(Aus dem anatomischen Institute zu Berlin.)

Die Entwicklung der Spermatozoiden.

Von

Dr. **D. Biondi.**

Hierzu Tafel XXVI, XXVII und ein Holzschnitt.

I.

Noch vor wenigen Jahren war es nicht schwierig, sich nach dem Stande unserer damaligen Kenntnisse über die Spermatogenese eine bestimmte und klare Vorstellung zu verschaffen. Heutzutage können wir das nicht mehr sagen; durch zahlreiche neue Arbeiten sind zwar unsere Kenntnisse bezüglich dieses Vorganges ausserordentlich vermehrt, aber unter bedeutender Einbusse an Klarheit und Einigkeit in den Anschauungen.

Kölliker¹⁾, Henle²⁾ und Andere fanden in den Samenkanälchen nur zwei Arten von aufeinander folgenden runden Zellen mit verschiedenen grossen Kernen; diese gaben nach ihnen in letzter Metamorphose die Samenfäden. Sertoli³⁾ aber beschrieb im Jahre 1865 noch andere eigenthümliche Elemente, die der Kanälchenwand mit der Basis aufsitzend und mit dem Körper durch die dichte Schicht von runden Zellen hindurchgehend, in das Kanälchenlumen vorragten, wo sie oft verzweigt erschienen. Später theilte Sertoli⁴⁾ dasselbe Element in peripherisches Ende oder Ba-

1) A. Kölliker, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, herausgegeben von v. Siebold und Kölliker. Siebenter Band. 1856. S. 262. 270.

2) J. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. 1. Auflage. 1866. S. 356. II. Auflage. 1874. S. 370.

3) E. Sertoli, Dell' esistenza di particolari cellule ramificate nei canalicoli seminiferi del testicolo umano. Giornale Morgagni. Anno 1865. p. 31. — Osservazioni sulla struttura dei canalicoli seminiferi. 1^a. Comunicazione preventiva. Gazzetta Medica Italiana. 1871.

4) E. Sertoli, Struttura dei canalicoli seminiferi e sviluppo dei nemaspermii del ratto. Torino. Vincenzo Bona. 1878. p. 10–20.

sis, Körper und centrales Ende, denen er ganz bestimmte Charactere gab. Die breite, abgeplattete Basis stehe in ihrem ganzen Umfange ohne Grenzlinie in direkter Berührung mit den benachbarten gleichwerthigen Elementen und, in der Regel wenigstens, auch mit der Kanälchenwand. Sie enthalte einen kugeligen oder ovalen Kern mit doppelt contourirter Membran, durchsichtigem homogenem Inhalt und relativ grossem Kernkörperchen. Der Körper habe eine prismatische Gestalt mit unregelmässigen, gezackten und unbestimmten Contouren. Das centrale Ende, das in das Kanälchenlumen vorspringe, sei glatt und rund oder tief gezackt, je nach dem Verhältniss zu den Nachbar-Elementen und nach der Härtingsflüssigkeit, die benutzt sei. Was die Function betrifft, so meint Sertoli, dass möglicherweise diese Elemente denselben sekretorischen Werth wie cylindrische Drüsen-Epithelien hätten und bezeichnet sie daher als epitheliale, verzweigte und fixe Zellen im Gegensatz zu den mobilen, repräsentirt durch die runden Zellen.

Viele Beobachter, wie Kölliker¹⁾, Boll²⁾, v. La Valette³⁾, Merkel⁴⁾, Henle⁵⁾ etc. bestätigten nun das neue von Sertoli gefundene Element und zwar gaben Merkel und Henle demselben den Namen „Stützzelle“, indem sie annahmen, dass dasselbe dazu da sei, um dem beträchtlichen Zelleninhalt der Samenkanälchen als eine Art Gerüst zu dienen.

Wie man sieht, wird die alte Ansicht über den Ursprung der Samenfäden durch diese Befunde nicht erschüttert, indem auch Sertoli dieselben von den runden Zellen des Samenkanälchen-Inhaltes ableitet.

Im Jahre 1871 unterlagen jedoch diese Anschauungen durch die Arbeit v. Ebner's⁶⁾ einer völligen Umwälzung. Die Samen-

1) Kölliker, Gewebelehre. 5. Aufl. S. 531.

2) Boll, Beiträge zur mikroskop. Anatomie der acinösen Drüsen. Inaugural-Dissertation. Berlin 1869. p. 21.

3) v. La Valette, Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. p. 527.

4) Merkel, Göttinger Nachrichten. 1869. Nr. 1. — Reichert's u. du Bois-Reymond's Archiv. 1871. S. 1.

5) Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. 1874. Bd. II. L. II. S. 370.

6) Victor v. Ebner, Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen

fäden stammen nach des Letzteren Untersuchungen nicht von den runden Zellen, sondern direkt von den oben genannten Elementen, die deshalb Spermatoblasten genannt wurden. Dies Element allein ist von Bedeutung für die Samenfädenbildung, während (die anderen, runden Zellen, obwohl sie den grösseren Theil des Samenkanälcheninhalts bilden, nur Abkömmlinge von weissen Blutkörperchen seien und eine nebensächliche Rolle spielten. Sie bilden durch Umwandlung und spätere Auflösung die Zusatzflüssigkeit, welche die Fortleitung der Samenfäden zu erleichtern bestimmt ist. Die Spermatozoiden aber stammen von dem nackten Protoplasma des centralen Endes der Spermatoblasten. Man sehe hier einen runden Kern — Kopf — erscheinen, bald darauf die Verästelung in Lappen, von denen Mittelstück und Schwanz der Samenfäden stammen.

Die v. Ebner'sche Theorie gab Anlass zu zahlreichen neuen Arbeiten, die jedoch in ihren Resultaten weit auseinander gingen. Zusammenfassend kann man kurz sagen, dass Sertoli¹⁾, v. La Valette St. George²⁾, Merkel³⁾, Henle⁴⁾ und neuerlich Renson⁵⁾, Swaen, Masquelin⁶⁾ und Wiedersperg⁷⁾ gegen die Ebner'sche Theorie sich erklären, während Neumann⁸⁾, Krause⁹⁾, v. Mihal-

und die Entwicklung der Spermatozoiden bei den Säugethieren und beim Menschen. 1872.

1) E. Sertoli, l. c.

2) v. La Valette, Ueber Genese der Samenkörper. Archiv. f. mikrosk. Anatomie. V. Mittheilung. XV. Band. 1878.

3) Merkel, Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv. 1871. S. 644. — Merkel, Untersuchungen aus dem anatomischen Institute in Rostock. 1874. S. 29.

4) Henle, l. c.

5) Renson, De la Spermatogénèse chez les mammifères. Archives de Biologie. 1882.

6) Swaen et Masquelin, Etude sur la Spermatogénèse. Archives de Biologie. 1883. Tome IV. Fascicule IV. Pag. 791. 798.

7) Wiedersperg, Archiv f. mikrosk. Anatomie. 1885. Bd. 25. I. Heft. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. — S. 113—130.

8) C. Neumann, Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften. 1872. S. 881. Ueber die Entwicklung der Samenfäden. Zweite vorläufige Mittheilung.

9) W. Krause, Allgemeine und mikroskop. Anatomie. 1876. S. 254.

kovies¹⁾, Frey²⁾, Müller³⁾, Toldt⁴⁾ u. A. sich derselben anschliessen.

Die erstgenannten Forscher, besonders Sertoli und Merkel, beschreiben sorgfältig die einzelnen Umwandlungen, die die Hodenzellen erleiden. Zuerst verwandeln sich die Zellen, welche an der Kanälchenwand haften (Keimzellen nach Sertoli), allmählich in grössere Zellen, die er „Samenzellen“ (*cellule seminale*) nennt und später in die sogenannten Nematoblasten, aus denen weiterhin die Nemaspermen oder Spermatozoiden hervorgehen. Der Kern des runden Elements jüngster Generation — Nematoblast — rückt nach dem peripherischen Pole der betreffenden Zelle, um dort den Kopf zu bilden, indessen von dem gegenseitigen Zellen-Pole der Schwanz und das Mittelstück des Samenfadens entspringt. Nach Sertoli-Merkel's Meinung findet man die Nemaspermen bereits in die Körper der Epithelial- oder Stützzellen eingelagert, wenn die Entwicklung derselben begonnen hat. Die ersten Erscheinungen der Abgrenzung des Kopfes zeigen sich schon, wenn das Faden bildende Element in die an der Seite der Stützzellen befindlichen Nischen einrückt (Merkel), welche nach Sertoli erst durch den Druck von Seiten der runden Zellen entstehen sollen. So lässt sich, ohne die Entwicklung der Nemaspermen aus den runden Elementen in Zweifel zu ziehen, ihre Vereinigung in Bündel um die Stützzellen erklären. Bestätigung findet ferner diese Auffassung durch die Thatsache, dass stets neben den in den Nischen liegenden Nemaspermen jüngere Form der letzteren frei zu finden sind.

