welche überall im Tierreich angetroffen werden: die Ganglienzellen und die von ihnen ausgehenden Nervenfasern. Bei den Cölenteren bilden beide ein weitmaschiges Netzwerk (diffuses Nervensystem) an den basalen

Enden der Epithelien. Man hat diese Ganglienzellen anzusehen als in die Tiefe gerückte (109 d) Epithelzellen. Sie laufen fast immer in mehrere gleiche Fasern aus, von denen eine zwischen oder an den Epithelzellen endet, während andere zur Verbindung mit anderen Ganglienzellen oder mit Muskeln dienen (360 d). Ein an einer Stelle der Haut aufgenommener Reiz kann auf diese Weise nach allen Seiten weiter geleitet werden, um eine Reizantwort zu veranlassen.

Bei den übrigen wirbellosen Tieren gruppieren sich die Ganglienzellen in der Regel massenweise zusammen zu sog. Ganglienknoten von rundlicher Form (104) oder zu bandartigen Marksträngen (105), während sie bei den Wirbeltieren im Gehirn und im Rückenmark in noch viel größerer Zahl vereinigt sind. Die Ganglienzellen solcher Zentren des Nervensystems sind entweder multipolar (106, 107 A), d. h. sie laufen in mehrere Dendriten und einen Neuriten aus, oder bipolar (107 C), wenn nur zwei Neuriten, oder unipolar (107 B), wenn nur ein Neurit vorhanden ist. Multipolare Ganglienzellen liegen hauptsächlich im Neuropil, d. h. in der Fasermasse oder „Punktsubstanz“ der Ganglien, während die unipolaren diese mantel-

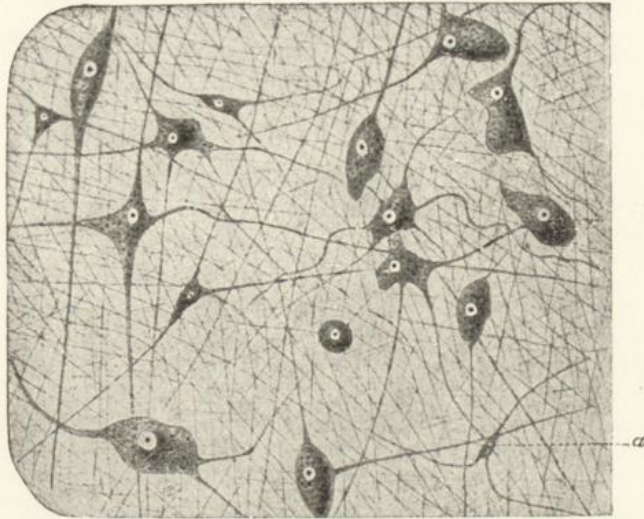


Fig. 103. Ganglienzellenplexus einer Actinie, nach HERTWIG.

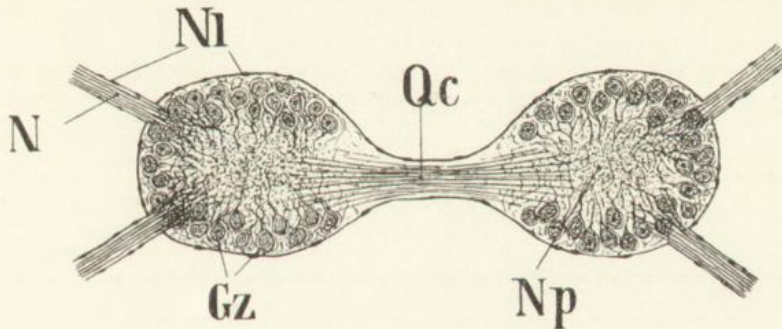


Fig. 104. Ganglienpaar einer Schnecke, schematisch, mit peripheren unipolaren Ganglienzellen. N Nerv, Nl Neurilemma, Np Neuropil, Gz Ganglienzelle, Qc Querkommissur. Original.

förmig umgeben (426, 429). Die bipolaren finden sich vornehmlich an Durchgangsstellen und dienen wohl zur Verstärkung der Erregung, während multi- und unipolare sie auf andere Zellen übertragen. Jeder Neurit gibt Seitenzweige ab und zerteilt sich an seinem Ende entweder in zarte, vielfach verästelte „Dendriten“ zur Verbindung mit anderen Ganglienzellen, oder er läuft in dem Erfolgsorgan (Muskel, Drüse) in ein baumförmiges Terminalorgan aus. Bei den multipolaren Ganglienzellen (106) der Ganglien sind die meisten Fortsätze kurze Dendriten und dienen zur Verbindung der benachbarten Ganglienzellen, so daß

jeder Reiz nach der verschiedensten Richtung weitergeleitet werden kann, während die an jeder Zelle meist nur in Einzahl vorkommenden langen unverästelten „Neuriten“ (Axenfasern, Axonen) entweder durch die Kommissuren (104) zu einem anderen Ganglion ziehen oder

