

Beiträge zur Histologie des Hodens.

Von

Dr. F. Hermann,

Docent an dem anatomischen Institut Erlangen.

Hierzu Tafel III und IV.

Die Untersuchungen, deren Resultate in den folgenden Blättern niedergelegt werden sollen, waren ursprünglich eigentlich nicht zu dem Zwecke angestellt worden, den Gegenstand einer Publikation zu bilden. Sie sollten nur dazu dienen, mir aus eigener Anschauung einen Einblick zu verschaffen in jene complizirten Vorgänge, die wir unter dem Ausdrucke Spermatogenese zusammen fassen und die ja gerade in den letzten Jahren so mannigfache Bearbeitung gefunden haben.

Ich glaubte, meiner ursprünglichen Aufgabe am besten gerecht werden zu können, wenn ich die Verhältnisse an den Vertretern zweier Wirbelthierklassen, den Säugethieren einerseits, andererseits den Amphibien studirte und wurde deshalb die Maus und *Salamandra maculosa* als Untersuchungsmaterial gewählt. Bald aber wurde meine Aufmerksamkeit auf eigenthümliche Verhältnisse gelenkt, bald drängten sich mir Fragen auf, deren Beantwortung ich in der mir zugänglichen Litteratur vergeblich suchte, Fragen, deren Lösung, soweit sie mir gelang, den Inhalt der folgenden Zeilen bilden soll.

Untersuchungsmethode.

Bevor ich mich meiner eigentlichen Aufgabe zuwende, möge es gestattet sein, der Untersuchungsmethode Erwähnung zu thun, die dabei zur Anwendung gelangte.

Im Allgemeinen habe ich mich zur Härtung der Flemmingschen Chromosmiumessigsäure bedient; zuletzt bekam ich aber durch eine leichte Modifikation dieser Mischung, indem ich die

Chromsäure durch 1 % Platinchloridlösung ersetzte, ausgezeichnete Resultate. Es hat diese Härtingsflüssigkeit¹⁾ vor der ursprünglichen Flemming'schen Mischung den Vorthail, dass sie die Protoplasmastrukturen, dieselben leicht bräunend, weit besser zur Anschauung bringt. Schnitte aus dieser Lösung lassen, auch in ungefärbtem Zustande, mit starken Linsen untersucht, auch die feinsten Details in Bezug auf Struktur des Kernes und des Zellleibes und namentlich auch die Zellgrenzen ersichtlich werden.

Für die Härtung der Säugethierhoden mag dabei noch folgendes erwähnt werden: bekanntlich dringt die Osmiumsäure sowie ihre Gemische nicht rasch in die Tiefe und gilt es deshalb als Regel, nur kleine Gewebspartikel in die Fixirungsflüssigkeiten einzulegen. Dies bringt nun speziell für das Studium des Säugethierhodens verschiedene schwer ins Gewicht fallende Nachtheile mit sich. Im Gewebe des Hodens besteht bekanntlich ein ziemlich bedeutender Druck, so dass beim Einschneiden in die Albuginea die Samenkanälchen sich allenthalben über die Schnittfläche vordrängen; dadurch aber wird selbst in Partien, die der Schnittfläche weit entfernt liegen, das Gewebe so stark gezerzt, der Verband der einzelnen Zellelemente unter einander so sehr gelockert, dass die Präparate absolut kein treues Bild der natürlichen Verhältnisse geben.

Es mag deshalb der Wink gegeben werden, den Hoden in toto der Härtung zu unterwerfen; der Hoden der Maus ist so klein, dass er von der Fixirungsflüssigkeit leicht ganz durchdrungen wird, bei grösseren Thieren wird freilich nur eine ungefähr 3 bis 4 mm dicke Rindenschicht brauchbar sein, diese befindet sich dann aber auch in einem Zustande, der die Beobachtung sowohl der feinsten Details, als auch des topographischen Zusammenhanges der einzelnen Zellelemente untereinander möglich macht.

Die durch die erwähnten Härtungsmittel fixirten, in Alkohol von allmählich steigender Concentration nachgehärteten Hoden wurden nach Paraffineinbettung in feine Serienschnitte zerlegt und diese, mit Eiweiss auf dem Objektträger festgeklebt, einer combinirten Färbung mittelst Saffranin und Gentianaviolett unterworfen. Selbst auf die Gefahr hin, Manchem damit nichts Neues

1) Platinchlorid 1%, 15 Maasstheile, Osmiumsäure 2%, für Säugethiergewebe 4, für Salamandergewebe 2 Maasstheile, Eisessig 1 Maastheil.

zu sagen, möchte ich doch diese Tinctionsmethode etwas ausführlicher beschreiben, da ich überzeugt bin, dass sich dieselbe bei allgemeinerer Anwendung viele Freunde erwerben wird. Die in Anilinwasser (Farbstoff 1,0, Alkohol abs. 10,0, Anilinwasser 90,0) gelösten Farbstoffe kommen getrennt zur Wirkung. Die Schnitte kommen zuerst auf 24—48 Stunden in die Saffraninlösung und werden dann ganz nach der bekannten Anweisung von Flemming mit Wasser, saurem Alkohol und Alkohol abs. weiterbehandelt, der Farbstoff jedoch nicht soweit ausgezogen, dass die Präparate ohne weiteres brauchbar sind. Aus dem Alkohol abs. kommen die Schnitte direkt auf 3—5 Minuten in die Gentianaviolettlösung und werden genau wie bei der Gram'schen Methode, in Alkohol flüchtig abgespült, der Einwirkung einer Jod-Jodkali-Lösung (Jod 1,0, Jodkali 2,0, Aq. dest. 300) ausgesetzt. In dieser Lösung verbleiben die Präparate 1—3 Stunden, bis sie vollständig schwarz geworden sind; durch diese längere Einwirkung erreicht man, dass die nachträgliche Differenzierung mit Alkohol abs. bedeutend verlangsamt wird und dadurch die gewünschte Nuance leichter zu treffen ist. Die Dauer der Differenzierung lässt sich natürlich nur durch einige Uebung feststellen; im Allgemeinen mag bemerkt werden, dass die fertigen Präparate einen violetten Ton, der einen leichten Stich in's Bräunliche zeigt, besitzen sollen. Aus dem Alkohol gelangen die Schnitte in Xylol, welches jede weitere Entziehung des Farbstoffes hintanhält, und werden endlich in Xylol-Canadabalsam eingebettet.

Ein in dieser Weise hergestelltes Präparat zeigt nun folgendes instructive Bild: in den ruhenden Kernen haben nur die wahren Nucleolen das Saffranin fest gehalten und sind grell roth gefärbt, während das Chromatinnetz in seinen feinsten Fäserchen, sowie die derberen Netzknoten blaviolett tingirt sind. In den sich theilenden Kernen sind die Phasen vom Monaster bis zum Dyaster roth, Monospirem und Dispirem dagegen blau gefärbt. Ausserdem wird das Saffranin noch ausschliesslich in den degenerirenden Kernen und von den Granula der Mastzellen fest gehalten. Zu gleicher Zeit sind durch das längere Verweilen der Schnitte in der Jodlösung die Protoplasmastrukturen des Zelleibes sowie das Faserwerk der achromatischen Spindel leicht gelbbraun gefärbt und dadurch deutlich sichtbar geworden.

I. Die Entwicklung des Mittelstückes und des Flossensaumes der Spermatozoen von Salamandra.

Untersucht man feine Schnitte durch die Hoden von Salamandern, die im September oder October getödtet wurden, nach Anwendung der oben beschriebenen Fixirungs- und Tinctionsmethode, so sind es vor allem die Bündel der reifen Spermatosomen, die unsere Aufmerksamkeit dadurch fesseln, dass sie ungemein reizende und instructive Bilder geben (Fig. 1). Der lange, spiessförmige Kopf erstrahlt zu seinem grössten Theile in einem leuchtenden, etwas ins Rostbraune spielenden Roth, nur seine Spitze und der an derselben befindliche Widerhacken hat sich blauviolett tingirt; dieselbe Farbe hat auch das cylindrische Mittelstück angenommen, während Schwanzfaden und der denselben umwindende Spiralsaum braunviolett gefärbt sind und dadurch deutlich und scharf zur Anschauung gelangen. — Ueber den Process, wie die Spermatiden sich umbilden zu den Spermatozoen, über die feineren histologischen Vorgänge, durch welche der runde Spermatidenkern allmählich in das lange, spiessförmige Kopfstück des Spermatosoms übergeführt wird, haben uns die schönen Untersuchungen Flemming's (1), man kann wohl sagen bis ins kleinste orientirt und kann ich denselben mit Ausnahme einiger weniger, untergeordneter Punkte nichts Neues hinzufügen, muss mich vielmehr darauf beschränken, dieselben voll und ganz zu bestätigen. Nur in Bezug auf die Genese des Mittelstückes, sowie des Schwanzfadens kam ich zu wesentlich anderen Ergebnissen wie Flemming, zu Befunden, die so viel des Wunderbaren boten, dass ich meinen Augen kaum traute, als dieselben zum ersten Male mir entgegentraten. Mag es nun immerhin ein Wagniss sein, einem gerade in der Kernhistologie so überaus erfahrenen Meister wie Flemming widersprechend entgegenzutreten, so glaube ich dazu trotzdem berechtigt zu sein auf Grund meiner Präparate, die mir so eindeutig zu sein scheinen, dass, wenigstens bis zu einem gewissen Grade, die Richtigkeit der darzustellenden Verhältnisse keinem Zweifel unterliegen möchte.

Darf ich vorher erst in Kürze das vorausschicken, was Flemming über die Genese des Mittelstückes und des Schwanzfadens der Salamanderspermatosomen festgestellt hat. Die Anlage des Mittelstückes zeigt sich nach Flemming schon an Kernen, die

eben erst Birnform angenommen haben, als ein am stumpfen Pole der Kernmembran dicht anliegendes abgeplattetes Körperchen, welches deutlich chromatisch ist. Dasselbe zerfällt, sich vergrößernd, in späteren Stadien „in zwei Abschnitte, einen kleineren vorderen, der eine dünne Scheibe darstellt, und einen grösseren hinteren, der die Form einer Schüssel oder Dose zu haben scheint, mit der offenen Concavität nach vorne gerichtet.“ Die Mittelstückanlage ist in diesen Stadien noch chromatisch und lässt sich der Anfangstheil des Schwanzes „durch die Mitte des Schüsselchens hindurch verfolgen.“ „An fast reifen Fäden hat das Mittelstück noch eine planconvexe Form: es ist jetzt nicht mehr, oder nur sehr schwach tingirbar.“

Ueber das Verhalten des Mittelstückes zur Kernmembran liess sich Sicheres nicht feststellen, doch „macht es den Eindruck, als ob das Mittelstück der Innenfläche der Membran fest ansässe“. Aus diesen Befunden schliesst Flemming, dass das Mittelstück sowohl, als auch der Hauptfaden des Schwanzes vom **Kern** aus gebildet wird, auch für den Spiralfaden erscheint dies als möglich.

Diesen Ausführungen Flemmings kann ich nun nach meinen Untersuchungen durchaus nicht beipflichten; für's erste vermochten dieselben zu zeigen, dass die Anlage des Mittelstückes schon in Spermatiden zu finden ist, deren Kern noch vollständig kugelförmig ist, der sich also noch nicht angeschickt hat, seine Metamorphose in den Spermatozoenkopf einzugehen. Solche Spermatidenkerne (Fig. 2. 3) sind von einem sehr dichten Chromatinnetz durchsetzt, welches sehr deutlich seine Zusammensetzung aus rundlichen Mikrosomen und feinen, dieselben zu Strängen verbindenden Fädchen erkennen lässt und in sich 3—4 verhältnissmässig kleine Nucleolen birgt. Der Zelleib der Spermatiden dieses Stadiums enthält nun, umgeben von einem lichten Hof, einen eigenthümlichen Körper, für den ich, um einen nichts präjudicirenden Namen zu haben, den Ausdruck „Nebenkörper“ wähle und von dem sich in folgendem nachweisen lassen wird, dass er als die Anlage des Mittelstückes des Spermatozoms zu betrachten ist. Dasselbe, und darauf möchte ich gleich zu Anfang nachdrücklichst hingewiesen haben, entsteht also extranucleär. Sehen wir nun zu, wie der Nebenkörper zusammengesetzt ist. Wir müssen an demselben zuerst einen farblosen Bestandtheil unterscheiden, der sich in

Form eines, durch die Osmiumsäure leicht gelbbraun gefärbten, ovalen Gebildes darstellt. An der Peripherie desselben erblickt man nun ein chromatisches Element doppelter Natur; dasselbe besteht nämlich erstens aus einem runden, durch Saffranin leuchtend roth gefärbten Körperchen und zweitens aus einem dunkelviolet tingernten Ringe. Dieser Ring, von dem rothen Körperchen stets durch einen schmalen Zwischenraum geschieden, ist leicht der Fläche nach gebogen, gewissermaassen schüsselförmig gestaltet und repräsentirt sich beim ersten Anblick mehr als bisquitförmiges Gebilde; durch Anwendung der Mikrometerschraube lässt sich aber seine Ringgestalt sicher constatiren und feststellen, dass die beiden lateralen Verdickungen nur als der optische Ausdruck des Querschnittes der Ringspange aufzufassen sind, und endlich wird jeder Zweifel an der ringförmigen Gestalt des violetten Gebildes dann beseitigt, wenn, wie dies häufig der Fall ist, das Gebilde mit seiner Fläche zur Beobachtung gelangt. Der chromatische Bestandtheil besitzt zum farblosen Theile des Nebenkörpers nicht immer ein und dieselbe Stellung, woraus vielleicht der Schluss gezogen werden dürfte, dass derselbe um das farblose Körperchen kreisende Bewegungen ausführt, auch ist die Stellung des ganzen Nebenkörpers zum Spermatidenkern in diesem Stadium keineswegs eine constante. Bald jedoch (Fig. 4) ändert sich das, der Nebenkörper nähert sich dem Kern und stellt sich mit dem rothgefärbten Körperchen senkrecht auf die Kernoberfläche ein, indem er die Form eines Kegels annimmt, dessen Basis in dem ovalen farblosen Bestandtheil des Nebenkörpers, dessen Spitze in dem rothen Knöpfchen gegeben ist; zugleich lässt sich nun wahrnehmen, wie ein Bündel convergirender feinsten Fäserchen, den violetten Ring durchsetzend, von dem ersteren zu dem rothen Körperchen ausgespannt ist. Mittlerweile hat auch an dem Kern der Spermatide eine leichte Veränderung stattgefunden, derselbe ist etwas gewachsen, das denselben durchsetzende Chromatinnetz ist dichter geworden und zeigt sich nunmehr rein aus strangförmig aneinander gereihten Mikrosomen gebildet, dazwischen 3—4 kleine Nucleolen. In der Fig. 4 habe ich versucht, das Aussehen eines Spermatidenkernes in diesem Stadium wiederzugeben, muss aber gestehen, dass mir dies trotz vieler Bemühungen nicht zu voller Zufriedenheit gelungen ist, es entspricht die Grösse der Mikrosomen wohl der Wirklichkeit, allein es kommt vielleicht das feine Maschenwerk,

das durch dieselben gebildet wird, weniger zur Geltung, als es eigentlich sollte. Mit der Einstellung des Nebenkörpers auf der Kernoberfläche sind wir nun schon in diesem Stadium orientirt, welche Seite des Kernes bei der Umbildung in das Spermatosom die distale, welche die proximale des Spermatozoenkopfes werden wird. Wir sehen nämlich, wie sich das rothe Knöpfchen des Nebenkörpers an dem stumpfen Pol des nunmehr birnförmig verlängerten Spermatidenkernes in das Innere desselben hereinbegibt (Fig. 5), während Ring und farblose Kugel im Zellleib verbleiben. Ich konnte dieses Eindringen an meinen Präparaten vollkommen sicher beobachten, indem man deutlich die Kernmembran zwischen Knöpfchen und Ring hindurchgehen sieht. In dem eingedrungenen rothen Knöpfchen des Nebenkörpers haben wir nun die definitive Anlage des Mittelstückes des Spermatozoenkopfes vor uns und haben jedenfalls solche Bilder Flemming bei seiner oben citirten Beschreibung vorgelegen, die ich insoferne noch ergänzen kann, als sich nunmehr die intranucleäre Lage dieser Mittelstückanlage, die Flemming bloß vermuthete, sicher feststellen liess.