Die Anhänger der Ebner'schen Theorie beschreiben die Spermatoblasten eingehend und verfolgen in allen Stadien die Entwicklung der Spermatozoiden aus denselben. Neumann besonders lässt mittelst freier Kernbildung den Kopf des Spermatozoiden aus dem Spermatoblasten hervorgehen und will häufig ganz

1) V. v. Mihalkovics, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. S. 228—236. — (Abdruck aus den Berichten der math.-phys. Classe der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. 1873.)

2) H. Frey, Grundzüge der Histologie. 1885. S. 198. Desselben Lehrbuch der Histologie und Histochemie. 1876. S. 608.

3) Müller, Anatomie und Physiologie des Rindes. 1876. I. Theil der Rindviehzucht von Fürstenberg und Rode.

4) C. Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre. 1877.

abgetrennte Theile des Spermatoblasten im Kanälchenlumen gefunden haben, welche dann einen ganz anderen Ursprung der Nematospärmen vertauschen und so die Auffassung Merkel's und Sertoli's erklären könnten.

Zwischen diesen weit auseinandergehenden Meinungen der verschiedenen Autoren nimmt nur Blumberg¹⁾ einen vermittelnden Standpunkt ein. Er behauptet, dass möglicherweise die Samenfasern sowohl von den Spermatoblasten als auch von den runden Zellen abstammen könnten.

So lagen die Verhältnisse, als ich, um mir selber ein Urtheil zu bilden, im vorigen Jahre diesen Gegenstand zu studiren begann, in Folge einer Aufforderung Seitens des Prof. Waldeyer, dem ich hiermit meinen wärmsten Dank ausspreche.

II. Untersuchungsmethode.

Anfangs beschränkte ich mich auf die Untersuchung von Ratten- und Stierhoden, also dieselben Untersuchungsobjecte, welche hauptsächlich von den früheren Forschern gewählt worden waren, dann dehnte ich, um die gewonnenen Resultate in weiterem Umfange zu bestätigen, meine Studien auf Kater, Hund, Kaninchen, Meerschweinchen, Pferd, Schwein, Java-Affe, Antilope (*Portax picta*), *Rana temporaria* und *Triton taeniatus* aus.

Fast immer habe ich, um die Modificationen, denen die primitiven Elemente unterliegen, besser zu verstehen, die Hoden von ganz jungen und von erwachsenen Thieren derselben Species bearbeitet.

Um die Kenntniss der verschiedenen Theile des Samenkanälcheninhalts zu erleichtern, habe ich oft die Elemente in absolut frischem Zustande in indifferenten Medien untersucht. Unter diesen fand ich die Augenflüssigkeit, dem Untersuchungsthier entnommen, oder Jodserum in geeigneter Concentration am vorteilhaftesten.

Wichtiger sind die Untersuchungen der in lebensfrischem Zustande gehärteten Präparate. Zur Härtung habe ich alle von den

1) A. Blumberg, Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen des Menschen und der Thiere. Königsberg i. Pr. 1873.

früheren Autoren angegebenen Mittel benutzt, aber zweifelsohne verdient die Flemming'sche Flüssigkeit — 15 Thl. 1% Chromsäure, 4 Thl. 2% Osmiumsäure, 1 Thl. Acid. acet. glaciale —, welche bisher (abgesehen von Grünhagen, s. dessen vorläufige Mitth. Centbl. 1885, Juli) noch nicht bei den Hodenuntersuchungen angewandt worden ist, den unbestrittenen Vorzug. Gewöhnlich liess ich die Flemming'sche Flüssigkeit auf ganz kleine Stücke 24—28 Stunden einwirken. Auch Chromsäure — 1% — und Osmiumsäure — 0,08% — haben oft gute Erfolge gegeben.

Aeusserste Dünnhheit der Präparate und die Erhaltung der topographischen Verhältnisse der Elemente der Samenkanälchen sind das Wichtigste bei der Untersuchung.

Das Erstere erreicht man mit einer guten Einbettungsmethode. Nur die Methode von Bütschli¹⁾, d. i. die Einlegung der gehärteten Stücke zuerst in reines Chloroform und dann in eine Lösung von Paraffin-Chloroform gestattete mir, feine Schnitte zu erzielen, die häufig nur eine Zellschicht enthielten.

Die topographischen Verhältnisse conservirte ich am besten, indem ich die einzelnen Schnitte auf dem Deckglas anklebte. Besonders erlaubte mir dies folgendes Verfahren:

Der Schnitt wird vom trocknen Messer des Mikrotoms direkt mit einer Platinnadel auf ein Deckglas gebracht, in dessen Centrum ein Tropfen Alkohol — 50% — befindlich ist. Auch wenn der trockne Schnitt etwas gefaltet ist, breitet er in Berührung mit Alkohol sich vollständig über die Deckglasoberfläche aus und haftet nach $\frac{1}{2}$ oder 1 Stunde in Folge der Verflüchtigung des Alkohols dem Deckglas fest an. Bei meinen späteren Untersuchungen fand ich es vortheilhaft, um eine vollständige Verbindung zwischen der unteren Oberfläche des Schnittes und der oberen des Deckglases zu erreichen, letzteres mit dem Präparate 24 Stunden im Brütapparate bei 35°—37° C. zu halten, was, wie ich ausdrücklich hinzufüge, die histologische Structur des Gewebes nicht im mindesten verändert. Nachher wird, wie gewöhnlich, das Deckglas, um das Paraffin zu lösen, in Xylol oder Terpentinöl gebracht, dann in Alkohol, Färbungsflüssigkeit etc.

1) O. Bütschli (Heidelberg), Modification der Paraffineinbettung für mikroskopische Schnitte. Separatabdruck aus dem „Biologischen Centralblatt“. 1. Jahrgang.

Zur Färbung eignet sich am besten das Safranin, das als gesättigte, alkoholische oder wässrige Lösung, in feuchter Kammer und bei einer Temperatur von 35° C. $\frac{1}{2}$ —1 Stunde eingewirkt hat, während das Deckglas auf der Flüssigkeitsoberfläche schwimmt. Mit dieser Substanz färben sich alle Elemente der Samenkanälchen, besonders aber die Spermatozoiden und die Kernkörperchen. Bei der Anwendung von Safranin muss man übrigens nicht lange mit Alkohol auswaschen und ebenso auch einen langen Aufenthalt in Nelkenöl vermeiden, welches wie der Alkohol sehr leicht die Farbe auszieht. Am besten ist es, die entwässerten Präparate in Terpentinöl aufzuhellen und dann in Canadabalsam einzuschliessen.

III. Beobachtungen.

Die Beobachtungen an den verschiedenen Säugethierhoden haben meist dieselben Resultate gegeben; ich will deshalb mit wenigen Ausnahmen bloss diejenigen Befunde ausführlich mittheilen, die ich beim Stier gehabt habe.

In Querschnitten von Samenkanälchen eines sechs oder acht Wochen alten Kalbes — Figur 1 — sieht man auf der Membrana propria am Rande nur eine ununterbrochene Reihe von Kernen (a) und in der Mitte eine reichliche, gelbliche Substanz (b), in welcher ohne bestimmte Ordnung noch andere spärliche Kerne eingebettet sind (c). Die peripheren Kerne sind rund, nahezu gleich gross, kreisförmig angeordnet und stehen in Berührung mit der Membran und mit einander. Das Protoplasma der Zellenleiber ist nicht deutlich abgrenzbar; es scheint in die erwähnte gelbliche Substanz (Zwischensubstanz) überzugehen. Die Kerne hingegen sind scharf abgegrenzt und gut tingirt. Es ist kein Kernkörperchen zu sehen, aber fast immer einige stärker gefärbte Punkte. Wesentliche Unterschiede zwischen den mehr peripherisch und den nach innen liegenden Zellen resp. Kernen konnte ich im Hoden junger Thiere nicht finden, nur kann man sagen, dass die letzteren etwas grösser sind als die ersteren.

