

Die  
Spermiogenese der Monotremen.

Von

C. Benda,  
Berlin.

---

Mit Tafel LX—LXIII.

---



Das Material functionirender Hoden australischer Säugethiere, welches mir aus R. SEMON's Sammlungen zur Bearbeitung anvertraut wurde, schien ein einheitliches Ganzes von Repräsentanten der niedersten Säugerfamilien zu bilden, bei denen man hoffen durfte, morphologische Verwandtschaft zu finden, zumal es sich um die Untersuchung von Vorgängen handelt, bei denen wir gewohnt sind, die wenigen durchforschten Typen als maassgeblich für ganze Thierklassen, ja für die ganze Thierbiologie zu betrachten. Die Untersuchung hat jedoch gelehrt, dass zwischen Monotremen auf der einen und den Marsupialiern auf der anderen Seite eine tiefe Kluft hinsichtlich der Spermio-genese liegt, die eine gesonderte Betrachtung beider Gruppen erheischt.

Sperma und Spermio-genese der Monotremen sind, so weit uns die Literatur zugänglich gewesen, bisher nur in den Mittheilungen von K. v. BARDELEBEN, die sich auf dasselbe Material wie die folgenden stützten, behandelt worden. Die principiellen Abweichungen, die nach dem genannten Forscher zwischen dem Aufbau der genannten Elemente sowie ihrer Entstehung und dem Verhalten der bekannten nächststehenden Thiere bestehen sollen, liessen eine erneute Untersuchung wünschenswerth erscheinen, die in der That vielfach so wesentlich andere Ergebnisse brachte, dass eine alle Einzelheiten berührende Gegenüberstellung nicht möglich erscheint. Nichtsdestoweniger werden wir auf einzelne Befunde v. BARDELEBEN's zurückgreifen dürfen und sie auch mit der veränderten Deutung, die durch anderweitige Befunde bedingt wird, wohl in Einklang zu setzen vermögen. Die Unstimmigkeiten unserer Befunde dagegen dürfen auf die im Material gelegenen Schwierigkeiten zwanglos bezogen werden.

In kaum einem Gebiete der Gewebelehre hat der Zusammenhang zwischen der Untersuchung lebend und überlebenden Materials mit derjenigen des gehärteten im gleichen Maasse wie bei der Spermato-logie auch jetzt noch, einer verfeinerten Methodik zum Trotz, die gleiche Bedeutung wie früher behalten. Die Kenntniss der Form und des Bewegungsmodus der reifen Monotremenspermien würde einige schwierige Auseinandersetzungen, die ich mit meinem geschätzten Voruntersucher über ihre Entwicklung abzumachen habe, wesentlich erleichtern. Ich bin nur insofern in einer glücklicheren Lage als dieser, als es mir gelang, noch in einigen Nebenhodenstücken beider vorliegenden Arten reife Spermien zu finden und zu isoliren. Diese sehen völlig anders aus als sämtliche bekannten Säugethierspermien, während v. BARDELEBEN von der berechtigten Voraussetzung ausging, dass die Monotremenspermien einen analogen Aufbau haben müssten, wie die anderen Säugethierspermien. Dem nächstliegenden möglichen Einwand, dass meine Spermienexemplare durch härtende Reagentien Verunstaltungen erfahren haben, müsste ich durch die Demonstration der lebenden reifen Spermien begegnen. Da ich hierzu zur Zeit eben nicht im Stande bin, muss ich meine Behauptung dadurch stützen, dass ich zeige, dass das gleiche Bild bei verschiedenen Härtungen gefunden wurde, dass sowohl die Färbung der reifen Spermien, wie das Studium der Entwicklung einheitlich das gleiche Resultat ergeben, den Monotremenspermien eine höchst merkwürdige Sonderstellung in der Säugethierreihe anzuweisen<sup>1)</sup>.

1) Soeben erhalte ich durch die Güte des Verfassers, G. RETZIUS, als Separatabdruck des XIII. B. neue Folge der „Biologischen Untersuchungen, Jena, Gustav Fischer 1906, seine Mittheilungen über die „Spermien der Monotremen“. Der geschätzte Autor giebt hier, ohne Kenntniss meiner im August vorigen Jahres in Genf gemachten, inzwischen in den Verhandl. der anatom. Gesellschaft, XIX. Versammlung, Jena 1905 (ausgegeben am 11. December 1905) veröffentlichten Mittheilungen eine Schilderung der reifen Spermien von *Echidna* nach einem von ihm untersuchten, lebend erhaltenen Exemplar, welche die oben beklagte Lücke meines Materials in erfreulicher Weise ergänzt. Die Beschreibung und Abbildung entsprechen völlig den von mir gesehenen und demonstirten Präparaten und Abbildungen. Eine durch meine histiogenetischen Untersuchungen bedingte abweichende Auffassung des von R. als Verbindungsstück bezeichneten Abschnitts, den ich im übrigen ganz wie der Genannte sehe, wird im Folgenden zu besprechen sein.

### Material und Untersuchungsmethoden.

Die mir aus den SEMON'schen Sammlungen zur Verfügung gestellten Monotremenhoden gehören mehreren *Ornithorhynchus*- und *Echidna*-Exemplaren an. Bei einigen Stücken finden sich Bemerkungen über die Jahreszeit der Entnahme: Juli und Oktober, einen Punkt; auf den ich nicht weiter einzugehen brauche, da keine wesentlichen Unterschiede im Zustande der Elemente gefunden wurden. Als Härtungsmittel waren theils FLEMMING'sche, theils RABL'sche (wohl Pikrinsäure-Sublimatlösung), theils MÜLLER'sche Flüssigkeit bezeichnet. Letzteres Material zeigte eine sehr ungenügende Erhaltung der Elemente, so dass es bei der Untersuchung ausschied. Die beiden anderen Conservirungen waren vielfach an etwas zu grossen Materialstücken, nämlich am ganzen Hoden, mit nur wenigen Einschnitten vorgenommen. Die RABL'sche Flüssigkeit ist im Allgemeinen für das vorliegende Object kein ideales Härtungsmittel und lässt namentlich für die Zelleibstructuren im Stich, während die Kernbilder, besonders auch bei der Metamorphose der Spermiden, recht brauchbar sind; sie überraschte mich aber durch die gute Durchdringung, so dass ich Uebersichtsbilder auf dieses Material stützen konnte. Dagegen hatte das FLEMMING-Material, welches ich sonst für spermatogenetische Studien unbedingt vor allem bevorzuge, meist durch den erwähnten Umstand, der jedenfalls auch eine vorzeitige Zersetzung der angewandten Flüssigkeitsmengen bedingt hatte, gelitten, so dass nur kleine Stückchen, die von den der Einwirkung unmittelbar betroffenen Oberflächen entnommen wurden, sich als brauchbar erwiesen. Ich habe aber mit einigem Suchen aus solchen Stücken schliesslich Präparate gewonnen, die auf die meisten wichtigen cellularen Fragen Licht warfen.

Zur Färbung wurden Eisenhämatoxylin, theils mit Essigsäure- oder Salzsäure-Differenzirung (Chromatinfärbung), theils mit Eisenalaun- oder Boraxblutlaugensalz-Differenzirung (Centrosomenfärbung), ferner Eisenalizarin mit Nachfärbung von Toluidinblau und Kreosot-Differenzirung (Chromatin- und Centrosomenfärbung) oder Nachfärbung mit Krystallviolett und Essigsäure-Differenzirung (Mitochondriafärbung) verwandt. Ich bemerke gleich hier, dass die Conservirung für die letztgenannte Untersuchung am wenigsten ausreichte, und dass ich die hierfür verzeichneten Ergebnisse nur mit Fragezeichen versehen mittheile. Aus denselben geht jedenfalls hervor, dass die Elemente des Monotremenhodens diesen Bestandtheil des Zelleibs sicherlich ebenfalls besitzen. Seine Schicksale und besonders sein Antheil an dem Aufbau der Spermie konnte nicht mit solcher Sicherheit festgestellt werden. Immerhin habe ich noch schliesslich, als bereits meine vorläufige Mittheilung auf dem Genfer Anatomencongress gedruckt war, noch ein Stück eines *Echidna*-Hodens ausfindig gemacht, welches auf Grund einiger weiterer Verbesserungen der Methode, die mir noch gelangen, meinen schon vermuthungsweise aufgestellten Ergebnissen der Mitochondriaanordnung ein sicheres Substrat gegeben hat.

### Der mikroskopische Bau des functionirenden Hodens.

Die functionirenden Hoden der beiden mir vorliegenden Monotremengattungen zeigen mikroskopisch eine ausserordentliche Uebereinstimmung im gesammten Aufbau der Samenkanälchen sowie in der Structur ihrer Elemente. Der einzige Unterschied liegt in der nicht unbedeutlichen Grössendifferenz der ausgebildeten Spermien, die sich in weniger auffälliger Weise auch schon in Grössenunterschieden der samenbildenden Zellen, d. h. der Spermiden und ihrer Umwandlungsstufen erkennen lässt. Wir dürfen danach beide Gattungen gemeinschaftlich besprechen, wobei ich bemerke, dass für die gröberen Verhältnisse meine Beschreibungen vorwiegend auf einen trefflich in RABL'scher Flüssigkeit conservirten *Echidna*-Hoden gestützt sind.