Wir wollen nun vorderhand die Schicksale, welchen der Ring, sowie der farblose Theil des Nebenkörpers entgegengehen, vollständig bei Seite lassen und uns nur mit den Vorgängen beschäftigen, welche das Knöpfchen von seinem Eindringen in den Spermatidenkern bis zu seiner Umbildung in das Mittelstück durchmacht. Bald nach dem Eindringen desselben lässt sich beobachten, dass, wie das ja Flemming nachgewiesen hat, sich die achromatische Kernmembran und zwar zuerst am stumpfen Pol des sich immer mehr verlängernden Kernes von dem chromatischen Bestandtheil desselben los macht (Fig. 6) und lässt sich dadurch die intranucleäre Lage der Mittelstückanlage nur um so sicherer nachweisen. Rasch wächst nun die letztere heran (Fig. 7. 8) und stellt bald ein ovales Körperchen dar, das ungefähr das 6fache Volumen des ursprünglich eingedrungenen Knöpfchens erreicht hat, während zu gleicher Zeit das chromatische Filzwerk des Spermatozoenkopfes den höchsten Grad seines Verdichtungsprocesses erreicht und nun einen missfarbenen, zwischen Violett und Roth stehenden Farbenton zeigt. Gehen wir einen Schritt weiter, so sehen wir den Spermatozoenkopf vollkommen homogen geworden und im leuchtenden Roth des Saffranins erstrahlen, wogegen

das Mittelstück, das nun zu einem cylinderförmigen Gebilde herangewachsen ist, entschieden an Tinctionsvermögen verloren hat, so dass es sich durch seine zartrosa Färbung deutlich von dem hochroth gefärbten Kopftheil des Spermatozoons abhebt (Fig. 9, 10, 11). Zur Zeit der Reife des Samenfadens erleidet nun das Mittelstück nochmals eine Veränderung, es wird von Saffranin überhaupt nicht mehr gefärbt, dagegen nimmt es nun die Farbe des Gentianavioletts an (Fig. 1, 22), so dass wir also an ziemlich ausgereiften Spermatozoen, wie oben bereits bemerkt, einen rothen Kopf und ein violett gefärbtes Mittelstück haben, welches in seiner Länge ungefähr dreimal die Breite des Samenfadens an seiner Basis übertrifft. Reden nun die zuletzt erwähnten Farbendifferenzen einer Veränderung in der chemischen Constitution während der Metamorphose der Spermatide in das reife Spermatozoon das Wort, so wird dies noch deutlicher, wenn man nur mit einem Farbstoffe allein, z. B. Gentianaviolett tingirt; wir bekommen da ein Stadium, in dem der Spermatozoonkopf gefärbt, das Mittelstück aber ungefärbt ist, ein anderes, in dem beide Theile sich indifferent gegen den genannten Farbstoff erweisen und endlich bei dem fast reifen Samenfaden sehen wir, dass wohl das Mittelstück, der Kopftheil dagegen nicht tingirt ist. Was das freilich für chemische Veränderungen sind, darüber lässt sich natürlich vorderhand nichts sagen, dass sie aber stattfinden, scheint mir doch nach den angegebenen Befunden unleugbar zu sein.

Wieder zurückkehrend zu dem Ring und dem farblosen Antheil des Nebenkörpers, drängt sich uns die Frage auf: was wird aus diesen beiden Elementen? Wir verliessen dieselben in dem Moment, als das rothe Knöpfchen in das Innere des Spermatidenkernes eindrang und sahen, dass der Ring und die farblose Kugel im Zellprotoplasma verblieben, wobei erwähnt wurde, dass von letzterer durch den Ring hindurch ein Bündel feiner Fäserchen sich bis zu dem rothen Knöpfchen verfolgen lässt. Schon in dem Stadium nun, wo sich die Ablösung der Kernmembran von dem chromatischen Antheil des Kernes einleitet (Fig. 6), entfernt sich die farblose Kugel mehr und mehr von dem violetten Ring und dürfte wohl mit dem sich ja bei der Spermatosomenbildung mehr und mehr zurückbildenden Protoplasma der Spermatide zu Grunde gehen, wenigstens vermochte ich in keinem der späteren Stadien

etwas von ihrer Existenz mehr nachzuweisen; der Ring aber bleibt, der Kernmembran aussen sich anschmiegend, lange erhalten.

Solche Bilder mag Flemming vor Augen gehabt haben, wenn er sagt, dass die Mittelstückanlage bald eine Theilung in 2 Abschnitte erleidet, einen vorderen und einen hinteren, „der die Form einer Schüssel oder Dose zu haben scheint, mit der offenen Concavität nach vorne gerichtet.“ Es mag gleich hier bemerkt werden, dass erstens der „sog. hintere Abschnitt der Anlage des Mittelstücks“, mit diesem, wie wir gleich sehen werden, nichts zu schaffen hat, und dass zweitens das schüsselförmige oder dosenförmige Element sich bei näherer Untersuchung, wie ich oben genugsam bewiesen zu haben glaube, als ringförmiges Gebilde entpuppt hat. In diesem Stadium sehen wir nun eine neue Bildung zur Erscheinung kommen, den Schwanzfaden des Spermatozoms, der rasch hervorwächst und zwar hierbei das Centrum des Ringes durchsetzt, wie sich diess klar und deutlich namentlich an Flächenbildern des letzteren wahrnehmen lässt. Und damit wären wir wieder an der alten, immer noch nicht genügend gelösten Frage über die Natur des Spermatozoenschwanzfadens angelangt: als was ist derselbe zu betrachten, als eine protoplasmatische, oder aber als eine nucleäre Bildung? Für die Säugethier-spermatozoen scheinen sich die neueren Untersucher mehr oder minder der letzteren Möglichkeit zuneigen zu wollen und auch für die Spermatozoen des Salamanders hält es Flemming für möglich, dass wenigstens „der Hauptfaden des Schwanzes vom Kern aus gebildet wird.“ Ueber diese vom theoretischen Standpunkt so überaus interessante Frage haben mir auch meine eigenen Untersuchungen keine lösende Antwort zu ertheilen vermocht. An und für sich wäre ich wohl geneigt, die erste Anlage des Schwanzfadens in jenem Fadenbündel zu suchen, das wir von der farblosen Kugel des Nebenkörpers zu der Mittelstückanlage ziehen sahen, allein ich bin mir wohl bewusst, dass das nur eine blosse Vermuthung ist, für die ich mich vergebens nach einem stringenten Beweis umsehe. Es liesse sich ja recht wohl noch eine andere Möglichkeit denken; man könnte annehmen, dass der Schwanzfaden, wie das Flemming will, vom Kerne auswächst, d. h. von der sich abhebenden achromatischen Kernmembran, die wir ja zwischen Mittelstücksanlage und Ring hindurchgehen sahen. Eine andere Möglichkeit, dass der Schwanzfaden dem Inneren

des Kernes entstammt, dürfte auf recht bedenkliche Schwierigkeiten stossen, es müsste ja von dem sich bildenden Element das Mittelstück durchwachsen werden, eine Annahme, die doch als eine etwas gezwungene erscheinen möchte. Ist endlich der Schwanzfaden als ein Auswuchs des Mittelstücks selbst zu betrachten, so wäre damit ja der Beweis geliefert, dass jener eben nicht nucleärer Natur ist, denn wir sahen ja, dass die Mittelstückanlage ursprünglich eine extranucleäre Bildung ist.

So haben wir denn wieder keine sichere Lösung über die Frage nach der Natur des Schwanzfadens erhalten; über die Bestimmung aber, welcher der Ring des Nebenkörpers entgegengeht, darüber vermag ich bestimmtere Auskunft zu ertheilen. Derselbe erhält sich in seiner Form und Lage sehr lange (Fig. 5—9), bis fast zur definitiven Reifung der Spermatozoen. In dieser späten Epoche aber wechselt er erstens seine Lage, indem die frühere, wie wir gesehen haben, senkrechte Stellung zum Schwanzfaden sich allmählich zu einer mehr schiefen verwandelt (Fig. 10). Dabei zieht er sich mehr und mehr in die Länge aus und wird, wohl durch schon in diesem Stadium auftretende Wimperbewegungen des Schwanzfadens, spiralig um letzteren herumgewunden, so zwar, dass die eine Seite des ausgezogenen Ringes sich dem Schwanzfaden innig anschmiegt, während die andere denselben als ein spiralförmiger Faden umkreist (Fig. 11, 12). Wir sehen also, der Ring des Nebenkörpers ist aufgegangen in jene Bildung, welche an dem reifen Samenfaden des Salamanders als Spiralfaden oder Spiralraum längst bekannt geworden ist.

Woher stammt nun der Nebenkörper, welcher in der beschriebenen Form im Protoplasma der Spermatiden enthalten ist? Es ist selbstverständlich, dass ich mir diese Frage vorlegte, allein zu meinem Bedauern war die Antwort darauf keineswegs eine so genügende, wie ich es eigentlich gewünscht hätte. Der Grund hierfür mag darin gesucht werden, dass mir zur gegenwärtigen Jahreszeit passendes Material leider nicht zu Gebote steht. Wenn ich trotzdem hier die Ergebnisse meiner diessbezüglichen Bemühungen mittheile, so geschieht es nur desshalb, weil dieselben mir in allgemein histologischer Beziehung des Interessanten soviel zu bieten schienen, dass es vielleicht wünschenswerth erscheinen möchte, wenn andere Untersucher, die so glücklich sind, momentan

über genügendes Untersuchungsmaterial zu verfügen, dem Gegenstand ihre Aufmerksamkeit schenken wollten.

Den ersten Vorläufer des Nebenkörpers bin ich nun geneigt in einem farblosen Körper zu erblicken, der, von einem hellen Hof umgeben, im Protoplasma jener grossen Zellen gelegen ist, welche Flemming als die erste Generation der Spermatocyten betrachtet (Fig. 13). Von den beiden chromatischen Elementen des Nebenkörpers ist in diesem Stadium noch nichts zu erblicken. Das Merkwürdige ist nun, dass der erwähnte farblose Körper, der entweder kugelig oder leicht oval ist, während des ganzen Theilungsprocesses dieser grossen Spermatocyten im Protoplasma erhalten bleibt, ja dass er zu dem Vorgang der Kerntheilung selbst, wie wir gleich sehen werden, in die innigste Beziehung tritt.

In den Prophasen der Kerntheilung, die ja bei diesen grossen Spermatocyten nach den schönen Untersuchungen Flemmings (2) nach dem sog. heterotypischen Modus erfolgt, bleibt der farblose Körper ruhig neben dem sich zur Theilung anschickenden Kerne liegen (Fig. 14, 15, 16), in dem Stadium der Metakinese, in dem es zu der eigenthümlichen tonnenförmigen Anordnung der chromatischen Kernfigur kommt, hat der farblose Körper seine Stelle in der Gegend des einen Poles der karyokinetischen Figur und nun kommt es zu einer Theilung desselben in 2 von einem gemeinschaftlichen, hantelförmigen, hellen Hof umgebene Stücke (Fig. 17). Das eine derselben bleibt an dem einen Pole der Zelle stehen, das andre wandert allmählich an die gegenüberliegende Seite (Fig. 18), und nun stellen sich die beiden Körperchen an den Spitzen der achromatischen Spindelfigur ein (Fig. 19). Nachdem diess erfolgt ist, beginnen die Chromatinschleifen der beiden Tochterkerne auseinanderzuweichen, wie sich diess deutlich in den Anaphasen der karyokinetischen Figur bemerken lässt (Fig. 20, 21, 22). Folgt endlich der Kerntheilung die Zelltheilung, so sieht man jede der beiden Tochterzellen ein farbloses Körperchen enthalten, welches in der Nähe des Rabl'schen Polfeldes des Tochterkernes seine Lage hat (Fig. 28).

Das farblose Körperchen erinnert nun in der Rolle, die wir es bei der heterotypischen Theilung der grossen Spermatocyten spielen sehen, zu sehr an jene Elemente, die von van Beneden (3) und von Boveri (4) im Ascarisei unter dem Namen Polkörper-

chen, Centrosoma beschrieben wurden, um nicht die Vermuthung aufkommen zu lassen, dass wir es in unserem Falle mit ähnlichen Bildungen zu thun haben. Freilich wird diess so lange blosser Vermuthung bleiben müssen, ehe nicht der beweisende Nachweis geliefert wird, dass auch den im Salamanderhoden an den Polen der sich theilenden Spermatocyten befindlichen Körperchen jene Bildungen zukommen, die die genannten beiden Autoren als „sphère attractive, Archoplasmakugeln“ beobachtet haben. Und dieser Nachweis ist mir an meinen Präparaten nicht gelungen, dazu hätte es ja wohl anderer, die Strukturen des Protoplasmas besser conservirender Fixationsmittel bedurft, als es das Flemming'sche Chromosmiumessigsäuregemisch ist, welches, wie sein Erfinder selbst angiebt, durchaus kein „histologisches Universalmittel“ darstellt. Der schon oben erwähnte momentane Mangel frischen Materiales liess leider diese Forderung als unausführbar erscheinen.