Die oben erwähnte gelbliche Substanz (b) füllt alle Spalträume zwischen den Kernen aus und ist oft in so grosser Menge vorhanden, dass ein Kanälchenlumen nicht zu sehen ist. In gehärteten Präparaten nimmt dieselbe oft sonderbare Gestaltung an; meistens

scheint sie in radiärer Richtung gespalten. Was die Structur dieser Substanz betrifft, so sieht sie in gehärteten Präparaten entweder homogen oder feinkörnig aus. Ersterer Zustand scheint der normale, der andere ist wohl durch Zerfall der Kerne hervorgerufen. In einigen Präparaten fallen, nach längerem Auswaschen in Alkohol, die Kerne aus und es bleibt diese zähe Substanz allein übrig, die so eine grob verzweigte Form darbietet.

Zerzupft man ein solches frisches Hodenkanälchen in Augenflüssigkeit, so sieht man viele Klümpchen von dickflüssiger Masse und runde Zellen oft mit Fortsätzen und glänzenden Kernkörperchen.

Der Kanälcheninhalt — Fig. 2 — einer noch nicht geschlechtsreifen — ungefähr 3 Wochen alten — Ratte besteht aus verschiedenen runden Zellen in einer zähen Zwischensubstanz. In der peripheren Zellschicht, auf der *Tunica propria* liegend (a), sieht man gleichartige, runde Kerne, die in regelmässiger, radiärer Ordnung gruppiert sind. In der Mitte zeigen sie Kernkörperchen von verschiedener Grösse. Nach innen folgt auf diese Schicht noch eine andere (b), auch von runden, aber etwas grösseren und nicht regelmässig radiär angeordneten Elementen. Alle diese beschriebenen Zellen stehen in deutlicher Aufeinanderfolge und vermehren sich durch Theilung: man sieht nämlich in der mittleren Schicht viele Zellen mit karyokinetischen Figuren, ferner solche mit mehreren Kernen, welche eingeschnürt und mit zwei Kernkörperchen versehen sind.

Die Kerne der im Centrum des Kanälchens gelegenen runden Zellen werden zu grossen von der Zwischensubstanz begrenzten Körnchenhaufen (c). Nach dieser Metamorphose scheinen die Elemente im ruhenden Hoden zu Grunde zu gehen.

Ausserdem sind im Kanälcheninhalt der Ratte noch andere grosse, ganz hell contourirte, runde, kernlose und niemals gefärbte Elemente (d) vorhanden, die wir später noch häufiger bei der geschlechtsreifen Ratte finden werden und für Klümpchen von hyaliner Substanz halten müssen. Die Zwischensubstanz, auch bei der Ratte sehr reichlich, füllt häufig das Kanälchenlumen, nur erscheint sie mehr granulirt.

Im Hoden vom jungen, ungefähr 6 Monate alten Kater findet man dieselbe zähe Substanz mit vielen eingelagerten Kernen. — In Hoden von noch nicht geschlechtsreifen Thieren anderer Species ist ganz dasselbe zu sehen.

Der Kanälcheninhalt von noch nicht geschlechtsreifen Säugthieren besteht demnach aus runden Zellen und einer Zwischensubstanz. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den runden Zellen scheint in dieser Periode nicht vorhanden zu sein. Die Zwischensubstanz entsteht wahrscheinlich durch Zerfall der Zellen und ist wohl eine Art von Eiweisssubstanz, welche durch Einwirkung härtender Agentien sehr zähe wird und ein eigenthümliches netzartiges Gefüge annimmt.

Das mikroskopische Bild des Samenkanälchens vom brünstigen Stier ist höchst mannigfaltig. Was mir zunächst auffiel, war das gleichzeitige Vorkommen fast aller Entwicklungsstufen von Samenfäden nicht nur in demselben Präparate, sondern auch in den einzelnen Kanälchenquerschnitten desselben Präparates, wie auch in den Elementen desselben Sectors eines Kanälchenquerschnittes.

Die Figur 3 zeigt z. B., dass dicht an der Kanälchenwand nebeneinander Elemente von ganz verschiedenen Charakteren liegen (a), denen zum Lumen hin andere, in concentrischen Reihen angeordnet, ebenfalls in verschiedenen Entwicklungsstadien befindlich (b), folgen. Zwischen allen sieht man dann, senkrecht auf der Kanälchenwand und bald mit, bald ohne peripherischen Kern die Spermatoblasten der Autoren mit Spermatozoiden (c).

Was ferner in die Augen springt, da wo die topographischen Verhältnisse gut erhalten sind, ist die säulenartige Anordnung der Zellen. Von der Peripherie nach dem Lumen sieht man, dass einem basalen Elemente auf derselben Linie ein zweites, drittes, viertes bis sechstes folgt, ferner, dass alle Säulen mehr oder weniger nach dem Lumen convergiren und dass mit unbedeutenden Unterschieden alle aus derselben Zahl von Gliedern bestehen.

Wenn wir nun die Stadien oder Phasen, welche die einzelnen Säulen durchlaufen, verfolgen, können wir uns von der Entstehung der Spermatozoiden aus den Elementen der Säulen sehr leicht überzeugen.

Man kann an den Präparaten 8 solcher Phasen unterscheiden, welche an dem nebenstehenden Schema mit den Ziffern 1—8 bezeichnet sind.

St.Z. (Stammzelle). M.Z. (Mutterzelle). T.Z. (Tochterzellen).

Erste Phase. Bei starker Vergrößerung stellt sich uns eine Säule von Elementen dar, wie in Fig. 4, und 4., Taf. XXVI. In derselben sehen wir drei charakteristische Arten von Zellen, die von der Peripherie nach dem Centrum drei bestimmte Zonen, von mir erste, zweite, dritte Zone genannt, bilden. Ohne Ausnahme besteht die erste Zone aus nur einem Elemente (a), die zweite aus eins bis drei, meistens zwei Elementen (b), die dritte aus zwei bis acht, meistens vier Elementen (c).

Das Element der ersten Zone, das ich Stammzelle (St.Z.) nenne (a), liegt dicht an der Tunica propria des Kanälchens; ist rundlich und zeigt deutlich Zellmembran, Zelleib, Kern und Kernkörperchen. Die Zellmembran von diesem und den folgenden Elementen erscheint in Präparaten aus Flemming'scher Flüssigkeit wie eine ganz feine, schwarze, mitunter wellige Linie, die

häufig von der protoplasmatischen Zwischensubstanz sich nicht deutlich abgrenzt und manchmal, ebenso wie der äussere Theil des Zellprotoplasmas, etwas gestreift erscheinen kann. Man sieht solche Streifen besonders nach dem central gelegenen Pole des Elementes, wo es in Berührung mit dem ersten Elemente der zweiten Zone steht. Im übrigen Theil ist der Zelleib in der Regel ganz klar und zeigt nur ausnahmsweise spärliche, kleine, schwarze Körner. Der Kern, fast immer ganz rund und mit distincter Begrenzung, zeigt oft eine äussere, mit Safranin rosa gefärbte, und eine centrale intensiv rothe Zone. Die äussere Zone ist meist fein, die innere grob granulirt, die Grenze zwischen beiden manchmal maulbeerförmig gekerbt. Unter den gröberen Körnern der inneren Kern-Zone erscheint in der Regel eines sehr deutlich in der Mitte, welches vielleicht das Kernkörperchen repräsentirt.

Die Elemente der zweiten Zone, die ich Mutterzellen (M. Z.) nenne, sind einander ähnlich, etwas grösser als die der ersten Zone, aber mehr oval. Sie haben ebenfalls eine Grenzlinie, die indessen oft in die Zwischensubstanz übergeht. Der Kern ist gross und eckig und besteht aus einer Anhäufung von chromatischer Substanz, welche verschiedene Kerntheilungsfiguren zeigen kann.