Die Samenkanälchen sind durch sehr schmale Blätter von interstitiellen Gewebe von einander getrennt. Letzteres enthält ausser den Blutgefässen die bekannten interstitiellen Zellen, die die gleichen Eigenschaften wie bei anderen Säugern zeigen. Krystalle habe ich in ihnen nicht gefunden, auch Fetttropfen sind nur spärlich vorhanden, dagegen enthielten sie stellenweise gelbbraunes Pigment. Die interstitiellen Zellen sind im Monotremenhoden nur spärlich ausgebildet. Man trifft sie nur in ganz schmalen Strängen an denjenigen Stellen, wo die interstitiellen Gewebsblätter zu grösseren Lücken zwischen den Kanälchen zusammenlaufen, dagegen fast nie da, wo die Peripherien zweier benachbarter Kanälchen genähert sind. Ein ähnliches Verhalten finden wir bei sehr vielen Säugern, besonders bei den Nagern, während bekanntlich andere, so Hengst, Eber, sich durch mächtige Anhäufungen der Zellen auszeichnen. Auch zu den Marsupialiern und Edentaten stellen sich die Monotremen durch dieses Verhalten der interstitiellen Zellen in gewissen Gegensatz, aus dem so viel zu erschliessen ist, dass die Entwicklung der interstitiellen Drüse, wie sie von den französischen Forschern genannt wird, keine phylogenetische Bedeutung hat. Man wird ihr vielmehr zweifellos eine physiologische Bedeutung zu vindiciren haben, auf deren Art allerdings die vorliegenden Daten noch kein volles Licht werfen. Dass dieselbe in einer inneren Secretion besteht, will mir in Hinblick auf die geringfügige Vertheilung der Capillaren innerhalb der interstitiellen Zellhaufen nicht einleuchten, weil diese Verhältnisse von denen der anderen Blutgefässdrüsen, wie Hypophysis, Nebenniere, ganz ausserordentlich abweichen. Der Vergleich mit den ganz entsprechenden Zellen des Rindstromas der Ovarien führt auch dazu, ihnen mehr eine mechanische Function zuzuschreiben. Soviel ich sehe, kommen die reichlichen Anhäufungen interstitieller Zellen vorwiegend den Hoden mit ausgesprochenen Brunstperioden zu, während sie denjenigen mit fortdauernder samenbildnerischer Thätigkeit, wie den Nage-thieren, fehlen. Ich vermthe, dass die betreffenden Zellen durch ihr labiles Volumen, durch ihre schnelle Wucherungsfähigkeit berufen sind, die leeren Räume auszugleichen, die bei der Rückbildung der Samenkanälchen während der Functionspausen entstehen, ebenso wie sie den durch die Entleerung der GRAAF'schen Follikel entstandenen Hohlraum als Corpus luteum ausfüllen. Die mangelhafte Entwicklung der interstitiellen Zellen bei den Monotremen würde meines Erachtens dafür sprechen, dass diesen eine fortdauernde Samenbildung zukommt. Mein Material gestattet die völlige Entscheidung dieser Frage nicht, aber ich finde eine gewisse Bestätigung darin, dass sowohl ein Hoden, der nach der Bezeichnung im Juli, also während des australischen Winters gesammelt wurde, wie ein solcher aus dem Oktober, also aus dem Beginn des Frühjahrs, beide volle Spermatogenese aufweisen. Ich gebe diese Hypothese, um zur Sammlung weiterer vergleichender Daten in dieser Richtung anzuregen.

Den Hauptbestandtheil der Schnittbilder nehmen die in mannigfachen Richtungen getroffenen gewundenen Samenkanälchen ein. Dieselben sind von einer ziemlich zarten lamellosen Haut umgeben, in der mit Hülfe von Orcein und der WEIGERT'schen Elastinfärbung spärliche, sehr zarte elastische Fasern erkennbar sind. Der Durchmesser der Samenkanälchen beträgt bei *Ornithorhynchus* etwa 325  $\mu$ , bei *Echidna* durchschnittlich 375  $\mu$ , von denen bei ersterem ca. 90, bei letzterem Thiere etwa 110  $\mu$  ringsum durch das geschichtete Epithel eingenommen werden, so dass ein Lumen von ca. 150  $\mu$  bei beiden Species übrig bleibt.

Das Epithel besteht in seiner Hauptmasse aus den germinativen Zellen, die concentrische Schichtung erkennen lassen, und den vegetativen Zellen, die die Lagen der germinativen Zellen in einigermaassen regelmässigen Abständen, radiär gegen das Lumen gerichtet, durchbrechen. Letztere Zellen zeigen sich im Zustand der Verbindung (Symphorese) mit Samenfäden oder deren Entwicklungsformen, die ich als Samenbildner (Spermioplasten) bezeichne. Durch diese Anordnung schliesst sich der Gesammthabitus der Kanälchen im Allgemeinen dem gewohnten Bilde des Amniotenhodens an. Trotzdem sehen aber die Samenkanälchen der Monotremen, wenn man in der Erwartung, hier das gewohnte Bild des Säugetierhodens wieder-

zufinden, an sie herantritt, so fremdartig aus, dass ich beim ersten Anblick Zweifel empfand, ob nicht eine Verwechslung des Materials stattgefunden haben könnte, und erst durch das Auffinden von typischen Säuger-Blutkörperchen im Lumen der Blutgefäße diesen Argwohn ausschliessen konnte. Das Auffälligste und Ungewohnteste sind die ungeheuren Massen von Spermienbündeln, die innerhalb des Epithels in kurzen annähernd gleichen Zwischenräumen in allen Kanälchendurchschnitten gleichmässig sichtbar sind, während wir sie bei den Säugern stets nur in einer beschränkteren Zahl von Kanälchenquerschnitten zu finden pflegen und eine grosse Anzahl von Querschnitten nur Bündel von Entwicklungsstadien der Spermien (Spermioplastenbündel) oder weder Spermien- noch Spermioplastenbündel, sondern ausschliesslich Zellen, germinative und vegetative, enthält. Bei den Monotremen besteht, wie hier besonders in die Augen fällt, jede der genannten Bildungen aus einer der Kanälchenmembran sockelartig aufsitzenden, kernhaltigen, sich lang nach innen streckenden Zelle, der SERTOLI'schen oder Fusszelle und dem eigentlichen, gegen das Kanälchenlumen gewandten Bündel. Dieses ist aus langen, zum Theil fadenförmigen, zu lockeren Spiralen gewundenen Gebilden zusammengesetzt, die von allen bei den Säugern bekannten Spermienformen völlig abweichen. Bei genauerem Suchen erkennt man, dass nicht alle Bündel die gleichartigen Gebilde enthalten, sondern dass einzelne Bündel gestrecktere und breitere Formen als andere aufweisen, ferner dass vielfach in ein und demselben Bündel gestreckte und schraubenförmige Gebilde neben einander vorkommen. Diese Form finden wir bereits durch v. BARDELEBEN völlig zutreffend abgebildet. Auch die von diesem Autor gesehenen, nach dem Lumen zu in einen kugeligen Knopf auslaufenden Gebilde, die er mit Kirschen vergleicht, konnte ich hin und wieder sehen, doch möchte ich gleich bemerken, dass es sich hier um atypische, nicht zum normalen Entwicklungsgang der Spermien gehörige Bildungen handelt. Auch bei sorgfältigstem Suchen gelingt es nicht, Bündel zu finden, die die ersten Entwicklungsstadien der Spermien, nämlich die Uebergangsformen zu den Samenzellen, Spermiden, enthalten, wie man das nach den Erfahrungen in anderen Säugerhoden erwarten darf, eine Thatsache, die v. BARDELEBEN veranlasste, auf einen von dem der Säuger abweichenden Entwicklungsgang der Spermien zu fahnden. Wie wir sehen werden, beruht die bedeutungsvolle Abweichung von den anderen Säugern darauf, dass jene Entwicklungsformen ausserhalb der Bündel, im Epithel selber aufgesucht werden müssen.

Ferner fallen, allerdings in etwas geringerem Grade, die Kleinheit, die reichliche und unregelmässige Schichtung der germinativen Zellen in die Augen. Auch die Bilder der Vermehrungs- und Reifungstheilungen, die vielleicht im Ganzen reichlicher als bei den meisten Säugerhoden aufzufinden sind, zeigen unregelmässiger Herde, es fehlt bei ihnen, sowie bei der gesammten Anordnung der germinativen Zellen die in dem Säugerhoden zu beobachtende streng gesetzmässige Beziehung zu den Umwandlungsstadien der Spermiden. Wir suchen in Folge dessen auch im Monotremenhoden vergeblich nach jenen „Typen“ der Epithelstruktur, die in allen Säugerhoden wiederzufinden sind, und die darauf beruhen, dass jeder Phase der Umbildung von Spermiden zu Spermien ganz bestimmte Entwicklungsvorgänge aller übrigen germinativen Zellen des Kanälchenepithels nebenher laufen. Immerhin lässt sich unter dem Vorbehalt, dass durch eine gewisse Willkürlichkeit im Ablauf der Vorgänge unstimmmige Bilder (Taf. LX, Fig. 5 und 6) vorgefunden werden, durch sorgfältige Vergleichung zahlreicher Bilder der Epithelstruktur der Entwicklungsgang ungefähr folgendermaassen analysiren und durch die Zeichnungen Taf. LX, Fig. 1–4 belegen:

1) Wenn die Metamorphose einer Spermidengeneration so weit abgeschlossen ist, dass ein Schub Spermien (*F*) für die Ausstossung aus dem Epithel bereit ist, hat eine zweite Spermidengeneration (*E*) etwa die Hälfte ihrer Metamorphose vollendet und umgiebt als lockeres Bündel gestreckter Spermioplasten die reifen Spermien. Eine dritte Spermidengeneration (*D*) ist soeben entstanden. Eine Spermiocytenge-



ration (*C*) bereitet sich für die Reifungstheilungen vor. Eine zweite Spermioctyngeneration (*C*) rückt als Ersatz aus der Spermioconienschicht vor. Die Wandschicht enthält spärliche Spermioconien (*B*) (Taf. LX, Fig. 1).

2) Nach Ausstossung der reifen Spermien nehmen die im Bündel zurückgebliebenen Spermioplasten das ganze Bündel ein, sie beginnen sich zu schlängeln und treten damit in ihre vierte Entwicklungsphase (siehe unten und Taf. LXIII, Fig. 20  $E_{18}$ ). Die nächste Spermidengeneration macht ihre ersten Umwandlungsphasen durch (Taf. LXIII, Fig. 17 und 18), wandelt sich damit in Spermioplasten um. Die ältere Spermioctyngeneration ist wenig verändert, die zweite Spermioctyngeneration in frühen Vorbereitungsstadien (Taf. LXI, Fig. 8  $C_{3-5}$ ) formirt sich zu einer Schicht. In der äussersten Schicht finden die Vermehrungstheilungen der Spermioconien statt (Taf. LX, Fig. 2).

3) Die älteren Spermioplasten treten in die fünfte Umwandlungsphase (Taf. LXIII, Fig. 22) und bilden ein dichtes Bündel. Die jüngeren Spermioplasten treten in die dritte Phase (Taf. LXIII, Fig. 19). Die beiden Spermioctyngenerationen machen die nächsten Vorbereitungsstadien durch, die Differenzirung einer neuen Spermioctyngeneration beginnt in der äussersten Zone (Taf. LX, Fig. 3).

4) Die älteren Spermioplasten stehen unmittelbar vor der Reifung, die jüngeren lagern sich innerhalb der dritten Entwicklungsphase an die Bündel und zeigen die ersten Erscheinungen der Symphorese. Die ältere Spermioctyngeneration tritt in die Reifungstheilungen, aus denen zunächst Spermiocten zweiter Ordnung (EBNER'sche Zellen) und alsdann Spermiden hervorgehen. Die zweite Spermioctyngeneration rückt etwa im Vorbereitungsstadium  $C_6$  (Taf. LXI und LXII) in die Stelle der ersten ein. Die Ersatzspermiocten im Stadium  $C_2$  vergrössern sich und heben sich in der Randschicht ab. Nach Abschluss der Reifungstheilungen ist wieder das Bild No. 1 erreicht (Taf. LX, Fig. 4).