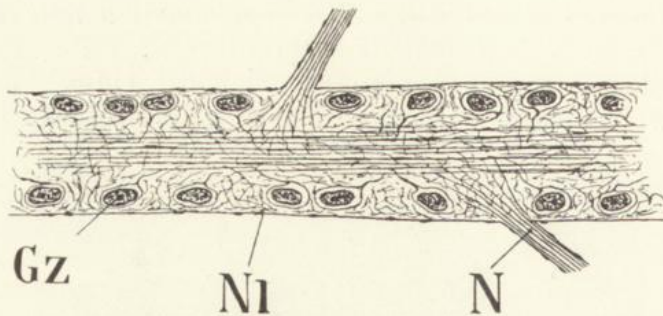


Fig. 105. Markstrang eines *Chiton* mit unipolaren Ganglienzellen. N Nerv, Nl Neurilemm, Gz Ganglienzelle. Original.

in einer größeren Anzahl zusammentreten und das Ganglion als Nerv verlassen. Ein solcher Nerv wird meist von einer bindegewebigen Neurilemmhülle (106) zusammengehalten. Die Neuriten enthalten sehr feine Neurofibrillen (zuweilen auch nur eine dicke), welche in das Protoplasma der Ganglienzelle eintreten, den Kern netzartig um-

greifen und in die Dendriten übergehen. Es ist kaum zweifelhaft, daß diese Fibrillen (107 A) die eigentlichen leitenden Elemente sind, und nicht zur Stütze dienen, denn das höhere Leitungsvermögen der Zellen muß in einer besonderen Struktur, nämlich den Fibrillen, begründet

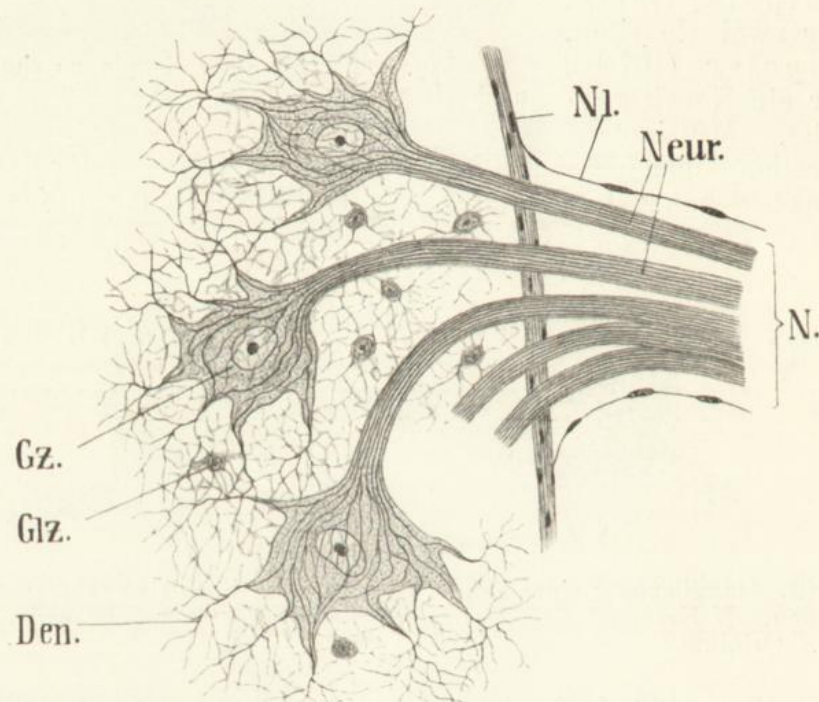


Fig. 106. Stück aus der Rinde eines Ganglions eines Wirbellosen, schematisch. Gz multipolare Ganglienzelle, Glx Gliazelle, Den Dendrit, Neu Neurit, N Nerv, Nl Neurilemm. Orig.

sein; für diese Auffassung spricht auch, daß die Fibrillen in die unipolaren Zellen hinein- und wieder heraustreten; daß die Fibrille einer Sinneszelle zuweilen durch einen Seitenast mit einer benachbarten Sinneszelle zusammenhängt, u. a. Man darf annehmen, daß neben den

Fibrillen auch das Protoplasma die Erregung weiterleitet oder beeinflußt. Andererseits ist es nicht zweifelhaft, daß die Fibrillen der Gliazellen nur zur Stütze dienen. Die multipolaren Ganglienzellen sind vielfach sehr groß. Ihr Protoplasma enthält meist viele, mit basischen Anilinfarben stark tingierbare Schollen und Klumpen (NISSLSche Körner, Tigroidschollen), welche nach angestrenzter Tätigkeit oder nach Durchschneidung des Neuriten verschwinden und daher wohl Nährstoffe darstellen (24). Wir haben sie schon früher (S. 44) als Chromidien gedeutet. Sie sind um so reichlicher vorhanden, je länger im allgemeinen die Neuriten sind. Jede Ganglienzelle bildet mit ihren Dendriten und dem Neuriten eine Einheit, das sog. **Neuron**. Wird der Neurit durchschnitten, so geht sein peripherer Teil zugrunde und wird durch Auswachsen des zentralen wieder ersetzt, wobei die SCHWANNschen Zellen als ein Leitgewebe für den auswachsenden Teil fungieren. Die jetzt fast allgemein angenommene Neuronentheorie besagt, daß alle ner-