II. Die Kerne der v. Ebner'schen Spermatoblasten bei der Maus.

Von allen Zellelementen, welche die Wand des Hodenkanälchens beim Säugethier zusammensetzen, dürfte wohl keines sowohl in morphologischer, als auch funktioneller Beziehung eine mehr umstrittene Stellung einnehmen, als jene eigenthümlichen Gebilde, für die seiner Zeit von Ebner (5) den Namen Spermatoblasten vorgeschlagen hat. Die Ansichten der Autoren über diese Gebilde lassen sich wohl in drei Gruppen theilen. Fürs erste werden dieselben von einzelnen Autoren (Biondi (6), von Widersperg (7)) überhaupt nicht anerkannt; für sie setzt sich die Kanälchenwand nur aus einer Art epithelialer Elemente zusammen, die auf hier nicht näher zu besprechende Weise Umwandlungen erleiden, durch welche sie in Spermatozoen übergehen. Die Mehrzahl von Forschern aber hält daran fest, dass bei dem Aufbau des Hodenkanälchens zweierlei Typen von Zellen betheiligt sind; während aber nun die einen — zu ihnen gehört vor allen v. Ebner in seinen ersten Arbeiten mit dem Begriff Spermatoblast — die samenbildenden Elemente durch multiple Kerntheilung aus verästelten, an der Basis der Kanälchenwand gelegenen Zellen ent-

stehen lassen, denen sie den zweiten Typus von Elementen als „indifferentes Hodenepithel“ gegenüberstellen, erblicken die anderen gerade in letzterem jene Elemente, die sich allmählich zu Samenzellen umbilden, und lassen dieselben theils durch wirkliche Vereinigung, theils durch blosse Anlagerung mit den ästigen Elementen in Beziehung stehen. Bei dieser Divergenz der Ansichten der Autoren dürfte sich wohl die Frage aufwerfen lassen, worin denn der Grund liegt für diese sich widersprechenden Meinungen. Ich glaube, die Ursache hierfür möchte darin gegeben sein, dass man sich im Allgemeinen wenig darum bemüht hat, unter Zuhilfenahme unserer modernen histologischen Hilfsmittel für die einzelnen Zellarten spezifische typische Merkmale aufzusuchen. Und doch erlaubt unsere moderne Technik für's erste — und das gilt nicht nur für das Hodengewebe — die einzelnen Zellen in ihren Contouren scharf von einander abzutrennen und dann gewähren unsere modernen Kerntinctionsmethoden uns doch einen relativ ausgiebigen Einblick in die Structur des Zellkernes; was freilich die feineren Anordnungen des Protoplasmas betrifft, da ist in technischer Beziehung Forschungen noch weiter Spielraum geboten. Prüft man nun nach dieser Richtung hin die Angaben und Abbildungen, welche die Autoren speziell über die v. Ebner'schen Spermatoblasten liefern, so wird man erkennen, dass da noch Vieles recht ungenau ist. Die beste Beschreibung des Spermatoblastkernes (Fusszelle) findet sich noch bei Benda (8); derselbe charakterisirt ihn folgendermaassen: „Der Kern zeigt eine wenig tingible, also sehr zarte peripherische Chromatinschicht, einen nicht färbbaren Inhalt, einen grossen Nucleolus, der durch einige wenige Chromatinfäden mit der Chromatinmembran in Verbindung steht. Seine Gestalt ist sehr variabel, die Oberfläche oft tief gefaltet; kurz, wir haben einen exquisit bläschenförmigen Kern vor uns.“

Gehen wir nun an die Betrachtung des Spermatoblastkernes, wie ich ihn unter Anwendung der oben beschriebenen Tinctionsmethode darzustellen vermochte (Fig. 24), so zeigt sich, dass derselbe von einem relativ dichten, jedoch aus ungemein zarten Fädchen gebildeten Chromatinnetz durchsetzt wird, welches sich peripher zu einer zarten, mit einzelnen kleinen Verdickungen versehenen chromatischen Kernmembran verdichtet; der Kern bekommt durch die Zartheit der Chromatinnetzbalken ein sehr helles

Aussehen und unterscheidet sich schon dadurch ziemlich deutlich von den übrigen Hodenelementen. Das hauptsächlichste typische Merkmal an dem Spermatoblastkern besteht aber in einem eigenthümlichen Strukturverhältniss des Kernkörperchens; dasselbe sehen wir nämlich aus zweierlei Substanzen zusammengesetzt, einem von Saffraninsehr intensiv gefärbten, und einem ungefärbt bleibenden Bestandtheil. Letzterer tritt stets in Form einer einfachen Kugel auf, die chromatische Substanz aber besteht entweder aus zwei kleinen, leuchtend roth tingirten, an zwei gegenüberstehenden Polen der farblosen Kugel liegenden Kügelchen, oder das chromatische Element stellt eine einzige, in diesem Falle grössere Kugel dar, die dem ungefärbten Bestandtheile des Nucleolus sich innig anschmiegt. Im ersteren Falle erscheint dann das ganze Kernkörperchen als ein annähernd spindelförmiges Element, im anderen als eine Doppelkugel, und ist in beiden Fällen die Längsaxe des Nucleolus stets in dem grössten Durchmesser des Zellkernes eingestellt.

Diesen eigenthümlichen Bau zeigen nun die Kerne der Spermatoblasten während aller Phasen der Secretion; mögen dieselben mit sich zu Spermatozoen umformenden Samenzellen, oder unreifen Spermatozoen selbst in Verbindung stehen, mögen sie als isolirte Fusszellen zwischen den Spermatogonien an der Basalmembran anliegen, stets beherbergen sie den typisch gebauten Nucleolus. Und hierin möchte ich vor allem einen neuen Beweis dafür suchen, dass die von v. Ebner als Spermatoblasten bezeichneten Zellelemente bei dem Process der eigentlichen Spermatogenese, d. h. der Bildung der morphotischen Bestandtheile des Samens, nur eine secundäre Rolle spielen, die darin zu suchen ist, dass sie einerseits den reifenden jungen Samenelementen eine Stütze bieten, andererseits, worauf namentlich die neueren Untersuchungen von v. Ebner (5a) hinweisen, zu regen Stoffwechselvorgängen, die sich innerhalb der Hodenkanälchenwand abspielen, in engerer Beziehung stehen.

Ich würde zu einer Zeit, in der sich wohl die Mehrzahl der Autoren für die angedeutete Funktion der v. Ebner'schen Spermatoblasten, zum mindesten für ihre Zellnatur überhaupt, erklärt haben, für überflüssig gehalten haben, für die geschilderte Ansicht nochmals einzutreten, wenn nicht gerade in letzter Zeit in einer Arbeit von Niessing (9) gegen dieselbe wieder scharf zu Felde

gezogen würde. Niessing betrachtet die Benda'sche Fusszelle als eine „Eiweissmasse mit der darin liegenden zerrissenen und gefalteten Mutterzellenmembran“; speciell von den Kernen der Fusszellen behauptet er, dass sie überhaupt kein Kerngerüste zeigen und so „gefaltet und maltraitirt aussehen“, dass wohl niemand darin einen Kern erkennen könne. Prüft man aber die Angaben Niessings, und namentlich seine Zeichnungen, die, wie ausdrücklich angegeben wird, „naturgetreue Copien“ darstellen sollen, etwas näher, so kann man sich der Ueberzeugung wohl nicht verschliessen, dass die angebliche „Maltraitirung“ der Spermatoblastkerne nicht in physiologischen Vorgängen bei der Spermatogenese, sondern lediglich in der äusserst mangelhaften Anwendung der Präparationsmethoden von Seite des Autors begründet ist.

Wenn ich nun die in den Spermatoblastkernen beschriebene charakteristische Bildung einfach als Nucleolus bezeichnet habe, so weiss ich wohl, dass ich mich damit auf ein bis jetzt wenig betretenes Gebiet gewagt habe; hat man sich doch daran gewöhnt, in dem Kernkörperchen ein Kernelement zu erblicken, dem eine intimere Structur nicht zukommt. Und doch dürften sich als Stützen meiner Auffassung in der Litteratur manche Angaben finden lassen. So bemerkt Flemming (10) von dem Keimfleck des Unioeies, dass es die Form einer Doppelkugel besitzt, deren kleinerer Theil stärker lichtbrechend und stärker färbbar ist als der grössere. Bei Tichogonia polymorpha sitzt der stärker färbbare Bestandtheil dem weniger tingiblen in Form einer Kappe auf. Eine ähnliche Beschaffenheit des Einucleolus wurde dann auch von Hertwig (11) bei verschiedenen Evertibraten beschrieben, und in neuester Zeit giebt Platner (12) von dem Keimfleck des Eies von *Arion empiricorum* Abbildungen, die sich fast mit dem von mir beschriebenen Verhältnisse in den Spermatoblastkernen decken. Platner sagt: „in dem stetig an Grösse zunehmenden Keimfleck scheidet sich eine heller gefärbte und eine dunklere Partie aus; die hellere ist in vollkommen ausgebildeten Eiern völlig farblos (Hyaloplasma). Diesem hellen Keimfleck sitzt ein gefärbtes Kernkörperchen auf“ (cf. a. a. O. Fig. 6—9). Im Hinblick auf diese bei Evertibraten gemachten Beobachtungen dürfte es deshalb vielleicht von allgemeinerem Interesse sein, dass auch bei den Vertebraten solche Differencirungen des Nucleolus vor-

kommen und mag hier bemerkt werden, dass die Spermatoblastkerne hierfür nicht den einzigen Fundort abgeben, sondern dass ich ähnliche Verhältnisse auch in Bindegewebs- und Muskelkernen der Salamanderlarve sowie in den Kernen von peripheren Glossopharyngeusganglienzellen des Kaninchens beobachten konnte. Auch von den Angaben Ogata's (13) und Lukjanow's (14) über die Kerne bei *Salamandra maculosa* könnte vielleicht einiges hierher gerechnet werden.

Während ich nun mit den vorliegenden Untersuchungen beschäftigt war, erschien eine Arbeit von Sanfelice (15), in welcher er in einer Zellform, die er als „cellule germinale“ bezeichnet, die nämlichen Elemente antraf, wie sie oben von den Spermatoblastkernen beschrieben wurden. Es ist hier nicht der Ort, des Näheren nachzuweisen, dass durch die Arbeit von Sanfelice in die Lehre von der Spermatogenese eine kolossale Verwirrung hereingetragen wird, mich hat es nur gefreut, in derselben eine Bestätigung meines Befundes zu erblicken und zwar nicht nur für die Maus, sondern auch für eine ganze Reihe von Vertebraten (Maulwurf, Katze, Hund, Kaninchen, Igel, Hahn, Eidechse, Frosch, *Raja asterias*). Nur mit der Deutung, welche Sanfelice den beschriebenen Gebilden giebt, vermag ich nicht übereinzustimmen. Die eigenthümliche Form, in der der Nucleolus auftritt, wird nämlich von Sanfelice als eine neue Art der Karyokinese beschrieben; ganz abgesehen davon, dass ein Beweis dafür, dass die Bildung in den Kernen der sog. „cellules germinales“ wirklich als Theilungsmodus zu betrachten ist, absolut fehlt, sieht sich der Verfasser, um seine Ansicht überhaupt zu stützen, zu ganz abenteuerlichen Angaben gezwungen, indem er das, was andere Autoren als Kern bezeichnet haben, als den Zellleib, den Nucleolus als den Kern auffasst (*j'ai exprimé l'idée de considérer le noyau, décrit par les auteurs, comme cellule, et le granulé comme noyau*). Ich glaube, der Nachweis des Chromatingerüstes, welches den eigenthümlichen Nucleolus in seinem Inneren birgt, dürfte genügend sein, die Deutung Sanfelice's und seine für die Spermatogenese daraus gezogenen Schlüsse endgiltig zu Fall zu bringen.

III. Feinere histologische Beschaffenheit der Drüsenepithelien im Mäusehoden.

Ausgehend von der Ansicht, dass eine genauere Betrachtung der die Hodencanälchenwand zusammensetzenden Elemente zugleich uns einen klaren Einblick in den Process der Spermatogenese eröffnen dürfte, habe ich die Zellelemente des Hodens einer schärferen histologischen Analyse unterzogen, als sie, wenigstens nach den vorhandenen Abbildungen zu schliessen, bis jetzt üblich gewesen zu sein scheint. Im Verlaufe derselben bin ich zu Resultaten gelangt, die vom allgemein histologischen Standpunkte aus einiges Interesse bieten dürften und welche in den folgenden Zeilen mitgetheilt werden sollen.

Die Zellen, an welche der Ersatz der bei der Bildung des Samens verbrauchten Elemente in letzter Instanz geknüpft ist, liegen in einer einfachen Schicht zunächst der Tunica propria des Hodencanälchens an und führen in der Litteratur verschiedene Namen. [Stammzellen (Biondi, Benda (8), Fürst (16). Cellules germinatives (Sertoli (17,) Renson (18) etc.]. Es soll für dieselben hier die von v. La Valette St. George (19) eingeführte, auch von Waldeyer (20) in seinem lichtvollen Referate acceptirte Bezeichnung „Spermatogonie“ gewählt werden. — Es ist bekannt, dass in einer gewissen Epoche der Spermatogenese diese Spermatogonien in allen Stadien der karyokinetischen Theilung angetroffen werden und zwar mag dabei gleich darauf hingewiesen werden, dass diese Theilungen stets parallel der Hodencanälchenwand erfolgen. Bei der Betrachtung der feineren Strukturverhältnisse, welche wir an den Spermatogonien bis zu ihrer Umwandlung in Elemente der nächst höheren Zellschicht ablaufen sehen, wollen wir bei dem Aussehen beginnen, welches diese Zellen zunächst nach ihrer Theilung besitzen; Fig. 25 stellt zwei neugebildete Spermatogonien dar. Die noch ziemlich kleinen Zellen besitzen in einem fein genetzten Protoplasma einen ovalen Kern, dessen Längsaxe der Tunica propria stets mehr oder minder parallel gelegen ist. Wir sehen an demselben, dass in der färbbaren Substanz eine strenge Trennung in Chromatin im engeren Sinne und Nucleolensubstanz noch nicht stattgefunden hat, sondern dass sich das Chromatin noch in Form derber, sich rothviolett färbender Balken, die durch feinere

netzartig angeordnete Fäserchen miteinander in Verbindung stehn, vorfindet. Dieser Zustand dauert aber nicht lange; sehr rasch wächst die Zelle, namentlich ihr Kern heran und stellt bald ein ziemlich grosses, der Canälchenwand platt anliegendes Gebilde dar; der entsprechend dieser Gestalt lange, ovale Kern zeigt nun in einem feinen, nur aus sehr zarten Chromatinfäden bestehenden Gerüstwerk mehrfache Nucleolen, von denen ab und zu je zwei zu einem bisquitförmigen Element vereinigt sind (Fig. 26). Die Spermatogonie sucht sich nun immer mehr von der Canälchenwand abzuheben, wodurch sie von der platten in eine mehr polygonale Form übergeht; Hand in Hand damit hat im Inneren des sich zu einer Kugel umformenden Kernes entschieden eine Vermehrung des Chromatins stattgefunden, die Nucleolen befinden sich nun in einem derben Chromatinnetz, dessen einzelne Bälkchen sich deutlich aus Mikrosomen zusammengesetzt zeigen (Fig. 27). Bald hat sich die Zelle vollständig von der Wand abgehoben und ist damit in die nächst höhere Schichte aufgerückt; ihr kugelig, sehr dunkel gefärbter Kern besteht nun aus einem engmaschigen, aus Mikrosomen gebildeten Netzwerk chromatischer Substanz, welches die multiplen Nucleolen in seinem Inneren birgt (Fig. 28). Endlich formt sich das Netzwerk zu einem ungemein dicht angeordneten Knäuel um, in dem sich eben wegen dieser Dichtigkeit die Nucleolen nur sehr schwer beobachten lassen. Auch im Zelleibe hat eine kleine Veränderung stattgefunden, insofern als eine Schichtung des Protoplasmas eingetreten ist, so dass wir zunächst um den Kern eine nur äusserst zartgranulirte Protoplasmaschichte antreffen, die sich deutlich von der Peripherie des Zelleibes abhebt. Wir sehen also, dass allmählich aus den wandständigen Spermatogonien jene Elemente der zweiten Schichte geworden sind, welche durch ihren dunkeln Kern an jedem tingirten Hodenpräparate sogleich auffallen und für welche H. Brown den Namen „growing cells“ gewählt hat (Fig. 29).

Es stellen diese Zellen bekanntlich eine Zwischenstation in der Entwicklung der Spermatogonien zu jenen grossen Knäuelzellen dar, welche in einer oder zwei Lagen vorhanden sind und die wir nun als Spermatocyten bezeichnen können. Bei dieser Umwandlung wächst vor allem der Kern der „growing cells“ bis zum dreifachen seines Volumens an und zwar mag dabei bemerkt werden, dass dieses Wachsthum nicht sowohl auf einer Zunahme

der chromatischen, als vielmehr der achromatischen Bestandtheile des Kernes beruht. Die Folge davon ist, dass der Knäueifaden der Spermatocyten weit lockerer gewunden erscheint; die Chromatinfäden laufen dabei ausschliesslich an der Peripherie des Kernes und auch das nun einfache Kernkörperchen ist stets hier gelegen, so dass das Innere des Kernes chromatischer Elemente vollständig entbehrt, wie dies ja auch v. Ebner in seiner letzten Arbeit anführt. Leicht nachweisbar ist, dass die Fäden dieser Spirembildung aus den Pflizner'schen Mikrosomen bestehen und an gut tingirten Schnitten ist auch die Längstheilung an diesen Chromatinfäden leicht zu beobachten (Fig. 30).

