

Die Flimmerbewegung bei Wirbeltieren und der Feinbau des Flimmerepithels in den Arbeiten von G. G. Valentin (1810-1883) aus den Jahren 1834-1842

Autor(en): **Müllener, E.-R.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Gesnerus : Swiss Journal of the history of medicine and sciences**

Band (Jahr): **19 (1962)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **18.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-520474>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Gustav
1810-1883

Die Flimmerbewegung bei Wirbeltieren und der Feinbau des Flimmerepithels in den Arbeiten von G. G. Valentin (1810–1883) aus den Jahren 1834–1842

Von E.-R. MÜLLENER, Wabern-Bern

GABRIEL GUSTAV VALENTIN, der von 1836 bis 1881 als Professor der Physiologie in Bern wirkte, hat für die Cyto- und Histologie Bedeutung, weil er gemeinsam mit seinem Lehrer JOHANN EVANGELISTA PURKINJE 1834 erstmals die Flimmerbewegung als ein generelles Phänomen an verschiedenen Epithelien der Wirbeltiere erkannte; außerdem stammen von ihm einzelne Beiträge zu der sich damals langsam entwickelnden Zellenlehre. Die Flimmerbewegung gilt unbestritten als seine (und Purkinjes) Entdeckung, während seine Stellung in der Geschichte der Zellenlehre nicht so klar zutage liegt; zweifellos ist er zusammen mit PURKINJE, HENLE, WAGNER, JOHANNES MÜLLER und anderen ein interessanter Vorläufer von SCHWANN. In diesem Sinne wird er in den meisten Werken über die Zellenlehre erwähnt (siehe u. a. 33, 34, 35, 37), wobei kaum je ein Hinweis auf die Entdeckung der Flimmerbewegung bei Wirbeltieren fehlt. Gesamthaft betrachtet sind aber seine Beiträge zur Zellenlehre sowie das übrige Werk – auch nach der Meinung seiner Biographen HINTZSCHE (36) und KISCH (38) – eher in Vergessenheit geraten, was vor allem tschechische Autoren wie STUDNICKA (39, 40, 41) und VOLF (43) bewogen hat, ihm nachträglich Gerechtigkeit widerfahren zu lassen oder ihn sogar zusammen mit Purkinje über Schwann zu stellen.

Als Purkinje und Valentin im Jahre 1834 (1) die Flimmerbewegung bei Wirbeltieren erstmals beschrieben, war über den zelligen Aufbau des tierischen Körpers noch so gut wie nichts bekannt; die Autoren schildern zwar, in welchen Organen sie die beweglichen Zilien gesehen haben, verlieren aber kein Wort über die Unterlage, welcher diese Flimmerhaare auf-

Tabelle 1: Übersicht über die Zellenlehre

17. und 18. Jahrhundert: Die Faser als Elementarteil.

1. Zelltheorie: Die Faser entwickelt sich aus Kügelchen: FONTANA 1781, PROCHASKA 1797.

2. Zelltheorie: «Kügelchentheorie», «Globulisten». Globuli und in den Pflanzen utriculi (hier auch «cellulae» genannt) sind ein häufiges strukturelles Element der Organismen: OKEN 1805, WENZEL 1807, MECKEL 1808, MIRBEL 1809, TREVINARUS 1816, HEUSINGER

1822, MILNE-EDWARDS 1823, DUTROCHET 1824, RASPAIL 1826, MEYEN 1828, MOHL 1831. Diese «Elementarteile» sind ausschließlich durch ihre Kugel- oder Sackform definiert und weit primitiver als unser heutiger oder sogar der Schwannsche Begriff der Zelle; ein Fetttropfen oder eine Luftblase können ohne weiteres dazugerechnet werden. Viele dieser «Elementarteile» sind wahrscheinlich optische Täuschungen.

3. *Zelltheorie*: 1831–1839, mit Abschluß durch SCHWANN.

Die meisten Organismen enthalten mikroskopisch kleine Körperchen, die in den Pflanzen «cellulae», in den Tieren «corpora», «globuli» oder «granula» genannt werden und folgende Charakteristika zeigen:

- a) Sie enthalten in ihrem Innern einen Kern (nucleus): BROWN 1833, WAGNER 1835, VALENTIN 1835/36/38, PURKINJE 1836/38, HENLE 1837/38 *
- b) Dieser Kern enthält wiederum ein Kernkörperchen (nucleolus): WAGNER 1835, VALENTIN 1836/39, PURKINJE 1838, HENLE 1838.
- c) Zwischen dem Kern und der äußeren Begrenzung dieser Körperchen liegt eine Substanz von besonderer Beschaffenheit: VALENTIN 1836, PURKINJE 1839 («Protoplasma»).
- d) Erste Vergleiche zwischen diesen Körperchen im Tier und bei der Pflanze: VALENTIN 1835/36/37, JOHANNES MÜLLER 1835, TURPIN 1837, DUTROCHET 1837, PURKINJE 1837/38. VALENTIN verwendet 1836 auch für die tierischen Körperchen den Ausdruck «cellulae», der bis dahin nur in der Botanik üblich war.

Nachdem die unter a bis c erwähnten Zellcharakteristika herausgearbeitet waren, postuliert SCHWANN 1838/39, ausgehend insbesondere vom Kern als dem konstantesten Merkmal, daß diese kernhaltigen Körperchen (die er nun durchwegs «Zellen» nennt) nicht nur ein häufig vorkommendes Strukturelement der Organismen, sondern bei Tier und Pflanze die einzige und letzte morphologisch-funktionelle Einheit darstellen. Die Zellen entstehen aus einer ungeformten Grundmasse (Cytoblastem); sie bauen sämtliche Gewebe auf, wobei der nähere Vorgang noch sehr unklar bleibt. Diese beiden Probleme werden erst durch die «4. Zelltheorie» gelöst.

4. *Zelltheorie*:

Zellen stammen immer, direkt oder indirekt, von vorher existierenden Zellen ab, meist durch Zweiteilung: REMAK 1841, 1852; VIRCHOW 1855: «Omnis cellula e cellula.» Anstelle der Zellentstehung aus dem formlosen Blastem tritt die Kontinuität des Zellebens.

Zellen verwandeln sich manchmal in Bildungen, welche nicht mehr alle Charakteristika von Zellen besitzen. Die Organismen bestehen aber allgemein ausschließlich aus Zellen, umgewandelten Zellen sowie Material, welches von Zellen oder umgewandelten Zellen ausgeschieden wurde: VIRCHOW 1858. Erst auf dieser Grundlage konnte die Entstehung von Geweben aus Zellen richtig erklärt werden.

sitzen. In den darauffolgenden Jahren bis 1838/39 wurden – nicht zuletzt durch Valentin und Purkinje – die Charakteristika der tierischen Zelle herausgearbeitet und erste Vergleiche zwischen ihnen und den bereits hinlänglich bekannten Pflanzenzellen angestellt. Valentins Anteil an den ersten richtigen Beschreibungen tierischer Zellen ist recht gewichtig; da er ferner von den damaligen Forschern wohl am ausgiebigsten die Flimmerbewe-

gungen an verschiedenen «Membranen» studierte, interessiert die Frage, wie rasch und in welchem Ausmaß er den genaueren Feinbau dieser «Flimmermembranen» erkannt hat. Aus dem Ergebnis werden sich auch gewisse Vermutungen darüber anstellen lassen, wie nahe Valentin eigentlich einer generellen Lehre von den Epithelien sowie einer allgemeinen Zelltheorie bis 1837/38 gekommen ist. Bevor die Besprechung seiner Studien über die Flimmerbewegung und den Feinbau der «Flimmermembranen» aufgenommen wird, soll ein kurzer Exkurs über die im Begriff «Zellenlehre» zusammengefaßten, in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts entstandenen Hypothesen Valentins Stellung in diesem Felde noch etwas näher umschreiben.

Nachdem im 17. und 18. Jahrhundert allgemein die Faser als Grundeinheit des lebenden Körpers gegolten hatte und daneben gewissermaßen als Kuriosa von vielen Mikroskopikern «Zellen» (diese nur in Pflanzen), «Kügelchen» und «Bläschen» beschrieben worden waren, begann etwas vor 1800 die interessante Epoche der ersten tastenden Formulierungen von «Zelltheorien» auf Grund jener Beobachtungen. Eine gute Übersicht über die aufeinanderfolgenden Hypothesen dieser Art erlaubt die von ACKER-KNECHT (32) vorgeschlagene Einteilung in vier verschiedene «Zelltheorien», die in Tabelle 1 zusammen mit einigen Ideen aus BAKERS (34) grundlegender Arbeit aufgezeichnet sind. Ein Blick auf die Tabelle, z. B. die Punkte a, b und c der «3. Zelltheorie», zeigt deutlich die Wichtigkeit der Herausarbeitung von drei Hauptcharakteristika der Zelle, nämlich des Kerns, des Kernkörperchens und des Zelleibs: ein Fortschritt gegenüber der «Kügelchentheorie» konnte – außer durch Ausschaltung optischer Täuschungen natürlich – nur erzielt werden durch eine genaue Umschreibung dessen, was regelmäßig zu einer Zelle gehört; damit kamen endlich die meisten nicht-zellulären runden oder kugeligen Gebilde und Artefakte, welche zum guten Teil die Kügelchentheorie ausgemacht hatten, in Wegfall. Noch heute sucht man ja – will man eine unbekannte Struktur im Mikroskop rasch auf ihre zelluläre Natur prüfen – zuerst nach Kern und Kernkörperchen. Die anschließend in Tabelle 1 unter d angeführten frühen Vergleiche zwischen tierischen Granula und pflanzlichen Zellen basieren allerdings

* Es sind hier nur Beschreibungen angeführt, die direkt im Zusammenhang mit der sich formierenden Zellenlehre stehen und generellen Charakter haben. Dies im Hinblick auf die Tatsachen, daß ohne nähere Kenntnis der Zusammenhänge der Zellkern z. B. von LEEUWENHOEK (in Fischblutkörperchen) schon um 1700, das Kernkörperchen als «Fleck» von FONTANA um 1780, einige Eigenschaften des Protoplasmas von TREMBLEY 1744 dargestellt wurden usw.

praktisch noch durchwegs auf einer bloßen Ähnlichkeit nach der äußeren Begrenzung dieser Gebilde: Wo die tierischen Granula eben mehr sechseckig oder sonst vieleckig sowie einigermaßen deutlich begrenzt erschienen, da drängte sich auch ohne nähere Kenntniss der wichtigeren Zellcharakteristika ein Vergleich mit der bereits hinlänglich bekannten Pflanzenzelle geradezu auf. Diese ersten, ausschließlich auf Grund der äußern Form und Begrenzung beschriebenen Analogien konnten aber schon deswegen nicht weiterführen zu einem Postulat der prinzipiellen Gleichheit von pflanzlichen und tierischen Zellen, weil die letzteren ja meist keine deutlich sichtbare Wand aufweisen; ein Fortschritt in diesem Sinne war nur möglich durch ein Abgehen von der Idee, zu einer Zelle gehöre unbedingt eine Wand. Auch für diesen Umschwung lieferte die Herausarbeitung der Hauptcharakteristika Kern, Kernkörperchen und Zelleib einen wichtigen Ausgangspunkt.