Wir sehen also, dass das Epithel der Samenkanälchen bei den Monotremen ausser den Spermioconien gewöhnlich vier Generationen von germinativen Zellen enthält, von denen zwei im Vorbereitungsstadium der Reifungstheilungen, zwei in der Spermiohistogenese begriffen sind. Abweichungen kommen allerdings, wie gesagt, vielfach vor.

Zur Kennzeichnung dieser Besonderheiten muss ich etwas weiter auf die vergleichende Histologie des Amniotenhodens zurückgreifen; ich stütze mich hierbei auf meinen auf dem Genfer I. internationalen Anatomencongress gehaltenen Vortrag, der diesen Gegenstand behandelte.

Die morphologischen Klassenmerkmale der functionirenden Hoden stehen in inniger Beziehung zu tiefgreifenden physiologischen Verschiedenheiten. Von denjenigen Evertrebraten ausgehend, bei denen überhaupt das Individuum nur zu einer einmaligen Samenbildung befähigt ist, und somit das gesammte Material an germinativen Zellen bei dieser Function zu Spermien umgewandelt wird, kommen wir zu einer bei Evertrebraten und niederen Wirbelthieren häufigen Einrichtung, die wiederholte oder fortgesetzte Samenbildungen dadurch ermöglicht, dass bei jeder einzelnen Samenbildung die germinativen Zellen einzelner Hodenabschnitte zu Spermien aufgebraucht werden, und bei jeder Wiederholung des Vorganges neue Abschnitte in Thätigkeit treten. Dieses Verhältniss findet sich im Wirbelthierkreis bei Fischen und urodelen Amphibien. Bei den anuren Amphibien und vielleicht, soweit mein Material eines Protopterushodens, den ich R. BURCKHARD (Basel) verdanke, zu vermuthen berechtigt, auch schon bei Dipnoern finden wir zuerst die Erscheinung, dass ein und derselbe Hodenabschnitt wiederholt bei der Samenbildung functionirt; das geschieht in der Weise, dass bei jeder Samenbildung eine Anzahl germinativer Zellen übrig bleibt, von der zunächst eine Ergänzung des Zellmaterials und alsdann eine neue Samenbildung ihren Ausgang nimmt. Bei dieser Einrichtung folgt jeder Samenproduction eine längere Ruhepause und jede Brunstperiode besteht in einer einmaligen Samenproduction.

Bei den Amnioten endlich ist der Hoden entweder während der ganzen Pubertät oder während jeder einzelnen Brunstperiode zu einer ununterbrochenen Samenproduction befähigt, indem jeder einzelne Abschnitt in schnell sich folgenden Perioden eine vielfach wiederholte Samensecretion leistet.

Die bei dieser Function beteiligten zelligen Hodenelemente sind bei den Wirbelthieren und weit hinab bei den Evertrebraten von einer erstaunlichen Aehnlichkeit der Structur und einer erstaunlichen Analogie der an jedem einzelnen stattfindenden Vorgänge. Ueberall finden wir als Ausgangspunkt der functionellen Entwicklung die Spermioconie, den directen Abkömmling der embryonalen Urgeschlechts-

zelle. Die Spermiogonien erzeugen durch eine Reihe von Theilungen, den Vermehrungstheilungen, gleichartige Zellen, Spermiogonien. Die letzte Generation dieser Theilungen stellt die Spermiocten dar; dieselben gehen nach complicirten Umformungen des Kerns zwei Theilungen, die Reifungstheilungen, ein. Aus diesen gehen je 4 Spermiden hervor. Unter einer, bei den verschiedenen Ordnungen etwas verschiedenartig ausgeprägten Betheiligung der vegetativen Zellen, der Symphorese WALDEYER's, wandeln sich die Spermiden in die Spermien um.

Während nun diese Vorgänge bei Evertebraten und niederen Wirbelthieren in grosser Einfachheit nach einander ablaufen, und nur stellenweise, z. B. bei den Schnecken und bei den anuren Amphibien, die Bilder dadurch complicirt werden, dass die Nachbarelemente oft in weit von einander liegenden Stadien dieser Vorgänge betroffen werden, finden sich bei den Amnioten völlig abweichende complicirte Verhältnisse in der Anordnung der Elemente. Dieselben lassen sich dahin analysiren, dass die gleichen hier skizzirten Vorgänge sich an jeder Wandstelle des Samenkanälchens mit einem Ineinandergreifen der Phasen gleichzeitig neben einander abspielen. Hierbei erfolgt ein continuirliches Vorschieben neuer Generationen germinativer Zellen von der Peripherie der Samenkanälchen, in der die Spermiogonien liegen, zu dem Lumen, in dessen Nähe die Metamorphose der Spermiden beginnt, und schliesslich eine seitliche Verschiebung der in Umwandlung begriffenen Zellgeneration in die durch die vegetativen Zellen gebildeten Radien, in denen die Umwandlung der Spermien ihren Abschluss findet.

Die concentrische Schichtung des Epithels, die wir am Amniotenhoden finden, entspricht der Aufeinanderfolge mehrerer, in verschiedenen Stadien der Entwicklung begriffener Generationen germinativer Zellen, die Radien enthalten die älteste, der Spermienreife entgegengesetzte Generation.

Diese Verhältnisse gleichen sich im Grossen und Ganzen bei Säugern und Sauropsiden. Die Unterschiede bestehen nur darin, dass das Vorrücken und die Entwicklungsvorgänge bei den Säugern auf das genaueste mit der Symphorese und dem Umwandlungsprocess der Spermiden in einander greifen. Die Umwandlung einer Spermidengeneration beginnt erst, wenn die reifen Spermien aus dem Epithel ausgestossen werden. Sie wird durch die Symphorese in der Weise eingeleitet, dass sich die Spermioblasten mit den SERTOLI'schen Zellen in Verbindung setzen und mit denselben zu Bündeln gruppiren. Kurz vor der Reifung der Spermien werden durch die Reifungstheilungen der nächsten Spermioctengeneration neue Spermiden gebildet. Nach Vollendung der Reifungstheilungen beendet die nächste Spermioctengeneration ihre Vorbereitungen für die Reifungstheilungen und zwischen den Reifungstheilungen zweier Spermioctengenerationen haben die Theilungen der Spermiogonien und die Rangirung einer neuen Spermioctengeneration statt. Dazu kommt, dass bei den Säugern (mit Ausnahme des Menschen) im Samenkanälchen ein regelmässiger, wellenförmiger Ablauf der Function erfolgt, der es bedingt, dass jeder Kanälchenquerschnitt im Allgemeinen nur ein einziges Funktionsstadium enthält, welches sich in dem gleichartigen Verhalten aller in dem Querschnitt vorhandenen Spermiden oder ihrer Umwandlungsformen, aller Spermiocten und aller Spermiogonien ausspricht. Schliesslich ist für den Säugerhoden noch charakteristisch, dass sich zwischen je zwei durch die Umwandlung einer Spermidengeneration zu Spermien gekennzeichneten Samenbildungsperioden regelmässig ein Ruhestadium einschiebt, während dessen innerhalb des Epithels weder reife Spermien, noch Umwandlungsstadien aufgefunden werden, sondern das Epithel lediglich aus drei concentrischen Schichten: einer einreihigen Schicht junger Spermiogonien, einer einreihigen Schicht von Spermiocten und einer vierreihigen Schicht von Spermiden besteht, und dazwischen in regelmässigen Abständen die SERTOLI'schen Zellen mit frei gegen das Lumen auslaufendem centralen Ende eingestreut sind.

Hiergegen zeigen die Sauropsiden nach verschiedenen Richtungen Abweichungen. Erstens findet sich im Allgemeinen eine ziemlich unregelmässige Durcheinanderwürfelung der Funktionsstadien innerhalb des Epithels, so dass wir nebeneinander in einem Kanälchendurchschnitt bald reife Spermien, bald beliebige Umwandlungsstadien finden. Dieses Merkmal hat keine einschneidende Bedeutung, weil es merkwürdiger Weise auch dem menschlichen Hoden zukommt. Während aber beim menschlichen Hoden die jeder einzelnen Spermiengruppe umgelagerten germinativen Zellen den Zellersatz genau nach denselben Gesetzen wie bei den anderen Säugern ausführen, und so der charakteristische Typus der Säugerspermiogenese auch beim Menschen in jedem kleineren Ausschnitt der Samenkanälchen unverkennbar wiedergefunden wird, verläuft der Zellersatz bei den Sauropsiden ziemlich unregelmässig und meist wahrscheinlich stürmischer als bei den Säugern. Die Bilder sind hier so wechselvoll, dass sie sich nicht in einfache Schemen zwängen lassen. Sicherlich greift das Vorrücken der Zellgenerationen, der Ablauf der Vermehrungs- und Reifungstheilung nicht mit der gleichen Gesetzmässigkeit in die Umbildungsphasen ein. Während bei den Säugern im Verlauf einer Samenbildungsperiode ausser den Spermioblasten und den Spermiogonien höchstens zwei Zellgenerationen als Spermiocten in Vorbereitung sind, können wir bei den Sauropsiden drei treffen, da noch vor Ablauf der Spermienreife schon neue Spermiden und zwei Generationen Spermiocten erkennbar sind. Hierauf beruht die reichere Schichtung des Epithels.