Nun tritt aber in dem Protoplasma dieser Spermatocyten ein neues Element auf, das ist der Nebenkern. Ich habe mich in der einschlägigen Litteratur vergeblich um eine Angabe über die Existenz dieses Gebildes in den Spermatocyten umgesehen, nur Renson (18) erwähnt ihn sowohl bei der Ratte als auch beim Kaninchen als ein leuchtendes, neben dem Kern liegendes Körperchen von unregelmässiger Gestalt, das sich in Picrocarmin nicht färbt, und gibt speciell für das Kaninchen noch an, dass bei demselben der Nebenkörper sehr gross und mit einem centralen Punkt versehen ist. Beim Stier soll dagegen der Nebenkern überhaupt fehlen.

Durch meine eigenen Beobachtungen an den Spermatocyten der Maus liess sich nun feststellen, dass der Nebenkern, wenigstens in den vollständig ausgebildeten Spermatocyten, durchaus kein einfaches Element darstellt, sondern aus zwei Bestandtheilen sich zusammensetzt, einem ovalen farblosen Körperchen und einem demselben an irgend einer Stelle, meist an einem der Pole ansitzenden, durch Gentianaviolett tingiblen Knöpfchen. Ich muss allerdings eingestehen, dass ich das letztere in vielen Spermatocyten vermisste, ich glaube aber diesen Umstand auf Entwicklungsverhältnisse des Nebenkernes zurückführen zu müssen, da das färbbare Knöpfchen in solchen Spermatocyten, die bereits die Längstheilung der Chromatinfäden erkennen liessen, die also in ihrer Ausbildung entschieden am weitesten gediehen waren, nie fehlte.

Es darf als eine längst bekannte Thatsache gelten, dass bei der Theilung der Spermatocyten im Stadium des Spirems eine lange Ruhepause eintritt, dass aber die übrigen Phasen der Kerntheilung dann um so rascher ablaufen. Ich glaubte diesen Process deshalb etwas näher verfolgen zu müssen, da ich mir die Frage

vorlegte, ob die Theilung der Spermatocyten nach dem Schema der typischen Mitose erfolgt, oder ob etwa bei der Maus ähnliche Verhältnisse obwalten, wie sie von Flemming (2) in seiner unheimlich sorgfältigen und umfassenden Arbeit für die Spermatocyten des Salamanders nachgewiesen wurden. Ich muss da freilich sogleich eingestehen, dass ich in der Vollständigkeit der Detailuntersuchung die Flemming'sche Arbeit nicht im Entferntesten erreichen konnte, das kleinzellige Gewebe der Maus stellt einer vollkommen genauen Erforschung so subtiler Verhältnisse eben Hindernisse entgegen, die ich trotz aller gegebenen Mühe nicht zu überwinden vermochte. Immerhin dürften meine allerdings lückenhaften Befunde genügen, auf die Frage, die ich mir vorlegte, eine Antwort zu geben.

Wählt man zur näheren Untersuchung dieser Verhältnisse Segmente der Hodencanälchen, in denen neben dem Spiremstadium auch die weiteren Kerntheilungsstadien sichtbar sind, so wird man bei längerem Suchen stets, wenn auch nicht gerade häufig, auf eigenthümliche Kernbilder stossen, die ich auf Fig. 31a u. b darzustellen versuchte, wobei bemerkt sein mag, dass in *a* die Mitte des Kerns, in *b* dessen Pol eingestellt ist. Es zeichnen sich diese Kernfiguren an gelungenen Tinctionspräparaten schon durch ihre Farbe aus; während nämlich in den Spiremstadien die Chromatinfäden rein violett, in den späteren Stadien leuchtendroth gefärbt sind, haben die Fäden der uns interessirenden Kerne eine braunviolette Färbung angenommen. Untersucht man nun im Farbenbild des Abbe'schen Beleuchtungsapparates diese Kernformen etwas genauer, so fällt vor allem in die Augen, dass das Kernkörperchen, das wir im reinen Spiremstadium so deutlich hervortreten sahen, vollständig verschwunden ist und ausserdem lässt sich deutlich beobachten, dass die beiden freien Enden der einzelnen Chromatinfäden sich genähert haben und mit einander verschmolzen sind; mit anderen Worten, aus den gestreckt verlaufenden Fäden des Spirems haben sich chromatische Ringe gebildet, die ausschliesslich in der Peripherie des Kernes gelagert sind. Bei Anwendung mittlerer Blenden lässt sich in diesen eigenthümlichen Kernen ferner nachweisen, dass die einzelnen Chromatininge mit einander durch deutliche, straff gespannte achromatische Fasern in Verbindung stehen, die sich ebenfalls nur in der peripheren Zone des Kernes finden. Mit Flemming bin

ich geneigt in diesem achromatischen Faserwerk die erste Andeutung der in den späteren Kerntheilungsphasen so scharf auftretenden achromatischen Spindel zu betrachten. Auch in dem Protoplasma dieser eigenthümlichen Zellen ist eine Wandlung eingetreten, insoferne als der Nebenkern in ihnen spurlos verschwunden ist.

Das Monasterstadium muss sehr kurzdauernd sein, denn ich habe entsprechende Figuren trotz sorgfältigsten Suchens nirgends auffinden können, ja es ist vielleicht möglich, dass dasselbe überhaupt völlig fehlt und dass die Asterfigur durch die zuletzt beschriebenen Kernfiguren ersetzt wird. Ungemein häufig kommt dagegen das Stadium der Metakinese (Aequatorialplatte) zur Beobachtung; es haben sich die Chromatinringe zu der inzwischen ausserordentlich deutlich aufgetretenen Spindel orientirt, und es besitzt die chromatische Figur die eigenthümliche Form einer Tonne, deren Längsreifen eben von den Chromatinringen gebildet werden (Fig. 32).

Mit dem Nachweis dieser eigenthümlichen Ringbildungen dürften wir wohl berechtigt sein zu der Annahme, dass in ähnlicher Weise, wie beim Salamander, auch bei der Maus die Theilung der Spermatocytenkerne abweichend von dem Schema der gewöhnlichen Karyomitose erfolgt, unter Bildung ähnlicher Formen, wie sie von Flemming beim Salamander als charakteristisch für den heterotypischen Typus festgestellt wurden.

Dabei muss nun eines sehr interessanten Verhältnisses gedacht werden, das sich an der achromatischen Spindel beobachten lässt. Dort nämlich, wo mit der Spindel die Polstrahlung, deren einzelne Strahlen an ihrem Uebergange in das Protoplasmanetz der Zelle mit winzig kleinen Knöpfchen versehen sind, in Zusammenhang tritt, kommt es constant zur Entstehung eines von einem kleinen lichten Hof umgebenen Gebildes, welches ich als Polarkörperchen (*Centrosoma*) zu deuten geneigt bin. Das Merkwürdige ist nun, dass dasselbe stets aus 2 hart nebeneinander liegenden Pünktchen besteht, wie sich das zur Evidenz namentlich an einem Präparate nachweisen liess, an welchem ausschliesslich die eine Spindelspitze zur Ansicht gelangte, während die dazugehörige chromatische Figur nicht mehr in den Schnitt gekommen war. Man sieht hier deutlich an der Spitze der achromatischen Spindel zwei kleine, sich etwas dunkler als die Spindel-

fasern färbende Kügelchen liegen, ein ungemein zierliches Bild, das ich in Fig. 33 wiederzugeben versuchte. Im weiteren Verlaufe der Kerntheilung erfolgt dann im Aequator der Tonnenfigur eine Theilung der Chromatinringe in je zwei typische u-förmige Schleifen, die dann rasch auseinanderrücken, und auch bei den Dyasterformen bleiben wenigstens bis zu einem gewissen Grade die eigenthümlichen Polarkörperchen noch sichtbar (Fig. 34). Ob es nun in derselben Weise, wie dies beim Salamander stattfindet, in den Tochtersternen noch einmal zu einer Längstheilung der einzelnen Schleifen kommt, habe ich leider bei der Subtilität der ganzen Verhältnisse nicht beobachten können. Auch in Bezug auf die Zahl der Elemente, die sich im Stadium der Metakinese finden, bin ich leider zu keinen befriedigenden Resultaten gekommen; die Zählung der Schleifen bei dem kleinzelligen Säugethiergewebe bietet eben, wie jeder, der sich damit einmal beschäftigt hat, mir wohl wird zugeben müssen, enorme Schwierigkeiten; immerhin habe ich an einer Reihe von Tonnenfiguren, die ich von oben betrachten konnte, solche Zählungen versucht und bin dabei stets auf die Zahl 16 gekommen.

Die Brut, welche durch die Theilungen aus den Spermatoeyten entsteht, stellt die Samenzellen oder Spermatiden dar. Nur wenig möge hier über dieselben erwähnt werden; es sind Zellen von polygonaler Gestalt, welche in einem feingenetzten Protoplasma einen rein kugelförmigen Kern besitzen (Fig. 35). An neugebildeten Spermatiden ist derselbe von einem sperrigen Chromatingerüste durchsetzt, in dem für's erste eigentliche Nucleolen nicht nachzuweisen sind. Später aber sammelt sich das Chromatin in einem, aus sehr feinen Fäserchen gebildeten Netzwerk an und es erscheinen dann auch die eigentlichen Kernkörperchen, welche Anfangs multipel vorhanden sind, sich dann aber zu einem meist im Centrum des Kernes gelegenen bisquitförmig gestalteten Gebilde vereinigen. Ausser dem Kerne beherbergt aber der Zellleib noch ein anderes Element, das ist der Nebenkern, der, nachdem er sich während der Theilung der Spermatoeyten der Beobachtung entzogen hat, wieder erscheint und gerade die Spermatiden stellen ja jene Gebilde dar, in denen dieses Element zuerst von v. La Valette St. George (21) beobachtet wurde. Auch hier sehen wir den Nebenkern wieder aus den zwei typischen Bestandtheilen sich zusammensetzen, einem farblosen Element, das aber kleiner als in

den Spermatocyten und nicht mehr oval, sondern kugelig ist, und einem Farbstoff annehmenden Kügelchen. Eine bestimmte Lage dieses Nebenkernes zum Kern lässt sich nicht feststellen, meistens liegt das Gebilde annähernd tangential zur Kern-peripherie. Noch ein anderes Gebilde findet sich in unmittelbarer Nachbarschaft des Spermatidenkernes; es ist diess ein halbmondförmiges Körperchen, das sich dem Kerne innig anschmiegt und durch Osmium leicht bräunlich gefärbt wird. Ueber die Vorgänge nun, welche bei der Umwandlung der Spermatiden in die Spermatozoen stattfinden, sowie über die Rolle, welche bei diesem Process die beiden Protoplasmaeinschlüsse der Spermatiden, der Nebenkern einerseits, das halbmondförmige Körperchen andererseits, zu spielen bestimmt sind, soll in dem folgenden Kapitel berichtet werden.

Anhangsweise seien hier aber noch Gebilde erwähnt, die sich bis in die jüngste Zeit herein noch in der Litteratur über Spermatogenese erwähnt finden, die Spermatogemmen. Man versteht darunter bekanntlich riesenzellenartige Bildungen, deren Kerne sich gerade so wie die gewöhnlichen Spermatidenkerne in Spermatosomen verwandeln sollen. Ob dieselben bei Evertrebraten vorkommen, vermag ich, da ich keine Erfahrung darüber besitze, nicht zu entscheiden, für die Säugethiere aber muss ich ihre Existenz auf das Entschiedenste läugnen und ich stütze die Aussage nicht nur durch meine Erfahrung am Hoden der Maus, sondern ich habe daraufhin auch die Verhältnisse beim Kater, beim Kaninchen, dem Hunde, einer Beutelratte etc. geprüft. Untersucht man nämlich die Angaben in der Litteratur über die Spermatogemmen, so wird man finden, dass diese Gebilde nur von solchen Autoren erwähnt werden, welche die Elemente des Hodens entweder in frischem Zustande, oder nach Fixirung in Müller'scher Flüssigkeit und sehr verdünnten Osmiumsäurelösungen untersucht haben, und gerade in letzterem Falle wird oftmals erwähnt, dass die Spermatogemmen nach Einwirkung solcher Reagentien seltener aufzufinden seien, als in frisch untersuchtem Material. Wendet man jedoch unsere modernen, momentan und dabei doch schonend fixirenden Härtungsmittel (Sublimat, Salpetersäure 3% und namentlich Osmiumsäure und ihre Gemische) an, so wird man sich vergeblich bemühen, Spermatogemmen aufzufinden, es zeigt sich dann vielmehr jede einzelne Spermatide von ihrer Nachbarin durch eine deutliche

Grenzcontour abgetrennt. Wir werden daher gut thun, den Begriff Spermatogemme, wenigstens für das Säugethier, vollständig fallen zu lassen und dürfen aus dem Auftreten von sogenannten Spermatogemmen an frisch oder nach Einwirkung sehr verdünnter Fixirungsflüssigkeiten untersuchten Hodenzellen nur den Schluss ziehen, dass die Spermatiden sehr labile, empfindliche Gebilde darstellen, deren Zelleiber die Tendenz zeigen, sehr bald untereinander zu confluiren.

IV. Die Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen bei der Maus.

Wenn die Frage, wie sich die Samenzellen des Säugethiers allmählich zu Spermatozoen umformen, die ja schon so oft ventilirt wurde, aber trotzdem noch keine vollständig befriedigende Lösung gefunden hat, auch hier erörtert werden soll, so möge die Berechtigung hierzu abgeleitet werden aus einer Frage, die ich mir vorlegte. ob nämlich auch bei dem Säugethier der Nebenkern bei der Spermatozoenbildung eine ähnliche Rolle spielt, wie sie für den Salamander oben beschrieben wurde. Es wird dann begreiflich erscheinen müssen, dass eine Beantwortung dieser Frage nicht möglich sein wird, ohne auch die Vorgänge der Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen zu streifen und es dürften unsere Beobachtungen vielleicht geeigenschaftet sein, einzelne Irrthümer zu beseitigen und Thatsachen theils neu aufzuführen, theils zu bestätigen.

Der erste Vorgang nun, der sich bei der Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon beobachten lässt, besteht darin, dass die beiden bisquitförmig mit einander verbundenen Kugeln des Nucleolus mehr und mehr auseinanderweichen, dabei aber noch durch eine chromatische Brücke mit einander in Verbindung stehen. Es wird dadurch im Kerninneren gewissermaassen eine Barriere errichtet und dadurch der Kern in zwei annähernd gleiche Abschnitte getheilt, die sich im Weiteren in ihrer Färbbarkeit verschieden verhalten (Fig. 36). Der periphere, d. h. der der Canälchenwand zugekehrte Theil des Kernes erscheint nämlich heller als der centrale und zwar hat diese Farbendifferenz eine

doppelte Ursache; einmal werden in dem peripheren Kernabschnitt die Chromatinbälkchen überhaupt rareficirt und zweitens lässt sich für den zentralen Theil des Kernes nachweisen, dass das Chromatin nicht nur an die Bälkchen gebunden ist, sondern sich auch in der Kerngrundsubstanz findet, so dass dieselbe leicht diffus gefärbt erscheint.