Die Elemente der dritten Zone, die ich Tochterzellen (T. Z.) nenne, sind ein- — Fig. 4' — oder zweireihig gruppiert — Fig. 4''. Sie haben pflasterförmige Gestalt und sind von einer feinen Grenzlinie umgeben. Der Zelleib ist ganz klar oder zeigt kleine protoplasmatische Häufchen. Der Kern ist rundlich und scharf begrenzt. In demselben sind zwischen unregelmässigen Anhäufungen von protoplasmatischer Masse oft 2—3 Kernkörperchen zu sehen, die fast rund und in Flemming'scher Flüssigkeit schwarz gefärbt erscheinen und oft auf der Kernmembran liegen.

Jede Säule steht genau senkrecht auf der Kanälchenwand und bildet ein Prisma mit der Spitze gegen das Lumen hin, eine Configuration, welche wohl durch die Raumverhältnisse innerhalb des Kanälchens bedingt ist.

Die verschiedenen Theile einer Säule stehen in directer Berührung mit einander, während die Säulen selbst seitlich durch etwas Zwischensubstanz von einander getrennt sind.

Alle Glieder je einer Säule entstehen aus der Stammzelle. Zu einer gewissen Periode sieht man, dass der Kern der Stamm-

zelle grösser und granulirt wird, sich einschnürt und in zwei Theile zerfällt. Es entsteht so die erste Mutterzelle, die weiterhin Tochterzellen gibt. Im Ganzen scheint eine Stammzelle etwa vier bis sechs Generationen produciren zu können, was ich aus dem Verhalten der Zellen in den Säulen schliessen möchte —, wonach sie dann selbst die gleichen Metamorphosen durchmacht wie die von ihr gelieferten Mutter- und Tochterzellen. Die neugebildeten Elemente werden, weil seitlich kein freier Raum ist, durch die *Vis a Tergo*, in einer Linie bis zum Centrum des Kanälchens vorgeschoben.

Die zweite Phase — Fig. 5 Taf. XXVI und Holzschnitt Phase 2 — charakterisirt sich durch die Umwandlung der Elemente der dritten Zone (Tochterzellen) in Spermatozoiden, während die Elemente der zweiten Zone (Mutterzellen) Tochterzellen geworden sind und das Element der ersten Zone (Stammzelle) die Merkmale einer Mutterzelle angenommen hat.

Im Einzelnen stellt sich dieser Vorgang folgendermassen dar: Der Kern der Tochterzellen (dritte Zone) begibt sich nach dem peripherischen Pole des Elementes, während dasselbe im Ganzen oval wird. Am Pole selbst sieht man eine nach der Kanälchenwand gerichtete Spitze. Dies ist die erste Erscheinung der Kopfes des Spermatozoiden. — Gleichzeitig ist der Kern wie das ganze Element noch schmaler geworden, während man die 2 oder 3 Kernkörperchen, die wir in dem Elemente vorher gefunden haben, nicht mehr sieht. Später perforirt die erwähnte Spitze die Kernmembran, der Kerninhalt nimmt das Aussehen eines Stäbchens mit einem abgerundeten peripheren (a) und einem scharf abgeschnittenen centralen Pole (b) an; der Zelleib sowie der achromatische Theil des Kerns wird frei und gibt eine durchsichtige oder feingranulirte Substanz ab, die manchmal rings um den metamorphosirten Kern in ovaler Form bestehen bleibt. In dieser Periode der Spermatozoiden-Entwicklung sieht man mit sehr starker Vergrößerung stets ein Bläschen (c) — die primitive Kernmembran —, welche an dem centralen Pole hängen bleibt, während sich in der Mitte eine ganz feine, kaum sichtbare Linie zeigt, die den Schwanz des Nemasperms vorstellt. Später werden die Contouren des Kopfes noch schärfer, der Schwanz perforirt, wie es scheint, das Bläschen, welches nachher mit dem unteren Ende des Kopfes das Mittelstück bildet.

In Folge dieser Beobachtungen kann ich mich denen anschliessen, welche der Meinung sind, dass alle 3 Theile des Spermatozoiden, d. i. Kopf, Mittelstück und Schwanz nur von dem Kern ihren Ursprung nehmen und zwar nur von dem chromatischen Theil desselben, während der achromatische Theil und der Zelleib die zähe, durchsichtige, oben erwähnte „Zwischensubstanz“ gibt¹⁾. Diese Beobachtung bestätigt somit in vollem Umfange die von Kölliker über diesen Punkt ausgesprochene Meinung²⁾.

In diesem Stadium sind die Elemente der zweiten Zone, wie ich schon erwähnt habe, in Tochterzellen umgewandelt, worauf die karyokinetischen Erscheinungen, die wir schon im ersten Stadium gesehen haben, hindeuten. Die Zahl von Tochterzellen, die aus einer Mutterzelle entstehen können, ist sehr verschieden, aber gewöhnlich sind es nicht mehr als 6, die immer die Richtung der Säule einhalten; nicht selten sieht man auch die Tochterzelle noch in der Mutterzelle eingekapselt.

In der ersten Zone (s. Holzschnitt) beginnt die Stammzelle des vorübergehenden Stadiums, die schon die ganze Generation der Säule gegeben hat, sich umzuwandeln und nimmt den Charakter einer Mutterzelle an, was besonders deutlich an der intensiven Kernfärbung erkennbar ist.

Das wichtigste Unterscheidungszeichen der dritten Phase ist die beginnende Umwandlung der Elemente der zweiten und die fortgesetzte Umwandlung der Elemente der dritten Zone in Spermatozoiden — Fig. 6, und 6,, — Natürlich sind die jungen Samenfäden der dritten Zone dieser Phase zu derselben Zeit stets schon weiter in der Entwicklung, als die der zweiten Zone, die noch das beschriebene Bläschen zeigen können; aber alle neugebildeten Spermatozoiden sind umgeben von der Substanz, welche durch den Zerfall der Zellen entstanden ist, der von mir sogenannten „Zwischensubstanz“. Ferner ist zu bemerken, dass in der zweiten Zone oft die Spermatozoiden in Bündelform scheinbar aus der Mutterzelle hervorgehen,

1) Gewebelehre. V. Aufl. p. 527 ff.

2) Ich hoffe dies in einer späteren Arbeit am menschlichen Hoden genauer nachweisen zu können.

in dem Falle nämlich, wenn dieselbe, wie oben gesagt, die Tochterzellen noch in ihrem Innern birgt.

Das Element der ersten Zone kann dann in diesem Stadium die Charaktere der Mutterzelle beibehalten (Fig. 6') oder zu Tochterzellen geworden sein (Fig. 6''), die dann, wenn das letztere der Fall ist, in direkter Berührung mit der Kanälchenwand stehen.

Das Merkmal der vierten Phase ist die Umwandlung aller Elemente der Säule in Spermatozoiden (Fig. 7, und 7,,). Auch die letzten (peripheren) Glieder der Säule, das heisst die Repräsentanten der ersten Zone, machen die oben erwähnten Metamorphosen durch und wandeln sich schliesslich in Spermatozoiden um, so dass stufenweise an die Stelle der Zellensäule ein Spermatozoidenbündel tritt.

Bemerkenswerth in diesem Stadium ist Folgendes:

a) Am centralen Ende des Spermatozoidenbündels zwischen den Schwänzen desselben sind viele runde Klümpchen, welche selbst bei den stärksten Vergrösserungen strukturlos erscheinen und wohl die Reste der in Spermatozoiden umgewandelten Tochterzellen sind. Dieselben sammeln sich in Folge der Raumverhältnisse in dem Kanälchenlumen und werden später mit den Samenfäden ausgestossen.

b) Am peripheren Ende des Bündels sieht man entweder nur die mehr oder weniger dicke Zwischensubstanz, die zwischen den Spermatozoiden selbst bleibt (Fig. 7''), oder noch einen ovalen Körper (Fig. 7' b). Auch hier kann man eine Struktur in diesem Element nicht erkennen. Es scheint kernlos, zerrissen und gestreift, besonders am oberen Pole: selten sind kleine spärliche Körnchen zu beobachten. Die Streifen rühren von Eindrücken her, welche die Spermatozoidenköpfe hinterlassen. Ich halte diesen Körper für einen Rest der Kernmembran der Mutterzelle; nach Umwandlung des Inhaltes dieser Zelle in Spermatozoiden bleibt dieser Rest übrig analog den anderen, die wir im Kanälchenlumen gesehen haben. Ob die leere Hülle längsoval mit dem Bündel zum Lumen heranrückt, oder platt an der Kanälchenwand liegen bleibt (was auch oft zu sehen ist), hängt wohl davon ab, in welcher Richtung der Druck der Nachbarelemente wirkt.