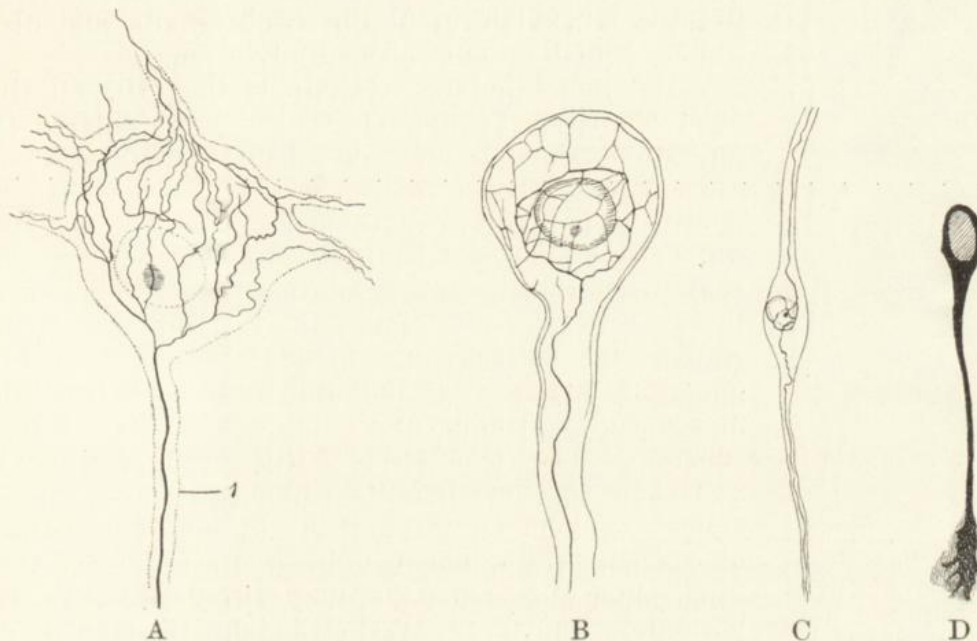


Fig. 107. Verschiedene Neuronen. *A* multipolar, *B* unipolar, *C* bipolar. *A—C* vom Blutegel nach APATHY. *D* auswachsender Neuroblast aus dem Rückenmark eines Hühnchens nach CAJAL.

vösen und psychischen Leistungen an Neuronen gebunden sind, und daß jedes Neuron eine morphologische und auch eine genetische Einheit ist, da es aus einer Zelle hervorgeht. Sie ist freilich insofern unsicher, als sich nicht beweisen läßt, daß sehr lange Neuriten wirklich nur von einer Zelle auswachsen und von dieser ernährt werden. Charakteristisch für die Neuronen ist ihr Leistungsvermögen für Reize, ihre fibrilläre Struktur und ihre außerordentlich wechselnden Größen (5—150 μ) und Formen. Sie werden größer in demselben Maße, als der Körper heranwächst, und ihre Gestalt richtet sich nach den jeweiligen Aufgaben. In den Ganglien der Wirbellosen kommen häufig mehrere Sorten von Nervenzellen vor, die sich in Größe, Gestalt und Färbungsvermögen unterscheiden und zu besonderen Herden — jede Sorte für sich — vereinigt sind. Bei Nemertinen, Anneliden, Crustaceen und beim *Amphioxus* kommen einzelne sehr große Riesen- oder Neurochordzellen

vor, welche unipolar sind [bei *Amphioxus* (482) multipolar] eine ganz bestimmte Stelle einnehmen und in eine sehr lange und sehr dicke, wenig verzweigte oder sogar unverzweigte Kolossalfaser (Neurochord) auslaufen. Ihre physiologische Bedeutung ist unklar, doch spricht vieles dafür, daß sie nicht zur Stütze, sondern zur Leitung dienen, da die Neurochorde durch Ausläufer untereinander und mit Ganglienzellen zusammenhängen und auch Seitenäste an die peripheren Nerven abgeben. Wahrscheinlich vermitteln sie das Zusammenspiel der Muskeln verschiedener Körperregionen. Sehr bemerkenswert ist, daß sie von einer meist sehr dicken myelinhaltigen Scheide umgeben werden und aus einer sehr weichen, nichtfibrillären Masse bestehen (400—402). Markhaltige Nervenfasern kommen also auch bei Wirbellosen vor. Eine Sonderung der Neuronen in „Nervenzellen“, welche die Fibrillen erzeugen, und in „Ganglienzellen“, welche den „Strom“, das was geleitet werden soll (APATHY), liefern, läßt sich nicht durchführen, da alle diese Zellen Fibrillen aufweisen und leiten.

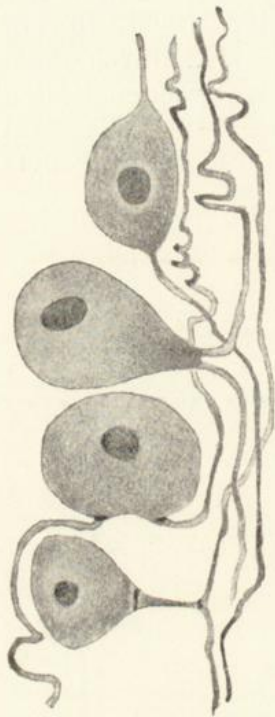


Fig. 108. Spinalganglienzellen eines Knochenfisches, nach HOLMGREN, mit Uebergängen von bipolaren zu unipolaren Ganglienzellen.