Während sich diese Vorgänge im Inneren des Kernes geltend machen, ist derselbe allmählich immer mehr nach der Peripherie des Zelleibes gerückt, hat aber im übrigen noch seine kugelförmige Gestalt beibehalten und auch in Bezug auf die im Zelleibe neben dem Kerne liegenden Bildungen ist keine Wandlung eingetreten. Gehen wir nun einen Schritt weiter (Fig. 37), so sieht man, dass der Kern, immer mehr aus dem Zelleibe sich hervordrängend, sich verlängert und eine birnförmige Gestalt angenommen hat; dabei sind die Färbungs differenzen in seinem Inneren nur noch deutlicher geworden, indem nun die periphere Kernhälfte ihre Chromatinbälkchen fast vollständig eingebüsst hat; auch die die beiden Kernhälften scheidende, in beschriebener Weise aus den Nucleolen hervorgegangene Chromatinbildung hat sich stärker ausgebildet. Die interessantesten Vorgänge aber sehen wir in diesem Stadium an den beiden Polen des birnförmigen Spermatidenkernes sich abspielen. Das halbmondförmige Körperchen, das wir in inniger Nachbarschaft des Kernes in der ausgebildeten Samenzelle liegen fanden, verschmilzt, sich verbreiternd und zu einer Kugelschale sich umbildend, vollständig mit der peripheren Kernhälfte und bedeckt dieselbe als ein kappenförmiges Gebilde, es stellt die von v. Brunn sogenannte Kopfkappe dar. Aus einer an dem peripheren Kernpole auftretenden, partiellen Verdickung dieser Kopfkappe entwickelt sich dann allmählich der Spitzenknopf, der also, im Gegensatze zu den Angaben v. Brunns (22), der denselben aus dem Kern entstehen lässt, nach meiner Deutung aus derselben halbmondförmigen Protoplasmaeinlagerung entsteht, dem auch die Kopfkappe ihr Dasein verdankt. Während sich nun Kopfkappe und Spitzenknopf entwickeln, tritt auch am centralen Kernabschnitt eine Veränderung ein; in Gestalt eines halbmondförmigen, lichten Hofes hebt sich ein zartes Bläschen vom Kern ab, die sogenannte Schwanzkappe der Autoren.

Und damit sehen wir nun den Kern, wie dies auch Biondi (23) angiebt, in 3 Abschnitte zerfallen, einen centralen ungefärbten,

einen mittleren deutlich tingierten und einen peripheren Abschnitt, welcher wiederum farblos erscheint. Woraus freilich die Schwanzkappe entsteht, lässt sich bei der Kleinheit der ganzen Verhältnisse mit vollständiger Sicherheit nicht sagen; immerhin will es mir, und darin muss ich Biondi beistimmen, noch am wahrscheinlichsten erscheinen, dass die Schwanzkappe einem Abheben der chromatischen Kernmembran von der übrigen Substanz des Kernes ihre Entstehung verdankt, wie wir dies auch bei den Spermatiden des Salamanders vor sich gehen sahen. Mit dem Moment der Entstehung der Schwanzkappe tritt auch der Nebenkern in Action; konnte für denselben in den ausgebildeten Spermatiden eine fixirte Lage nicht constatirt werden, so sehen wir nun, wie sich derselbe mit einem Male senkrecht auf der Kernperipherie einstellt, und wie das gefärbte Kügelchen in das Innere der Schwanzkappe, mit dem Kerne sich verbindend, hereinschlüpft, während der grössere, ungefärbte Abschnitt des Nebenkörpers seine Lage ausserhalb der Schwanzkappe beibehält. Zugleich lässt sich in diesem Stadium beobachten, dass das gefärbte Kügelchen nicht an dem eigentlichen Kernpole, sondern etwas davon entfernt mit dem Kerne in Berührung tritt und wir können in diesem Verhältniss die erste Andeutung jenes asymmetrischen Baues erkennen, der ja für die Spermatozoen der Maus charakteristisch ist. Diese Asymmetrie wird in der Folge immer augenfälliger, so dass man für die Beobachtung der weiteren Stadien streng zwischen Kanten- und Flächenbildern unterscheiden muss, um so mehr, als auch im Inneren des sich umwandelnden Kernes eine Verschiebung der beiden Kernhälften eintritt. Während nämlich die dieselben trennende Chromatinansammlung bis jetzt im Kernäquator gelegen war, beginnt sie nun (Fig. 38 a u. b) sich immer mehr schief zu stellen, und zugleich reicht sie, sich vergrössernd, von einer Seite des Kernes zur anderen, so dass bei ausschliesslicher Berücksichtigung des Flächenbildes die Anschauung erweckt werden könnte, als handle es sich dabei um die Bildung einer die beiden Kernhälften von einander trennenden Chromatinplatte, ein Irrthum, dem auch Niessing in seiner Beschreibung verfallen ist. Kantenbilder vermögen zur Evidenz zu zeigen, dass die aus den ursprünglichen Nucleolen hervorgegangene Chromatinbildung die Gestalt eines Balkens besitzt, der das Innere des Kernes von einer Seite zur anderen durchsetzt. Nach

diesem Chromatinbalken sieht man überhaupt das geformte Kernchromatin sich vollständig concentriren, so dass die periphere Kernhälfte dasselbe nun völlig eingebüsst hat und auch in dem inneren Abschnitte die Chromatinnetze dünner und dünner geworden sind, ein Vorgang, durch den die diffuse Färbung der centralen gegen die periphere Kernhälfte nur um so mehr in die Augen springt. Mit dieser allmählichen Metamorphose im Kerninneren ist auch eine Gestaltveränderung des jungen Kernes Hand in Hand gegangen, so dass derselbe schon jetzt mehr die Form eines Dreikants angenommen hat und so eine leichte Andeutung jener Abschnitte des fertigen Spermatozoons vorhanden ist, welche Jensen (24) als obere, untere und aufsteigende Kante bezeichnet hat. Ueber die Kopfkappe habe ich hier nicht viel zu bemerken, sie hat sich der Kernmembran so dicht angeschmiegt und ist so vollkommen mit ihr verwachsen, dass sie als eigenes Gebilde sich nicht mehr nachweisen lässt, nur der Spitzenknopf tritt nun deutlicher zur Erscheinung.

Wenden wir uns nun dem zentralen Pole des Kernes zu. Das Bläschen, dessen Existenz ich von einem Abheben der Kernmembran herzuleiten geneigt war, hat sich zu der bekannten hyalinen Röhre umgeformt, die ja von einer ganzen Reihe von Autoren beschrieben wurde, und da wir den ungefärbten Theil des Nebenkernes ausserhalb des Bläschens liegen bleiben sahen, so muss nun derselbe durch die Röhrenbildung immer mehr vom Kerne entfernt werden; jetzt schon mag bemerkt werden, dass dieser Nebenkernabschnitt für die Folge keine Rolle mehr zu spielen hat, er geht allmählich im Protoplasma der Spermatide zu Grunde, eine Ansicht, die ja auch Renson vertritt. Nur lässt derselbe den Nebenkern als Ganzes spurlos verschwinden. An meinen Präparaten aber konnte ich nachweisen, dass der gefärbte Bestandtheil derselben in den Kern eindringt, und von ihm sehen wir denn in diesem Stadium als erste Andeutung des Geisselfadens der Spermatozoen ein feines, kurzes, sich rasch verlängerndes Fädchen auswachsen. Dass der Schwanzfaden nicht direkt, sondern eben durch Vermittlung eines Knöpfchens, des sog. Schwanzknopfes, mit dem Kopf in Verbindung steht, wird ja von verschiedenen Autoren erwähnt. So sehen wir, dass Renson, ohne im Text darauf einzugehen, in all' seinen Figuren den Schwanzfaden mit einem dem Kern anliegenden Pünktchen beginnen lässt, und auch Jensen lässt in seiner sehr sorgfältigen Untersuchung

den Axenfaden mit einem Knöpfchen enden, das „viel stärker lichtbrechend ist, als der übrige Axenfaden.“

Die Beobachtung nun, dass der Schwanzfaden von dem färbaren Bestandtheile des Nebenkernes seinen Beginn nimmt, muss die Frage, welchem Zellelement der Axenfaden v. Brunns seine Entstehung verdankt, wiederum in den Vordergrund drängen. War ich bei der Besprechung dieser Verhältnisse bei *Salamandra* nicht im Stande, auf diese Frage eine vollkommen sichere Antwort zu geben, so sehe ich mich auch bei der Maus vergeblich nach unanfechtbaren Beweisen um, die die Natur des Geisselfadens feststellen sollen. Nach der ganzen Sachlage aber kann ich mich sowohl bei *Salamandra*, als auch ganz besonders bei der Maus des Eindrucks nicht erwehren, dass der Axenfaden aus dem färbbaren, in den Kern eindringenden Bestandtheil des Nebenkernes der Spermatiden auswächst. Jedenfalls — das lässt sich mit aller Sicherheit aussagen — liegen die Verhältnisse nicht so, wie es Niessing behauptet, dass nämlich der Schwanzfaden direkt aus dem verdichteten Chromatingerüste des Kernes hervorsprosst.

Wenn wir nun in dem beschriebenen Stadium die sich bildenden Spermatozoonköpfe ihrer Grösse nach mit den runden Kernen der Samenzellen vergleichen, so tritt uns die bekannte Thatsache entgegen, dass bei dieser Metamorphose eine Volumenverminderung erfolgt ist und wir sind wohl berechtigt, den Grund derselben in einem Verdichtungsprozess der gesamten Kernsubstanz zu suchen. Den höchsten Grad desselben erreichen aber die jungen Spermatozoonköpfe erst in den nun folgenden Stadien und es spricht sich derselbe an den Präparaten, die der beschriebenen combinirten Tinctionsmethode unterworfen waren, in einer plötzlich eintretenden Farbendifferenz aus. Während nämlich in den bis jetzt beschriebenen Phasen der sich färbende Theil des jungen Spermatozoonkopfes (Fig. 39) die Farbe des Gentianaviolett angenommen, zeigt er in den folgenden Stadien für diesen Farbstoff absolut keine Aufnahmefähigkeit mehr, sondern tingirt sich nun ausschliesslich mit Saffranin. Ist diese Farbenveränderung einmal eingetreten, so gehen die reifenden Spermatozoonköpfe rasch ihrer Vollendung entgegen; es lässt sich leicht beobachten, dass, wenn dieselbe an den frei im Lumen der Hodenkanälchen liegenden Samenfäden eingetreten ist, nur die der oberen Kante

(Jensen) entsprechende Hälfte des Kopfes gefärbt ist, während die andere vollständig farblos erscheint. Es beruht dieser Unterschied gewiss nicht darauf, dass der Spermatozoonkopf vermöge seiner dreikantigen Gestalt an der unteren Kante schmaler ist als an der oberen, sondern es entsprechen die beiden sich verschieden verhaltenden Theile, wie das leicht aus der Vergleichung der Figuren 37—41 ersichtlich ist, genau den umgebildeten Kernhemisphären der Samenzelle, eine Möglichkeit, an die auch Jensen gedacht hat.

Durch ein sich ziemlich intensiv mit Saffranin färbendes Knöpfchen, dessen Ableitung vom Nebenkern wir ja verfolgen konnten, steht nun der Kopf des Spermatozoon in Verbindung mit dem Schwanzfaden. Bekanntlich wird derselbe eine gewisse Strecke weit von einer hellen Scheide eingehüllt, die nach hinten zu scharf abgestutzt aufhört und welche, wie dies hauptsächlich von Gibbes (25), Leydig (26), Jensen, Brown (27) etc. angegeben wird, eine spiralförmige Anordnung zeigt.

Die Genese dieser Scheide aus der sich verlängernden, dem Axenfaden sich immer inniger anschmiegenden hyalinen Röhre lässt sich — hierin kann ich die Angaben Niessings vollständig bestätigen — leicht nachweisen; anfangs sieht man den Axenfaden noch als leicht bräunlich gefärbte Linie deutlich im Inneren der Scheide; an den reifsten, im Hoden vorkommenden Spermatozoen sind aber offenbar die Brechungsindices des Axenfadens und der ihn bergenden Scheide so gleiche geworden, dass eine Unterscheidung nicht mehr möglich ist. Von dem Spiralfaden ist an den Präparaten, die nach der Eingangs erwähnten Methode tingirt wurden, nichts sichtbar; unterwirft man aber Chromosmiumessigsäurepräparate zuerst einer Färbung mit Heidenhain'schem Hämatoxylin (Modification von Apathy) und tingirt mit Gentianaviolett nach, so tritt der Spiralfaden deutlich gefärbt zu Tage (Fig. 42).

Für den von der Scheide umhüllten Abschnitt des Schwanzfadens findet sich nun in der Litteratur in beliebiger Abwechslung der Name „Verbindungsstück“ oder „Mittelstück“. Ich glaube, wenn wir bei den Salamanderspermatozoen nur jenen kleinen, cylindrischen Theil mit dem Namen „Mittelstück“ belegten, den wir aus einem Bestandtheile des Nebenkernes entstehen sahen, so dürfen wir auch für die Maus nur jenes kleine Knöpfchen mit

diesen Namen bezeichnen, für welches wir den gleichen Entwicklungsmodus nachzuweisen vermochten. Nur jenes Knöpfchen also — „Schwanzknopf“ — „Halsstück“ der Autoren — verdient den Namen „Mittelstück“, den ihm folgenden umscheideten Abschnitt des Samenfadens müssen wir, um nicht eine neue Bezeichnung einzuführen, unter dem alten Namen „Verbindungsstück“ scharf von ihm trennen.

V. Der Nebenkern in den Samenzellen des Salamanders und der Maus.

Im Verlaufe unserer Untersuchungen vermochten wir sowohl beim Salamander, als auch bei der Maus in den Spermatocyten ein eigenthümliches Gebilde zu beobachten, es war dies der Nebenkern. Es zeigte sich, dass derselbe bei der Maus gleich von Anfang an, bei dem Salamander erst in späteren Stadien durchaus kein einfach gebautes Gebilde darstellt, sondern dass er im wesentlichen aus zwei differenten Substanzen besteht, einer färbbaren und einer farblosen, angeordnet in der Form kleiner, dem Kern anliegender Kugeln, zwischen die sich wenigstens beim Salamander noch eine ringförmige, ebenfalls färbbare Bildung einschiebt.

Woher stammt nun dieser eigenthümliche Nebenkern? In der Lösung dieser interessanten Frage bin ich leider nicht glücklich gewesen; das kleinzellige Gewebe der Maus dürfte eine Antwort wohl von vorne herein aus technischen Gründen verbieten und beim Salamander, wo sich die Sache immerhin eruiren lassen dürfte, stand mir leider in Folge der Jahreszeit passendes Material in genügender Menge nicht zur Verfügung ¹⁾.

Immerhin mag das wenige, das sich für die Genese des Nebenkernes beim Salamander möglicherweise heranziehen lassen dürfte, hier mitgetheilt werden. An einer einzigen Spermatocyste, — in dieser aber an sämtlichen Zellen — fand ich ein eigenthümliches Bild; es handelte sich dabei um eine Spermatocyste,

1) Salamanderhoden, die ich in gegenwärtiger Jahreszeit (April) untersuchte, sind nicht brauchbar, da der Process der Spermatogenese hier schon vollständig abgeschlossen ist.

deren Zellen noch vor dem Processe der Generationsbildung durch heterotypische Kerntheilung standen. An diesen (Fig. 43) Spermatoocyten liess sich der farblose Bestandtheil des Nebenkernes schon im Protoplasma der Zelle in der Nachbarschaft des Kernes gelegen nachweisen und zwar war an dieser Stelle die Kernmembran verdünnt und zugleich zungenförmig gegen die farblose Kugel ausgezogen. Ich möchte dieses Bild so deuten, dass der Nebenkern als anfangs nicht tingibles Element aus dem Inneren des Kernes stammt, gleichsam aus dem Kern herausgeschleudert wird, wofür ja die eigenthümliche Verdünnung und Hervortreibung der Kernmembran an jener Stelle, wo wir den Nebenkern liegen sehen, sprechen dürfte. Leider war es mir aber nicht möglich, weitere Entwicklungsphasen des Nebenkernes aufzufinden, und muss desswegen meine gegebene Deutung so lange als eine hypothetische aufgefasst werden, bis es mir möglich sein wird, an geeignetem Material im Herbst die interessante Frage nach der Genese des Nebenkernes in ausgedehnterem Maasse aufs Neue zu untersuchen.