Die Tabelle bringt den großen Anteil Valentins an dieser Arbeit sowie an den frühesten Vergleichen von pflanzlichen und richtig erkannten tierischen Zellen gut zum Ausdruck; diese Beiträge finden sich vor allem in fünf seiner Schriften aus der Zeit von 1835 bis 1837:

1. In der *Histiogenia comparata* (2)*, einem der Académie des Sciences in Paris 1835 eingereichten und nie veröffentlichten Manuskript über das Thema «Examiner si le mode de développement des tissus organiques, chez les animaux, peut être comparé à la manière dont se développent les tissus des végétaux». Valentin erklärt darin die Entwicklung der pflanzlichen und tierischen Gewebe in zwei großen Schritten: ein erster, der bei beiden ziemlich übereinstimmt, besteht darin, daß aus einer bildungsträchtigen amorphen Grundsubstanz die strukturellen Elemente der Gewebe entstehen, nämlich «fluidum aquosum» und «gelatinosum»,

* Herrn Professor V. KRUTA, Brno, sei an dieser Stelle für die Beschaffung einer Photokopie der Arbeit von M. B. VOLF (43), welcher über dieses Werk erstmals ausführlich referierte, bestens gedankt. Unsere Darstellung folgt zum Teil VOLF, zum andern beruht sie auf eigenen Feststellungen. Den Secrétaires perpétuels de l'Académie des Sciences in Paris verdanke ich die Autorisation, Einblick in das betreffende Manuskript zu nehmen, sowie Mme GAUJA, secrétaire-archiviste, ihre freundliche technische Hilfe. – Das Manuskript wurde 1834 in Breslau abgefaßt; es ist zweifellos – wie die meisten früheren Werke Valentins – von Gedanken seines Lehrers Purkinje beeinflusst. Vgl. Purkinjes Aussage 1840 (29), er habe mit Valentin 1834 anläßlich der Vorbereitung von dessen Pariser Preisschrift mehrfach Rücksprache gepflogen (col. 34).

«crystalli», in Tieren weiterhin «corpora» und «granula» (unsere heutigen tierischen Zellen), in Pflanzen «cellulae» sowie in beiden ferner kompliziertere Gebilde wie «fila» und «lamellae». Diese zwei letzten gehen sowohl direkt aus der Grundsubstanz als auch auf dem Umweg über granula/corpora bzw. cellulae hervor. In den cellulae wie in den granula/corpora ist häufig ein Kern (nucleus) zu finden, «nucleus, cujus existentia non minimi res nobis esse videtur» (S. 225). Die cellulae haben eine deutlich sichtbare Wand, während die granula/corpora wandlos sind. Damit hat Valentin schon sehr früh viele richtige und mit Zeichnungen belegte Beschreibungen einzelner Zellen geliefert sowie vor allem auch den Kern als wichtigen Bestandteil hervorgehoben. Wo die Ähnlichkeit der tierischen granula/corpora mit den pflanzlichen cellulae sehr stark ins Auge springt, weist Valentin an verschiedenen Stellen des Manuskripts auf diese Übereinstimmung hin, so z.B. auf S. 965 bei der Erklärung einer Zeichnung der Hufentstehung: «Stadium medium formationis histiogeneticae ungulae. Conspicitur tela mesenchymati *plantarum non dissimilis*, quae constat e *corporibus* singulis quadratis, quae singula singulum nucleum praeter granula minora continent.» Im ganzen Werk hält Valentin aber nomenklaturmäßig noch strikte an der Unterscheidung von tierischen granula/corpora/globuli und pflanzlichen cellulae fest. Der zweite Schritt der pflanzlichen und tierischen Gewebsbildung, auf welchen Valentin hier mehr Gewicht legt, besteht dann in der Umwandlung der Elementarteile in die eigentlichen Gewebe und Organe, wobei er diese Entwicklung als bei Pflanzen völlig vom Tier verschieden beschreibt und zu der generellen Antwort gelangt, daß abgesehen vom frühesten Schritt die Gewebsentwicklung bei Tier und Pflanze keinesfalls zu vergleichen sei.

2. In seinem 1835 erschienenen Handbuch der Entwicklungsgeschichte (3) beschreibt er auf S. 287 das Gefäßblatt (Mesoderm) des Hühnerembryos: Es besteht danach aus «großen Kugeln ..., die in ihrem Innern vollkommen durchsichtig und so eng zusammengedrängt sind, daß sie an vielen Berührungspunkten sich abplatten und oft, wie Pflanzenzellgewebe, eine sechseckige Form annehmen».
3. In «Über den Verlauf und die letzten Enden der Nerven» schildert er 1836 (6) die Oberfläche des Plexus chorioideus als «von einem sehr feinen und durchsichtigen Epithelium bekleidet, dessen einzelne Kugeln die regelmäßigste sechsseitige Zellenbegrenzung haben und durchaus farblos und durchsichtig sind. Jede von ihnen enthält aber in ihrer Mitte im

Innern einen dunkelen, runden Kern, eine Formation, welche an den im Pflanzenreiche vorkommenden *nucleus* in den Zellen der Epidermis, des Pistilles u. dgl. erinnert» (S. 95–97). Eine gute Zeichnung gibt diesen Zellverband sehr richtig wieder. Auffällig ist die Formulierung «Kugeln, die ... *Zellenbegrenzung* haben», welche deutlich macht, wie stark der Begriff der Zelle noch von der Wand abhängig ist. Gleich darauf folgt dann die sehr wichtige und klar ausgesprochene Analogie zwischen dem tierischen und pflanzlichen Zellkern, welche die kommende Zellmorphologie nach andern Merkmalen als bloß der Wand gewissermaßen vorausnimmt. Schließlich gibt er auf S. 138 eine Beschreibung des Inhalts (er sagt «Parenchym») von Ganglienkugeln (= Ganglienzellen), also dessen, was heute Cytoplasma heißt; es sei «meistentheils ein grauröthlicher feinkörniger Stoff, welcher durch eine helle durchsichtige, etwas zähe, nicht selten sich in Fädchen ziehende Masse (Blastem) getränkt und zusammengehalten wird. Bei den Fischen ist dieses Parenchym sehr durchsichtig und wasserhell und enthält kleine, zerstreute, vereinzelte, runde Körperchen». Neben dieser Herausarbeitung des Kerns und des Cytoplasmas enthält die Arbeit einen frühen Versuch, die Epithelien nach ihrem Feinbau zu unterteilen (S. 96), von dem weiter unten noch berichtet wird; ferner auf S. 196/197 einen Hinweis auf die Analogie im Bau des unbefruchteten Eies und der «Ganglienkugel» (Ganglienzelle), wobei Valentin Parallelen zieht zwischen der Membran der «Ganglienkugel» und der Eihülle, dem Inhalt der Kugel und dem Dotter sowie dem Kern und dem Keimbläschen; ein Keimfleck, unser heutiger Nucleolus, komme in beiden vor.

4. In «Feinere Anatomie der Sinnesorgane des Menschen und der Wirbeltiere (7a) aus dem Jahre 1836 ist beim Feinbau der Conjunktiva schon nicht mehr von «Kügelchen» die Rede, indem Valentin schreibt, sie bestehe «aus dicht neben einander liegenden, rhomboidal- oder quadratisch rundlichen *Zellen*, deren Begrenzungen von einfachen, fadenartigen Linien gebildet werden» (S. 143). Hier verwendet er nun für tierische Körperchen bereits ausdrücklich die Bezeichnung «Zelle», die zu jener Zeit nur bei Pflanzen üblich war. Typisch ist die nachdrückliche Erwähnung der Begrenzung, wobei aber sofort die richtige Beschreibung der übrigen Charakteristika folgt: «In jeder Zelle ohne Ausnahme befindet sich ein etwas dunkelerer und compakter Nucleus von runder oder länglich runder Form. Er nimmt größtentheils die Mitte einer jeden Zelle ein, besteht aus einem feinkörnigen Wesen, enthält aber

in seinem Innern ein genau rundes Körperchen, welches auf diese Weise in ihm selbst wiederum eine Art von zweitem Nucleus bildet.» Die Fortsetzung der «Feineren Anatomie der Sinnesorgane» im Jahre 1837 (7b) enthält bei der Schilderung des Chorioidea-Pigments den bezeichnenden Satz: «Diese aus dem Pigmentbläschen und den umlagerten Pigmentmolekülen bestehenden Pigmenthaufen sind flächenartig ausgebreitet und bilden bei dem Menschen, dem Hunde, dem Kaninchen, dem Pferde, dem Ochsen u.dgl. ungleiche Fünf- oder Sechsecke, die auf ähnliche Weise, wie die Zellen des parenchymatischen Zellgewebes der Pflanzen neben einander sich befinden.» Dazu erklärt Valentin, daß er unter dem Pigmentbläschen den Nucleus verstehe. Hier vollzieht sich der Übergang von der 2. zur 3. Zelltheorie gewissermaßen vor unseren Augen: Das frühere Bläschen, welches wie jede andere Kugel bei den Globulisten als eigentlicher Elementarteil gegolten hätte, wird zu einem charakteristischen Bestandteil eines neuen Bausteins, der Zelle.