Bei den bipolaren Ganglienzellen (107, C) sind zwei Neuriten vorhanden, bei den unipolaren (B) nur einer, welcher sich aber häufig später in zwei (oder mehr) Fasern spaltet, so daß diese Zellen als modifizierte bipolare angesehen werden können (108). Sie werden auch meist bipolar angelegt und wachsen später stielförmig aus, wodurch beide Neuriten an ihrer Wurzel zusammenfallen. Unipolare Zellen finden sich massenweise in den Ganglien der Pulmonaten, vieler Würmer und anderer Wirbelloser und zwar als Randschicht um die zentrale Punktsubstanz der Dendriten (401, 426, 429). Die zwischen Epithelzellen liegenden „primären Sinneszellen“, welche an ihrer Basis in eine Nervenfaser übergehen (109 a, 360 e), können als unipolare Ganglienzellen angesehen werden. Bipolare Zellen sind besonders häufig in Marksträngen, im Gehirn der Insekten und im Ganglion spinale der Rückenmarksnerven der Wirbeltiere (108). Alle Neuronen sind zuerst unipolar, denn sie entstehen aus einer embryonalen Ektodermzelle, indem diese in einen Neuriten auswächst, welcher an dem freien Ende keulenartig verbreitert ist (107 D) und amöboide Fortsätze ausstrahlt. Erst später bilden sich weitere Fortsätze und Dendriten. Wahrscheinlich findet der auswachsende Neurit sein zugehöriges Endorgan infolge chemotaktischer Reize spezifischer Stoffe, welche von diesem abgegeben werden. Die Neuronen hängen untereinander vielfach kontinuierlich zusammen durch breite Ausläufer, durch Neuriten oder durch Dendriten, wobei auch die Fibrillenbündel ineinander übergehen können. Von einigen Forschern wird ein Kontaktzusammenhang behauptet, indem die Dendriten sich nur aneinanderlegen sollen. Daß so etwas möglich ist, beweisen die sog. gepaarten unipolaren Ganglienzellen der Nemertinen, welche sich mit dem fortsatzfreien Pole dicht aneinanderlegen.

Phyletisch hat man die Ganglienzellen von ektodermalen Sinneszellen abzuleiten (109 a), welche unipolar sind (primäre Unipolarität).

Diese rückten in die Tiefe, blieben aber mit dem Epithel noch im Zusammenhang, so daß sie bipolar wurden (b). Daraus ging entweder durch seitliche Verlagerung des Zellkörpers (c) wieder eine unipolare Form (sekundäre Unipolarität) hervor oder durch Rückbildung des distalen Fortsatzes und durch Ausbildung kurzer Dendriten die multipolare (d). Die sekundäre Unipolarität ist nur eine verkappte Bipolarität, wie man an den ein- und austretenden Fibrillen erkennt. Rätselhaft bleibt noch die erste Verlängerung der Sinneszelle nach innen. Das Protoplasma einer solchen Zelle muß die Fähigkeit zu pseudopodienartigen Ausläufern gehabt haben, wie noch jetzt der auswachsende Neuroblast (107, D). Der Druck der benachbarten Epithelzellen oder auch äußere Reize mögen dieses Auswachsen oder auch eine Querteilung veranlaßt haben, bei der das proximale Stück in die Tiefe wanderte (vgl. dazu Kapitel Nervensystem, Ursprung der Nervenzellen).

Bei den Wirbeltieren erreichen die Neuriten oft eine sehr bedeutende (beim Menschen über 1 m) Länge. In der sog. grauen Substanz des Gehirns und des Rückenmarks sind sie ohne besondere Hülle, während sie in der sog. weißen von einer fettigen Scheide (Myelin, Nervenmark) umgeben werden. Myelin fehlt den meisten Fasern des sympathischen Nervensystems, welches die Eingeweide versorgt, ferner den Fasern des Olfactorius und auch allen Nerven des *Amphioxus*, der Cyclostomen und der wirbellosen Tiere, mit Ausnahme

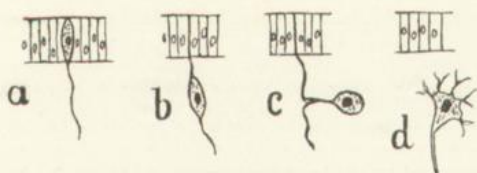


Fig. 109.

Fig. 109. Schema der Entstehung der Neuronen. a primäre Sinneszelle, b primäre Bipolarität, c sekundäre Bipolarität, d multipolar. Orig.

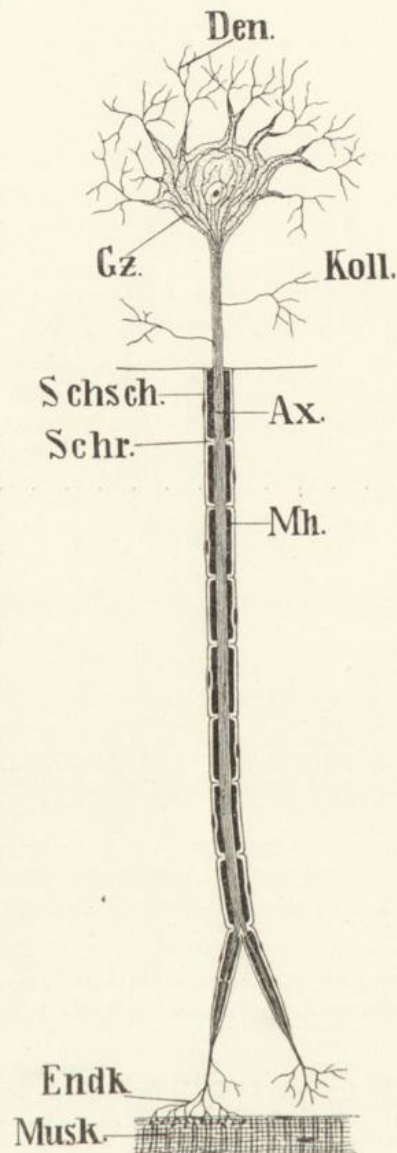


Fig. 110.