Auch der Beginn der Spermidenmetamorphose ist bei den Sauropsiden nicht in dem gleichen Grade von der Ausstossung der reifen Spermien und der Symphorese abhängig, wie bei den Säugern. Das äussert sich in verschiedenen Phänomenen des Sauropsidenhodens. Einerseits verlaufen die ersten Stadien der Metamorphose stets ohne eine deutliche Beziehung zu den SERTOLI'schen Zellen, indem die Spermio-plasten zunächst in der Lagerung der Spermiden, d. h. in einer breiten mehrreihigen Schicht neben dem Lumen deutliche Veränderungen im Sinne der Spermienbildung durchmachen, gleichviel ob die SERTOLI'schen Zellen noch mit Spermio-plasten oder Spermien der vorhergehenden Periode in Verbindung sind. Bei einigen Reptilien, so bei *Lacerta* scheint die Umwandlung häufig erst nach der Ausstossung der Spermien zu beginnen, so dass hier ähnlich wie bei den Säugern an vielen Stellen der Kanälchen zwischen zwei Samenbildungsperioden Ruhestadien eingefügt sind. Doch da an anderen Stellen das gleich zu beschreibende Verhältnis auch bei *Lacerta* besteht, wäre zu erwägen, ob sich hier nicht Unregelmässigkeiten in Folge der Gefangenschaft einstellen, und bei voll functionirenden Hoden ein unmittelbares Ineinandergreifen der Samenbildungen statthat, wie ich das meist bei Sauropsiden fand. In den meisten Fällen, so besonders bei *Hatteria*, *Crocodilus* und den von mir untersuchten Vögeln beginnt die Metamorphose schon früher, als die Reifung der vorhergehenden Generation abgeschlossen ist, so dass die ersten Stadien der Umwandlung schon zwischen den reifenden Spermio-plastenbündeln aufzusuchen sind, wo sie leicht übersehen werden. Das Auffälligste ist aber gerade bei dieser Kategorie von Hoden, zu der *Hatteria*, *Crocodilus*, *Fringilla* gehören, dass auch unverkennbare Erscheinungen der Symphorese an den Spermio-plasten bereits auftreten, ehe die alten Spermien die Verbindung mit den SERTOLI'schen Zellen gelöst haben und aus dem Epithel ausgestossen sind. Man beobachtet nämlich, dass die polare Richtung und die Zusammenlagerung der Spermio-plasten zu Bündeln bereits zu dieser Zeit eintritt und sich die jüngere Spermio-plastengeneration dann mantelartig um ein Spermio-plasten- oder Spermienbündel lagert, welches den axialen Theil der SERTOLI'schen Zelle einnimmt. Wir erkennen dann weiter, dass jedes Mal zu dem Zeitpunkt, wo das ältere, axiale Spermienbündel aus dem Epithel ausgestossen wird, die peripherischen Spermio-plasten bereits ein fortgeschrittenes Stadium der Metamorphose erreicht haben, so dass sie fast wie reife Spermien aussehen. Diese Verhältnisse bringen es mit sich, dass derartige Hoden nirgends jenes intermistische Ruhestadium des Epithels, welches für die Säugerhoden typisch ist, zeigen, sondern überall in gleichmässiger Vertheilung durch die Samenkanälchen SERTOLI'sche Zellen mit reifen oder fast reifen Spermien enthalten, ein Bild, welches von *Fringilla* am bekanntesten ist.

Es ist nach diesen Auseinandersetzungen handgreiflich, dass der Gesamthabitus des Samenkanälchens der Monotremen, wie er sich in der Schichtung des Epithels, der Vertheilung und Zusammensetzung der Spermienbündel ausweist, sich in hohem Grade an Typen annähert, die wir bei den Sauropsiden finden, und sich von dem Typus der Säuger entfernt. Wir gehen nunmehr zur Untersuchung der Einzelheiten über.

## Die germinativen Hodenzellen.

### I. Spermio-genien (B).

Trotz der geschilderten Unregelmässigkeiten im Vorschub der Ersatzzellen sehen wir auch im Monotremenhoden die allen Amnioten zukommenden Grundgesetze in der Lagerung und im Bau der germinativen Zellen gewahrt. Die Stammzellen, Spermio-genien liegen in der der Kanälchenmembran anstossenden peripherischen Schicht. Hier sind sie meistens nur durch einzelne Zellen vertreten, die in grösseren Zwischenräumen, getrennt durch die Fussplatten der SERTOLI'schen Zellen, der Membran mit der äusseren Oberfläche platt anliegen, während die innere Oberfläche als Meniscus nach innen vorspringt. Die Spermio-genien haben wie alle germinativen Zellen eine scharfe äussere Begrenzung, die ich für eine äusserst zarte Membran ansehe. Die platte Form stellt den Ruhezustand der Spermio-genien dar. In diesem Zustande sind sie von erheblicher Grösse, der Längsdurchmesser beträgt bis 15  $\mu$ , die Höhe etwa die Hälfte; letztere Dimension wird fast vollständig von dem Dickendurchmesser des meist kugeligen Kerns ausgefüllt. Der Kern wird von einer starken achromatischen Membran begrenzt; er enthält ein zartes achromatisches Gerüst, in dem einige rundliche Chromatinkugeln von verschiedener Grösse erkannt werden. Die grössten imponiren als Nucleolen, ohne besondere Färbbarkeit zu zeigen. Der Zelleib zeigt ein sehr

zartes Fadenwerk, welches sich zu einer unscharf begrenzten, seitlich vom Kern gelegenen Sphäre verdichtet. Dieselbe enthält ein Diplosom. In der Peripherie der Sphäre lassen sich mit geeigneter Methode spärliche Mitochondria darstellen, von denen wenige auch sonst im Zellkörper vorkommen.

Die periodischen Vermehrungen der Spermiogonien finden im Monotremenhoden in gleicher Weise, wie bei anderen Amnioten statt, nur dass sie nicht im gleichen Maasse wie bei den anderen Säugern an eine bestimmte Phase der Spermienentwicklung gebunden sind. Die Vermehrungstheilungen sind, wie Taf. LXII, Fig. 11 zeigt, typische, durch Anordnung der Fäden den somatischen durchaus analoge. Eine Zählung der Chromosomen ist mir nicht gelungen, doch ist zu vermuthen, dass sie den somatischen gleichen. Durch die Vermehrungstheilungen wird eine kontinuierliche Lage von Spermiogonien in der peripherischen Schicht des Epithels gebildet, die nur durch die Fusszellen unterbrochen ist. Die aus diesen Theilungen hervorgehenden Spermiogonien sind, soweit ich sehen kann, unter einander gleichartig, von der gleichen Höhe wie die ruhenden, aber erheblich kürzer, so dass sie etwa cubisch erscheinen. Auch die Kerne gleichen bis auf einen etwas grösseren Reichthum an Chromatinbrocken den ruhenden. Der grösste Theil der durch die Vermehrungstheilungen producirtten Spermiogonien rückt alsdann aus der peripherischen Schicht nach innen und wandelt sich in Spermiocten um.

Dieser Vorgang ist ebenfalls ganz der gleiche wie bei anderen Amnioten. Ich möchte aber Gelegenheit nehmen, hier kurz auf eine, wie es scheint, verbreitete Anschauung dieses Vorganges hinzuweisen, die sich auch von meinen früher bei anderen Säugern verschiedentlich gegebenen Darstellungen unterscheidet, und die ich für irrig halte. Es wird versucht, den Vorgang der Spermioctenbildung der Amnioten mit dem der Anamnier und Evertrebraten in vollständige Analogie zu bringen. In den letztgenannten Klassen gehen von den Ursamenzellen (Archispermiocten WALDEYER) eine Reihe von Vermehrungstheilungen aus, die zuerst grosse, dann kleine Spermiogonien produciren, und deren letzte Generation die Spermiocten darstellt. Jeder Archispermioct löst sich also auf diesem Wege schliesslich in eine Generation von Spermiocten auf. Wo, wie bei den Anuren, zwischen den Spermioctenballen Spermiogonien übrig bleiben, die für spätere Vermehrungen reservirt sind, kann das nur in der Weise vor sich gehen, dass entweder Archispermiocten oder Spermiogonien vorkommen, die sich zunächst an den weiteren Vermehrungstheilungen nicht betheiligen. Es liegt natürlich nahe, bei den Amnioten ähnliche Verhältnisse vorauszusetzen. Es wäre ja möglich, dass die Spermiogonien, die wir in der äusseren Epithelschicht wiederfinden, nachdem ein Schub Spermiocten nach innen vorgerückt ist, immer einen Bestand repräsentiren, der bei den letzten Vermehrungstheilungen nicht mitgewirkt hat, während die Tochterzellen der letzten Vermehrungstheilungen sämmtlich Spermiocten werden. Hiergegen spricht der Umstand, dass nach Ablauf der Vermehrungstheilungen alle Zellen im Wesentlichen gleichartig sind, und wir zunächst, wie v. LENHOSSÉK mit Recht hervorhebt, durchaus keine Zellen in der peripherischen Schicht vorfinden, die die gewöhnlichen Merkmale der ruhenden Spermiogonien besitzen, und übrigens eben so wenig solche, die sich zweifellos als die künftigen Spermiocten kennzeichnen. Ich meine aus diesem Bilde (Taf. LXI, Fig. 7 B<sub>2</sub>) schliessen zu müssen, dass bei den Amnioten aus den Vermehrungstheilungen Spermiogonien hervorgehen, aus denen sich ein Theil zu Spermiocten differenzirt, während der andere als Reservespermiocten in den Ruhezustand zurückkehrt.

Ich sehe also diesen Vorgang bei den Monotremen ebenso, wie ich ihn früher für die übrigen Säuger geschildert habe, und hier, ebenso wie bei den übrigen Amnioten stets wieder bestätigt fand. Die Schilderungen, die v. EBNER und v. LENHOSSÉK hiervon geben, entsprechen den meinigen. Der letztere Autor sieht sich veranlasst, für die neu entstandene Spermiogoniengeneration noch den besonderen Namen der Uebergangsspermiocten vorzuschlagen, obgleich sich für dieselben wohl kein anderes Merkmal auf finden liesse, als die chromatinreicheren Kerne, die durch die eben abgelaufenen Theilungen bedingt sind, und die durch die dichte Zusammendrängung und die Jugend der Zellen bedingte Kleinheit. Ich führe ferner gegen diesen Vorschlag an, dass hierdurch das allerdings auffallende, aber doch ganz charakteristische Verhältniss verschleiert wird, durch welches sich eben die Amniotenspermiocten von den niedriger stehenden Klassen unterscheiden. Da, wie auch v. LENHOSSÉK anerkennt, ein Theil dieser sogenannten Uebergangsspermiocten wieder in den Zustand der gewöhnlichen Spermiogonien zurückkehrt, ist eben der Beweis geführt, dass diese Zellen thatsächlich trotz ihres eigenen Kernverhaltens noch Spermiogonien sind, während bei den Anamniern und Evertrebraten nur Spermiocten aus der letzten Vermehrungstheilung