Die fünfte Phase ist charakterisirt durch das Vorrücken der Spermatozoiden nach den Kanälchenlumen (Fig. 8). Das Vorrücken ist ein passives und wird bewirkt durch

die Elemente der Nachbarsäulen, die zuerst die Spermatozoiden zu einem Bündel zusammen- und es dann in das Kanälchencentrum hineinpressen. Wir sehen also hier dieselben Kräfte wirken, welche Lott¹⁾ und Drasch²⁾ für die Ausstossung des Cylinderepithels der Trachea resp. des Pflasterepithels herbeigezogen haben. In dieser Phase sieht man, wie die Epithelzelle von Sertoli oder die Stützzelle von Merkel und Henle oder der Spermatoblast von v. Ebner und Neumann entsteht. In Folge des Vorrückens des Bündels bleibt nämlich die erwähnte Zwischensubstanz hinter demselben zurück, füllt alle Zwischenräume zwischen den Nachbarsäulen bis zur Kanalwand hin aus und bildet mit dem an ihrem centralen Ende steckendem Samenfadensbündel zusammen den Spermatoblasten.

Wie aller Zellen-Detritus zeigt auch diese Zwischensubstanz nach der Einwirkung der härtenden Flüssigkeit keine eigene Structur; ihre Grenz-Contouren sind unbestimmt, mit vielen Winkeln und Unregelmässigkeiten je nach den Raumverhältnissen der nebenstehenden Elemente versehen; nur selten (Fig. 8) zeigt sie feine Streifen, herrührend von Eindrücken der Spermatozoidenköpfe (b).

In der sechsten Phase, noch vor der gänzlichen Ausstossung der Spermatozoiden, sieht man an der Basis des sogenannten Spermatoblasten ein neues Element mit den Charakteren einer Stammzelle erscheinen (Fig. 9''').

Der Ursprung dieses Elements erklärt sich so: Wie wir in vorigem Stadium gesehen haben, findet man (um nur eine „Fläche“, nicht die „körperliche Dimension“ in Betracht zu ziehen) an beiden Seiten eines Spermatozoidenbündels oder des sogenannten Spermatoblasten je eine Säule der ersten Phase, deren Stammzelle (Fig. 8 St. St.), nachdem sie bislang sich in radiärer Richtung

1) Ueber den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Epithelien, insbesondere der geschichteten Pflasterepithelien von Gustav Lott. Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz.

2) Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea von Dr. Otto Drasch, LXXX. Band der Sitzb. der K. Akad. der Wissensch. III. Abth. Oct.-Heft. Jahrg. 1873.

getheilt hat, nunmehr eine tangential Theilung vollzieht und so zwei neue basalliegende Stammzellen erzeugt ¹⁾).

In Folge meiner Beobachtungen muss ich betonen, dass die Theilung der Zellen nicht immer in einer bestimmten Richtung erfolgt, sondern immer in derjenigen, in welcher zur Zeit der Theilung gerade Raum frei ist. So haben wir gesehen, dass eine Stammzelle Mutter- und Tochterzellen in der Richtung senkrecht zur Kanälchenwand giebt, weil zuerst dieser Raum central von der Stammzelle zu Gebote steht, während sie sich später seitlich theilt, weil in Folge der Spermatozoidenausstossung in der Nachbarschaft freier Raum entstanden ist. Vielleicht lässt sich auf Grund dieser Erscheinungen ein allgemeines Gesetz der Zelltheilung, was die Richtung derselben betrifft, aufbauen.

Die beiden letzten Phasen, die siebente und achte, charakterisiren sich durch die Reproduction der ursprünglichen Säule, d. h. der Elemente der zweiten Zone (Mutterzellen) und derjenigen der dritten Zone (Tochterzellen) (Fig. 10 u. 11 und Holzschnitt).

Vom ersten Stadium unterscheiden sie sich dadurch, dass man ausser den jungen Zellen noch die Spermatozoiden der vorigen Generation antrifft. Dieselben erkennt man daran, dass sie vollständig entwickelt und nicht mehr in Berührung mit der Spitze der Säule sind.

An einem Längsschnitte eines Samenkanälchens sieht man pflasterförmige Elemente mit Kernen von verschiedener Grösse, und Zwischenräume mit einer structurlosen Substanz ausgefüllt, welche offenbar mit der oben beschriebenen Zwischensubstanz identisch ist.

Um mich zu überzeugen, dass die Zwischensubstanz in den Samenkanälchen nichts anders als eine eiweissartige Ausfüllungsmasse nicht zelliger Natur sei, habe ich mich vor der Härtung bemüht, dieselbe zu lösen.

Zu diesem Zwecke habe ich ganz kleine frische Hodenstücke

1) Diesen Theilungsmodus, wie es nach seinen Abbildungen scheint, hatte Kölliker schon im Jahre 1856 gesehen.

vom Stier direkt in verschiedene Lösungen eingelegt, dann gehärtet und geschnitten. Am geeignetsten haben sich Salmiak- und Kochsalzlösungen erwiesen, die ich in verschiedenen Concentrationen (1—2—10%) und für verschiedene Zeitdauer (1—6 Stunden) angewandt habe.

Schon nach sehr kurzer Einwirkung der 10%igen Lösung¹⁾ war makroskopisch um das Gewebstück eine grosse Menge dieser Substanz als weissflockige Wolke sichtbar. In solchen Präparaten war dann nach der gewöhnlichen Härtung nichts mehr an der Stelle der sogenannten Spermatoblasten zu sehen.

Auch in Hodenpräparaten desselben Thiers, welche vor der Härtung vorsichtig mit dem Gefriermikrotom geschnitten, wie auch in ganz frischen zerzupften Präparaten war keine Spur von den Ebner'schen Spermatoblasten anzutreffen.

Dieselben Bilder, die wir an den Hoden des brünstigen Stieres gesehen haben, wiederholen sich fast noch deutlicher wahrnehmbar in den Samenkanälchen der geschlechtsreifen Ratte. In feinsten, auf dem Deckglas angeklebten Schnitten ist nach gelungener Safranin-Tinction die topographische Lage aller Elemente einer Säule vollkommen erhalten. In einer Reihe (Fig. 12) sind ganz wie beim Stier die runden Samenzellen angeordnet: einer basalen Stammzelle folgt die Mutterzelle und dieser die Tochterzellen. Auch hier werden also die drei Zonen gebildet. Die Zellen sind pflasterförmig, berühren sich gegenseitig und zeigen untereinander die beschriebenen charakteristischen Unterschiede.

Von Abweichungen hebe ich hervor:

a) Bei der Ratte besteht die zweite Zone der Säule ebenso wie die erste constant aus einem Gliede (während wir beim Stier doch 2—3 gesehen haben): die dritte Zone besteht fast immer aus 5 Gliedern.

b) Vor dem Vorrücken des Bündels treffen wir die Spermatozoidenköpfe häufig ganz in Berührung mit der Kanälchenwand.

c) Die Spermatozoiden stammen oft, ohne dass vorher Tochterzellen auftreten, direkt aus den Zellen der ersten (Stammzelle) und der zweiten Zonen (Mutterzelle), dann ragen sie in einem Bündel alle aus einer Zelle hervor und stehen mit den Köpfen dicht zusammen (Fig. 13").

1) Ich habe die kleinen Stücke meist 1 Stunde in der Flüssigkeit gelassen.

d) Nach vollständiger Umwandlung der Elemente einer Säule in Spermatozoiden bleibt nicht wie beim Stier am unteren Ende des Bündels der Rest der Kernmembran der Stammzelle liegen, was vielleicht von der Zartheit der Kernmembran bei diesem Thiere abhängt (Fig. 12 u. 13').