Fig. 110. Schema eines multipolaren Neurons eines Wirbeltieres. Ax Achsenfaser, Endk Endplatte im Muskel (Musk), Gz Ganglienzelle, Den Dendrit, Koll kollaterale Verbindung, Mh Myelinhülle, Schr RANVIERScher Schnürring, Schsch SCHWANNsche Scheide. Orig.

einiger Muscheln, Cephalopoden, Ringelwürmer und höherer Krebse, welche — namentlich um die sog. Riesenfasern (Neurochorde) — eine Myelinhülle besitzen. Die markhaltigen Nerven leiten die Reize schneller (Mensch 120 m, Frosch 30 m in der Sek.) als die marklosen

und ermüden auch weniger rasch. Sobald die markhaltigen Fasern das Gehirn oder das Rückenmark verlassen und zu den peripheren Nerven werden, umgeben sie sich mit einer zweiten Hülle, der sog. SCHWANNschen Scheide, welche in gleichmäßigen Abständen gegen den Neuriten vorspringt (RANVIERSche Schnürringe), weil die Markscheide einen gegliederten Bau hat (110). Die Zellen dieser SCHWANNschen

Scheide sind ebenfalls ektodermalen Ursprungs. Eine solche kernhaltige, SCHWANNsche Scheide, aber ohne Schnürringe, kommt auch den marklosen Fasern zu. Der Neurit spaltet sich an seinem Ende wiederholt und läuft entweder in kleine baumförmige oder netzartige **Terminal-**

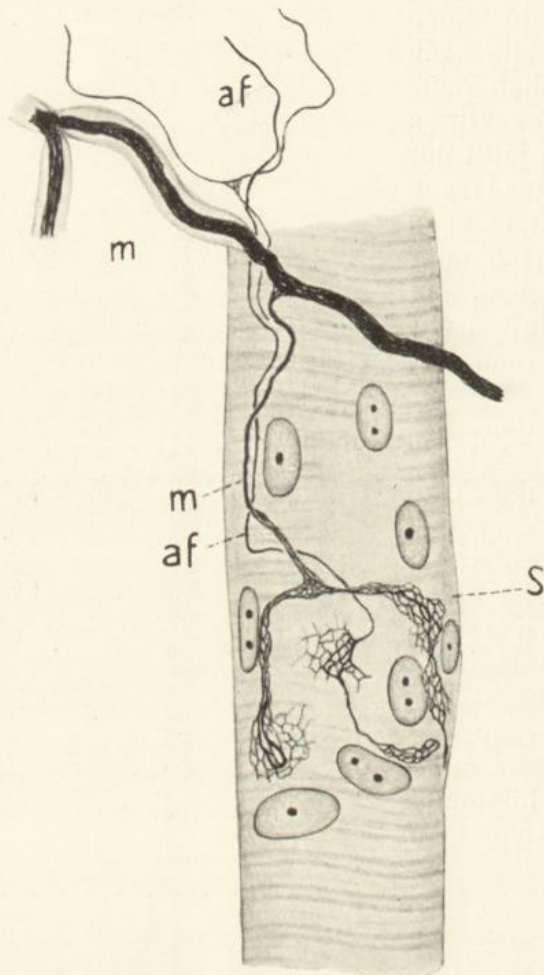


Fig. 111.

Fig. 111. Muskelfaser aus der Zunge einer jungen Maus mit den Endplatten einer motorischen (*m*) und einer sympathischen Faser (*af*). *S* Sarkolemm. Nach BOEKE.

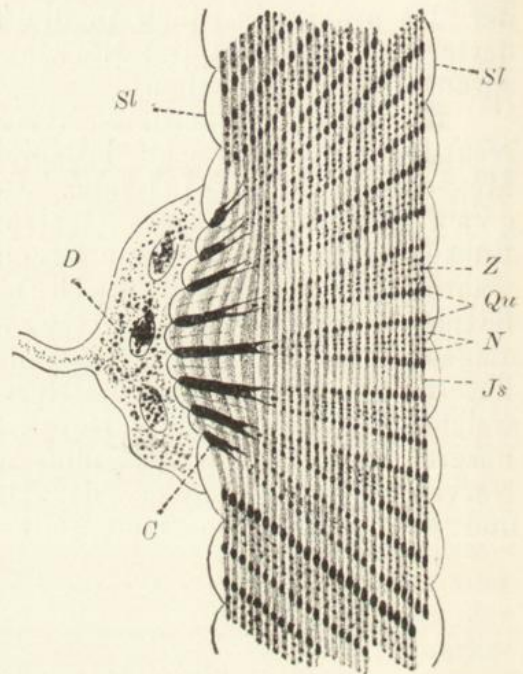


Fig. 111 A.