hervorgehen. Bei den Amnioten sind die Spermioocyten dagegen eine Differenzirung der neuen Spermioconiengeneration. Die Angaben SCHÖNFELD's und REGAUD's, die unter einander gewisse Verschiedenheiten der Auffassung zeigen, begegnen sich in der irrhümlichen Auffassung, dass die Spermioconien in irgend einer Weise auch an der Neuerstehung SERTOLI'scher Zellen betheiligt sind. Während REGAUD den Uebergang von Spermioconien in SERTOLI'sche Zellen annimmt, hält SCHÖNFELD die typischen Spermioconien für indifferente Zellen, aus deren Theilungen Spermioconien und SERTOLI'sche Zellen hervorgehen. Dieser Irrthum, der auch mir ja nicht fremd ist, da ich als Anfänger vor 20 Jahren ebenfalls in ihn verfiel, ist verzeihlich, so lange man Species untersucht, bei denen, wie beim Stier, eine gewisse Aehnlichkeit zwischen Spermioconien- und Fusszellenkernen besteht; auch ich hatte meine Untersuchungen gerade wie SCHÖNFELD mit dem Stier begonnen. Wenn SCHÖNFELD noch einige andere Species, z. B. den Menschen und gar die Marsupialier und die Hodenentwicklung untersucht haben wird, wird er sich leicht eines Besseren belehren. Ich möchte daher auch dem offenbaren Missverständniss entgegenreten, dass SCHÖNFELD noch aus einer meiner neueren Arbeiten (1898) Beläge für seine Auffassung findet. Wenn ich hier den „gemeinsamen Ursprung von germinativen und vegetativen Zellen bei einer grossen Anzahl von Vertebraten und Evertebraten zulasse“ (BENDA par contre cite une foule de vertébrés et d'invertébrés supérieurs où on peut admettre l'origine commune des gonies et des cellules végétatives homologues des cellules de SERTOLI), so geht aus dieser, wie aus der von SCHÖNFELD übersehenen Arbeit 1889 unzweifelhaft hervor, dass sich jene Erwägung nur auf die erste Anlage der Geschlechtsdrüse bezieht, und ich sonst die scharfe genetische Trennung beider Zellarten für den fötalen, jugendlichen und functionirenden Hoden auf das Schärfste betone.

## II. Spermioocyten (C).

Der bei weitem grössere Theil der aus den Spermioconientheilungen hervorgegangenen Zellen ist, wie gesagt, für den Uebergang in Spermioocyten bestimmt, und tritt damit in einen der interessantesten aber auch dunkelsten Prozesse der Geschlechtszellenbildung ein. Das Wesen des Vorganges ist offenbar bei allen Metazoen und bei Spermio- und Oogenese identisch, es besteht in den Vorbereitungen der germinativen Zellen und besonders ihrer Kerne für die Reifungstheilungen. Wir dürfen auch nach den Klärungen, die die Lehre von den Reifungstheilungen in den letzten Jahren erfahren hat, nicht mehr zweifeln, dass nicht in die Reifungstheilungen selbst, sondern bereits in die Vorbereitungsperiode das Hauptmoment der Chromosomenreduction zu verlegen ist. Ueber die Einzelheiten ist indess noch keine einheitliche Auffassung erzielt, und die bisherigen Untersuchungen ergeben, dass diese Einzelheiten auch in den verschiedenen Abtheilungen des Thierreichs gewissen Modificationen unterliegen.

Das mir vorliegende Monotremenmaterial ist für die bezügliche Untersuchung nicht gerade hervorragend geeignet; einerseits die Kleinheit der Elemente, andererseits die Neigung des Chromatins zu Verklumpungen gerade in den interessantesten Stadien legen mir eine gewisse Vorsicht in der Deutung meiner Befunde auf. Dennoch hoffe ich, dass dieselben zu einer Vergleichung mit den besser erkennbaren Verhältnissen anderer Amnioten immerhin ausreichen werden.

Das erste Stadium der Umwandlung, durch welches sich der Spermioocyt mit Sicherheit von denjenigen Spermioconien abhebt, die eventuell noch wieder in den Ruhezustand der Spermioconien zurückkehren könnten, liegt meines Ermessens weniger in Veränderungen des Kerns, als in solchen des Zelleibs. Die Zelle beginnt sich von der Membrana propria des Hodenkanälchens loszulösen und sich auch an der der Membran zugewandten Oberfläche abzurunden. Vor diesem Ereigniss fühle ich mich ausser Stande, an den Kernen der neu entstandenen Spermioconiengeneration sichere Kriterien zu erkennen, und auch während der schon deutlichen Abrundung des Zelleibs behält der Kern zunächst noch im Wesentlichen die gleiche Structur wie die Spermioconienkerne. Erst in der Folge bemerkt man dann bald eine Vermehrung der Chromatinbrocken, die sich an einer Stelle des Kerns etwas dichter aneinander lagern (Fig. 7  $C_1$ , Fig. 8  $C$ , Fig. 11  $B_3-C_1$ , Fig. 12  $C_1$ ). Von dieser dunkleren Stelle verläuft eine Anzahl von achromatischen Radien, die kleinere Chromatinbrocken enthalten, zur Kernmembran.



Im weiteren Verlauf (Fig. 8  $C_2$ ) zeigt sich eine deutliche Vergrößerung der Chromatinbrocken. Jeder umgibt sich mit einem Hof kleiner Chromatinbrocken und verzweigter Chromatinfäden, die mit den benachbarten Höfen zusammenfließen.

Im weiteren Verlauf verdünnen sich auch die Radialachromatischer Substanz, die zur Kernmembran verlaufen, und alles Chromatin findet sich in einem äusserst dichten Ballen, in dem man keine Strukturen erkennen kann. Nur der Umstand, dass aus den Rändern des Ballens kleine Schlingen feiner homogener Chromatinfäden heraushängen, lässt schliessen, dass der ganze Ballen aus einem dichten Filz von feinen Chromatinfäden, vielleicht aus einem einzigen zusammengeknäuelten Chromatinfaden besteht, der einige Nucleolen mit einschliesst. An gut conservirten Stellen findet man stets noch eine Anzahl achromatischer zarter Fäden zur Kernperipherie verlaufen, die einen den Chromatinballen umgebenden, im frischen Zustand sicher mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraum durchqueren. Die Kernperipherie zeigt keine deutliche membranöse Begrenzung, sondern wird unmittelbar von dem fädigen Cytoplasma begrenzt. Der Zelleib erscheint in diesem Stadium sehr schmal, er enthält die Sphäre mit den Centralkörpern und eine mässige Menge Mitochondria, die um die Sphäre dichter liegen, aber sich weit um die Kernhöhle ausbreiten ( $C_3$ ).

Als nächstes Stadium fasse ich die Bilder auf, die  $C_4$  wiedergibt. Wir sehen, dass aus dem unentwirrbaren Filz von Chromatin immer mehr Fadenschlingen heraustreten und sich in der Kernhöhle ausbreiten, bis  $C_5$  und  $C_6$  der feinfädige Knäuel mit ziemlich gleichmässiger Ausbreitung eines bei den Monotremen nicht deutlich segmentirten, und jedenfalls häufig anastomosirenden feinen Chromatinfadens daraus geworden ist. Um das Kernkörperchen drängen sich die Fadenschlingen dichter zusammen.

Das Stadium 5 ist offenbar das der jetzt viel discutirten Synapsis MOORE'S. Die letzten Beschreibungen bei Säugern vor dieser ersten Entwicklungsperiode rühren von SCHÖNFELD her, und bilden zugleich die erste sehr eingehende Untersuchung derselben. Wenn auch im grossen und ganzen nicht zweifelhaft sein kann, dass ihm ähnliche Bilder wie mir vorgelegen haben, so weicht seine Beschreibung doch in einigen wesentlichen Punkten von der meinigen ab. Ich glaube, dass meine Beobachtungen mit denen, die MEVES beim Salamander, F. HERMANN bei der Maus gemacht, durchaus übereinstimmen. Ich möchte mich hier nicht auf eine ausführliche Widerlegung SCHÖNFELD'S einlassen, da die Objecte nicht die gleichen sind. Ich stelle aber erstens in Abrede, dass bei den Monotremen der Bildung des Chromatinfadens Tetradenbildungen vorhergehen, wie sie SCHÖNFELD beim Stier gesehen haben will, und wie sie nach meinen Beobachtungen allerdings beim Stier ebensowenig vorkommen, wie bei irgend einem anderen Säugethier und ebensowenig, wie bei irgend einem anderen Lebewesen in diesem Stadium. Es ist mir nicht klar geworden, ob SCHÖNFELD etwa diese Vierergruppen mit den Vierergruppen in irgend welche Beziehung bringt, die in anderen Thierklassen nach Ausbildung der Chromosomen als Vorläufer der Reifungstheilung beobachtet werden. Indem uns beschäftigenden Stadium wären sie wenigstens völlig deplacirt.

Auch die Darstellung, die SCHÖNFELD von der Synapsis giebt, ist nicht mit meinen Beobachtungen — weder bei Monotremen noch beim Stier — in Uebereinstimmung. Die Zusammendrängung des Ballens an die Kernperipherie ist keineswegs typisch, sie mag vielleicht gelegentlich vorkommen, da die Lagerungsstelle des Ballens auch nicht typisch im Centrum des Kerns ist. Meist ist die peripherische Lagerung aber wohl ein Kunstproduct, welches durch artificielle Zerreiassung der feinen Fäden, die die Masse suspendirt halten, zu Stande kommt. Ich schliesse das daraus, dass die Chromatinballen häufig bei einer Zahl von Nachbarkernen alle nach derselben Seite gedrückt sind. Auf keinen Fall hat aber die peripherische Lagerung des Chromatinballens etwas mit einer Action der Sphäre oder Centriolen zu thun, da man sich leicht überzeugen kann, dass die Sphäre noch ganz willkürlich im Zelleib liegt, bisweilen an der Seite des Chromatinballens, aber ebenso oft an irgend einer anderen beliebigen Seite. Wir dürfen annehmen, dass in diesen Stadium noch keine Verbindungen zwischen Sphäre und Chromatin bestehen. Die Synapsis ist nach meiner Auffassung keine passive Verlagerung des Chromatins durch den Sphäreinfluss, sondern lediglich eine Phase der von wenigen Centren ausgehenden Chromatinanreicherung und Ausspriessung der Chromatinfäden, und endlich, wie ich aus umfangreichen Vergleichen anderweitigen Materials schliesse, überhaupt im Wesentlichen eine durch Reagentienwirkung beeinflusste Verklumpung der ersten Stadien des feinfädigen Knäuels.