5. In «Einige an einem Enthaupteten angestellte anatomische Untersuchungen» (12) aus dem Jahre 1837 trifft man die Angabe, daß im Herzbeutel «eine sehr große Zahl rundlicher Blättchen, welche auf ihrer äußersten Oberfläche granuliert waren, und in der Tiefe bisweilen einen deutlichen Nucleus zeigten, in dem Wasser schwammen. Diese Lamellen waren ebenfalls Überreste des durch die permanente Häutung abgehenden Epitheliums der innern Oberfläche des Herzbeutels. (Das Nähere hierüber wird in einem der nächsten Hefte des Repertoriums mitgeteilt werden.)» (S. 279). Hier also wieder eine recht klare Beschreibung der Epithelzellen des Herzbeutels, zusammen mit der Ankündigung einer ausführlicheren Arbeit über diesen Gegenstand. Dann untersucht Valentin noch den Inhalt der Hoden, der Hodenkanälchen, der Nebenhoden sowie der Samenblasen, wobei er auch dort unter anderem Blättchen mit Kernen schildert und zeichnet, am deutlichsten jene aus den Samenblasen. Er schließt mit dem erstaunlichen Satz über die Auskleidung der Samenblasen: «Wurde ein Stück der inneren Oberfläche mit umgeschlagenem Rande unter das Mikroskop gebracht, so sah man, daß diese Lamellen die einzelnen losgelösten Zellen des Epitheliums waren, wie man analoge Beobachtungen an dem Darmkanale, dem Herzbeutel u.dgl. machen kann» (S. 280). Mit diesen wenigen Worten zeigt Valentin, daß er über den feineren Bau zumindest gewisser Epithelien recht gut Bescheid wußte.

Darstellungen der Zilien und ihrer Bewegung (Abb. 1–8)

1835. Abb. 1–5 = Fig. 4, 9, 7, 8, 10 der Tafel 39 aus «Histiogenia» (2); Bleistift. Abb. 1: «Singulum cilium inferiora versus sensim sensimque in bulbum, qui verosimiliter substantiam irritabilem continet exiens.» – Abb. 2: «Exhibet singulum cilium ex ovis naso ... Repraesentatur statu deflexo sive uncinato.» Abb. 3: «Illustratur motus singuli cujusvis cilia uncinatorius. Sagittis directio apicis varians indicatur.» – Abb. 4: «Illustratur motus singuli cilia infundibuliformis ...» – Abb. 5: «Majori minorisve harum lamellarum deflexione regulari exoriuntur undas fluidi quae sagittis denotantur.»

1839. Abb. 6–8, aus Kollegheft «Allgemeine Anatomie» (26); Federzeichnungen von J. UHLMANN. Abb. 6: «die wackelnde Bewegung, motus vacilans». – Abb. 7: «die trichterförmige Bewegung, motus infundibuliformis». – Abb. 8: «An den Härchen der Nasenschleimhaut des Menschen ... sieht man, daß das Härchen (a) nach unten in einem zwiebelartigen Bulbus in dem Flimmer-Cylinder (c) steckt, von dem bisweilen Streifen (dd) ausgehen, als wenn jedes einzelne Flimmerorgan seinen anziehenden und abstoßenden Muskel hätte.»

Darstellungen des Flimmerepithels und seines Feinbaus (Abb. 9–18)

1835. Abb. 9 und 10 = Fig. 2 und 3 der Tafel 39 aus «Histiogenia» (2); Bleistift. Abb. 9: «Membrana mucosa vibrans oesophagi ranarum a) est substantia membranae mucosae ipsa b) epithelium fibrosum cui cilia insident c) cilia ipsa, dum moventur uncinatim reflexa.» – Abb. 10: «Eadem magis aucta a) Epithelium fibrosum b) cilia, quorum una tantummodo series est delineata, ne imaginis simplicitas confundatur.»

1835. Abb. 11–13 = Fig. 1, 2 und 10 aus PURKINJE und VALENTIN, *De motu vibratorio* ... (5). Abb. 11: «Membrana vibrans mammalium illico post motum sistentem. Desumpta est particula e mucosa tracheae Cuniculi. a) Substantia cartilaginosa tracheae cum corpusculis insitis. b) Stratum fibrosum superiacens. c) Lamellulae vibratoriae erectae.» – Abb. 12: «Membrana mucosa tracheae eiusdem animalis, dum vibrat. a) Stratum fibrosum. b) Lamellulae vibrantes uncinatim deflexae.» – Abb. 13: «Exhibetur sectio perpendicularis longitudinalis e trachea bovis desumpta, quae per XXIV horas in liquore Kali carbonici asservata induruit a) Stratum fibrosum supremum immediate sub epithelio vibranti situm, quod ad totius organi axin directionem habet perpendicularem. b) Stratum fibrosum inferius, quod plerumque fibris longitudinalibus ac parallelis utitur. c) Substantia cartilaginosa tracheae.»

1836. Abb. 14 = Fig. 27 aus «Fortgesetzte Untersuchungen über die Flimmerbewegung» (9). «Darstellung der Flimmerbewegung an der Oberfläche des Seitenventrikels des erwachsenen Menschen ... a) Das Flimmerepithelium. b) Die von der Fläche und von oben gesehenen, als einzelne Punkte sichtbaren Härchen. c) Die an dem umgeschlagenen Rande von der Seite her sichtbaren, aufrecht stehenden Härchen. d) Die durch das Flimmerepithelium schwach hindurchscheinenden Kugeln der Nervensubstanz.»

1837. Abb. 15 = Fig. 10 aus HENLE, *Symbolae ad anatomiam villorum intestinalium* (16). «Cylindri vibratorii e trachea felis statim post mortem abrasi ...»

1838. Abb. 16 = Fig. 4 aus «Repertorium» (20). «Aufreihung des Flimmerepithelium. Aus der Luftröhre des Ochsen. a) Flimmercylinder; a') a'') a''') Die jüngeren Zellen desselben.»

1839. Abb. 17, aus Kollegheft «Allgemeine Anatomie» (26), Federzeichnungen von J. UHLMANN. «Nach unten hin verlängert sich der Cylinder in eine Zelle, und an diese setzt sich wieder eine, und an diese eine 3te oft sogar eine 4te und 5te. Diese untern Zellen bilden dann die untern Schichten des Cyl. Ep. ... Stößt nun der Cylinder (a) durch Häutung sich los, so entwickelt sich sehr wahrscheinlich die darunter befindliche Zelle (b) zu einem neuen Cylinder, während dann unterhalb der Zelle c eine neue Zelle gebildet wird.»

1842. Abb. 18 = Fig. 23a, VALENTIN in WAGNERS *Handwörterbuch der Physiologie* (31); rechts unten die von VALENTIN im Text als «selbstständige Bildung» bezeichnete Zelle.

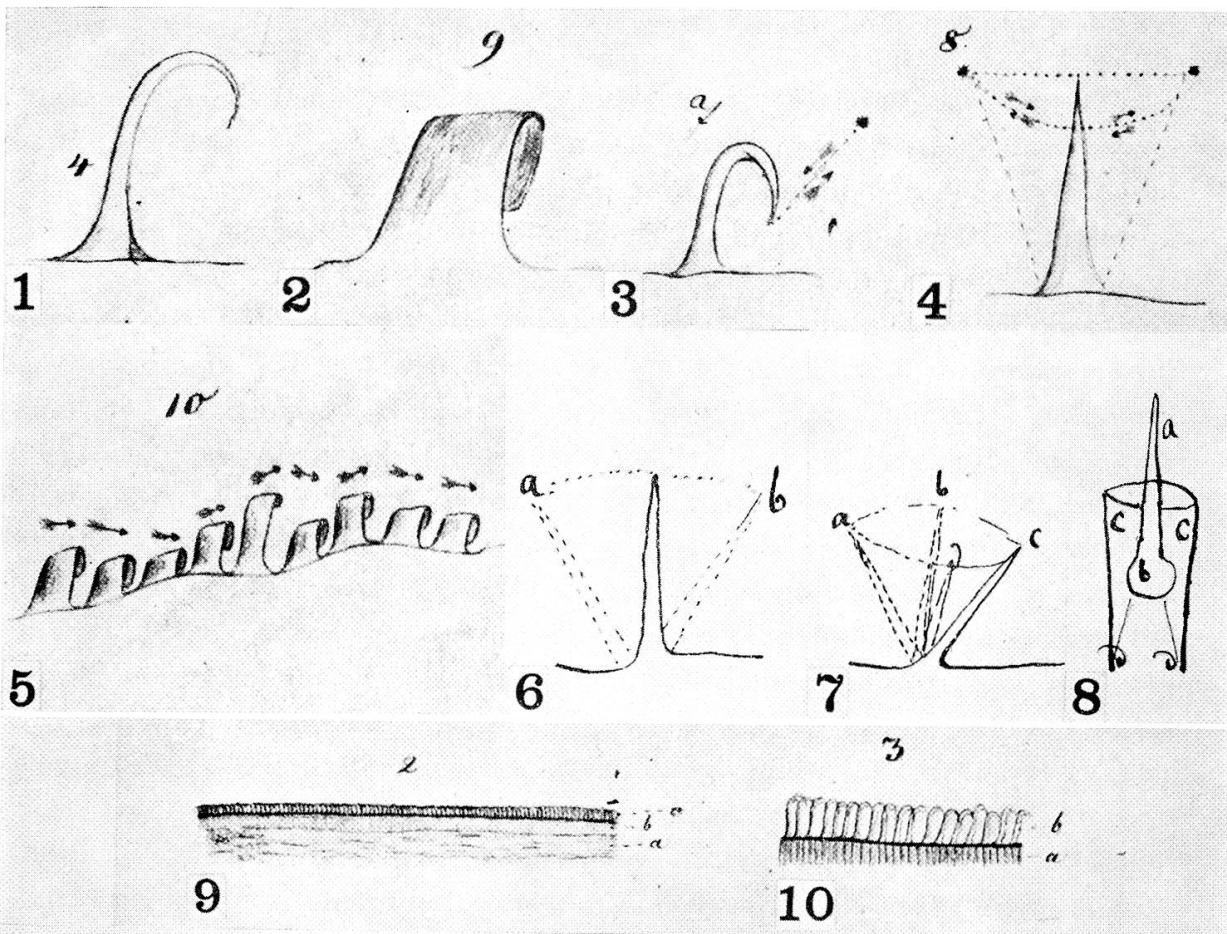


Fig. 1.

Fig. 10.

Fig. 2.