Fig. 111 A. DOYÈREScher Nervenendhügel (*D*) an dem Muskel des Käfers *Cassida equestris* nach ROLLETT. *Sl* Sarkolemm, *Z* Zwischenstreifen, *Q*, *N*, *C* anisotrope, *Is* isotrope Substanz.

organe aus, welche die Muskeln (110) und andere Organe versorgen, oder seine Fibrillen endigen in oder um Sinneszellen (360, *e*, *i*). Die Endorgane in den Muskeln der Wirbeltiere sind doppelter Art: größere, welche von den aus dem Rückenmark kommenden motorischen Fasern gebildet werden (111 *m*) und kleinere sog. accessorische, welche mit Sympathicusfasern (*af*) zusammenhängen. Die ersteren übertragen die gewöhnliche Erregung, die letzteren sind wahrscheinlich für die tonische Innervation bestimmt. Eine ähnliche Doppelinnervation ist für Drüsen der Wirbeltiere und für Arthropodenmuskeln nachgewiesen worden.

Bei den Wirbellosen teilt sich der Nerv entweder baumförmig und umspinnt mit seinen Endästen die Muskelfasern, Drüsenzellen, Epithelzellen u. a. oder er legt sich mit einer breiten Platte (sog. DOYÈREScher Hügel, 111, A) dem Endorgan an. Stets sucht der Nerv das zu versorgende Organ auf. Eine Ausnahme bilden nur die merkwürdigen Hautmuskeln (93) der Nematoden, deren Zellen Fortsätze zu den Längsnerven hinsenden, die unter Aufteilung in sie eindringen.

Wie die Neuronen morphologisch äußerst verschiedengestaltig sind, so sind sie es auch in physiologischer Hinsicht. Es lassen sich in dieser Hinsicht 3 Hauptgruppen unterscheiden: rezeptorische (sensible), effektorische (motorische bzw. sekretorische) und assoziative Neuronen, welche aber äußerlich nicht immer verschieden sind, wenngleich man aus ihrer Lage häufig ihren Charakter erschließen kann. Die ersteren nehmen die Reize auf und leiten sie weiter, wobei sie immer nur eine bestimmte Art der Erregung übertragen (s. Gesetz der spezifischen Sinnesenergie), z. B. ein Retina-Neuron die Erregung einer Lichtempfindung. Die sensiblen Neuronen liegen als sog. „primäre Sinneszellen“ im Epithel der Haut oder der Sinnesorgane. Oder sie rücken unter diese und eventuell bis in die Zentren hinein (Spinalganglien). Die effektorischen Neuronen liegen mit den Zellen meist in den Ganglien, treten mit ihren Endästen an die Muskeln und Drüsen heran und veranlassen sie zur Kontraktion bzw. Sekretion. Es hat sich gezeigt, daß bei den verschiedensten Tieren die Erregbarkeit der sensiblen Neuronen durch Strychnin, der motorischen durch Phenol und andere Benzolderivate gesteigert werden kann. Die assoziativen Neuronen liegen immer in den Zentralorganen, halten Eindrücke fest (Erinnerung) und verknüpfen die Erinnerungsbilder. Auf ihrer Tätigkeit beruhen alle höheren psychischen Erscheinungen (Lernen, Urteilen, Wollen).

In den Nerven lassen sich wie in den Muskeln elektrische Ströme bei jeder Erregung nachweisen, aber diese Aktionsströme machen nicht das Wesen der Erregung aus, dazu bewegt sich diese viel zu langsam und geht auch nicht durch Berührung von einer Nervenfasern auf die andere über, wenn die zwei Schnittenden aneinander gelegt werden. Die Erregung muß ein vitaler Prozeß sein, dessen Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch Ermüdung, niedere Temperatur, Narkose u. a. herabgesetzt wird. Sie ist in markhaltigen Nerven größer als in marklosen und hängt sehr ab von der Organisationshöhe. Sie beträgt pro Sekunde bei der Teichmuschel *Anodonta* 1 cm, bei der Nacktschnecke *Agriolimax* 40 cm, bei *Octopus* 2 m, beim Hummer 6–12 m, Frosch 30 m, Mensch 120 m. Obwohl in jeder Faser die Erregung als Regel nur in einer Richtung, zentrifugal oder zentripetal, fortschreitet, ist eine Umkehr unter künstlichen Bedingungen möglich. Ein Nerv enthält entweder nur die eine Sorte (afferente, zentripetale oder efferente, zentrifugale Nerven) oder beide, wie die Rückenmarksnerven. Er wird dann als gemischt bezeichnet.

Neuroglia. Zwischen den Ganglienzellen und um sie herum kommen in der Regel eigentümliche Stützzellen, die sog. Gliazellen vor, welche ebenfalls ektodermalen Ursprungs sind (106, *glx*). Sie gehen bei den Wirbellosen vermutlich immer aus den Epithelzellen der Haut hervor, bei den Wirbeltieren aus gewissen Epithelzellen („Ependymzellen“) des Medullarrohrs. Ihre Basis zieht sich in einen langen, dichotomisch sich verästelnden starren Fortsatz aus, welcher die ganze Anlage des Zentralorgans oder auch seine Umgebung durchsetzt. Später

wandern sie vielfach aus dem Epithel in die Tiefe der Anlage und bilden hier ein sehr dichtes Netzwerk von zarten Ausläufern, indem die starren Fäden nach den verschiedensten Richtungen sich ausbreiten. So entsteht eine retikuläre, syncytiale Grundsubstanz, welche die Ganglienzellen und ihre Ausläufer zusammenhält, mit eingestreuten, von wenig Plasma umgebenen Kernen. Das Gliagewebe ist also zuerst ein echtes Epithel, später nimmt es bindegewebigen Charakter an. Es ist nicht zu verwechseln mit membranösen, mesodermalen oder ektodermalen Hüllen der Ganglien und Nerven, für welche wir die Bezeichnung *Neurilemm* reservieren.