Hiermit komme ich nun zu dem einschneidenden Differenzpunkt, in dem ich hinsichtlich der Spermiocytingenese zu den neuesten Autoren zu stehen scheine, und den ich hier erörtern muss, obgleich keine der betreffenden Arbeiten mit Ausnahme derjenigen SCHÖNFELD's die Säugethierspermiogenese betrifft, und nur noch diejenige W. WINIWARTER's ein nahestehendes Object, die Säugeroogenese, behandelt. Aber die Verhältnisse sind nach den Schilderungen der Autoren bei den fernstliegenden Objecten — ich nenne die Arbeiten von A. u. K. E. SCHREINER über Myxine, von KRISTINE BONNEVIE über *Enterovenos* — so analog, ja geradezu identisch, dass ich meine abweichende Auffassung auch gegen diese Autoren verteidigen muss. Die genannten Autoren lassen im Synapsisstadium eine Conjugation zwischen den Chromosomen des feinfädigen Knäuels vor sich gehen. Sie gehen also von einer Deutung ihrer Bilder aus, nach der sich der feinfädige Knäuel direct aus dem Chromatinbrocken der ersten Umwandlungsstadien des Spermioider Oocyten entwickelt. Für ihre Auffassung liesse sich anführen, dass bei dem beststudirten Object *Salamandra* sich allerdings der feinfädige Knäuel direct aus dem Brockenstadium entwickelt. Aber ich darf gleich einwerfen, dass das Fehlen des Synapsisstadiums bei *Salamandra* viel schwerer gegen diese neueste Auffassung wiegt, da es ganz unverständlich wäre, dass dieses Stadium den Urodelen fehlen sollte, wenn es eine so fundamentale Bedeutung hätte, wie jene Autoren beanspruchen. Meiner Auffassung dagegen würde es entsprechen, dass es ziemlich belanglos ist, ob das Ausspriessen des feinen Chromatinfadens aus den Chromatinbrocken wie bei *Salamandra* und z. B. auch bei den Anuren und Pulmonaten gleichmässig im ganzen Kern von statten geht, oder wie bei Amnioten und Fischen nach Zusammendrängung der Chromatinbrocken das Bild gelegentlich, vielleicht sogar nur artificiell der sog. Synapsis annimmt.

Ich habe die Ueberzeugung gewonnen, dass die genannten Autoren eine unzutreffende Aufeinanderfolge der Stadien construirt haben. Für die seriale Deutung der Bilder besitzt aber offenbar der Amniotenhoden die beweisende Kraft, die den anderen Untersuchungsobjecten abgeht. Bei letzteren ist nämlich die Aneinanderreihung der Bilder lediglich auf der Beobachtung einer Serie von Uebergangsformen begründet; sie ist damit völlig der subjectiven Auffassung des Beobachters überlassen, da z. B. selbst im Urodelen- und Selachierhoden die Anordnung der Follikel nicht unbedingt auf die Reihenfolge der Stadien schliessen lässt, und oft genug viel fortgeschrittenere Entwicklungsstadien zwischen zurückliegende eingeprengt sind. Das Gleiche gilt für die mir bekannten Evertibratenhoden (ausser den Nematoden), für Myxine (nach SCHREINER's Bildern) und für alle Ovarien (ausser Nematoden). Dagegen haben wir im Amniotenhoden in Folge der wunderbaren Gesetzmässigkeit des Zellersatzes und der damit zusammenhängenden concentrischen Anordnung der Zellgenerationen untrügliche Kriterien für die Aufeinanderfolge der Stadien. Im Amniotenhoden kann sich jeder Untersucher überzeugen, dass das Synapsisstadium bereits beim Austritt der Ersatzspermiocyten aus der peripherischen Schicht zu Stande kommt. Der feinfädige Knäuel zeigt sich erst, wenn die Ersatzspermiocyten zu einer zweiten Schicht geordnet sind, also beginnt frühestens etwa beim Eintritt der Reifungstheilung in der vorigen Spermiocytingeneration und ist nach Eintritt neuer Spermiogonientheilungen ausgebildet.

Mit dieser Feststellung ist das Meiste fortgefegt, was jene neuesten Arbeiten in das Synapsisstadium hineingeheimnisst haben: Die auch von mir im Synapsisstadium oft gesehenen parallel gelagerten Chromatinfäden sind aussprossende Schlingen, keine conjugirenden Chromosomen, wie SCHREINER's und BONNEVIE meinen; die für die Chromatinreduction massgebenden Vorgänge können nicht im Synapsisstadium erfolgen, weil die Ausbildung des Chromatinmitoms erst in einem späteren Stadium abgeschlossen ist.

Das Stadium des feinfädigen Knäuels halte ich für den Abschluss der progressiven Chromatinentwicklung, der Chromatinanreicherung. Die Fäden des feinfädigen Knäuels sind zweifellos dicker als die Fäden, die im Synapsisstadium aus dem Filz heraus ragen, und ich möchte nicht dahin missverstanden werden, als ob ich leugnete, dass hier schon eine Verschmelzung von Chromatinfäden mitspielte, und als ob ich mich darauf versteifte, dass die Verdickung der Fäden ausschliesslich durch eine Vermehrung des Chromatins zu Stande komme. Wenn derartiges auch bei den Monotremen nicht ausgeschlossen werden könnte, würde ich es für die Marsupialier nicht aufrecht halten können. Aber es kann sich bei dieser Verschmelzung eben nicht um eine Conjugation vorher schon individualisirter Chromosomen handeln, wie SCHREINER und BONNEVIE im Sinne der Theorie RABL's und BOVERI's voraussetzen. Nach meinem Dafürhalten handelt es sich vielmehr um eine ganz allmählich in Erscheinung tretende und in den folgenden Stadien fortschreitende Verdichtung der Fädenmasse auf Kosten der Fädenmasse. Ich möchte vermuthen, dass dieser Process ebensowohl in einer fortschreitenden Verschmelzung seitlich benachbarter Fäden, wie auf einer Verkürzung und damit verknüpften Verdickung beruht.

Das folgende Stadium ( $C_7$ ) wird von den Spermiocyten der Monotremen erst erreicht, wenn sie in die dritte Wandschicht einrücken. Es ist der grobfädige Knäuel. Unter einer bei den Monotremen nicht



so beträchtlichen Massenzunahme, wie bei anderen Säugern, breitet sich das fädige Chromatin vorwiegend auf der Kernperipherie aus, doch ziehen sicher auch Fäden durch das Innere, wie v. LENHOSSÉK richtig angiebt. Gleichzeitig wird jetzt eine Segmentirung erkennbar, die vorher zweifellos nicht bestand, und auch in diesem Stadium erst allmählich zur Entwicklung kommt. Es wird jetzt ein Pol- und ein Gegenpolfeld erkennbar. In dem einen sind die Fäden deutlich von einander isolirt, während sie in dem anderen noch Anastomosen zeigen. Hierzwischen ist gewöhnlich der Nucleolus gelegen. Den Intranuclearkörper v. LENHOSSÉK's konnte ich nicht sicher erkennen. Die Chromatinfäden selbst zeigen Andeutungen der Rosenkranzform, und zwar sind die einzelnen Anschwellungen ebenso, wie von MEVES bei *Salamandra* abgebildet ist, eckig, so dass der Faden zackig erscheint. Diese Form ist nach meiner Ueberzeugung nicht artificiell, sie ist bei guter Conservirung bei anderen Säugerspermiocyten dieses Stadiums noch besser als bei den Monotremen erkennbar. Die Zusammensetzung des Fadens aus Linin und Chromatinmikrosomen, die v. LENHOSSÉK beschreibt, und die auch von mir bei anderen Säugern wahrgenommen wurde, konnte bei den Monotremen nicht sicher erkannt werden, dagegen ist eine Ausstrahlung von Lininfäden aus den Chromatinzacken, die bei den Marsupialiern zu erörtern sein wird, auch bei den Monotremen stellenweise erkennbar.

Eine wichtige Veränderung zeigt der Zelleib in diesem Stadium. Die Sphäre vergrössert sich und bildet einen dicken abgeplatteten Körper, in dem ich in einem gut conservirten Stück von *Echidna* Lappungen und Einschnürungen erkennen konnte (Fig. 12 C<sub>7</sub>), die ganz an die Bilder von Urodelen, die PLATNER und HERMANN gaben, erinnert. Die Sphäre enthält die Centralkörperchen. Sie ist umgeben von einem dichten Polster von Mitochondrien. Dieses Verhalten der Spermiocytenosphäre unterscheidet sich nicht unbeträchtlich von dem gewöhnlichen der Säuger, und zeigt dasjenige, welches ich bei Sauropsiden beschrieben habe, und welches nach SCHREINER auch Myxine zukommt. Eine Beziehung der Sphärenlage zu der Anordnung der Chromatinschlingen im Kern kann ich, übereinstimmend mit v. LENHOSSÉK, auch in diesem Stadium nicht erkennen. Eine Verbindung von Sphärenstrahlungen mit den Chromatinsegmenten ist auch zunächst auszuschliessen, da auch bei den Monotremen, ebenso wie es der genannte Autor bei der Ratte feststellte, in diesem Stadium die Kernmembran wieder deutlicher sichtbar wird.

Für die nächste Phase der Spermiocytenentwicklung lässt auffallender Weise das Material etwas im Stich. Trotz anhaltenden Suchens gelang es mir nur vereinzelt, die Bilder dieses Stadiums aufzufinden, von denen Fig. 8 und 12 (C<sub>8</sub> u. 9) Beispiele geben. Immerhin geht aus diesen hervor, dass dieses Stadium ganz dem gleichen bei andern Säugern, wie es besonders von v. EBNER dargestellt ist, entspricht. Worauf diese Lücke beruht, vermag ich nicht zu sagen. Die Kleinheit der Elemente ist nicht massgebend, da namentlich die Ringbildung bei den viel kleineren Reptilienzellen gut erkennbar ist, und die wenigen Male, wo ich die Ringbildung zu Gesicht bekam, sie auch gut sichtbar war. Bei der Häufigkeit, mit der man die Reifungstheilungen im Monotremenhoden sieht, müsste auch die Ringbildung häufig sichtbar sein. Erschwerend für die Auffindung wirkt ja in erster Linie, dass man nicht, wie in anderen Säugerhoden, darauf rechnen kann, in der Nachbarschaft einer Gruppe erster Reifungstheilungen nach der einen Seite zweite Reifungstheilungen, nach der andern Ringbildung zu sehen. Aber auch dieser Missstand herrscht gleichfalls im Reptiliehoden und verhindert die Auffindung der entsprechenden Bilder keineswegs. Ob man nun annehmen soll, dass dieses Stadium im Monotremenhoden besonders schnell abläuft und darum so selten ist, müsste erst an reichlicherem Material, als das meinige war, entschieden werden. Jedenfalls ist nicht zu bezweifeln, dass nunmehr die Segmentirung des Chromatinfadens ihren Abschluss findet. Jetzt erst rücken die Segmente allmählich von einander ab und sind als Chromosomen erkennbar. Bald oder gleichzeitig erfolgt eine unvollkommene Längsspaltung in der Art, dass die Enden der beiden Fäden in Zusammenhang



bleiben. Die scheinbare Zusammensetzung eines solchen Doppelchromosoms aus mehreren Ringen, wie es Fig. 8  $C_9$  zeigt, ist offenbar durch Drehungen der Fäden bedingt.