Fig. 23

Dies sind Valentins Beiträge zur Erkennung der Hauptcharakteristika der Zelle sowie seine frühen Hinweise auf gewisse Analogien zwischen pflanzlichen und tierischen Zellen. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß er sämtliche wichtigen und damals überhaupt erkennbaren Merkmale der Zelle mit mehr oder weniger Geschick beschreibt, auch gelegentlich darauf hinweist, daß diese Merkmale sowohl beim Tier wie bei der Pflanze vorkommen, z.B. 1836 (6): Die Kerne im Epithel des Plexus chorioideus erinnern an Zellkerne in Pflanzen. Für seine Erörterungen über die Ähnlichkeit zwischen pflanzlichen und tierischen Zellen geht er aber mit Ausnahme der eben erwähnten Stelle immer von der äußeren Gestalt bzw. Begrenzung und nicht von den übrigen Charakteristika aus: nur wo die tierischen Zellen in ihrer sechs- oder vieleckigen Form den pflanzlichen entsprechen, besticht ihn die Idee, daß sie wirklich etwas Gemeinsames haben könnten. Als bemerkenswert sei noch angeführt, daß er 1838 (20) einen nicht sehr geglückten Versuch unternahm, die Zelldifferenzierung zu erforschen und dabei vor allem das Verhalten der Kerne studieren wollte; diese Arbeit enthält viele Irrtümer, deutet aber in ihrer Zielsetzung wenigstens die für jene Zeit wichtige Idee an, die Kerne könnten möglicherweise ein konstanteres und weniger Modifikationen unterworfenen Zellelement sein als die übrigen Zellbestandteile.

Nun soll gezeigt werden, was Valentin mit seinen eben erwähnten Kenntnissen von Zellen und vom feineren Zellbau bei den Flimmer-«Membranen» ausrichtete. Da es hier um seine Beschreibungen der Flimmerhaare und ihrer Bewegung sowie vor allem des feineren Baus der darunterliegenden «Membranen» geht, werden sämtliche Erörterungen über das Vorkommen oder Fehlen des Flimmerphänomens in den verschiedenen Tierklassen und an den diversen Organsystemen weggelassen, ebenso die vielen Versuche, mit unzähligen Substanzen das Flimmern zu hemmen oder zu fördern. Der *Form der Zilien* selber und der *Art ihrer Bewegung* hat er sehr viel Aufmerksamkeit geschenkt, wie ein Überblick über jene seiner Arbeiten zeigt, die sich mit «Flimmern» im weitesten Sinne befassen (1, 2, 4, 5, 9, 12, 24, 26, 31).

Nach der ersten Mitteilung über das Bewegungsphänomen bei Wirbeltieren aus dem Jahre 1834 (1), worin schon ganz klar festgehalten wurde, daß das Phänomen durch Haare und nicht durch irgendwelche andere Mechanismen hervorgebracht wird, erscheinen in der «Histiogenia» (2), die ebenfalls 1834 entstanden ist, die ersten Zeichnungen dieser Haare sowie ihrer Bewegungen, welche allerdings der Öffentlichkeit nie zugänglich wur-

den (s. Abb. 1–5). Nachdem er hier zwei Bewegungsarten der Zilien, «*motus infundibuliformis*» (trichterförmig) und «*uncinatus*» (hakenartig) postuliert hatte, präzisierten die beiden Entdecker Purkinje und Valentin dann (allerdings ohne Abbildungen) in Paragraph 65 ihres nächsten Werkes aus dem Jahre 1835 (4), daß vor allem drei Bewegungsarten zu beobachten seien, nämlich neben den zwei schon erwähnten noch eine wellenförmige Bewegung des ganzen Haares, ähnlich dem Schwanz der Spermatozoen. Ferner wird festgehalten, daß die Bewegungen unabhängig sind vom Willen, dem Nervensystem und der Aktionsfähigkeit der Muskeln (Paragraph 103). In einem Anhang (Paragraph 116) werden ferner einzelne Flimmerhaare aus der Trachea und der Nasenschleimhaut einer Frau beschrieben, womit auch der Mensch in die Reihe eingeschlossen ist. Eine weitere Arbeit der beiden Autoren (5) bringt noch 1835 die ersten den damaligen Naturforschern zugänglichen 25 Zeichnungen der Haare sowie eine neuerliche Schilderung ihrer Bewegung, wobei der «*motus infundibuliformis*» und der «*motus uncinatus*» beschrieben, die wellenförmige Bewegung nicht mehr erwähnt und dafür das bereits in der «*Histiogenia*» gezeichnete Schema der durch eine ganze Zilienreihe fortschreitenden Krümmung und Wiederstreckung der Haare samt der angeblich dadurch erzeugten Strömung gebracht wird (s. Abb. 5). Der heutige Beobachter ist vor allem erstaunt über die minutiöse Darstellung der Zilien sowie ihrer Bewegungen und jener des Flüssigkeitsstromes. Eine Arbeit von Purkinje aus dem Jahre 1836 (8) bringt dann Kenntnis von dem Flimmerphänomen in den Hirnventrikeln; Valentin referiert darüber im Repertorium (9), wobei er eine Zeichnung zufügt (s. Abb. 14). Gleichzeitig muß er sich gegen Angriffe von MAYER (10) wehren, welcher das Vorhandensein von Zilien schlechtweg leugnet und die Bewegung z. B. einem «Zitterstoff» und ähnlichem mehr zuschreiben will. JOHANNES MÜLLER (11) weist im selben Jahre diese Ansicht zurück und gibt Purkinje und Valentin recht, deutet aber schon hier an, daß man «am gewöhnlichsten» die Bewegung der Wimpern als eine Beugung und Wiederstreckung sehe (S. CLV); 1837 endlich bringt er (15), ausgehend von rein physiologischen Überlegungen, einige Ordnung in die angeblichen verschiedenen Bewegungsarten der Wimpern, indem er geltend macht (S. 18): «Damit Wimperbewegungen eine Strömung in einer Richtung hervorbringen, ist es nöthig, daß die Wimpern nach einer Richtung schlagen und sich krümmen, wie Purkinje und Valentin die Bewegung zuweilen, und wie ich sie in den meisten Fällen sah. Aber auch in diesem Fall entsteht nur eine Strömung, wenn die sich wieder aufrichtende Wimper beim Aufrichten mit

kleinerer Fläche auf die Flüssigkeit wirkt, als beim Schlagen.» Valentin hielt aber an den von ihm einmal postulierten verschiedenen Bewegungen ziemlich hartnäckig fest und brachte z.B. in seinem Kolleg «Allgemeine Anatomie» aus dem Jahre 1839 (26) neben dem «motus uncinatus» auch die trichterförmige Bewegung wieder vor und fügte noch eine «wackelnde Bewegung» hinzu (s. Abb. 6 und 7). WAGNER hingegen sagt 1841 in seinem *Lehrbuch der Physiologie* (24), an dem Valentin mitgearbeitet hat: «Diese trichterförmige Bewegung, welche Purkinje und Valentin angeben, habe ich nicht beobachtet, ebensowenig die von mehreren Beobachtern beschriebene schlängelnde Bewegung der Wimpern, ähnlich derjenigen der Schwänze der Spermatozoen» (S. 460). Auch HENLE schreibt 1841 (30), «nur die letzte Art der Bewegung habe ich deutlich bei Wirbelthieren gesehen» (S. 225), womit er das hakenförmige Sichkrümmen und das anschließende Wiederaufschnellen des freien Wimperteils meint.

Über die Ursache der Wimperbewegung äußert Valentin in seinem oben-erwähnten Kolleg (26) folgende Ansicht, welche er auch mit einer Zeichnung (s. Abb. 8) belegt: «An den Härchen der Nasenschleimhaut des Menschen, vorzüglich bei denjenigen, die bei dem Catarr mit dem Nasenschleim ausgeleert werden, sieht man, daß das Härchen (a) nach unten in einem zwiebelartigen Bulbus in dem Flimmer-Cylinder (c) steckt, von dem bisweilen Streifen (dd) ausgehen, als wenn jedes einzelne Flimmerorgan seinen anziehenden und abstoßenden Muskel hätte. Dieses wird dadurch noch bestätigt, daß bei den Härchen der äußeren Hautoberfläche der Infusorien sich ganz so wie bei den Flimmerhärchen solche Muskeln wahrnehmen lassen.» WAGNER (24) äußert sich darüber viel vorsichtiger: «Man hat, aber gewiß stets nur unklar, im Innern der Flimmerzellen ein streifiges Gefüge gesehen und die Muthmaßung ausgesprochen, es möchten vielleicht hier feine kontraktile Fasern liegen, welche durch Zusammenziehung auf die Cilien wirkten und so die Bewegung vermitteln. Etwas Sicheres darüber anzugeben, ist jedoch, wenigstens mit unsern derzeitigen optischen Mitteln, unmöglich» (S. 463). Im Kapitel «Flimmerbewegung» des WAGNERSchen *Handwörterbuches der Physiologie* von 1842 (31) ist dann auch Valentin skeptischer geworden und sagt zwar, daß von dem Bulbus des Flimmerhaares bisweilen helle Streifen ausgehen, wobei sich aber nicht entscheiden lasse, ob diese Streifen kontraktile Fäden seien (S. 501). Im selben Kapitel (S. 503) bringt er dann gar vier Bewegungsarten der Zilien vor, nämlich hakenförmig, trichterförmig, hin- und herschwankend (wackelnd) und schlängelnd.

Wie sehr zu jener Zeit jedes auch nur fragliche mikroskopische Bewegungsphänomen von Valentin auf Flimmerbewegung hin untersucht wurde, zeigt die merkwürdige Episode der «Flimmerbewegung in den Nervenscheiden», welche die Zirkulation des Nervensaftes bewerkstelligen sollte. Valentin berichtet darüber 1838 im «Repertorium» (19) und fügt bei, er habe dieses Phänomen schon 1836 entdeckt. 1842 (31) gibt er dann allerdings zu, daß er wohl einen hellen Saum gesehen habe, welcher einem eben still stehenden Flimmersaum gleiche, daß aber von dem Auf- und Niederklappen desselben, das er gelegentlich wahrgenommen zu haben glaubte, in den meisten Fällen keine Spur zu beobachten sei (S. 491).

Die genauen Zeichnungen der Zilien sowie die ausgedehnten Untersuchungen und auch Kontroversen um die Art der Wimperbewegungen lassen zumindest den Schluß zu, daß Valentin ein scharfer Beobachter war, der die Flimmermembranen häufig und gründlich vor Augen hatte.