5. Phylogenese der Gewebe.

An der Hand der Ontogenie und der vergleichenden Anatomie kann man sich ein ungefähres Bild der phyletischen Entwicklung der Gewebe machen, das freilich nur die großen Umrißlinien erkennen läßt. Das ursprüngliche Gewebe ist das Epithel, dessen Entstehung bei der *Gastraea* wir schon früher (S. 75) geschildert haben. Für diese Auffassung spricht die Tatsache, daß in der Ontogenie die Keimblätter als Epithelien auftreten, und daß Epithelzellen alle Funktionen vollziehen können, welche wir überhaupt von Geweben kennen. Bei den Cölenteren werden die lebenswichtigen Verrichtungen fast ausschließlich von Epithelien besorgt, denn die Stützlamelle der Polypen und das Gallertgewebe der Medusen dienen nur als Füllmasse. Die Epithelien geben in diesem Tiertypus dem Körper seine Gestalt, schützen ihn durch äußere Cuticularbildungen und durch innere Nesselzellen, sezernieren, nehmen Reize auf und geben sie an die Nachbarzellen weiter, erzeugen kontraktile Fibrillen und machen dadurch den Körper beweglich, resorbieren die Nahrung, vermitteln die Atmung und erzeugen die Geschlechtszellen. Alle übrigen Gewebe der Tiere leiten sich von den Epithelien des Ektoderms und des Entoderms durch denselben Prozeß ab, nämlich durch Einwanderung einzelner Zellen in den Binnenraum, welcher sich als Furchungshöhle zwischen den Epithelien ausbreitet. So entstand bei der *Gastraea* ein Füllgewebe, wie es noch jetzt als *Mesenchym* bei den Embryonen fast aller Tierklassen auftritt. Wenn das Mesoderm als epitheliale Falte angelegt wird, so ist dies als ein sekundärer höherer Zustand zu beurteilen, nämlich als Einwanderung eines Zellkomplexes. Die einwandernden Zellen entstammen in erster Linie dem Ektoderm oder dem Uebergangsgewebe zum Entoderm, aber nicht dem schon spezialisierten Entoderm. Die embryonalen Zellen sind häufig amöboid, daher kehrt der amöboide Zustand in der Ontogenie so vieler Gewebe wieder. Der auswachsende Neuroblast hat eine amöboide Endkeule (107, d), die jugendlichen Bindegewebs- und die Pigmentzellen sind amöboid beweglich und die Leukocyten bleiben dauernd so. Es erklärt sich hieraus, daß alle nichtepithelialen Gewebe die Neigung haben, Zellen mit vielen Ausläufern oder auch retikuläre Vereinigungen zu bilden: Gliazellen (106), retikuläres Bindegewebe (73, 74), Ganglienzellen (103), Knorpelzellen der Tintenfische (85), Pigmentzellen (79), Knochenzellen (88). Dieser primäre amöboide Zustand macht uns auch die Entstehung des Nervengewebes verständlich: eine Sinneszelle der Haut sendet Ausläufer in die Tiefe und heftet sie an Drüsen, Muskeln oder andere Zellen an, um die aufgenommenen Reize auf sie zu übertragen. Diese Fähigkeit, Ausläufer zu bilden, kommt in fast allen