Bei dem Theilungsprocess, welcher aus den Spermatoocyten die Generationen der Spermatiden entstehen lässt, konnte für den Salamander sowohl, wie für die Maus festgestellt werden, dass der Nebenkern zu dem Process der Karyokinese Beziehungen eingeht und als Analogon jener eigenthümlichen Bildungen auftritt, welche von van Beneden und von Boveri an den Furchungskugeln von *Ascaris megalocephala*, und ganz neuerdings von v. Kölliker (28) an den sich theilenden Eiern von *Siredon pisciformis* als Attractionssphären mit den in ihrem Inneren gelegenen Centrosomen oder Polarkörperchen beschrieben werden.

Ich kann es mir nicht versagen, darauf hinzuweisen, dass möglicherweise in den sich theilenden Spermatoocyten gewisse Beziehungen des Nebenkernes zu diesen Attractionscentren vorhanden sein dürften, eine Frage, die gerade jetzt ein actuelles Interesse bieten dürfte, nachdem Platner (29) in einer jüngst erschienenen Arbeit das Vorhandensein dieser Beziehungen in den Geschlechtszellen von *Helix*, *Limax* und *Paludina* factisch nachgewiesen hat.

Waren nun die Resultate meiner Untersuchungen über die Genese des Nebenkörpers sowie über seine Rolle bei der Theilung des Spermatoocyten, wie ich gerne einräume, leider nur sehr hypothetische, so liess sich das Schicksal, welchem der Nebenkörper bei der Umwandlung der

Spermatiden in Spermatosomen entgegengeht, mit um so grösserer Sicherheit feststellen. Beim Salamander sowohl als bei der Maus konnten wir beobachten, dass das gefärbte Kügelchen des Nebenkernes in das Innere des sich umwandelnden Spermatidenkernes eindringt und jene Abtheilung des Samenfadens, welche den Kopf mit dem Schwanzfaden verbindet, das sogenannte Mittelstück darstellt. Für den farblosen Bestandtheil des Nebenkernes liess sich bei beiden Thierspecies nachweisen, dass derselbe nach der Vereinigung des gefärbten Kügelchens mit dem Kerne der Spermatide mit dem Zelleibe derselben zu Grunde geht, dass er also gewissermaassen nur als Träger der Mittelstückanlage zu betrachten sein dürfte. Aus der beim Salamander vorkommenden ringförmigen Bildung des Nebenkernes endlich sahen wir ein Appendiculargebilde des Geisselfadens, den bekannten Flossensaum hervorgehen.

VI. Der Prozess der Regeneration im Salamanderhoden.

Fasst man ein Hodenkanälchen des Salamanders, welches reife Spermatozoen enthält, in's Auge, so dürfte schon eine oberflächliche Betrachtung desselben genügen, um festzustellen, dass dasselbe ausser den Samenfäden nur mehr Follikelzellen enthält, also Zellen, die mit dem spermatogenetischen Process im engeren Sinne nichts zu thun haben, sondern lediglich als Stützelemente im Hoden fungiren. Wird demnach das reife Samenmaterial aus dem Hoden in die ausführenden Samenwege entleert, so bleibt in dem Hodenkanälchen absolut keine einzige Zelle mehr übrig, welche für eine regeneratorsche Neubildung von Samenelementen in Frage kommen könnte.

Diese Betrachtung muss uns nothwendigerweise dazu führen, die regeneratorschen Vorgänge innerhalb des Salamanderhodens näher zu untersuchen und wir werden hoffen dürfen, hier ganz eigenartige Verhältnisse anzutreffen, durch welche der Salamander nicht nur unter der Klasse der Amphibien, sondern auch unter der weitaus grössten Mehrzahl der Wirbelthiere überhaupt eine eigene Stellung einnimmt.

Es kann als längst bekannte Thatsache gelten, dass die Hoden des Salamanders, was Anzahl, Grösse und Gestalt betrifft, durchaus nicht constant sind, ja es lässt sich behaupten, dass kaum

bei zwei Individuen die Verhältnisse vollständig identische sind. Ebenso ist es bekannt, dass bei makroskopischer Betrachtung auch das Innere des Hodens nicht gleichartig beschaffen ist, sondern dass wir Lappen unterscheiden können, die sich durch Grösse und Farbe wohl von einander unterscheiden, Differenzen, welche wesentlich davon abhängig sind, in welcher Jahreszeit wir die Thiere untersuchen. Mögen aber die Verhältnisse auch noch so verschieden liegen, etwas werden wir doch allezeit als constant finden: stets werden wir an dem caudalen Abschnitte des Hodens, allerdings je nach der Jahreszeit in wechselnder Ausdehnung, Lappen antreffen, welche hellweiss oder gelblichweiss sind, während der entgegengesetzte Pol des Hodens aus kleinen opaken, graulichen Lappenportionen zusammengesetzt ist, die sich nach dem Kopf zu mehr oder minder weit in einen bandartigen Zipfel fortsetzen. Eine mikroskopische Analyse des caudalen Hodenabschnittes zeigt, dass die Lappen desselben aus Hodenkanälchen bestehen, die neben Follikelzellen reife oder fast reife Spermatozoen enthalten, und ausserdem wird man hier noch Epithelgänge sowie namentlich im Frühjahr collabirte Hodenkanälchen antreffen, aus denen die Spermatozoen entleert wurden und in denen nur mehr die Follikelzellen übrig geblieben sind. Untersucht man dagegen den entgegengesetzten Pol des Hodens, so ist man erstaunt, hier ein Gewebe zu finden, das sich so sehr von der übrigen Hodensubstanz unterscheidet, dass man wohl versucht sein könnte, dasselbe überhaupt nicht demselben zuzuzählen.

Das den oberen Pol des Hodens bildende Gewebe lässt von Samenkanälchen und ihrem Inhalte noch nichts erkennen, es besteht vielmehr aus einem geschlossenen Lager von Zellen, zwischen denen in spärlicher Ausdehnung zartes Bindegewebe verläuft (Fig. 44a). Leicht gelingt es nun die Zellelemente in zwei Gruppen zu trennen, in grosse, massige und wohlcontourirte Gebilde, die einen grossen, ziemlich blassen Kern beherbergen und andere, die sich, mannichfaltig geformt, zwischen die ersteren einschieben, dieselben gewissermaassen einhüllen, und sich durch einen sich dunkler tingirenden Kern auszeichnen. Es sind diese beiden Zellenarten, die wir hier in dem oberen Abschnitte des Salamanderhodens antreffen, auch anderweitig schon von den verschiedenen Autoren beschrieben worden und sind die ersteren mit dem Namen „Primordialeier“ [C. K. Hoffmann] (30), [Grünhagen] (31),

„Ovules mâles“ [Swaen und Masquelin] (32), die letzteren als „Follikelzellen“ [v. La Valette St. George] (33) bezeichnet worden.

An dieser Stelle sei nun das Wenige berichtet, was ich in Bezug auf die feineren Strukturverhältnisse der beiden Zellenarten der Beschreibung der Autoren beizufügen habe. Die sogenannten „Primordialeier“ stellen bekanntlich sehr voluminöse Gebilde von rundlicher oder, wenn dieselben dichter gedrängt liegen, polygonaler Gestalt dar, welche im Allgemeinen einen runden Kern besitzen (Fig. 45). Nach Fixirung mit Osmiumgemischen gelingt es in demselben nur recht wenig färbbare Substanz nachzuweisen, wenigstens lässt sich ein chromatisches Netzwerk kaum deutlich bemerken; ausser einem oder höchstens zwei grossen Nucleolen sieht man nur mehrfache Chromatinbrocken, die ab und zu durch äusserst feine, rosenkranzartig aneinandergereihte Chromatinpünktchen untereinander in Verbindung gebracht werden, wodurch wenigstens eine leise Andeutung eines das Kerninnere durchsetzenden Netzwerkes gegeben wird. Die Kernmembran dagegen springt durch ihren grösseren Reichthum an chromatischer Substanz sehr deutlich in die Augen und ebenso lässt sich im Kerne ein äusserst feines Netzwerk achromatischer Substanz klarnachweisen. Merkwürdigerweise aber lässt eine Fixirung mit 3% Salpetersäure mit nachfolgender Hämatoxylintinction (Fig. 46) ein sehr deutliches derbes Chromatinnetz zu Tage treten, ein Umstand, für den ich bis jetzt keine Erklärung zu geben vermag. Was das Protoplasma dieser grossen Zellen betrifft, so fällt in demselben eine gewisse Schichtung (Fig. 45) auf, so zwar, dass wir zunächst um den Kern eine Protoplasmaschichte finden, welche der Granulirung vollständig entbehrt; ihr folgt nach aussen die mächtigste Schichte, in der das protoplasmatische Netz sehr eng gewebt ist und endlich zunächst an der Peripherie der Zelle haben wir eine dritte Zone, wo nur vereinzelte Netzfäden nachweisbar sind.

Ueber die Gestalt der Follikelzellen (Fig. 45a) lässt sich, da diese Elemente sich allenthalben zwischen die Primordialeier hereinschieben, nichts Bestimmtes angeben, nur von ihrem platt-ovalen Kerne sei bemerkt, dass derselbe neben kleinen Nucleolen einen grösseren besitzt, der vollkommen die gleichen Strukturverhältnisse zeigt, wie sie oben von dem Kernkörperchen der Spermatoblastkerne der Maus beschrieben wurden und wie diess für den Frosch von Sanfelice angegeben wird.

Die Namen, welche den grossen Zellgebilden von den Autoren gegeben wurden (Primordialeier, ovules mâles), basiren bekanntlich auf der Aehnlichkeit, welche diese Zellen mit den Zellen der Genitalanlage der Larve zeigen und wirklich ist diese Aehnlichkeit eine so grosse, dass es kaum möglich sein möchte, beide Zellarten von einander zu unterscheiden. Da nun die Zellen der Larvengenitalanlage sich noch auf einer vollständig indifferenten Stufe befinden, so möchte ich statt der obigen Namen eher die Bezeichnung indifferente Keimzellen für die am oberen Hodenpole der erwachsenen Salamander vorhandenen grossen Zellen wählen und sollen dieselben, bis wir erkennen werden, welche Rolle sie im Hoden spielen, unter diesem Namen Erwähnung finden.

Es ist bereits bekannt und namentlich in einer Arbeit von Bellonci (34) des Näheren gewürdigt worden, dass die Kerne dieser indifferenten Keimzellen nicht immer rund sind, sondern sehr oft gelappte, ja geradezu verästigte Formen aufweisen, die von Seite der verschiedenen Autoren eine so genaue Beschreibung gefunden haben, dass ich derselben nichts hinzuzufügen wüsste. Sieht man sich aber um nach der Bedeutung, welche diesen gelappten Kernen zugeschrieben wurde, so wird man finden, dass darüber eine Uebereinstimmung durchaus noch nicht besteht, sondern dass die Ansichten sich hierin diametral gegenüber stehen, und gilt dies ja nicht blos von den gelappten Kernen der indifferenten Keimzellen, sondern überhaupt von der Lappung und Einkerbung der Kerne, der wir ja so häufig im thierischen Organismus begegnen. So lange wir freilich mit den mitotischen Theilungsvorgängen und deren allgemeinem Vorkommen noch nicht bekannt waren, war die Deutung gelappter Kerne eine einfache, man sah sie eben als sich theilende Kerne an. Allein heutzutage sind ja die Argumente für das Vorkommen einer solchen directen Theilung immer spärlicher geworden, und wenn auch einige, z. B. Nussbaum (35) gerade für die uns interessirenden Keimzellen der Amphibien, noch an diesem amitotischen Theilungsmodus festhalten, so darf wohl als sicher angenommen werden, dass künftige Untersuchungen die Grundlosigkeit dieser Annahme feststellen und den endgültigen Beweis liefern werden, dass die Kerntheilung nur nach einem einzigen Princip, dem der Karyokinese erfolgen dürfte. Dabei mag freilich nicht geleugnet werden, dass

dieser Process nicht überall bis in's Detail vollkommen gleichartig abläuft, allein das Typische des karyokinetischen Vorganges dürfte sich wohl überall auffinden lassen, wo wir überhaupt sich theilenden Zellkernen begegnen.

Die zweite Ansicht über die Bedeutung der polymorphen Kerne der Keimzellen sowie überhaupt der gelappten Zellkerne lautet dahin, dass dieselben Degenerationsformen darstellen. Gerade für erstere wird dies von Bellonci behauptet und sieht derselbe die polymorphen Kerne als eine Folge eines unvollkommen oder überhaupt nicht zum Abschluss gelangten Kerntheilungsprocesses an. Allein ich sehe mich in der betreffenden Arbeit vergeblich nach einem strikten Beweis für diese Ansicht um, denn aus der entfernten Aehnlichkeit der gelappten, eingebuchteten Kerne mit Sternformen der Mitose kann derselbe doch unmöglich abgeleitet werden. Zwei andere Gründe scheinen mir noch gegen die Ansicht Bellonci's zu sprechen. Wir sahen, dass auch in der Genitalanlage der Salamanderlarve die gelappten Kerne un-
gemein häufig vorkommen; sollen nun all diese Kerne, kaum gebildet, wieder einem Untergange entgegengehen? Das klingt doch wenig wahrscheinlich. Und ausserdem verlaufen die Degenerationsprocesse, die, wie im nächsten Kapitel ausführlich erwähnt werden soll, im Zellmaterial des Salamanderhodens häufig zur Beobachtung gelangen, unter wesentlich anderen Erscheinungen als einer Lappung der Kerne.