Was hat er nun über den *Feinbau der «Membran»*, auf welcher die Zilien sitzen, herausgefunden? Die erste Veröffentlichung über die Flimmerbewegung (1) sagt darüber gar nichts. In der «Histiogenia» (2) wird die Schicht, welcher die Wimpern entspringen, bei der Erklärung der Abbildungen als «Epithelium fibrosum» bezeichnet (s. Abb. 9 und 10). Im Text (S. 514) heißt es, dieses sei aufgebaut «a fibris firmis, solidis, nullo modo granulosus, aequalibus, pellucidis, rectis, sibi parallelis et perpendiculariter locatis»; die Fibern sollen durch eine homogene, zähflüssige Masse verbunden sein. Hier überwiegt also noch deutlich die alte Faserlehre, wobei aber immerhin die Wendung «nullo modo granulosus» zeigt, daß Valentin auch in diesen vermeintlichen Fasern nach den Körnern gesucht hat, die er im selben Werk in verschiedenen anderen Organen schildert. Noch im gleichen Jahr beschreiben PURKINJE und VALENTIN (4) erneut die Membran in derselben Weise (S. 61); die Körner werden hier überhaupt nicht erwähnt, und im letzten Kapitel, welches der Tracheal- und Nasenschleimhaut des Menschen und ihrer Flimmerbewegung gewidmet ist, schildern die Autoren neuerdings den Flimmersaum, der wie ein Strich aussehe, unter welchem die Schicht jener *fibrösen* Membran liege («cui membranae illius fibrosae stratum subjaceret», Paragraph 116).

Immer noch 1835 (5) folgt dann eine weitere Beschreibung der Flimmermembran (S. 844 ff.), wobei Purkinje und Valentin einleitend wieder erklären, daß eine fibröse Schicht die Unterlage für die Zilien bilde; diese Fibern fänden sich nicht nur in den Flimmermembranen, sondern auch in andern oberflächlichen Membranen ohne Wimpern. Was allgemein «Mu-

cosa» genannt werde, sei histologisch aus verschiedenen Elementen aufgebaut; von diesen «Mucosae» bestünden einige «e massa pellucida, gelatinosa, plus minusve firma et aequali, granulis plerumque non exacte rotundis implicitis ac dissitis» (S. 845), andere wiederum bestünden aus Fibern. Hier wird zwar kurz auf das Vorkommen von «granula» in Schleimhäuten hingewiesen, aber nichts mehr Näheres darüber ausgeführt. Hingegen wird nun ein Beispiel einer aus «Fibern» bestehenden Schleimhaut, nämlich der Trachea des Rindes, erörtert, bei welcher auf dem Knorpel eine Schicht von längs verlaufenden Fasern liege, der gegen das Lumen zu eine Schicht von kurzen senkrechten Fasern folge; darauf sollen dann die Zilien sitzen. Die Autoren verdeutlichen dies mit Zeichnungen, welche im Knorpel einige primitive zellartige Gebilde zeigen (s. Abb. 11 und 13), während die Schicht kurzer vertikaler Fasern dicht unter den Zilien von ferne an zylinderförmige Zellen erinnert (s. Abb. 11, 12 und 13). Bei fortschreitendem Zerfall der Schleimhaut lösen sich dann die kurzen obersten Fibern ab und schwimmen einzeln herum, wobei sich herausstellt (S. 847), daß sie «non aequales esse videntur, nunc undulatim flexae, nunc aliquanto tumidae, nunc singulis locis elevatae e.s. pl. Granulorum sive constituentium sive contentorum vestigia nunquam reperiuntur, sed pellucidae sunt, homogenae, subflavae, ut ne cum muci filis coagulatis primis oculis confundas, cavere Tibi Lector Benignus probe debeas.» Trotz der erstmaligen allgemeinen Erwähnung von «granula» in Schleimhäuten beherrschen hier also die «Fasern» noch deutlich das Bild, wobei allerdings die lumenahen kurzen Fasern in den Zeichnungen etwas an Zylinderzellen erinnern; aber weder an der frischen Flimmermembran noch an der mazerierten beschreiben oder zeichnen die Autoren «Zellen» oder auch nur «Granula».

In einer Publikation aus dem folgenden Jahr 1836 (6) weist Valentin auf die vorige zurück und gibt an, er habe dort den feineren Bau des Flimmer-epithels gemeinsam mit Purkinje dargestellt. Er schildert dann – wie weiter oben bereits besprochen – das Epithel des Plexus chorioideus als aufgebaut aus «Kugeln mit regelmäßiger sechsseitiger Zellenbegrenzung» sowie mit einem Kern, welcher an den in Pflanzenzellen vorkommenden nucleus erinnere; gleichzeitig unternimmt er einen Versuch, die Epithelien nach ihrem Feinbau einzuteilen (S. 96). Dabei unterscheidet er:

1. Ein Epithelium simplex lamellosum ohne deutlich wahrnehmbare innere Bestandteile.

2. Ein Epithelium compositum cellulolum «aus Kugeln in Form sechseckiger Zellen», welche keinen Kern enthalten sollen, was Valentin aber selber mit einem Fragezeichen versieht.
3. Ein Epithelium compositum celluloso-nucleatum mit kernhaltigen Zellen wie dasjenige des Plexus chorioideus sowie
4. das Epithelium compositum vibratorium, von dem er aber nur sagt, «welches auf seiner Oberfläche mit vibrirenden Härchen besetzt ist» und für dessen Feinbau er auf die vorherige Arbeit (5) hinweist.

Interessant an dieser noch recht unzulänglichen Übersicht sind das Fragezeichen Valentins zu der kernlosen Zelle sowie die merkwürdig kurz-angebundene Art, in welcher das Flimmerepithel abgetan und auf die frühere Arbeit verwiesen wird. Da er das Flimmerepithel auch «compositum» nennt, ist anzunehmen, daß er es jedenfalls nicht zu den einfachen homogenen Häuten rechnet; da aber auch kein Hinweis auf seinen zelligen Bau vorliegt, muß man vermuten, daß Valentin den eigentlichen Bau dieser «Membran» noch nicht klar erkannt hat

Purkinje beschreibt nun im selben Jahre 1836 (8) die flimmernden Zilien an der Oberfläche der Hirnventrikel und setzt hinzu (S. 290): «man unterscheidet auch eine Schichte von Körnern, in denen sie befestigt sind und die sehr leicht sich abstreifen, ohne daß die Continuität des Epitheliums verloren geht.» Dies ist die erste klare Angabe, daß die Wimpern in Körnern ihren Ursprung haben. Valentin hat die Flimmerbewegung am Hirnventrikel ebenfalls gesehen, wie aus dem Satze «Auch an einem reifen Schweineföten stellte sie Dr. Valentin sogleich dar» hervorgeht; also müßte man annehmen, daß er doch wohl auch die Körner gesehen hat. Bei der nächsten Besprechung der Flimmerbewegung im «Repertorium» (9), welche Valentin noch in Breslau verfaßt hat*, sagt er aber merkwürdigerweise überhaupt nichts von Körnern oder Zellen als Träger der Zilien; der einzige Passus über die unter den Zilien liegenden Formationen lautet (S. 158): «Wie überall, so ist auch hier der materielle Grund der Flimmerbewegung ein

* Im Vorwort zum 2. Band (1837) des «Repertoriums» schreibt VALENTIN: «Als die erste Abtheilung des ersten Bandes dieses Repertoriums im Drucke eben vollendet und der größte Theil der zweiten Abtheilung desselben schon ausgearbeitet war, änderten sich meine Verhältnisse in der Art, daß ich meinen Wohnsitz aus dem nordöstlichen Deutschland in die westliche Schweiz verlegte.» Die hier besprochene Arbeit (9) befindet sich noch im 1. Teil des 1. Bandes. Valentin zog im August 1836 von Breslau nach Bern, wo er den Lehrstuhl für Physiologie übernahm.

Epithelium eigenthümlicher Art. Dieses besteht aus einer sehr feinen, glatten, durchsichtigen, einfachen Membran, auf welcher die Flimmerhärchen den mathematischen Gesetzen der Stellung gemäß auf das Bestimmteste vertheilt sind.» Er bringt dazu eine Zeichnung (s. Abb. 14), in welcher das Epithel homogen dargestellt ist, dagegen in der darunterliegenden Gehirnmasse einzelne Kugeln angedeutet sind, welche er im zugehörigen Text als «die durch das Flimmerepithelium schwach hindurchscheinenden Kugeln der Nervensubstanz» beschreibt und die Ganglienzellen entsprechen. Es ist zumindest sehr auffallend, daß er die von Purkinje in der vorher besprochenen Arbeit erwähnten «Körner» des Epitheliums mit keinem Worte streift.

1837 publiziert Valentin eine Notiz über seine Untersuchungen an der noch frischen Leiche eines im Oktober 1836 in Bern enthaupteten Verbrechers (12); er demonstrierte damals einer Versammlung von Ärzten unter anderem die Flimmerbewegung in der Nasenschleimhaut, in der Trachea und am Epithel der Seitenventrikel. Wiederum erwähnt er den Epithelfeinbau überhaupt nicht, dafür aber findet sich in der Arbeit die Angabe, daß die Flimmer-«Läppchen» der Nasenschleimhaut aus einer hellen und schwach opalartigen Substanz bestünden. «Auch in ihnen konnte man keinen isolirten Nucleus wahrnehmen», sagt Valentin im nächsten Satz (S. 278). Diese merkwürdige Suche nach einem Kern im Innern der Zilien könnte darauf hindeuten, daß Valentin nun möglicherweise ganz allgemein nach einem Kern sucht, wenn er das Vorliegen einer Zelle vermutet. Genaueres läßt sich darüber nicht angeben, da andere Hinweise dieser Art fehlen. Die Arbeit enthält ferner die weiter oben ausführlich erwähnte Beschreibung der kernhaltigen Epithel-«Blättchen» aus dem Herzbeutel, den Hoden, Nebenhoden und Samenbläschen sowie das Versprechen auf eine baldige allgemeine Übersicht über den Epithelbau. Offenbar hatte er damals wirklich eine ausgedehnte genauere Untersuchung der Epithelien im Sinn, dem noch im Jahre 1837 spricht er neuerdings (13) von «... einer ... diesem Repertorium später einzuverleibenden Abhandlung über die Epithelien des thierischen Körpers». Doch das Jahr 1837 verstrich, ohne daß er etwas über dieses Problem veröffentlichte.