Im Centrum des Kanälchenlumens zwischen den Spermatozoidenschwänzen sieht man denselben Zellrest (Zwischensubstanz) häufig mit kleinen Fetttröpfchen (Fig. 12 u. 13') erfüllt.

e) Die ersten Erscheinungen der freien Eiweisszwischen- substanz sehen wir, wenn eben die Ausstossung des Bündels begonnen hat (Fig. 13'). In derselben oder neben ihr treffen wir auch grosse runde Tropfen von hyaliner Substanz, ähnlich der schön in Hoden noch nicht geschlechtsreifer Ratten gefundenen (Fig. 2 und 13'). Was im übrigen die verschiedenen Stadien jeder Säule und den Ursprung der Spermatozoiden direkt aus dem Zellkern betrifft, so wiederholen sich hier die beim Stier beobachteten Vorgänge.

Bei den übrigen untersuchten Säugethieren, besonders beim Kater und Bock zeigt der Kanälcheninhalt denselben Bau. Auch hier trifft man nur eine Art von Samenzellen, angeordnet in Säulen, welche dieselben Phasen der drei Zonen durchmachen. Wie bei der Ratte, habe ich auch bei diesen Thieren den Rest der Kern- membran am peripheren Ende des Bündels nie getroffen.

Rana temporaria und *Triton taeniatus*.

Von beiden Batrachiern untersuchte ich Hoden während der Brunstzeit, d. i. im April, Mai und Juni nach Behandlung mit Flemming'scher Flüssigkeit und Safraninfärbung.

Auch hier finden wir nur eine Zellenart, deren Abkömmlinge anstatt in einer Säule in cystenähnlichen Haufen gesammelt sind.

Der Kanälchenquerschnitt (Fig. 14) einer *Rana* zeigt zwischen vielen Bündeln von vollständig entwickelten Spermatozoiden (a) an der Wand abwechselnd halbkuglige, verschieden grosse cysten- artige Zellhaufen (b) und isolirte grosse Zellen (c). Die Haufen sitzen mit breiter Basis der Wand auf und enthalten, je nach der

Grösse, eine verschiedene Anzahl von runden Zellen. Die isolirt liegenden Zellen sitzen meist dicht an der Wand, von ihnen strahlt fächerförmig je ein Spermatozoidenbündel nach dem Centrum hin aus.

Mit starker Vergrösserung sehen wir in einem Segment desselben Kanälchens (Fig. 15) die Wand aus einem eigenthümlichen sehr dicken Bindegewebe bestehend (a, unten). Es zeigt isolirt liegende, grosse, ovale oder keulenförmige Kerne mit vielen Kernkörperchen. An einzelnen Stellen scheint es, als ob diese Kerne die Grenze der *Membrana propria* durchbohrten und in das Kanälchen hineinragten. In den fächerförmig angeordneten Spermatozoidenbündeln (b) finden wir ausser den Schwänzen eine zähe mit Safranin sich gelb färbende Substanz, die oft das ganze Lumen ausfüllt. Die an der peripheren Spitze des Bündels sitzende grosse, runde, rosa gefärbte Zelle (d) zeigt eine scharf contourirte Membran und nach innen von derselben eine breite, helle, den Kern umgebende protoplasmatische Schicht. Der Letztere enthält viele grosse Körner und ist oft in Theilung begriffen. Neben dieser Zelle sieht man eine andere ebenfalls mit a bezeichnete vielkernige, bedeutend grössere. Die Hauptveränderung, die dieselbe erkennen lässt, ist das Auftreten mehrerer Theilungen, durch welche viele andere Zellen aus ihr entstehen, die auch Kernkörperchen und abgesonderten protoplasmatischen Stoff besitzen. Wie man an zahlreichen Präparaten leicht verfolgen kann, giebt diese Zelle, die ich für eine Stammzelle halte, nach vielen wiederholten Theilungen den genannten cystenartigen Zellen-Haufen ihren Ursprung. Was die Entstehung dieser Stammzelle betrifft, so scheint es (vergl. die Abbildung), dass sie, sobald ein Haufen von Elementen in Spermatozoiden umgewandelt ist, von einem Nachbarhaufen herkommt. Möglich ist aber auch, obwohl ich es nie gesehen habe, dass nach der Umwandlung der Kerne in Spermatozoiden, eine Zelle sich nicht umwandelt, an die Wand des Kanälchens rückt und als Stammzelle für eine neue Generation übrig bleibt.

Die cystenartigen Haufen (f) haben, wovon man sich bei starker Vergrösserung überzeugen kann, keine eigene Membran und bestehen nur aus runden intensiv gefärbten Zellen (Tochterzellen), die sich später in Spermatozoiden umwandeln. Sonach ist, wenigstens für *Rana*, die Bezeichnung „Cysten“ nicht zutreffend.

Die Ausstossung der Spermatozoiden geschieht auch bei *Rana*

mittelst der Expansionskraft der benachbarten Tochterzellenhaufen; zu den Seiten eines Spermatozoidenbündels liegen ja Tochterzellen, die in Folge ihres eigenen Wachstums die Spermatozoiden in das Centrum des Kanälchens vorschieben.

An Querschnitten von ganzen Hoden von *Triton taeniatus* (Fig. 16) fand ich die vier schon von Helmann¹⁾ beschriebenen Abtheilungen. Rechts aussen (a) sieht man kleinere kreisförmige Räume mit je 1—2—4 Zellen. Jede Zelle (Stammzelle), isolirt von den andern mittelst bindegewebiger Leisten, die besonders an der Stelle, wo sie der Wand entspringen, dreikantige Kerne besitzen, ist gross, rund, mit einem grob granulirten Kern versehen und fast immer in Theilung begriffen — Fig. 17 zeigt eine solche in Theilung begriffen bei starker Vergrösserung. Dieser folgt die zweite Abtheilung (b) mit Samenkanälchen ähnlichen, aber kein Lumen aufweisenden Gebilden, die von radiär verlaufenden kernhaltigen Septen durchzogen sind. Jeder isolirte Raum dieser zweiten Abtheilung enthält eine beträchtliche Anzahl von Tochterzellen, die durch Theilung der Stammzellen erzeugt sind. Die Tochterzellen sind auch rund, stehen in Berührung miteinander und haben grosse Kerne und Kernkörperchen. Fig. 18 zeigt ein Nest von sich theilenden Zellen dieser Art.

In der dritten Abtheilung (c) sind ebenfalls grosse Räume, aber hier hat grösstentheils schon die Zellproliferation aufgehört und die Umwandlung der Elemente in Spermatozoiden begonnen. Neben Räumen mit den nur theilweise in Spermatozoiden umgewandelten Tochterzellenhaufen sind andere, blos von Samenfadenknäueln erfüllt, vorhanden.

Etwas weiter nach links findet man nur leere Räume, etwas kleiner als die vorigen, welche keine Spermatozoiden mehr enthalten (d). Hier trifft man zwischen den bindegewebigen Kernen und Leisten runde Zellen, vielleicht übriggebliebene, nicht zu Spermatozoiden umgewandelte Zellen, die für die nächste Generation als Stammzellen dienen müssen.

Endlich werden die Räume nach der Peripherie hin noch kleiner und enthalten die oben erwähnten Stammzellen.

1) C. Helmann, Ueber die Entwicklung der Spermatozoen der Wirbelthiere. Dorpat 1879. S. 26—29.

Diese Anordnung lässt vermuthen, dass beim Triton taeniatus die Spermatozoidenerzeugung von einem Pole des Organs nach dem andern hin abläuft, und zwar nach erfolgter Metamorphose der Stammzellen in Mutter- und Tochterzellen innerhalb der beschriebenen bindegewebigen Leisten, resp. der davon umschlossenen Räume.

IV. Vergleichung mit den Beobachtungen anderer Forscher.

Während meine Beobachtungen sich zum weitaus grössten Theil mit den Befunden der früheren Autoren decken, gelange ich zu Schlüssen, welche von den ihren weit entfernt sind. In der That lassen sich jedoch die besseren Bilder der früheren Forscher sehr wohl mit den neu gewonnenen Erkenntnissen vereinigen. So werden alle Streitfragen erledigt, indem es sich zeigt, dass alle Autoren richtig gesehen und abgebildet, aber ihre Bilder nicht richtig gedeutet haben.