Schnell schliesst sich diesem Stadium die Verkürzung der Doppelchromosomen zu Ringen an. Bei dieser Form erscheinen die Ringe deutlich eckig, besonders häufig, aber nicht durchgehends viereckig. Von den Ecken sieht man achromatische Fäden ausgehen. In dem Ringstadium konnte ich mich, wie Fig. 9  $C_{10}$ , ergibt, von der Lagerung der Chromosomen in der Kernperipherie überzeugen. Der Nucleolus ist auch jetzt deutlich erkennbar.

Als Commentar möchte ich hier anfügen, dass bei den Monotremen sicher die Spaltung der Chromosomen erst in sehr spätem Stadium erfolgt, während sie anderwärts als womöglich schon im feinfädigen Knäuel bestehend geschildert wird. Auf die Bilder, die derartiges vortäuschen können, komme ich bei den Marsupialiern zurück. Von einer Verschmelzung ausgebildeter, individualisierter Chromosomen, die ich im Synapsisstadium in Abrede stellte, kann ich auch in den letzten Phasen der Spermiocytenausbildung nichts erkennen. Winkelstellung des Chromatinfadens, die eine gewisse Aehnlichkeit mit der anderwärts beschriebenen kreuzweisen Zusammenlagerung von Chromosomen zeigt, kommt im Stadium des lockeren Knäuels vor, scheint uns aber auf einer unvollkommenen Trennung der Chromosomen, nicht auf sekundärer Verschmelzung zu beruhen. Im Allgemeinen kann ich die Vorbereitungserscheinungen der Monotremenspermiocyten zusammenfassend dahin kennzeichnen, dass sie die denkbar geringsten Anhaltspunkte für die immer mehr Boden gewinnende, von BOVERI am eifrigsten vertretene Hypothese der Chromosomenindividualität darbieten und befinde mich damit in Uebereinstimmung mit dem Urtheil, welches v. EBNER über die gleichen Vorgänge bei der Ratte äusserte.

Der Ringbildung der Chromosomen schliessen sich die Reifungstheilungen an. Ueber diesen Vorgang geben meine Präparate nur soweit Aufschluss, dass in dieser Beziehung bei den Monotremen keinerlei Besonderheiten obzuwalten scheinen, sondern die vollste Uebereinstimmung mit den Säugern und anderen Amnioten herrscht.

Die Abgrenzung des Kerns, die noch während des Ringstadiums vollständig membranös erscheint, verschwindet. Gleichzeitig entsteht von den Centriolen aus die Strahlung im Zelleib unter Auflösung der Sphäre. Die Hauptstrahlen treten an die Chromosomen heran und ordnen diese zur Metakinese, während die Centriolen auseinandertreten und zwischen sich die Spindel entwickeln. Die feineren Vorgänge an den Chromosomen, die überhaupt bei den Säugethieren schwer darstellbar sind, sind an dem Monotremenmaterial nicht erkennbar. Die Ringform der Chromosomen ist während der Mitose nicht mehr deutlich; letztere erscheinen in den Prophasen mehr als längliche, solide, etwas unregelmässig zackige Brocken, auffallend oft keilförmig. Sie sind gewöhnlich zum Theil unter einander verklumpt, so dass mir eine Zählung nicht sicher gelang. In einzelnen Fällen zählte ich in den Prophasen 16, doch halte ich es für wahrscheinlich, dass durch Einflüsse der Conservirung schon häufig in der Prophase ein querer Zerfall der Chromosomen eintritt, wenigstens scheint mir die Zahl für die während der Metakinese und Dyasterphase der Spindel eingelagerten Chromosomen zu hoch, und ich schätze sie hier nur auf 8 bis höchstens 12.

Bei Eintritt der Metakinese sehen wir die Chromosomen mit ihrer Längsachse den Spindelfasern eingelagert, so dass die Theilungsfigur zweifellos den heterotypischen Charakter besitzt. In dieser Phase zeigt sich an der Halbirungsstelle oft ein winkelförmig vorspringender Knoten oder Schenkel, wie das auch vom Salamander bekannt ist; gleichzeitig tritt zuweilen ein feiner Längsspalt in dem Chromosom in Erscheinung, der uns darüber belehrt, dass die Chromosomen auch hier die Bedeutung von langgezogenen, nur artificiell verklumpten Ringen besitzen. Der Metakinese schliesst sich die Quertheilung der Chromosomen, das Auseinanderrücken der Theilhälften zu den Polen, die Zerschnürung der Zelle und der Spindel

in gewohnter Weise an. Die Kerne der Tochterzellen reconstituieren sich, es bildet sich eine Kernmembran und ein Liningerüst, in dessen Knoten die Chromosomen zuerst deutlich erkennbar sind. Der Kern geht aber in ein völliges Ruhestadium über und erhält einen Nucleolus und unregelmässige Chromatinbrocken. Wir finden also auch bei den Monotremen das Stadium des Spermiocten II. Ordnung (EBNER'sche Zelle; Präspermide, WALDEYER) in typischer Ausbildung (Fig. 9 u. 10 bis  $O_{18}$ ; Fig. 13).

In der gleichen Weise verläuft die zweite Reifungstheilung. Ich hebe hervor, dass auch hier zweifellos die Längsstellung der Chromosomen zur Spindel erkennbar ist, und die Teilung bei den Monotremen somit, wie nach meinen Beobachtungen überhaupt bei den Säugern und Sauropsiden, sicher ebenfalls als heterotypische verläuft.

Ueber den Zelleib bemerke ich nur, dass während der Reifungstheilungen eine feine Vertheilung der Mitochondrien, hauptsächlich an den Polen, besteht. Ausserdem zeigen sich um die mitotische Figur zahlreiche färbare chromatoide Körnchen, die besonders in meinem nach RABL conservirten Material auffallen. Ich habe den Eindruck, als ob es abgesprengte Chromatinkörnchen sind, und ich möchte die Vermuthung aussprechen, dass diese den Ursprung des chromatoiden Nebenkörpers der Spermiden abgeben.

Aus der zweiten Reifungstheilung gehen die Spermiden hervor (Fig. 10 u. 14).

Dieselben sind bei beiden Species annähernd gleich gross, etwa  $9 \mu$  Zelldurchmesser, kugeliger Gestalt. Sie zeigen eine zarte membranöse Begrenzung. Der kugelige, etwa  $5 \mu$  Durchmesser haltende Kern ist central gelegen. Er enthält einen Nucleolus und ein zartes Liningerüst mit einigen feinen Chromatinbrocken in den Knotenpunkten sowie eine derbe Kernmembran. Der Zelleib zeigt ein spärliches Cytoplasma. Dasselbe enthält eine ziemlich kleine Archiplasmakugel (Idiozom), in der sich schon unmittelbar nach der Ausbildung der Spermide eine central gelegene Vacuole zeigt — abweichend von den übrigen Säugern, bei denen die Vacuole stets excentrisch liegt. Eine centrale Verdichtung (Akrosom) kann ich nicht in der Höhle erkennen, doch halte ich das für einen Conservirungsfehler, da das Akrosom vorwiegend bei HERMANN'scher Conservirung sichtbar ist. Um das Archiplasma ist an geeigneten Stellen ein Mitochondrienpolster erkennbar. Ich hatte anfänglich Stellen für massgebend gehalten, an denen die Mitochondrien wie bei anderen Säugern in feiner Vertheilung im Zelleib versprengt lagen. Nachdem ich aber vereinzelt Stellen gefunden habe, die das Polster zeigen, glaube ich wohl, dass dies das richtige Bild ist, weil es dem Verhalten der Mitochondrien in den Spermiocten entspricht und dann ebenfalls dem Mitochondrienpolster der Sauropsidenspermiden analog wäre. Ich möchte aber ausdrücklich hier noch einmal wiederholen, dass die Mitochondrienbefunde an dem ganzen Material und ganz besonders an den Spermiden und Spermoplasten unsicher sind, wenn ich auch noch in letzter Stunde (seit meinem Genfer Vortrag) etwas bessere Resultate erzielt habe.

Unter der Zellperipherie finden sich die Centralkörperchen, resp. das etwas abweichende Gebilde, welches ihnen zweifellos entspricht. Ich konnte sie nie als zwei deutlich getrennte Körnchen sehen, sie stellen sich vielmehr in meinem Material stets als ein kleiner Stab mit leichter mittlerer Einschnürung dar. Derselbe steht schräg zur Zellmembran, berührt letztere mit einem peripherischen Ende und lässt die Centralgeissel aus der Zelle heraustreten. Die Stabform des Centrosomenpaares in dieser Phase ist wohl so aufzufassen, dass die beiden Centralkörperchen, vermutlich von elliptischer oder kurzer Stäbchenform, mit ihrer Längsachse hinter einander liegen und die abweichende Färbbarkeit der Centrodosome wegen Conservirungsmangels nicht erkennbar wird. Eine leichte Verbreiterung des hinteren Centralkörperchens an der Stelle, wo es die Zellmembran berührt und an die Geissel grenzt, meine ich schon an der ruhenden



Spermide wahrzunehmen. Schliesslich ist in jeder Spermide ein scharf begrenzter, drehrunder Körper etwa von der Grösse der Archiplasmakugel zu finden, der alle Kernfarbstoffe mit grosser Intensität aufnimmt, der chromatoide Nebenkörper.

#### Die SERTOLI'schen Zellen.

Vor der Betrachtung der Spermidenmetamorphose erübrigt noch die Beschreibung der vegetativen Zellen, deren Bethheiligung bei dem zu besprechenden Vorgang zu erörtern sein wird. Von den besagten Zellen kenne ich in dem mir vorliegenden Material nur den Pubertätszustand, wo sie als SERTOLI-Zellen oder Fusszellen erscheinen. Wir dürfen nach den Erfahrungen bei anderen Amnioten voraussetzen, dass sie im fötalen und jugendlichen Zustand des Hodens ein Cylinderepithel der Hodenkanäle gebildet hatten, welches die Hauptmasse der epithelialen Wand darstellte und nur in grösseren Zwischenräumen von den Archispermiocyten (Ursamenzellen) unterbrochen wurde. Bei Beginn der Pubertät pflanzen sich die vegetativen Zellen mit breiter Basis der Membran des Kanälchens auf. Sie werden nun durch die Wucherungsvorgänge der germinativen Zellen auseinander gedrängt und erhalten diejenige Vertheilung an Zahl und Ort, die sie im weiteren Leben innezuhalten haben. Im functionirenden Monotremenhoden findet sich ebensowenig wie in irgend einem functionirenden Amniotenhoden eine Theilung einer vegetativen Zelle, noch eine Neudifferenzirung einer solchen aus einer indifferenten Stammzelle!