Im September 1837 hielt dann Purkinje an der Versammlung deutscher Ärzte und Naturforscher in Prag Vortrag sowohl über die Körnchen, welche den Plexus chorioideus umgeben als auch «Über den Bau der Magendrüsen» (14), in welcher Rede er eine kurze Gesamtschau seiner Entdeckung von Körnchen in den verschiedensten Organen und Geweben gab: «Wenn

man nun bedenkt, daß die gesamte Epidermis und die Epithelien der Schleimhäute, so wie auch die Flimmermembranen des respiratorischen und Uterinalsystems, aus discreten Körperchen von verschiedener Gestalt und Größe zusammengesetzt sind, so führt uns dieses mit der schon früher geltenden Analogie der Schleimmembranen und der Secretionscanäle auch nun zu der Erkenntnis einer Analogie zwischen dem Enchym der Drüsen und dem Enchym der Membranen, und so wäre hiermit eine neue Bestätigung und Erweiterung jener älteren Analogie mit allen ihren Consequentien gegeben.» Er erwähnt anschließend, daß auch die nicht nach außen offenen Drüsen, wie Thymus, Milz, Schilddrüse u. a. m., größtenteils aus Körnchen bestehen und kommt, nachdem er schon vorher in der Leber, den Nieren, Hoden, Nebenhoden u. a. m. Körner mit Zentralkorn nachgewiesen hat, zum Schluß: «Somit reducirt sich der thierische Organismus fast ganz in drei Elementar-Hauptformen: die flüssige, die körnige und die faserige. Die körnige Grundform dringt wieder eine Analogie mit der Pflanze auf, welche bekanntlich beinahe ganz aus Körnern oder Zellen zusammengesetzt ist» (14).

Hier wurde nun ausgesprochen, daß die Flimmermembranen allgemein aus einzelnen Körperchen bestehen, nachdem Purkinje dies im Vorjahre für die Auskleidung der Hirnventrikel nachgewiesen hatte (8). Der Vortrag Purkinjes wurde erst im nächsten Jahre veröffentlicht; eigentümlicherweise berichtet Valentin in seinem «Repertorium» überhaupt nichts darüber.

Im selben Jahre 1837 kürzte Valentin auf Wunsch der Académie des Sciences seine «Histiogenia»; aber auch diese zweite Fassung wurde nie publiziert. Unter den bei dieser Kürzung angebrachten Korrekturen findet sich der folgende interessante Hinweis (neue Seitenzahl 414, Nr. 460): «Epithelium vibratorium epithelium est celluloso-nucleatum, cujus cellulae cujuscunque superficies ciliorum vel lamellularum vibratorium circulo munitur.» Damit hat Valentin das Flimmerepithel, das noch im Vorjahr bei seiner Übersicht über den Feinbau der Oberflächenhäute (6, S. 96) eine recht unklare Stellung einnahm, den «Epithelia celluloso-nucleata» zugeordnet und gleichzeitig als erster der damaligen Naturforscher die «Körperchen» des Flimmerepithels direkt «kernhaltige Zellen» genannt. Dieser kurze, aber wichtige Beitrag kam der Öffentlichkeit nie zur Kenntnis und ist nicht durch Zeichnungen belegt.

Die frühesten richtigen Abbildungen von Flimmerzellen stammen ebenfalls aus dem Jahre 1837; sie sind in HENLES Werk *Symbolae ad anatomiam*

villorum intestinalium (16), enthalten, in welchem der Epithelbau recht umfassend abgehandelt wird. Zunächst gibt Henle an, daß die oberste Schicht der Haut aus kernhaltigen Zellen besteht (S. 4) und ebenso das darunterliegende Rete Malpighi (S. 5). Nachdem er festgestellt hat, wo überall im Intestinaltrakt diese von ihm «lamellöses Epithel» genannte Oberhaut vorkommt, bespricht er die Innenfläche der Gallenblase, welche er aus länglichen «Corpuscula» aufgebaut findet, «cellularum subrotundarum sive polyedricarum speciem referabant» (S. 13). Gleich darauf erwähnt Henle die 1835 von Purkinje und Valentin (5) beschriebenen kurzen vertikalen Fasern, welche die oberste Schicht des Flimmerepithels bilden sollen, und kommt schon jetzt zum Schluß, daß die von ihm entdeckten «Körperchen», welche er einige Zeilen weiter unten auch als kernhaltig bezeichnet, jenen Fasern entsprechen müssen. Er geht dann über zum Darm und schildert an dessen innerer Oberfläche eine Schicht von kernhaltigen Zylindern, ähnlich jenen «Körperchen» in der Gallenblase. Anschließend versucht Henle die Entstehung dieser Zylinder zu erklären und spricht die Vermutung aus, sie gingen aus mehr zellähnlichen (d.h. vieleckigen, noch nicht zylindrischen) Gebilden am Grunde des Epithels hervor, wie er sie an einer jungen Katze beobachtete. Endlich kommt er auch zum Flimmerepithel, welches ebenfalls aus Zylindern bestehe, «semper fere nucleati» (S. 20), und bestätigt nochmals, daß das von Purkinje und Valentin beschriebene und gezeichnete Stratum fibrosum unter den Zilien nichts anderes sei als diese Reihe von Zylindern. Er zeichnet auch einzelne dieser Zylinder samt Kern und Zilien (s. Abb. 15). Überraschend aber ist, daß selbst Henle nach dieser ausgezeichneten Schilderung der Epithelformationen sich noch nicht ganz im klaren darüber ist, ob eigentlich die Zylinder als Zellen anzusprechen sind! Auch für ihn ist 1837 die Zelle noch hauptsächlich das, was bereits HOOKE darunter verstanden hatte: ein abgeschlossenes Gebilde von runder oder vieleckiger Form; zylinderförmige Zellen kann er sich offenbar schlecht vorstellen, wiewohl er von den polyedrischen Gebilden der Hautepidermis über das mehr zylinderförmige Gallenblasenepithel zu den eigentlichen Zylindern vorgerückt ist und sie alle kernhaltig gefunden hat. Auf Seite 24 gibt er dann eine Hypothese, daß sich Zellen, d.h. im Prinzip kugelförmige oder vieleckige Gebilde, möglicherweise einfach durch Veränderung ihrer Gestalt zu Zylindern umbauen könnten. Ganz sicher ist er aber nicht und fügt bei: «Gravissimum sane pro cylindrorum cum cellulis analogia argumentum foret, si in morbis alterum in alterius locum succedere probarem.»

Von diesem Zögern ist nun allerdings in HENLES Schrift aus dem folgenden Jahre 1838 (17) über dasselbe Problem nichts mehr zu merken. Hier wird ganz klar festgestellt, daß sich sämtliche Epithelien aus Zellen mit Kern und Kernkörperchen («Kern mit Nucleus») aufbauen, wobei er sie einteilt in Pflasterepithel und Zylinderepithel (mit dem Spezialfall des Flimmerepithels), zwischen denen das Übergangsepithel steht (S. 106); die Zylinder werden dabei nun deutlich als «längliche Zellen» bezeichnet. Ferner erwähnt er, daß «beim Cylinderepithelium immer nur eine Schicht recht deutlich ist» (S. 112/113).

Valentin referiert über die Ergebnisse von Henle im «Repertorium» (18), wobei er unter der Überschrift «Die Fortschritte der Physiologie im Jahre 1837» auch gleich HENLES Arbeit aus dem Jahre 1838 (17) anführt. Er scheint also die Wichtigkeit des Problems nur zu gut erkannt zu haben und kündigt auch nochmals die bevorstehende Veröffentlichung seiner eigenen Ansichten auf diesem Gebiete an: «In einer noch diesem Bande des Repertorios einzuverleibenden Abhandlung wird nämlich dargethan werden, daß in den gewöhnlichen, am häufigsten vorkommenden Epitheliumformationen die einzelnen Schichten der Epithelialzellen so über einander liegen, daß die senkrecht über einander stehenden Zellen fadenartig aufgereiht sind und daß diese Formation mit ihrer Entwicklung wesentlich zusammenhängt» (S. 77). In dieser vorausgreifenden Formulierung sind nun die Zellen bereits selbstverständlich; ihre angeblich fadenartige Aufreihung hingegen läßt auf ein gewisses Festhalten Valentins an der alten Faserlehre schließen.

Im selben Jahre 1838 bringt dann SCHWANN sein Postulat der prinzipiellen Gleichheit tierischer und pflanzlicher Zellen sowie ihrer Rolle als letzte Elementarbausteine sämtlicher lebender Organismen in FRORIEPS Notizen (21) zum Vorabdruck, welchem 1839 das ganze Werk (22) folgt. Nach seinem eigenen späteren Bericht* ging er dabei, im Gegensatz zu Valentin, Purkinje und anderen, die hauptsächlich auf Grund der *äußeren*

* Vgl. das bei FLORKIN (35) S. 59–61 reproduzierte Manuskript SCHWANNs für eine Rede anlässlich der Gedenkfeier vom 23. Juni 1878 in Lüttich: «Un jour dinant ensemble avec M. SCHLEIDEN, cet illustre botaniste me signalait le rôle important que le noyau joue dans le développement des cellules végétales. Je me rappelais de suite, d'avoir vu un organe pareil dans les cellules de la chorde dorsale et je saisisais à l'instant même toute l'importance immense que devait avoir la découverte, si je parvenais à montrer que dans ces cellules de la chorde dorsale ce noyau joue le même rôle que le noyau des plantes dans le développement des cellules végétales... Ce fait supposé solidement prouvé par l'observation... devait nécessairement faire supposer la vie individuelle aussi des parties élémentaires des autres tissus et le même mode de formation au moyen de cellules.»

Form und *Begrenzung* schon auf die Ähnlichkeit zwischen gewissen tierischen und pflanzlichen Zellen hingewiesen hatten, ganz ursprünglich vom *Kern* als dem gemeinsamen Hauptcharakteristikum aus – wiewohl diese Idee in seinen beiden Werken nicht mehr so deutlich zutage tritt. Durch diese Verschiebung des Schwerpunkts vom «fakultativen» Merkmal der Wand auf das «obligatorische» des Kerns gelang es ihm, die Spanne zu überbrücken, die bis dahin noch zwischen den umwandeten Pflanzenzellen und den größtenteils wandlosen tierischen Zellen geklafft hatte. Nachdem diese prinzipielle Gleichheit einmal postuliert war, stieß er auch noch bis zur Hypothese vor, die kernhaltige Zelle sei nicht nur ein häufiger Bestandteil der Organismen – was Purkinje, Valentin, Henle und andern damals durchaus selbstverständlich war – sondern der grundlegende Elementarteil jeglicher lebenden Struktur überhaupt.