Verlassen wir aber den Standpunkt, in dem Zellkern ausschliesslich ein „Reproductionsorgan“ der Zelle anzunehmen, bringen wir, folgend einer Weismann'schen Anschauung, den Kern auch mit den vegetativen Processen im Protoplasma und damit mit den Wachsthumsvorgängen in Zusammenhang, so dürften wir auch für den speciellen Fall der gelappten Keimzellenkerne zu einer wahrscheinlicheren und, wie mir dünkt, einfacheren Erklärung gelangen. O. Schultze (36) hat in einer erst kürzlich erschienenen Mittheilung darauf hingewiesen, dass unter dem Einflusse ungentügender Ernährung die Zellkerne die Tendenz zeigen, ein gelapptes Aeussere anzunehmen. So richtig nun, wie ich aus eigener Erfahrung bestätigen kann, die Befunde Schultze's sind, so möchte ich doch im Interesse der Wichtigkeit und Richtigkeit derselben darauf aufmerksam machen, dass die Angabe, als ob die „Hungerkerne“ sich von den unter normalen Verhält-

nissen vorkommenden gelappten Kernformen typisch unterscheiden würden, keine besonders glückliche ist. Es wird dadurch dem Einwand Thür und Thor geöffnet, dass die unter Einfluss des Hungers entstehenden gelappten Kernformen eben nur als Degenerationsformen der Kerne schlechtweg aufzufassen seien, und Schultze selbst stellt seine „Hungerkerne“ mit Degenerationsformen in eine Kategorie zusammen. Verstehe ich Schultze jedoch recht, so will er gerade durch die Mittheilung seiner Befunde den Beweis dafür liefern, dass der Zellkern eben auch zu den rein vegetativen Processen der Zelle in näherer Beziehung steht. Wenn wir nun das Auftreten der Lappung an den „Hungerkernen“ in etwas weiterer Ausdehnung als den Ausdruck einer vermehrten Stoffwechselenergie auffassen, so dürften wir uns damit eine gemeinschaftliche Basis geschaffen haben, von der aus wir nicht nur das Auftreten gelappter Kerne in Folge von Hunger, sondern auch all' die gelappten Kernformen, die wir so häufig antreffen, vollständig beurtheilen können. Wir werden dann verstehen, warum der Kern die ungünstigen Bedingungen mangelnder Nahrung durch Vergrößerung seiner resorbirenden Oberfläche zu besiegen sucht, warum also die „Hungerkerne“ gelappte Formen darbieten. Das Auftreten dieser in Eiern und Furchungszellen wird uns dann nicht mehr wunderbar erscheinen, denn, dass in diesen Zellen eine vermehrte Energie des Stoffwechsels stattfindet, dafür genügt wohl der Hinweis bei den ersteren auf die Dotterbildung, bei letzterer auf die rapiden Wachstumserscheinungen. Vor allem aber werden uns die gelappten, ja verästigten Kernformen in Drüsenzellen erklärbar, wie sie namentlich bei Evertibraten so zahlreich beobachtet wurden; hier wird ja an die Stoffwechselvorgänge der Zelle nicht nur die Anforderung gestellt, das betreffende Zellindividuum auf gehörigem Ernährungszustand zu erhalten und in weiterem zur Vermehrung geeignet zu machen, sondern es tritt die erhöhte Aufgabe heran, die Bildung eines eventuell recht massigen Secretes zu besorgen. Auch die eigenthümlichen Kernformen der Riesenzellen des Knochenmarkes dürften von unserem Standpunkte aus beurtheilt werden können, sehen wir doch, wie ich einer schon alten Mittheilung von v. Kölliker (37) entnehme, welche Leistung grade von diesen Zellen für die Bildung der Oberfläche des Skeletsystems verlangt wird. In letzter Instanz dürften vielleicht

auch die eingebuchteten, gelappten Kernformen der Leucocyten hierin eine Erklärung finden. Dabei soll durchaus nicht geleugnet werden, dass in degenerirenden Zellen gelappte Kerne vorkommen, allein dieselben sind nicht ein Zeichen eines degenerativen Processes an und für sich, sondern nur der Ausdruck dessen, dass die Anstrengungen, die die Zelle zur Sicherung ihres Stoffwechselbedürfnisses gemacht, vergebliche waren und sie erst danach einer Degeneration anheimgefallen ist. Kehren wir nach diesem allgemeinen Excurs wieder zu unserem Ausgangspunkte, den polymorphen Kernen der indifferenten Keimzellen des Salamanderhodens, zurück, so wird sich auch für sie sogleich nachweisen lassen, dass auch ihnen vermehrte Stoffwechselvorgänge und Hand in Hand damit eine erhöhte Wachsthumsenergie eigen ist.

Diese indifferenten Keimzellen, deren nähere histologische Structur wir im Vorhergehenden betrachtet haben, sind nun direct dem Hodengewebe zuzuzählen, und zwar stellen sie in demselben nichts Fremdes dar, ein Umstand, auf den ich um so mehr aufmerksam machen möchte, da Bellonci die am oberen Pol des Hodens befindlichen Zellcomplexe dem sog. Pseudovarium oder Bidderischen Organe der Kröte entsprechen lässt. Auf die ganz auffallend differenten Bauverhältnisse der männlichen Keimdrüse innerhalb der Klasse der Amphibien soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden, ich möchte nur hier erwähnen, dass von der Ansicht Bellonci's schon deswegen keine Rede sein kann, weil das sog. Pseudovarium der Kröte überhaupt gar nicht aus indifferenten Keimzellen besteht. Es sind vielmehr wohl differencirte Zellen, welche dasselbe zusammensetzen, nämlich wirkliche Eizellen; es haben sich also in dem genannten Organe der Kröte die indifferenten Keimzellen des Larvenstadiums, merkwürdig genug, als Anhang der männlichen Keimdrüse nach der weiblichen Seite hin differenzirt.

Fragen wir uns nun, welche physiologische Bedeutung wir den indifferenten Keimzellen des erwachsenen Salamanderhodens zuertheilen müssen, so lautet die Antwort dahin: die indifferenten Keimzellen stellen die eigentlichen Ursamenzellen, die Spermatogonien im Salamanderhoden dar, also jene Elemente, aus denen immer auf's Neue in letzter Instanz das für die Samenbildung nothwendige Material geschöpft werden muss, und ich

freue mich, mit diesem Nachweis eine Vermuthung Flemmings (2) vollständig bestätigen zu können.

Auf Serienschnitten, die in der Längsrichtung des Hodens angelegt werden, lässt sich nämlich Schritt für Schritt beobachten, wie sich aus den Spermatogonien das Gewebe des Hodens entwickelt. Die Etappen dieses Entwicklungsprozesses werden von Bellonci zwar recht gut beschrieben, allein es bleibt zweifelhaft, ob derselbe geneigt ist, die einzelnen Stadien von einander abzuleiten; es dürfte desshalb angebracht sein, an dieser Stelle darauf einzugehen. Ziemlich zahlreiche Mitosen in den Spermatogonien beweisen, dass dieselben sich in reger Vermehrung befinden, wodurch sich aus den einzelnen Spermatogonien kleine Gruppen bilden, die, von einer bindegewebigen Hülle umschlossen, in ihrem Inneren von den ebenfalls sich rasch vermehrenden Follikelzellen durchsetzt sind. Mehrere solcher benachbarter Spermatogoniengruppen mögen nun mit einander zur Verschmelzung kommen und bilden sich dadurch solide Stränge, jene Formation, die auch bei Bellonci als „solide Hodenstränge“ Erwähnung fanden (Fig. 44b). Sehr bald kommt es nun im Inneren dieser soliden Stränge zur Bildung eines spaltförmigen Raumes und wir haben damit den ersten Anfang eines Hodenkanälchens vor uns (Fig. 44c); solche Bilder haben auch Swaen und Masquelin beobachtet und haben dieselben die weiteren Entwicklungsprozesse dieser jungen Kanälchen so genau und vollständig beschrieben, dass ich mich hier ganz kurz fassen kann. Lebhaftere Kernteilungen stellen sich nun ein; die einzelnen Spermatogonien wandeln sich dadurch in kleine, zweizellige, der bindegewebigen Kanälchenwand senkrecht aufsitzende Säulchen um, weitere Theilungen schliessen sich an und bald ist aus der einzelnen Spermatogonie ein stattlicher Haufen von Zellen gebildet, die ihren gemeinschaftlichen Ursprung noch deutlich dadurch zur Schau tragen, dass sie von einer aus Follikelzellen gebildeten, gemeinschaftlichen Hülle begrenzt werden. Wir sehen also, wie dies schon vor längerer Zeit von v. La Valette St. George nachgewiesen wurde, dass eine einzige Spermatogonie einen ganzen Zellhaufen, eine sog. Spermatocyste an sich hervorgehen liess und damit eine Wachstumsenergie an den Tag gelegt hat (Fig. 44d), die die Existenz gelappter Kernformen, die wir ja an den indifferenten Keimzellen so häufig fanden, in oben erwähntem Sinne wohl berechtigt sein lassen dürfte. Einiger Umstände sei nun noch Erwähnung

gethan; einmal mag bemerkt sein, dass bei der Entwicklung der Spermatocysten stets sämtliche Abkömmlinge einer einzigen Spermatogonie zu gleicher Zeit in Theilung begriffen sind, so dass wir Spermatocysten bekommen, in denen Mitose neben Mitose gelegen ist und ferner sehen wir, dass an den fertigen Spermatocysten die Kerne der Follikelzellen stets der freien, in das Lumen des Kanälchen sehenden Fläche derselben aufsitzen, während zwischen den einzelnen Spermatocysten, sowie zwischen ihnen und der bindegewebigen Kanälchenwand Follikelzellkerne seltener nachzuweisen sind (Fig. 44d).

Greifen wir nun aus einer solchen Spermatocyste ein Einzelindividuum, oder, wie wir nun sagen können, eine *Spermatocyte* heraus, so fällt vor allem auf, dass dieselbe durch die vielfache Kerntheilung an Grösse gegen die ursprüngliche Spermatogonie bedeutend eingeblüsst hat; dabei stellt die *Spermatocyte* ein polygonales, bei geeigneter Behandlung deutlich und scharf contourirtes Element dar, das einen runden Kern besitzt, in welchem sich inmitten eines derben, aber locker gewebten Chromatinnetzes zahlreiche, unregelmässig gestaltete Nucleolenbildungen vorfinden (Fig. 47).

Noch auf einen Umstand möge hier aufmerksam gemacht werden, das ist das Verhältniss der Theilungsaxen der Mitosen bei der regeneratorischen Neubildung des Hodens. Es scheint mir wichtig, dasselbe etwas mehr in Betracht zu ziehen, da wir aus der Berücksichtigung dieser Verhältnisse eine Erklärung für eine Eigenthümlichkeit des Salamanderhodens finden werden, durch welche die urodelen Batrachier nicht nur in der Klasse der Amphibien, sondern, soweit mir die Verhältnisse aus eigener Anschauung und aus der Litteratur bekannt sind, auch in der ganzen Reihe der Wirbelthiere eine gesonderte Stellung einnehmen. Es hat nämlich Flemming (1) zuerst nachgewiesen, dass beim Salamander die Spermatozoen nicht in der bei den übrigen Thierformen typischen Weise mit der Spitze des Kopfes nach der Kanälchenwand gerichtet sind, während der Schwanz in das Kanälchenlumen hereinragt, sondern dass die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen. Wie so kommt es nun zu dieser Eigenthümlichkeit des Urodelenhodens? Eine Betrachtung der Wachstumsrichtungen bei der Neubildung der Hodenkanälchen wird uns diese Frage beantworten.

Bei der Bildung der soliden Hodenstränge aus den indifferenten Keimzellen wird, wenn hier überhaupt eine bestimmte Richtung an den sich theilenden Zellen wahrgenommen werden kann, die Theilungsaxe der Mitosen stets mehr oder minder parallel der bindegewebigen Membran verlaufen müssen, da es sich hierbei ausschliesslich um ein Flächenwachsthum handeln dürfte. Ist nun aus dem soliden Hodenstrang das Hodenkanälchen hervorgegangen, so steht die Theilungsaxe bei der Bildung der nunmehr aus zwei Schichten von Spermatogonien bestehenden Kanälchenwand natürlich senkrecht auf der Ebene der *Membrana propria* (Fig. 44c), bei der weiterhin eintretenden Theilung der 2 nunmehr gebildeten Spermatogonien in 4 Zellen, wird die Theilungsaxe wieder parallel der Kanälchenwand verlaufen müssen (Fig. 44c, β). Bleiben wir nun bei diesem Stadium stehen und betrachten uns das Verhältniss der Follikelzellen zu den einzelnen Spermatogonienfamilien, so finden wir, dass jede derselben von einer Lage von Follikelzellen umhüllt wird, deren Kerne zum grössten Theile noch zwischen den benachbarten Spermatogonien-generationen gelegen sind. Bei der nunmehr eintretenden Weiterbildung dieser zu jungen Spermatocysten bleibt nun die Axe der Kerntheilungen stets mehr oder minder parallel zur Kanälchenwand liegen, und dieser Umstand wird, wenn man ferner berücksichtigt, dass die abundante Zelltheilung ja nicht nur in einer einzigen Spermatogonienfamilie, sondern in mehreren benachbarten zugleich stattfindet, für die Lage der Follikelzellen im Hodenkanälchen von wesentlicher Bedeutung sein. Es werden dieselben durch den Seitendruck, den die der Fläche nach rasch wachsenden Spermatocysten nothwendiger Weise auf einander ausüben müssen, in das Kanälchenlumen als dem *locus minoris resistentiae* hineingepresst werden müssen, und so sehen wir denn, dass die Follikelzellen an den ausgebildeten Spermatocysten stets an der dem Lumen zusehenden Fläche derselben ihre Lage haben, nur einige wenige werden an einem gleichfalls ziemlich geschützten Orte, dort, wo zwei benachbarte Spermatocysten an die Kanälchenwand anstossen, Platz finden. Zwischen den ausgebildeten Spermatocysten wird man aber die Kerne der Follikelzellen stets vermissen (Fig. 44d).

Da nun, wie bekannt, die Spermatiden ihren Umwandlungsprocess in Spermatosomen innerhalb des Protoplasmas der Follikel-

zellen durchmachen müssen, so werden die Kerne der Spermatiden sich natürlicherweise dorthin, wo sich die Follikelzellen zu grösseren Gruppen vereinigt finden, also nach dem Kanallumen hin verschieben müssen und wir können so die abweichende Stellung der Spermatozoenbüschel der Urodelen direkt als ein Produkt der eigenthümlichen Regenerationsprocesse im Hoden auffassen.

Versuchen wir nun uns ein Bild der Vorgänge der Spermatogenese zu entwerfen, wie sie im Laufe eines Jahres sich abspielen, so dürfte dies folgendes sein.

Aus den am oberen Pole des Hodens gelagerten indifferenten Keimzellen, den Spermatogonien, bilden sich durch successive indirekte Kerntheilungen im Frühjahr anfangs solide Hodenstränge, die bald in Hodenkanälchen übergehen, deren Wand aus den Spermatocysten besteht. Diese wachsen mit Beginn des Sommers bedeutend heran und die Inhaltzellen derselben, die Spermatocyten, erzeugen auf dem Wege mehrfacher Theilungen die eigentlichen Samenzellen, die Spermatiden. In bestimmter Weise gegen die im Kanälchenlumen angehäuften Follikelzellen orientirt, gehen dann die Spermatiden ihrer Verwandlung in fertige Spermatozoen während des Sommers und des Herbstes entgegen. Wird dann in der Befruchtungsperiode im Frühjahr das während des Jahres gebildete Samenmaterial verbraucht, so bleiben nur noch mit Follikelzellen erfüllte Kanälchen zurück, die dann einer regressiven Metamorphose anheimfallen. Das äusserst merkwürdige an diesem ganzen Prozesse besteht also darin, dass die Vorgänge der Histiogenese des Hodens, die wir bei den übrigen Wirbelthieren in der Jugend vor der Zeit der Geschlechtsreife ablaufen sehen, sich bei den Urodelen in jedem Jahre auf's Neue abspielen und dass wir das indifferente Stadium der Geschlechtsanlage der Larve während des ganzen Lebens des fertigen Thieres persistiren sehen als ein immerwährendes Depot, aus dem Jahr für Jahr das nöthige Samenmaterial neu ergänzt werden muss.

VII. Die Degenerationsvorgänge im Salamanderhoden.

Flemming (2) war wohl der erste, der unsere Aufmerksamkeit auf eigenthümliche Vorgänge lenkte, die im Salamanderhoden stattfinden und die er selbst als Degenerationsprocesse deutet. In

den Kernen der Spermatocyten tritt nach Flemming eine diffuse Vertheilung des Chromatins ein und es zeigt sich der tingirbare Chromatinklumpen von einzelnen oder mehrfachen Vacuolen durchsetzt; dabei findet eine Verkleinerung des Kernes und Hand in Hand damit ein Untergang der ganzen Zelle statt.

Es soll auf diese eigenthümlichen Vorgänge auch an dieser Stelle eingegangen werden, da unsere Präparate einen etwas eingehenderen Blick in diese Verhältnisse erlaubten, als es Flemming gelungen zu sein scheint. Wenn derselbe von einer Vacuolisirung des Kernes spricht, so muss ich ihm im Allgemeinen Recht geben, allein es handelt sich dabei nicht um eine Durchsetzung des zusammengeballten, im Kern diffus vertheilten Chromatins mit kleineren oder grösseren Vacuolen, sondern es wird der ganze Kern in eine grosse Vacuole verwandelt und dadurch das Chromatin in Form eines derben, in seinen einzelnen Balken siebförmig durchlöcherten Netzwerkes an der Kernmembran niedergeschlagen (Fig. 48). Die geformte achromatische Substanz des Kernes aber ballt sich zu einer kleinen, im Inneren des Kernes liegenden Kugel zusammen, die durch einige wenige Fädchen mit der achromatischen Kernmembran in Zusammenhang steht und auf ihrer Oberfläche mit feinen Chromatinpunkten besetzt ist. Neben dieser morphologischen Veränderung der Kernstruktur hat auch eine chemische Platz gegriffen, in sofern als nun das beschriebene chromatische Netzwerk kein Attractionsvermögen mehr für Gentianaviolett besitzt, sondern ausschliesslich das Saffranin festhält, gerade so, wie ich (38) das in einer früheren kleinen Mittheilung als ein allgemeines Charakteristikum degenerirender Kerne festgestellt habe.