Sertoli hat constant die verästelte, manchmal mit basalem Kern versehene Masse gesehen, und, obwohl er selbst die Abwesenheit einer Grenzmembran hervorhebt und die unbestimmten, variabeln, nur selten sichtbaren centralen Endigungen beschreibt, so konnte er sehr wohl zu der Annahme eines neuen Elements gelangen, und dies um so mehr, als ihm an der Kanälchenwand zweierlei Arten von Kernen auffielen. Jetzt wird klar, dass der basale Kern des Sertoli'schen Elements nichts anders ist als der Kern einer Stammzelle, deren oben beschriebene Charaktere mit den von Sertoli dem Kern seines Elements zugeschriebenen Eigenschaften genau übereinstimmen.

Nun lösen sich auch die Controversen, betreffend die Charaktere und das Vorhandensein eines Kerns im Sertoli'schen Elemente: manchmal kann die Stammzelle schon die Charaktere einer Mutterzelle angenommen haben, ein andermal, wie wir gesehen haben, kann wirklich die protoplasmatische Masse (Zwischensubstanz) gar keine Kerne zeigen. Hier hat Neumann Recht, wenn er vor der Entstehung der Lappen gar keine Kerne am Fusse des Spermatoblasten gesehen hat.

Wieder Andere haben als Kern des Sertoli'schen Elements den Mutterzellen-Rest beschrieben, der nach der Umwandlung der Zelle in Samenfäden noch eine Zeit lang zusammengefallen an der Kanälchenwand liegen bleibt.

Was die verschiedenen Phasen der runden Zellen betrifft, so stimmen meine Beobachtungen mit den exacten Angaben Sertoli's überein. Nur ist folgender Unterschied hervorzuheben: Meine Stammzelle entspricht nicht der Keimzelle von Sertoli, sondern dem, was er für den Kern seines Elementes ansieht. Die Sertoli'schen Keimzellen gehören, wie Afanassiew¹⁾ richtig beobachtet hat, nicht dem Inhalt des Samenkanälchens an, sondern der Kanälchenwand. Die Sertoli'schen Samenzellen sind meine Mutterzellen und seine Nematoblasten meine Tochterzellen.

Die Merkel'schen Ansichten über die Stützzellen finden dieselbe Erklärung wie die Sertoli'schen Elemente. Wie schon Mihalkovics andeutet, sind diese Gebilde nicht lebende Zellen, sondern Umwandlungsproducte von Zellen.

v. Ebner, der zu einer gewissen Zeit die Anlagen der Samenfäden am centralen Ende der Zwischensubstanz und ein andermal dieselben in Bündeln um letztere angeordnet gesehen hat, musste natürlich die Samenfäden nicht von den runden Zellen, sondern von seinen Spermatoblasten herleiten. Indem er es unterlassen hat, an Isolirpräparaten sich von der wahren Bedeutung der runden Zellen für die Spermatogenese zu überzeugen, indem ihm weiterhin entgangen ist, dass die in seinen Spermatoblastenlappen auftretenden Kopfanlagen der Spermatozoiden schon vollständig entwickelte Samenfäden sind, kam er zu jener irrthümlichen Vorstellung, welche so viel Schwierigkeiten in den von uns behandelten Gegenstand hineingetragen hat. Immerhin aber bleibt den Arbeiten Sertoli's und v. Ebner's das unbestreitbare Verdienst, ein neues morphologisches Element innerhalb der Samenkanälchen nachgewiesen und damit zu gründlicheren weiteren Studien die Anregung gegeben zu haben.

Die v. Ebner'sche erste Anlage der Samenfädenköpfe in den Spermatoblastenlappen entspricht meiner sechsten Phase, d. i. der Samenfädenausstossung. Die kernartigen Gebilde, die er in diesen Lappen unterscheidet, sind die Reste der runden Zellen nach Umwandlung der Kerne in Samenfäden. Ueberzeugt von dem central gelegenen Ursprung der Samenfäden nimmt v. Ebner seine Zuflucht

1) R. Afanassiew, Untersuchungen über die sternförmigen Zellen der Hodenkanälchen und anderer Drüsen. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XV H. II. S. 200. Taf. XI.

zu der Hypothese, dass dieselben vom Centrum nach der Peripherie des Kanälchens wandern, ein so unnatürlicher Weg, dass es schwer hält, eine treibende Kraft für denselben ausfindig zu machen.

Neumann liess sich durch v. Ebner's verführerische Theorie und das nicht minder verführerische mikroskopische Bild verleiten, obwohl er zugeben muss, dass zu der Zeit, wo Spermatozoiden in dem Lappen auftreten, Spermatoblasten gar nicht zu sehen sind. Aber da er die Entstehung von Samenfäden aus den runden Zellen doch gesehen hat, so betrachtet er letztere nicht mit v. Ebner als Leukocyten, sondern als abgetrennte Lappen des Spermatoblasten, die sich noch in Spermatozoiden umwandeln können.

Ihm schliesst sich W. Krause an, der ebenfalls von abgelösten Spermatoblastenlappen resp. abgebrochenen Spermatoblastenköpfen spricht.

Die Blumberg'sche Vorstellung, d. i. die Entstehung von Samenfäden einmal aus den runden Zellen und aus den Spermatoblasten erklärt sich leicht. Blumberg hatte wirklich die Entstehung aus den runden Zellen gesehen, ebenso wie die Vereinigung der Samenfäden mit dem centralen Ende der Zwischensubstanz und deutet diese Vereinigung unter dem Einfluss der herrschenden Theorie als einen zweiten Ursprung.

Auch La Valette's Beobachtungen lassen sich mit meinen Befunden in Uebereinstimmung bringen: seine Spermatogonien sind meine Stammzellen, seine Samenzellen meine Mutterzellen, seine Zellen in der Spermatogemme enthalten meine Tochterzellen.

Wichtig sind die Beobachtungen von Mihalkovics, Rivolta¹⁾, Helmann, Müller und anderen, die von reichlicher, freier, besonders während der Samenfädenentwicklung zunehmender Eiweisssubstanz sprechen. Dieser Substanz schreibt v. Mihalkovics die Epithelialzellen von Sertoli, die Stützzellen von Merkel und das Keimnetz von Ebner zu, während er die Spermatoblasten bestehen lässt und im Grossen und Ganzen sich der v. Ebner'schen Theorie anschliesst.

Merkel hat das Verdienst, zu einer Zeit, wo sich die meisten Autoren der v. Ebner'schen Lehre zuwandten, unentwegt an der

1) S. Rivolta, *Sopra gli elementi morfologici contenuti nei canalicoli seminiferi del Testicolo degli animali domestici*. Giornale di Anatomia, Fisiologia e Patologia degli animali. Pisa 1872. p. 74.

Entstehung der Spermatozoen aus den runden Zellen des Hodenkanälchen festgehalten zu haben; so lange aber die Spermatoblasten nicht richtig erklärt waren, mussten sich immer Schwierigkeiten ergeben, wie wir sie u. a. in den Darstellungen von W. Krause, Renson, der im Wesentlichen Merkel folgt, und neuerdings Swaen und Masquelin finden.

Mit den von verschiedenen Seiten angenommenen zweierlei Arten von Zellen im Hoden (auch abgesehen von den Spermatoblasten) vermag ich mich nicht einverstanden zu erklären. Es sind ausser den samenbildenden Zellen noch sogenannte Follikelzellen, Sternzellen, Stützzellen u. A. beschrieben worden, von deren Existenz ich mich nicht überzeugen konnte. Sämmtliche Zellen, welche ich in den Samenkanälchen finde, sind Abkömmlinge einer Art und betheiligen sich alle an der Samenfadenbildung.

V. Schlusssätze.

1) In den Samenkanälchen aller genannten Thiere, sowohl von noch nicht geschlechtsreifen Individuen, als auch von solchen, welche sich in der Periode der Reife befinden, trifft man nur eine Art von Zellen (Samenzellen oder runde Zellen).

2) Die Epithelialzellen von Sertoli, die Stützzellen von Merkel und Henle, die Spermatoblasten von Ebner sind Umwandlungsproducte und entstehen, sobald die runden Zellen die Samenfäden erzeugt haben, aus den Protoplasmaresten dieser Zellen.

3) Alle Samenzellen stammen von Stammzellen ab und liegen in einer halbfüssigen Eiweisssubstanz.

4) Im thätigen Hoden giebt jede Stammzelle eine Generation von Zellen, die in einer Linie säulenartig angeordnet sind.