Im «Repertorium» (20) gibt nun Valentin noch im selben Jahre 1838 einen kurzen Abriß über den Epithelfeinbau, wobei er unterscheidet zwischen Epithelien, deren polyedrische Zellen einfach nebeneinander liegen, ferner solchen, deren Zellen horizontal fadig aufgereiht sowie zuletzt jenen, deren Zellen senkrecht fadig aneinandergereiht seien: «eine Bildung, welche keinem Cylinderepithelium, es mag mit Flimmerhaaren besetzt seyn oder nicht, zu fehlen scheint» (S. 309). Er zeichnet dazu einen Flimmerzylinder (s. Abb. 16), an welchem unten ohne Trennung durch Scheidewände drei weitere Zellen hängen. Eine Anlehnung an die alte Faserlehre bleibt unverkennbar, indem die Selbständigkeit jeder Zelle zugunsten einer Art Faser aufgehoben ist. Für das Bindegewebe war allerdings die aus aufgereihten Zellen bestehende Faser damals und noch für lange ein Begriff, während für das Epithel der beste Kenner jener Zeit, Henle (16, 17), von Fasern nichts wissen will; 1841 schreibt er in seiner *Allgemeinen Anatomie* (30) den bündigen Satz (S. 267): «Was zuerst dies senkrecht aufgereichte Epithelium betrifft, so muß ich gestehen, daß mir kein Fall vorgekommen ist, auf welchen ... die von Valentin und Gerber gegebenen Abbildungen passen.» Valentin hielt nämlich an seiner merkwürdigen Darstellung des Zylinder- und Flimmerepithels fest, wie z. B. aus seinem Kolleg «Allgemeine Anatomie» des Wintersemesters 1839 (26, siehe auch Abb. 17) sowie seinem Satz im *Lehrbuch der Physiologie* von WAGNER (24) hervorgeht (S. 134): «Alle Cylinder- und Flimmerepithelien sind longitudinal senkrecht aufgereiht.» GERBER ist ihm in seiner «Allgemeinen Anatomie» von 1840 (28) darin gefolgt und beschreibt das Zylinderepithel als bestehend aus länglichen, senkrecht stehenden Körpern, welche aus einem Zylinder und zwei bis fünf

Zellen bestünden, und er bezeichnet das Ganze als «frei stehende Zellenfaser» (S. 91).

Obschon ferner Valentin in seinem obenerwähnten Kolleg (26) die Umwandlung des von ihm «primäre Zelle» genannten, aus Kern mit Kernkörperchen und Zelleib bestehenden kugeligen Gebildes in verschiedene differenziertere Formen wie z.B. sternartige Pigment- oder Knochenzellen sehr ansprechend beschreibt, erscheint ihm der Übergang einer runden Zelle in einen *Zylinder* in jenen Jahren offenbar immer noch problematisch. Der Zylinder soll nämlich sowohl aus der nächstliegenden der unter ihm «fadig aufgereihten» Zellen hervorgehen (23, siehe auch Abb. 17 mit Valentins entsprechendem Kommentar) als auch durch Verschmelzung von *zwei* dieser Zellen zustande kommen können (27; S. 205); mit der letzten Annahme entfällt die Schwierigkeit, sich eine Verlängerung der Zelle um mehr als das Doppelte vorstellen zu müssen. Die Zylinder mit zwei Kernen, die Valentin gelegentlich gesehen haben will (s. Abb. 18), wobei es sich wahrscheinlich um Schrägschnitte handelt, sind möglicherweise an dieser Idee der Entstehung aus zwei Zellen nicht unbeteiligt (27; S. 205).

Noch 1842 (31) führt er bei der Besprechung des Zylinderepithels die beiden Möglichkeiten der Zylinderentstehung an, hält nun aber doch die erste für wahrscheinlicher (S. 659); ferner zeichnet er hier endlich unterhalb eines Zylinders eine deutlich von diesem abgetrennte Zelle, welche er als «selbstständige Bildung» anspricht. Was er dabei auch in Wirklichkeit gesehen haben mag (am ehesten liegt ein Schrägschnitt vor) – jedenfalls ist diese untere Zelle nicht mehr durch einen Faden oder eine Faser mit dem Zylinder verbunden (s. Abb. 18).

Allgemein bezeichnend ist auch, daß er im obenerwähnten Kolleg (26) immer noch jene tierischen Zellen, welche den pflanzlichen stark ähnlich sind, als «echte Zellen» hervorhebt.

Rückblickend läßt sich sagen, daß Valentin die Abklärung des Feinbaus der von ihm bei Wirbeltieren entdeckten Flimmer-«Membranen» nur recht mühsam gelang, indem er hier anfänglich die «Körner» übersah, sie dann zwar 1837 als erster «Zellen» nannte und auf ihren Kern hinwies, diese Zellen aber 1838 in eine Art Fasertheorie der Epithelien einbaute, von der er sich erst vier Jahre später wieder lösen konnte. Dies erscheint zumindest etwas auffällig, besonders in Anbetracht seiner weiter oben besprochenen frühen (1835–1837) Beiträge zu der «3. Zelltheorie», seiner häufigen und sehr minutiösen Beobachtungen der Zilien samt ihrer Bewegung und damit der Flimmer-«Membranen» sowie seines wiederholt geäußerten Interesses am

Epithelbau überhaupt. Man kann dafür verschiedene Gründe ins Feld führen, wie Zeitmangel, Wegzug von Breslau im August 1836 und Aufbau einer neuen Existenz in Bern, Beschäftigung mit andern Problemen, insbesondere physiologischen Fragen. Möglicherweise hat er aber doch die Wichtigkeit der zuerst «granula/corpora» und später «cellulae» genannten Körperchen unterschätzt, welche er da und dort im Tiere fand und gelegentlich mit den aus Pflanzen bekannten polyedrischen Gebilden verglich. Ferner sind natürlich gerade die zylinderförmigen Elemente des Flimmerepithels recht verschieden von den «Körnchen» der 3. Zelltheorie und ebenfalls wenig geeignet für direkte Vergleiche mit den damaligen Vorstellungen von der Pflanzenzelle; vielleicht hat er auch deshalb die Elementarteile in den ihm wohlbekannten «Flimmermembranen» erst ziemlich spät erkannt. Daß ihn für dieses Erkennen noch die herkömmliche Idee beeinträchtigte, eine «echte» Zelle müsse eigentlich als Hauptmerkmal eine Wand zeigen, wurde schon angetönt. Diese Vorstellung läßt sich besonders gut bei seinem Lehrer Purkinje nachweisen, der Valentin zweifellos vor allem zu Beginn seiner Laufbahn nachhaltig beeinflusste.

Purkinje nannte die tierischen Bausteine bis 1840 stets «Körnchen» (25, 29) und stellte sie in einen gewissen Gegensatz zu den umwandeten Zellen der Pflanzen – wiewohl auch er schon 1837 (14) auf einige Analogien hingewiesen hatte. Bezeichnend ist seine Beurteilung der Schwannschen Konzeption aus dem Jahre 1840 (29), wo er unter anderem schreibt: «Wir möchten nur das zu starre Festhalten an der Idee der Zelle als Grundschema aller Bildungen als einseitig zu rügen haben ...» (col. 34) sowie ferner «Seine Constructionen sind im Ganzen richtig, finden jedoch eine viel ausgebreitetere Anwendung im Pflanzenorganismus als im thierischen, wo nur wenige entschiedene Zellengebilde vorkommen» (col. 38). Daneben erwähnt Purkinje als tierische Elementarteile neuerdings «Körner» sowie «faserige Gebilde» (col. 38), die er zusammen mit der «homogenen Masse» schon 1837 (14) als Grundbausteine postuliert hatte; man muß also annehmen, daß er nun zu diesen drei Strukturen noch die «entschiedenen Zellen» beifügt (siehe auch STUDNICKA [39], S. 148) und mit diesen vier Elementen den Feinbau sämtlicher Organismen zu erklären versucht. Er kehrt dabei zu der Darstellung zurück, die Valentin unter seinem Einfluß bereits 1835 in der «Histiogenia» (2) gegeben hat. Damit ist zwar rein morphologisch nichts vernachlässigt, aber für den damaligen Stand der Dinge auch nichts gewonnen; denn das große Problem in den Jahren kurz vor 1840 bestand eben gerade darin, endlich die verschiedenen Strukturen auf einen gemein-

samen Nenner zu bringen – selbst um den Preis gewisser Simplifikationen. Daß solche Vereinfachungen für die Gewinnung einer allgemeinen Zellenlehre unumgänglich waren, spricht etwas später VIRCHOW sehr klar in seiner Zellulärpathologie (42) aus; nachdem er in der ersten Vorlesung die Unterschiede zwischen pflanzlichen und tierischen Zellen erörtert hat, schreibt er: «Erst ... wenn man von der Zelle alles ablöst, was durch eine spätere Entwicklung hinzugekommen ist, so gewinnt man ein einfaches, gleichartiges, äußerst monotones Gebilde, welches sich mit außerordentlicher Konstanz in den lebendigen Organismen wiederholt» (S. 7). Es besteht kein Zweifel, daß SCHWANN als erster deutlich diese Richtung eingeschlagen hat. Immerhin betrachtete auch er nach wie vor die Wand als einen durchaus normalen (wenn auch nicht den wichtigsten) Bestandteil der Zelle, so z. B. in seiner Darstellung bei WAGNER (24, S. 139) oder im Hauptwerk (22, z. B. S. 174), allerdings bereits mit der Einschränkung, daß bei vielen Zellen eine deutliche Umhüllung nicht sichtbar sei (22, S. 174). Und sogar noch VIRCHOW vertrat zum Teil in dieser Hinsicht heute überholte Ideen, die erkennen lassen, daß auch er ursprünglich dazu neigte, die Zelle als umwandeten Hohlraum aufzufassen (z. B. in der Zellulärpathologie, 42, S. 7 und 11).