Epithelien zum Ausdruck in den Protoplasmafäden, durch welche die Zellen untereinander in Verbindung treten. Es ist schon S. 125 geschildert worden, wie die in die Tiefe gewanderte Sinneszelle sich im Laufe der Phylogenie bis zur höchsten Stufe der multipolaren Ganglienzelle entwickelte. Die Ableitung des Muskelgewebes macht prinzipiell keine Schwierigkeiten, wenn wir von den Epithelmuskelzellen der Cölenteren bzw. der Gasträaden ausgehen und annehmen, daß solche Zellen mit der Fähigkeit der Bildung kontraktiler Fibrillen in die Tiefe wanderten und sich zu Bündeln anordneten. Die einzeln nach innen wandernden mesenchymatischen Muskelzellen sind daher als die nächste Stufe anzusehen und werden dementsprechend bei vielen niederen Tieren (Ctenophoren, Plathelminthen, Mollusken) angetroffen. Später hat sich der höchste Zustand der epithelogenen Muskeln der Ringelwürmer, Arthropoden und Wirbeltiere entwickelt, bei dem viele Zellen als Falte in die Tiefe rücken, und durch den auf engstem Raum die höchste Zahl von kontraktilelementen in paralleler Lagerung erreicht wird. Wie schon S. 114 geschildert wurde, ist in allen drei Fällen die phyletische Differenzierung von der glatten zur quergestreiften Muskulatur fortgeschritten, ein schönes Beispiel von Homoiologie. Schwieriger ist es, die Hauptgesichtspunkte der phyletischen Entwicklung der Bindegewebe zu erkennen, denn diese sind so außerordentlich mannigfaltig, daß man eine Entwicklung nach den verschiedensten Richtungen annehmen muß. Die eingewanderte amöboide Zelle hat sich in den Leukocyten ziemlich unverändert erhalten, und aus ihnen sind dann bei den Wirbeltieren die roten Blutzellen hervorgegangen. Auch die in der Jugend wohl immer amöboiden Pigmentzellen stehen den Ausgangsformen noch nahe, da es isolierte Zellen sind, welche überall sich einnisten können. Ihre Farbstoffe sind ursprünglich Stoffwechselprodukte, wie noch jetzt bei vielen inneren Pigmenten; später treten sie in der Haut in den Dienst der Farbenanpassung, des Lichtschutzes und der Temperaturregulation. Indem die Mesenchymzellen eine Grundsubstanz um sich herum ausscheiden, werden sie die Erzeuger des Bindegewebes. Die vergleichende Anatomie deutet uns an, wie die Phylogenese der Grundsubstanz sich vollzogen hat, die an sich nichts Neues war, sondern nur die Kitt- und Cuticularsubstanz der Epithelzellen in verstärktem Maße und allseitig wiederholte. Sie war anfangs homogen, später fibrillär differenziert, denn wir treffen kollagene Fibrillen, die durch eine mucinhaltige Kittsubstanz verbunden werden, sowohl im gewöhnlichen Bindegewebe, wie im Knorpel und Knochen an. Die verschiedenen Stützgewebe haben einen verschiedenen Stoffwechsel und erzeugen daher differente Grundsubstanzen: das Schleimgewebe wässrigen Schleim, das leimgebende Gewebe Kollagen, das elastische Gewebe Elastin, der Knorpel Verbindungen von Chondroitinschwefelsäure, der Knochen Kalksalze. Bei einzelnen Wirbellosen und Wirbeltieren tritt uns in den LEYDIGschen Zellen und in dem Chondroidgewebe (84) ein neues Prinzip entgegen, indem die Stützfunktion nicht durch die Grundsubstanz, sondern durch den Turgor des Zellsaftes erreicht wird. Daraus hat sich dann durch Hinzufügung einer eigenartigen Grundsubstanz der Knorpel herausgebildet, dessen Perichondrium als eine sekundäre Erwerbung zum schnelleren Wachstum anzusehen ist. Der Knochen ist diphyletisch entstanden aus kalkabscheidenden Bindegewebszellen eigener Art, die bei den Ersatzknochen sich eng an den Knorpel anlegten und

diesen allmählich verdrängten, während sie bei den Hautknochen ihren Sitz im Bindegewebe der Haut hatten. Die Schuppen der Fische und die Zähne sind ähnliche Bildungen eigener Art.

Es ist zurzeit kaum möglich zu sagen, warum all diese Differenzierungen eintraten. Wir bewegen uns hier auf dem schwankenden Boden der Hypothesen. Daß die Zellen der Gastraea aus dem epithelialen Verbands heraustreten und in der Furchungshöhle neue Aufgaben übernahmen, mag in ihrer raschen Vermehrung begründet gewesen sein. Je nach ihrer ursprünglichen Funktion, ob sie Sinneszellen oder Muskelzellen oder Stützelemente waren, haben sie dann die in ihnen schlummernden Eigenschaften weiter ausgebaut, ohne daß sich die hierbei treibenden Kräfte übersehen ließen. Es ist eine dankbare Aufgabe der Entwicklungsmechanik, hier dem phyletischen Denken neue Richtlinien zu weisen.

IV. Kapitel.

Promorphologie: Grundformen, Symmetrieverhältnisse und Metamerie, Bezeichnung der Körperregionen.

Grundformen.

Wie in der Architektur die Gebäude unterschieden werden nach den Bauplänen, welche ihnen zugrunde liegen, so lassen sich auch gewisse tierische Grundformen aufstellen, wobei sowohl für die Gesamtgestalt, wie für die Lagerung der Organe gewisse Gesetzmäßigkeiten zutage treten, welche von großer Bedeutung für eine leichte und genaue Beschreibung sind. Nach HAECKEL werden alle Untersuchungen über die verschiedenen Grundformen und über die Stellung und Gliederung der Organe und der Körperregionen als Promorphologie (Grundformenlehre) zusammengefaßt. Solche Bestrebungen dürfen aber nicht übertrieben werden, wie es HAECKEL getan hat. Es hat keinen Zweck, alle Geschöpfe von der Gestalt einer regulären Doppelpyramide zusammenzufassen als *Isostaura polypleura* usw. Dadurch wird eine Nomenklatur geschaffen, welche nur als Balast wirkt und die irrige Vorstellung hervorruft, als ob die große Masse der Tiere sich in ihrer Gestalt mit Kristallformen vergleichen läßt, was nur für einige Protozoen zutrifft. Je einfacher und verständlicher die Terminologie ist, um so besser. Wenn man von solchen Gesichtspunkten sich leiten läßt, kommt man mit wenigen Kategorien aus. Es ist dabei zweckmäßig, wie bei der Beschreibung eines Kristalls, auszugehen von den Achsen, Polen und Symmetrieebenen des Tierkörpers und festzustellen, wie die in zwei- oder mehrfacher Zahl vorhandenen Organe zu ihnen liegen. Als Symmetrieebene gilt jede Ebene, welche den Körper in zwei spiegelbildliche Hälften zerlegt. Man unterscheidet danach drei Hauptgruppen.

1. **Anaxonia**, unregelmäßige Tiere ohne Hauptachse und ohne Symmetrieebene; hierher die Amöben (1) und die amöboiden