5) In jeder Säule unterscheidet man 3 Zonen, von der Peripherie nach dem Centrum des Kanälchens 1., 2. und 3. Zone genannt.

Die 1. Zone enthält nur eine Zelle (Stammzelle), die 2. eine Reihe von 2—3 Zellen (Mutterzellen), die 3. eine andere Reihe von 4—6 Zellen (Tochterzellen).

6) Sobald die Zellgeneration einer Säule abgeschlossen ist, beginnt vom Centrum nach der Peripherie die Umwandlung der Zellen in Samenfäden.

7) Die drei Theile jedes Samenfadens entstehen nur aus dem Kern, der mit der vorderen Hälfte den Kopf und mit der hinteren Mittelstück und Schwanz liefert.

8) Die Spermatozoiden während und nach ihrer Bildung bewegen sich nicht nach der Kanälchenwand, sondern bleiben da, wo sie formirt sind, liegen.

9) In Folge der vollständigen Umwandlung aller Zellen einer Säule in Samenfäden, tritt an die Stelle jeder Zellensäule ein Samenfädenbündel.

10) Die Ausstossung der Samenfäden geschieht mittelst der Expansionskraft der Zellen der benachbarten Säulen.

11) Bei der Entstehung der Samenfäden aus den Kernen bleiben Bestandtheile der letzteren und das Protoplasma der Samenbildungszellen übrig. Diese „Reste“ wandeln sich in die erwähnte halbflüssige Eiweisssubstanz „Zwischensubstanz“ um.

12) Die Samenfäden stecken natürlich mit ihren Köpfen in dieser Zwischensubstanz; ein solches Bündel Samenfäden mit der zugehörigen Zwischensubstanz, wie es aus einer Zellensäule hervorging, und wie es zwischen den heranwachsenden Nachbar-Zellensäulen eingepresst liegt, ist ein v. Ebner'scher Spermatoblast.

13) An Stelle einer jeden Zellensäule tritt nach ihrer Umwandlung in Spermatozoidenbündel und Zwischensubstanz, und ihrer Ausstossung folgend, eine neue Generation, hervorgehend aus einer Stammzelle einer Nachbarsäule.

14) Die Kerntheilung der Stammzelle vollzieht sich nicht immer in einer bestimmten Richtung, sondern in derjenigen, wo gerade Raum frei ist¹⁾.

Berlin, 30. Juli 1885.

1) Mit Rücksicht auf eine inzwischen erschienene vorläufige Mittheilung von Grünhagen (Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1885. Nr. 28, 11. Juli), welcher unter Anwendung der Flemming'schen Lösung bezüglich der Auffassung der Spermatoblasten zu demselben Resultate gelangt, wie Dr. Biondi, bemerke ich, dass Letzterer mir die hier veröffentlichten Resultate, was die Säugethiere anlangt, bereits Ende Februar d. J. vorlegte und durch Präparate bewies. Ich verhinderte ihn, schon damals zur Publication zu schreiten, weil ich wünschte, namentlich mit Rücksicht auf die Arbeiten von Swaen und Masquelin, dass auch noch ein anderer Thierkreis, und speciell die Batrachier, in die Untersuchung einbezogen werden möchten. Dr. Biondi ist zu seinen Resultaten auch völlig unabhängig von mir gekommen; ich habe im Gegentheil die Spermatoblasten als besondere Zellenform der Hodenkanälchen ihm gegenüber lange vertheidigt, obgleich ich ihnen schon seit Ren-son's Untersuchungen, s. d. Arch., nicht mehr die denselben von v. Ebner zugewiesene wichtige Rolle hatte belassen können. Waldeyer.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVI und XXVII.

- Fig. 1. Samenkanälchenquerschnitt vom Kalb. *a, c* Kerne. *b* Eiweisszwischen-
substanzen. Vergr. 150.
- Fig. 2. Samenkanälchenquerschnitt einer noch nicht geschlechtsreifen Ratte;
a, b runde Zellen. *c* Körnchenhaufen. *d* hyalines Klümpchen.
Vergr. 150.
- Fig. 3. Samenkanälchenquerschnitt eines Stiers. *a, b* verschiedene Samen-
zellen. *c* sogenannte Spermatoblasten mit Spermatozoen. Vergr. 350.
- Fig. 4. Samenzellsäule. Erste Phase. Homog. Imm. Vergr. 1000. Zeiss'-
sche Camera lucida.
4'. Nr. 1 erste Zone. Nr. 2 zweite Zone. Nr. 3 dritte Zone.
a Stammzelle. *b* Mutterzelle. *c, c, c* Tochterzellen.
- 4". Nr. 1 erste Zone. Nr. 2 zweite Zone. Nr. 3 dritte Zone.
a Stammzelle. *b, b* Mutterzellen. *c, c* Tochterzellen.
- Fig. 5. Samenzellsäule. Zweite Phase. Homog. Im. Vergr. 1000. Zeiss'sche
Camera lucida.
Nr. 1. Erste Zone. (Mutterzelle). Nr. 2. Zweite Zone (Tochterzellen).
Nr. 3. Dritte Zone (Samenfäden). *a* abgerundete periphere Pole
b scharf abgeschnittene centrale Pole. *c* Bläschen (die primi-
tive Kernmembran) mit dem Schwanz in der Mitte.
- Fig. 6. Dritte Phase. Dieselbe Vergrößerung. Die Zellen der zweiten und
dritten Zone sind in Samenfäden umgewandelt, während die Zelle
der ersten Zone die Charaktere einer Mutterzelle beibehält (6') oder
sich in Tochterzellen (6'') umwandelt.
- Fig. 7, und 7,, Vierte Phase. Dieselbe Vergrößerung. Alle Zellen einer Säule
sind in Samenfäden umgewandelt. *a, a* runde, structurlose Klümp-
chen. *b* Rest der Kernmembran der Mutterzelle.
- Fig. 8. Fünfte Phase. Dieselbe Vergrößerung. Vorrücken der Spermato-
zoiden durch die Elemente der Nachbarsäule. *a* Rest der Kern-
membran. *b* Kopf eines Spermatozoen. SZ Stammzelle. WZ Mut-
terzelle. TZ Tochterzelle.
- Fig. 9. Sechste Phase. Dieselbe Vergrößerung. Vor der gänzlichen Aus-
stossung des Bündels sieht man an der Basis eine Stammzelle er-
scheinen (9'' a). 9,, mit dem Reste der Kernmembran der früheren
Stammzelle, 9, ohne solchen Rest.
- Fig. 10. Siebente Phase. Dieselbe Vergrößerung. Reproduction der ursprüng-
lichen Säule. 1 Stammzelle (erste Zone) in Theilung begriffen.
2 Mutterzelle (zweite Zone) auch in Theilung.
- Fig. 11. Achte Phase. Dieselbe Vergrößerung. Reproduction der ursprüng-
lichen Säule. 1 Stammzelle (erste Zone). 2 Mutterzelle (zweite
Zone). 3 Tochterzellen (dritte Zone).

- Fig. 12. Ratte. Vergr. 800. Samenfädenbündel und Zellensäulen.
Fig. 13'. Dasselbe mit 1000 Vergrößerung.
Fig. 13''. Spermatozoidenbündel, direkt von einer Mutterzelle stammend.
Fig. 14. Kanälchenquerschnitt einer Rana. Vergr. 200. *a* Samenfädenbündel.
b cystenartige Zellenhaufen. *c* isolirte grosse Zellen.
Fig. 15. Dasselbe mit 1000 Vergrößerung. *a* (unten) Bindegewebe. *b* Samen-
fädenbündel, *d* Stammzelle, *a* (oben) Stammzelle in Theilung begriffen.
f cystenartige Haufen.
Fig. 16. Querschnitt vom ganzen Hoden von *Triton taeniatus*. *a* (erste
Abtheilung) kleinere kreisförmige Räume mit je 1—2—4 Zellen.
b (zweite Abtheilung) Samenkanälchen ähnliche, aber kein Lumen auf-
weisende Gebilde. *c* (dritte Abtheilung) grosse Räume mit Samen-
fäden. *d* (vierte Zone) kleinere Räume mit übergebliebenen Stamm-
zellen.
Fig. 17. Stammzelle von Triton in Theilung begriffen. 1000 Vergr.
Fig. 18. Ein Nest von sich theilenden Zellen bei Triton. 800 Vergr.