Zusammenfassung

Anhand einer Besprechung jener Arbeiten von G. G. VALENTIN (1810 bis 1883) aus den Jahren 1834–1842, in denen er sich mit Cyto- und Histologie befaßt, werden zuerst seine Beiträge zur Herausarbeitung wichtiger Zellcharakteristika (Kern, Kernkörperchen, Cytoplasma) und zum zelligen Feinbau gewisser Epithelien kurz erörtert sowie seine frühen Hinweise auf einige Analogien zwischen tierischen und pflanzlichen Zellen gestreift. Dann wird verfolgt, wie er nach der 1834 (zusammen mit PURKINJE) beschriebenen Entdeckung der Flimmerbewegung an verschiedenen Epithelien der Wirbeltiere die Erforschung der Zilien und ihrer Bewegungen einerseits, die Abklärung des Feinbaus der «Flimmermembranen» andererseits vorantrieb. Es zeigt sich dabei, daß er wohl minutiöse Schilderungen der Wimpern und ihrer Aktionen vorlegte, hingegen trotz seiner oben erwähnten günstigen Voraussetzungen bezüglich der Zelltheorie den *Feinbau des Flimmer-epithels* nur recht unzulänglich aufzudecken vermochte. Zwischen 1834 und 1837 übersah er dort die «Körner» (wie damals die tierischen Zellen genannt wurden), bezeichnete sie zwar dann 1837 als erster im Flimmer-

epithel mit dem Ausdruck «Zellen», baute diese aber 1838 in eine Art Fasertheorie der Epithelien ein, von der er sich erst vier Jahre später wieder lösen konnte. Auch drang er nicht weiter in Richtung einer allgemeinen Zellenlehre vor. Auf gewisse Unterschiede in der Annäherung an dieses letzte Problem bei Valentin, Purkinje und Schwann wird hingewiesen, wobei die wichtigste Differenz darin zu bestehen scheint, daß SCHWANN ursprünglich vom Kern als dem Hauptmerkmal aller Zellen ausging und so die Kluft zwischen tierischer und pflanzlicher Zelle eher überbrücken konnte, während es Purkinje und Valentin nicht gelang, sich rasch genug vom überlieferten Begriff der Zelle im Sinne eines umwandeten Gebildes zu lösen; sie hoben solche z.B. noch 1839/40 als «echte» bzw. «entschiedene Zellen» besonders hervor.

Literatur

A. Quellen in chronologischer Reihenfolge

V = G.G. VALENTIN, P = J.E. PURKINJE

Rep. = *Repertorium für Anatomie und Physiologie* (VALENTIN)

1. 1834 P + V, Entdeckung continuirlicher, durch Wimperhaare erzeugter Flimmerbewegungen als eines allgemeinen Phänomens in den Klassen der Amphibien, Vögel und Säugethiere, *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. (Müller) 1834*, 391–400.
2. 1835 V, *Histiogenia comparata*. Manuskript im Besitz der Académie des Sciences, Paris. 1. Band: XXXIV + 898 S.; 2. Band (*Explicatio figurarum*): S. 899–985; 3. Band: 57 Tafeln mit Bleistift-, Tusche- und Wasserfarbenzeichnungen.
3. 1835 V, *Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen*, Berlin 1835.
4. 1835 P + V, *De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii continui in membranis cum externis tum internis animalium plurimorum et superiorum et inferiorum ordinem*, Breslau 1835.
5. 1835 P + V, *De motu vibratorio animalium vertebratorum*, *Verhandlg. Leopold. Carol. Akad. Naturf.* 17 (1835) II. Teil, S. 841.
6. 1836 V, Über den Verlauf und die letzten Enden der Nerven, *Nova Acta Acad. Caes. Leop.* 18 (1836), I. Teil, S. 51.
7. 1836 a) V, Feinere Anatomie der Sinnesorgane, *Rep.* 1 (1836) 141;
b) Fortsetzung: *Rep.* 2 (1837) 244.
8. 1836 P, Über die Flimmerbewegung im Gehirn, *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1836, 289–290.
9. 1836 V, Fortgesetzte Untersuchungen über die Flimmerbewegung, *Rep.* 1 (1836) 148.

10. 1836 A. MAYER, *Supplemente zur Lehre vom Kreislauf*. Heft II: Flimmerbewegungen, Leben der Blutsphären, Monadenlehre, Bonn 1836.
11. 1836 J. MÜLLER, Jahresbericht über die Fortschritte der anatomisch-physiologischen Wissenschaften im Jahre 1835, *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1836, I-CCXXXV.
12. 1837 V, Einige an einem Enthaupteten angestellte anatomische Untersuchungen, *Rep.* 1 (1837) 277. Die Hefte 1 und 2 des ersten Bandes sind mit 1836, die Hefte 3 und 4 mit 1837 datiert. Die Arbeiten 12 und 13 wurden noch 1836 entworfen.
13. 1837 V, Bruchstücke aus der feineren Anatomie des *Proteus anguinus*, *Rep.* 1 (1837) 282.
14. 1837 P, Über den Bau der Magendrüsen und über die Natur des Verdauungsprozesses (Vortrag, 19. September 1837). *Ber. Versammlg. dtsh. Naturf. Ärzte* 15 (1838) 174, Zitat nach STUDNICKA (39) S. 112.
15. 1837 J. MÜLLER, *Handbuch der Physiologie des Menschen*, Coblenz 1837.
16. 1837 J. HENLE, *Symbolae ad anatomiam villorum intestinalium, imprimis eorum epithelii et vasorum lacteorum*, Berlin 1837.
17. 1838 J. HENLE, Über die Ausbreitung des Epithelium im menschlichen Körper, *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1838, 103–128.
18. 1838 V, Die Fortschritte der Physiologie im Jahre 1837, *Rep.* 3 (1838) 68.
19. 1838 V, Die Fortschritte der Physiologie im Jahre 1837, *Rep.* 3 (1838) 261.
20. 1838 V, Nachschrift, *Rep.* 3 (1838) 309.
21. 1838 T. SCHWANN, Über die Analogie in der Structur und dem Wachstume der Thiere und Pflanzen, *Neue Not. Geb. Nat. Heilkde.* (FRORIEP) 5 (1838, Januar/Februar) col. 33–36 und 225–229, 6 (1838, April) col. 21–23.
22. 1839 T. SCHWANN, *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen*, Berlin 1839 (zitiert nach: *Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften*, Nr. 176, Leipzig 1910).
23. 1839 V, Fortschritte der Physiologie im Jahre 1838. Histiologische Embryonalentwicklung, *Rep.* 4 (1839) 275.
24. 1838–41 R. WAGNER, *Lehrbuch der Physiologie*, Leipzig 1842. Erstes Buch: *Von der Zeugung und Entwicklung*, entworfen 1838, S. 1–144. Zweites Buch: *Von der Ernährung und Absonderung*, entworfen 1840, S. 145–292. Drittes Buch: *Von der Empfindung und Bewegung*, entworfen 1841, S. 293–496.
25. 1839 P, Über die Analogieen in den Structur-Elementen des thierischen und pflanzlichen Organismus (Vortrag, 16. Januar 1839). *Übers. Arbeiten Veränderungen schles. Ges. vaterländ. Kult. Breslau* 16 (1840) 81. Siehe auch STUDNICKA (39) S. 146/147.
26. 1839 V, Kollegheft «Allgemeine Anatomie» aus dem Wintersemester 1839/40. Nachgeschrieben von JOH. UHLMANN, stud. med. (1820–1882). Im Besitz der medizin-historischen Bibliothek der Universität Bern.
27. 1840 V, Zur Entwicklung der Gewebe des Muskel-, des Blutgefäß- und des Nervensystems, *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1840, 194–235.
28. 1840 F. GERBER, *Lehrbuch der Allgemeinen Anatomie des Menschen*, Bern 1840.
29. 1840 P (Rezension von T. SCHWANN, *Mikroskopische Untersuchungen*, etc., 1839, s. [22]), *Jb. wiss. Kritik* 2 (1840) col. 33–38.
30. 1841 J. HENLE, *Allgemeine Anatomie*, Leipzig 1841.
31. 1842 R. WAGNER, *Handwörterbuch der Physiologie*, Erster Band, Braunschweig 1842.

B. Übrige Literatur zum Thema

32. E.H. ACKERKNECHT, *Rudolf Virchow. Arzt, Politiker, Anthropologe*, Stuttgart 1957.
33. L. ASCHOFF, E. KÜSTER und W.J. SCHMIDT, *100 Jahre Zellforschung*, Berlin 1938.
34. J.R. BAKER, *The Cell-Theory: A Restatement, History and Critique*. Part I: *Quart. J. Microscop. Sci.* 89 (1948) 103–125; Part II: *ibidem* 90 (1949) 87–108 und 331; Part III: The Cell as a Morphological Unit, *ibidem* 93 (1952) 157–190; Part IV: The Multiplication of Cells, *ibidem* 94 (1953) 407–440; Part V: The Multiplication of Nuclei, *ibidem* 96 (1955) 449–481.
35. M. FLORKIN, *Naissance et déviations de la théorie cellulaire dans l'œuvre de Théodore Schwann*, Paris 1960.
36. E. HINTZSCHE, *G.G. Valentin (1810–1883)*, Versuch einer Bio- und Bibliographie. Berner Beiträge zur Geschichte der Medizin und der Naturwissenschaften, Nr. 12, Bern 1953.
37. A. HUGHES, *A History of Cytology*, London 1959.
38. B. KISCH, Forgotten Leaders of Medicine: Valentin, Gruby, Remak, Auerbach, *Trans. Amer. Philosoph. Soc. N. S.* 44 (1954) 2. Teil, S. 142–317.
39. F.K. STUDNICKA, J.E. Purkinjes und seiner Schule Verdienste um die Entdeckung tierischer Zellen und um die Aufstellung der «Zellen»-Theorie, *Acta Soc. Sci. Natur. Moraviae* 4 (1927) 97–168.
40. F.K. STUDNICKA, Aus der Vorgeschichte der Zellentheorie (Milne-Edwards, Dutrochet, Raspail, Purkinje), *Anat. Anzeiger* 73 (1931/32) 390–416.
41. F.K. STUDNICKA, Purkinjes histologische Arbeiten, *Anat. Anzeiger* 82 (1936) 41–66.
42. R. VIRCHOW, *Die Cellularpathologie*, Berlin 1858.
43. M.B. VOLF, Valentin's Manuscript «Histiogenia comparata», *Věstník české zoologické společnosti v Praze* 6-7 (1938/39) 476–512.
44. R. WATERMAN, *Theodor Schwann, Leben und Werk*, Düsseldorf 1960.