Dadurch nun, dass der Kern sich allmählich mehr und mehr verkleinert, müssen die derben Balken des Chromatinnetzes mit einander verschmelzen und wir sehen bald, dass die niedergeschlagene chromatische Kernsubstanz die Gestalt schalenförmiger Schollen annimmt (Fig. 49), die von feinen Oeffnungen siebartig durchbrochen sind; es entsteht dadurch ein ungemein zierliches Bild, das einigermaassen an Bruchstücke von Foraminiferenschalen erinnert. Die stetig zunehmende Verkleinerung des Kernes lässt aber diese feinen Oeffnungen bald verschwinden (Fig. 50. 51), die derben Chromatinschollen ziehen sich immer mehr zusammen und endlich wird unter dem Drucke dieser allmählichen Contraction die achromatische Kugel ausgepresst (Fig. 52) und in das Proto-

plasma hereingeschleudert. In diesem hat ebenfalls eine weitgehende Degeneration stattgefunden, auch die Achromatinkugel geht ihrer allmählichen Auflösung entgegen, wodurch die an ihrer Oberfläche haftenden Chromatinkörnchen frei werden und nun in dem Zellendetritus als feine, färbbare Pünktchen gelegen sind. Bald aber verlieren sie sowohl, als auch die Chromatinschollen des Kerns jede Fähigkeit, Farbstoffe aufzunehmen (Fig. 53), eine feine Detritusmasse, die verschieden grosse, durch Osmium braun bis graugrün gefärbte Körner in sich beherbergt, stellt dann den letzten Rest der untergegangenen Samenzellen dar (Fig. 54. 55).

Sehen wir uns nun, nachdem wir den feineren Vorgängen, welche bei dem Untergange der Samenzellen sich abspielen, unsere Aufmerksamkeit geschenkt haben, um nach jenen Stellen im Salamanderhoden, wo es überhaupt zu einem solchen Degenerationsprocess kommt, so mag vor allem bemerkt werden, dass derselbe an solchen Spermatocysten, in denen die Umbildung der Samenzellen in Spermatosomen stattfindet, niemals zu finden ist, wie diess ja auch von Flemming beobachtet wurde. Stets sind es solche Spermatocysten, deren einzelne Elemente wir noch als Spermatocyten, also als Zellen auffassen müssen, die noch vor der Bildung von Spermatidengenerationen auf dem Wege der heterotypischen Kerntheilung stehen; solche Spermatocysten gehen dann aber, wenn der Degenerationsprocess in ihnen einmal begonnen hat, vollständig zu Grunde, es bleibt von ihrem Inhalt nur mehr ein unregelmässiges zartes Netzwerk übrig, in dem noch einzelne theils gefärbte, theils farblose Kernreste nachweisbar sind (Fig. 55), die die Wand bildenden Follikelzellen aber bleiben noch lange bestehen, sie scheinen dem Untergange erst weit später entgegenzugehen (Fig. 55). Nicht nur einzelne Spermatocysten können auf die beschriebene Art zu Grunde gehen, sondern es kommt gar nicht so selten auch zu einer streckenweisen Obliteration ganzer Hodenkanälchen (Fig. 54), aber auch hier sehen wir mitten im Detritus der untergegangenen Samenzellen noch unversehrte Kerne von Follikelzellen, die dadurch deutlich genug in's Auge fallen, dass sie, gerade so wie die Kerne der Stützzellen des Mäusehodens, durch die dort beschriebenen eigenthümlichen Nucleolenbildungen ausgezeichnet sind.

Fragen wir uns nun, ob dieser Zerstörungsprocess im Salamander als etwas normales zu betrachten ist und welche Bedeu-

tung ihm wohl beizumessen sein dürfte, so mag daran erinnert werden, dass gerade in den keimbereitenden Organen eine spätere theilweise Atrophie des ursprünglich gebildeten Zellmateriales etwas ganz gewöhnliches is, wie diess namentlich für das Ovarium als allgemein bekannte Thatsache zu betrachten ist. Die Natur verfährt eben bei der Anlage der keimbereitenden Drüsen nicht so engherzig und haushälterisch, dass sie nun jede einzelne, einmal gebildete Keimzelle ihrer definitiven Reifung, sei es zum reifen Ei, sei es zum fertigen Spermatozoon, entgegenführen müsste. Auch der Umstand, dass die Samenzellen noch bevor sie in diesen Process der Reifung eintreten, also, wenn ich so sagen darf, in gewissermaassen jugendlichem Zustande der Zerstörung anheimfallen, darf uns nicht Wunder nehmen; sehen wir doch, dass die Atresie der Eifollikel im Säugethierovarium vorzugsweise an solchen Follikeln erfolgt, die von ihrer definitiven Grösse noch weit entfernt sind. Die Anlage von keimbereitendem Material findet eben in soleher Reichhaltigkeit statt, dass es nur natürlich erscheinen muss, wenn einzelne Zellcomplexe, durch die allgemein so intensiv erfolgende Neubildung in ungünstigere Ernährungsverhältnisse gebracht, die definitive Reife nicht erlangen, sondern schon früher im Kampf ums Dasein zu Grunde gehen.

Noch an einer anderen Stelle des Salamanderhodens werden wir Processen der Degeneration begegnen müssen; ich erwähnte oben schon, dass bei der Ausstossung der fertigen Samenfäden in den Hodenkanälchen nur mehr die Follikelzellen übrig bleiben. Unmöglich können sich dieselben, sind sie doch reine Stützelemente, wieder in junge keimbereitende Zellen umwandeln, sie müssen daher allmählich einer langsamen Degeneration entgegengehen. Und so sehen wir denn — namentlich lässt sich dies schön an Tritonen aus dem ersten Frühjahr beobachten — dass in den entleerten Hodenkanälchen ein langsames Zugrundegehen der restirenden Follikelzellen stattfindet. Dieselbe erfolgt aber nicht in der bei den degenerirenden Spermatocyten erwähnten Weise, sondern es findet die Atrophie der Kerne in einfacherer Art statt unter Bildung jener sog. chromatolytischen Figuren, wie sie bei dem Zugrundegehen von Kernen allgemein vorzukommen pflegen.

Erlangen, April 1889.

Literaturverzeichniss¹⁾.

1. W. Flemming. Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatozoen bei *Salamandra maculosa*. Archiv f. mikr. Anat. 31. 1. 1887.
2. W. Flemming. Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv f. mikr. Anat. 29. 1887.
3. E. van Beneden. Recherches sur les Dicyémides. Bullet. Acad. royale de Belgique. 1876.
— — Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883. Archives d. Biologie. 1884.
— — et A. Neyt. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'*Ascaride mégalocéphale*. Bull. Acad. royale de Belgique 1887.
4. Boveri. Zellstudien. Heft 2. 1888.
5. V. v. Ebner. Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen. 1871.
- 5a. — — Zur Spermatogenese b. d. Säugethieren. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.
6. D. Biondi. Die Entwicklung der Spermatozoiden. Archiv f. mikr. Anat. 25. 1885.
7. G. v. Wiedersperg. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 25. 1885.
8. Benda. Untersuchungen über den Bau des functionirenden Samenkanälchens einiger Säugethiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbelthierklasse. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.
9. G. Niessing. Untersuchungen über die Entwicklung und den feinsten Bau der Samenfäden einiger Säugethiere. Verhandl. der phys. med. Ges. Würzburg. Bd. XXII. 2. 1888.
10. W. Flemming. Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Archiv f. mikr. Anat. B. 10. 1874.
— — Zellsubstanz. pag. 147.
11. R. Hertwig. Beiträge zur einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morph. Jahrb. Bd. 2. 1876.
12. G. Platner. Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 26. 1886.
13. M. Ogata. Die Veränderung der Pankreaszellen bei der Secretion. Archiv f. Anat. u. Phys., phys. Abth. 1883.
14. M. Lukjanow. Beiträge zur Morphologie der Zelle. Theil I. Archiv f. Anat. u. Physiol., phys. Abth. 1887.
— — Theil II. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.
15. Saufelice. Spermatogenèse chez vertébrés. Archives ital. de Biologie. (Mosso.) Bd. X. 1888.

1) Es sollen nur diejenigen Publikationen hier angegeben werden, auf welche im Texte verwiesen wurde.

16. C. Fürst. Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.
17. Sertoli. Gazzetta medica Italiana Lombardi. 1875. 1878.
18. G. Renson. De la spermatogenèse chez les Mammifères. Archives de Biologie. Bd. III. 1882.
19. v. La Valette St. George. Spermatologische Beiträge. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 15. 1878.
20. W. Waldeyer. Bau und Entwicklung der Samenfäden. Verhandlungen d. 1. Anatomencongresses. Leipzig. Anat. Anzeiger. 1887.
21. v. La Valette St. George. Ueber die Genese der Samenkörper. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 3. 1867.
22. A. v. Brunn. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.
23. D. Biondi. Ueber die Entwicklung der Samenfäden beim Menschen. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1887.
24. O. Jensen. Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.
25. H. Gibbes. On the Structure of the Vertebrate Spermatozoon. Quaterly Journ. of Micr. Science. Bd. 19. 1870. 20. 1880.
26. Leydig. Untersuchungen zur Anatomie u. Histologie der Thiere. Bonn. 1883.
27. H. Brown. On Spermatogenesis the Rat. Quaterly Journ. of Micrin Science. Bd. 25. 1885.
28. A. v. Kölliker. Das Aequivalent der Attractionssphären E. v. Beneden's bei Siredon. Anatom. Anzeiger. Jahrg. IV. Nr. 5. 1889.
29. G. Platner. Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 33. 1889.
30. C. K. Hoffmann. Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 44. 1886.
31. Grünhagen. Vorl. Mittheilung. Centralblatt f. d. med. Wissenschaften. 1885. Bd. 25.
32. Swaen et Masquelin. Étude sur la spermatogenèse. Archives de Biologie. Bd. 4. 1883.
33. v. La Valette St. George. Spermatologische Beiträge. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.
34. G. Bellonci. Sui nuclei poliformi delle cellule sessuali degli anfi. Memorie della Academia delle scienze di Bologna. Serie IV. Bd. 7. 1886.
35. M. Nussbaum. Beiträge zur Differenzirung des Geschlechtes im Thierreiche. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 18.
36. O. Schultze. Ueber den Einfluss des Hungers auf die Zellkerne. Sitzungsab. der phys. med. Gesellschaft. Würzburg. Jahrg. 1888. Nr. 10.
37. A. v. Kölliker. Sitzungsberichte der phys. med. Gesellschaft. Würzburg. III. 1872.
38. F. Hermann. Ueber regressive Metamorphosen des Zellkernes. Anat. Anzeiger. III. Jahrg. Nr. 2 u. 3. 1888.

Figurenerklärung zu Tafel III und IV.

Zu meinen Untersuchungen standen mir zwei jener vorzüglichen Apochromat-Systeme für homogene Immersion von Zeiss (Num. Ap. 1,3. Brennweite 2,0 u. 3,0) zur Verfügung. Wo nicht anders angegeben, sind sämtliche Figuren bei Benutzung dieser Objective mit den Ocularen, 2, 4, 8 u. 12 mit dem Abbe'schen Zeichenapparat gezeichnet, und zwar wurden nicht nur die Zellcontouren mit der Camera lucida entworfen, sondern auch die feineren Details (Chromatinschleifen etc.) mit derselben eingetragen.

Salamandra maculosa.

- Fig. 1. Reife Spermatocyste. (Die Schwanzfäden nicht ganz gezeichnet.)
a. Follikelzelle. 333/1.
Fig. 2 u. 3. Spermatiden mit Nebenkern. 1000/1.
Fig. 4. Einstellung des Nebenkernes auf der Kernperipherie der Spermatide. 1000/1.
Fig. 5—12. Entwicklung des Mittelstückes und des Flossensaumes der Spermatozomen. Fig. 5—9. 1000/1. Fig. 10—12. 667/1.
Fig. 13. Spermatocyte mit farblosem Nebenkern. 1000/1.
Fig. 14—23. Heterotypische Theilung des Spermatocytenkernes und Rolle des Nebenkernes bei derselben. 667/1.

Maus.

- Fig. 24. Spermatoblast (v. Ebner). 1000/1.
Fig. 25. Zwei neugebildete Spermatogonien. 1000/1.
Fig. 26—28. Spermatogonien in verschiedenen Entwicklungsstadien. 1000/1.
Fig. 29. Spermatogonie im Stadium des engen Knäuels (growing cells). 1000/1.
Fig. 30. Spermatocyte im Spiremstadium mit Nebenkern. 1000/1.
Fig. 31 a. b. Spermatocyte in der Umwandlung zur Metakinese. 1000/1.
Fig. 32. Spermatocyte im Stadium der Metakinese mit den Polarkörperchen. 1500/1.
Fig. 33. Spindelpol von oben betrachtet mit den Polarkörperchen. (Apathy'sche Hämatoxylintinction.) 1000/1.
Fig. 34. Spermatocyte im Stadium des Dyasters mit dem Polarkörperchen. 1000/1.
Fig. 35. Spermatide mit dem Nebenkern und der Anlage der Kopfkappe. 1000/1.
Fig. 36. Erste Veränderung an der Spermatide. 1000/1.
Fig. 37—41. Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon. 1000/1.
Fig. 42. Unreifes Spermatozoon mit dem Spiralfaden des Verbindungsstückes. (Apathy'sche Hämatoxylintinction. Gentianaviolett.) 1000/1.

Salamandra maculosa.

Fig. 43. Bildung des Nebenkernes in einer Spermatocyte. 1000/1.

Fig. 44 a—d. Regeneration des Salamanderhodens (halbschematisch). (Die Kerne der Spermatogonien braun, die Follikelzellkerne violett, die Bindegewebskerne roth.) 167/1.

a) Ursprüngliches (embryonales) Stadium.

b) Bildung der soliden Hodenstränge.

c) Bildung der Hodenkanälchen.

d) Fertige Spermatocysten.

Fig. 45. Spermatogonie aus dem oberen Pole des Hodens. a) Follikelzelle. 667/1.

Fig. 46. Kern einer solchen Spermatogonie. Salpetersäure 3%. Hämatoxylin. 667/1.

Fig. 47. Junge Spermatocyte. 667/1.

Fig. 48—53. Degenerationsformen der Spermatocyten. 667/1.

Fig. 54. Degenerirte Spermatocyste.

Fig. 55. Obliterirtes Hodenkanälchen. a) Follikelzellen. Seibert V. Oc. 1 305/1.

Ueber die Haut des Neunauges.

Von

L. Pogojeff.

Hierzu Tafel V.

Die Haut des Neunauges (*Petromyzon fluviatilis*) ist vielfach Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchung gewesen. Insbesondere sind es einzelne Hautbestandtheile gewesen, für welche viele Autoren sich interessirten; jedoch ist Vieles in dieser interessanten Frage bis jetzt räthselhaft und unentschieden geblieben, trotzdem dass die Untersuchungen gewissenhaft ausgeführt wurden. Die einander widersprechenden Schlüsse, zu welchen die Autoren bei ihren Untersuchungen gelangt sind, machen es einerseits wünschenswerth, wenn auch nur Einiges zur Klärung dieser dunklen Frage beizutragen, andererseits lassen sie die Voraussetzung zu, dass diese Frage, so vielfach behandelt und mit verschiedenen Resultaten,