Ich erwähnte schon bei Besprechung der Spermiogonien, dass diese Thatsache noch immer einigen Autoren nicht zu Sinne kommen will. Ich gestehe gern, dass sie mir bei meinen ersten Arbeiten vor 20 Jahren auch recht unwahrscheinlich vorkam und ich in dem Bestreben, einen Ausweg aus dieser Verlegenheit zu finden, alle Möglichkeiten eines Ersatzes der etwa zu Grunde gehenden SERTOLI'schen Zellen in Erwägung zog. Ich möchte aber betonen, dass ich die Umbildung von Spermatogonien in Fusszellen, wie sie jetzt noch von SCHÖNFELD vertreten wird, nur in meinen ersten vorläufigen Mittheilungen zugab, aber bereits in der grösseren Arbeit 1887, p. 87 ausdrücklich zurücknahm. Nachdem ich mich dann (1889) davon überzeugt hatte, dass auch im unentwickelten und nicht functionirenden geschlechtsreifen Hoden die Grenze zwischen beiden Zellarten eine absolut scharfe ist und anderweitige Neubildung SERTOLI'scher Zellen durch Theilung vorhandener auszuschliessen ist, habe ich mich der inzwischen von v. EBNER ausgesprochenen Lehre von der Persistenz der SERTOLI'schen Zellen voll und ganz angeschlossen. Es wird ja gelegentlich noch die Vermutung auftauchen, dass sich die SERTOLI'schen Zellen durch directe Theilung vermehren und die tiefen Einschnürungen der Kerne, das gelegentliche Vorkommen zweikerniger SERTOLI'scher Zellen, welches bei manchen Reptilienhoden typisch ist, könnte als Stütze dafür angesehen werden. Ein stricter Gegenbeweis wird sich hiergegen auch kaum erbringen lassen. Ich kann nur versichern, dass ich in meinen langjährigen Beobachtungen nie Phänomene gefunden habe, die auf eine Theilung des Zelleibes deuten.

Die SERTOLI'schen Zellen der Monotremen zeichnen sich durch eine mächtige Entwicklung aus. Sie bestehen aus einem fädigen Zelleib und dem Kern. Ersterer bildet eine breite, von der Kanälchenmembran entspringende, fast senkrecht der Membran aufsitzende und radiär gegen das Lumen verlaufende Masse, die keine membranöse Begrenzung zeigt, aber sich durch ihren dichten parallelfädigen Bau hinreichend scharf gegen die benachbarten membranös begrenzten germinativen Zellen abhebt. Die Cytoplasmafäden lassen besonders im Fussheil bei geeigneter Färbung Reihen von Mitochondrien erkennen, die eine ganz kurze Stäbchenform besitzen. Der Kern liegt dem Zelleib meist tangential auf. Er steht gewöhnlich ziemlich hoch und ragt weit in die Spermiocyten-schichten hinein. Durch die tangential und hohe Lagerung des Kerns ist der der Membran aufsitzende Fussheil der SERTOLI'schen Zellen bei den Monotremen besonders charakteristisch ausgebildet und unterscheidet sich von der gleichen Bildung der anderen Säuger, die meist ganz von dem Kern ausgefüllt und daher undeutlicher ist; dagegen haben wir ein ähnliches Verhalten im Sperlingshoden. Der Kern der SERTOLI'schen Zellen ist von ziemlicher Grösse,



oft  $24 \mu$  lang, bis  $10 \mu$  breit, übertrifft also die Grösse der sämtlichen germinativen Zellen. Er zeigt eine zarte, aber äusserst scharf hervortretende Membran, die meist tiefe Falten und Lappungen erkennen lässt. Er enthält einen Nucleolus und mehrere in den Knoten des Liningerrüsts liegende Chromatinbrocken. Das Liningerrüst ist reichlicher entwickelt als bei vielen Säugern, aber von reichlichem Kernsaft umspült. Die von SCHÖNFELD gezeichnete Sphäre mit zwei Centriolen habe ich bei den Monotremen ebensowenig wie bei anderen Thieren finden können, trotz anhaltenden Suchens; ich möchte aber damit keinen Zweifel an SCHÖNFELD's positivem Befund aussprechen, da ich eigentlich nicht zweifele, dass die SERTOLI'schen Zellen dergleichen besitzen müssen.

Die merkwürdigste Eigenschaft der SERTOLI'schen Zellen der Monotremen, die sie von denen anderer Säuger unterscheidet, habe ich schon oben erwähnt. Sie besteht darin, dass dieselben in keinem Abschnitt des functionirenden Hodens ohne Verbindung mit den Entwicklungsformen der Spermien gefunden werden, sondern stets ein reifes oder der Reifung sich näherndes Samenfädenbündel an ihrem centralen Ende tragen. In Rücksicht auf dieses Verhalten müssen im Zelleib der SERTOLI'schen Zellen der Monotremen sehr lebhaft vitale Umformungen vor sich gehen, für deren Verfolgung die Conservirung des Materials nicht ganz ausreichte. Es muss notwendiger Weise nach Ausstossung eines Spermienbündels der axiale Theil der SERTOLI'schen Zelle eine Rückbildung erleiden, die entweder in einem Zerfall oder in einer Retraction dieses Zellabschnittes bestehen könnte, und es muss an der Peripherie des Zelleibes eine Neubildung oder Pseudopodien-ähnliche Ausbreitung der Zellmasse erfolgen, die mit der neuen Spermioplastengeneration in Verbindung tritt. Auch über die Art der Verbindung zwischen SERTOLI'scher Zelle und Spermioplasten möchte ich mich nur mit Vorsicht äussern. Ich sah an solchen Stellen meiner Präparate, wo durch die Mitochondrienfärbung die Individualität der Cytoplasmafäden im Fusszellenleib am besten hervortritt, dass einerseits die einzelnen Fäden von der Kanälchenmembran an ohne Verzweigungen oder Anastomosen ziemlich parallel nach innen auf die vorderen Spitzen der Spermioplasten zu verlaufen und meine, bisweilen unanfechtbare Bilder eines direkten Zusammenhangs zwischen den Fäden und den Vorderpolen beobachtet zu haben, wie es Fig. 13 bei \* darstellt. Ich bemerke aber ausdrücklich, dass sich diese Beobachtungen nur auf die späten Stadien der Einbündelung der Spermioplasten beziehen, dass ich aber weder den genauen Zeitpunkt des Eintritts der Verbindung mit den früheren Stadien der Spermioplasten, noch die Art dieser ersten Verbindung zu erkennen vermochte.

Es scheint mir nach dem, was ich an meinem Material bereits darstellen kann, viel Aussicht vorhanden zu sein, dass man an noch vollkommeneren Conservirungen gerade bei den Monotremen über diese noch immer strittigen Vorgänge leicht interessante Aufschlüsse erhalten muss. Ich täusche mich allerdings nach den Erfahrungen, die ich noch auf dem Genfer Kongress in dieser Richtung gemacht habe, nicht darüber, dass es nicht gelingen wird, einen jeden von der „Symphorese“ zu überzeugen. Ich meine allerdings, dass es bei den Monotremen noch klarer als bei einem Amnioten zu demonstrieren ist, dass die Entwicklung der Spermiden und die ersten Umwandlungsstadien der Spermioplasten ausserhalb einer Beziehung zu den SERTOLI'schen Zellen von statten gehen und dass diese Beziehung in der zweiten Hälfte der Metamorphose der Spermioplasten besteht. Dazwischen muss also jener Vorgang liegen, den ich früher als Kopulation bezeichnete, und den ich jetzt nach WALDEYER's Vorschlag Symphorese nenne.

#### Die Spermiohistiogenese.

Die letzte Entwicklungsphase der germinativen Zellen im Hoden wird durch die Umwandlung der Spermiden in Spermien dargestellt. Da, wie REGAUD jüngst monirte, für die Nomenclatur während dieser Periode die Unbequemlichkeit besteht, dass man nie weiss, wann man aufhören soll, von einer veränderten Spermide und wann man beginnen soll, von einer unreifen Spermie zu sprechen, habe ich schon in früheren

Arbeiten den Ausweg gewählt, an Stelle jeder Umschreibung die Zellen jetzt als Samenbildner zu bezeichnen, einen Namen, den man conform den anderen in Spermioplast hellenisiren kann. Man muss dann beachten, dass die Spermiide, sobald sie den nach den Reifungstheilungen erreichten Ruhezustand verlässt, zum Spermioplasten wird, und dass wir von einer Spermiide erst sprechen dürfen, wenn das aus der Metamorphose hervorgehende Gebilde in voller Reife in das Lumen des Samenkanälchens gelangt.

Die rationelle Untersuchung der Spermiogenese erfordert, dass ausser dem nunmehr bekannten und bei allen untersuchten Lebewesen nahezu identischen Ausgangspunkt der Entwicklung, der Spermiide, auch der Endpunkt, die reife Spermiide bekannt ist. Während die meisten spermiogenetischen Untersuchungen sich hier auf bekannte Thatsachen stützen konnten, bestand für die vorliegenden, wie bereits in der Einleitung erwähnt, die Schwierigkeit, hier eine Lücke zu finden, die an dem conservirten Material soweit ausgefüllt werden musste, dass nur noch der Mangel in der Kenntnis des Bewegungsmodus bestehen bleibt. Wir werden die Beschreibung dieser Form auf den Schluss der Darstellung verschieben.

Die Spermiogenese bietet das Bild eines continuirlichen Formenübergangs zwischen den beiden Endpunkten Spermiide und Spermiide, an dem sich alle Zellorgane der Spermiide beteiligen. Jede Eintheilung eines solchen vitalen Vorganges hat etwas Gekünsteltes, so werthvoll sie für die Zwecke der Darstellung ist. Der Eintheilung, die MEVES versucht hat, kann ich mich nicht anschliessen, ebensowenig wie es v. KORFF that; dieser Eintheilung war die Entstehung der Schwanzmanchette, eines sicher nicht hervorragend wichtigen Zellbestandtheils, zu Grunde gelegt, der selbst in der Säugethierreihe schon sehr verschiedene Bedeutung besitzt, z. B. bei den Marsupialiern, wie v. KORFF fand, schon beträchtlich, bei den Monotremen, wie ich vorwegnehme, noch mehr zurücktritt, und ausserhalb der Säuger nicht mehr gefunden wird. Auch die Eintheilung der Phasen, die v. KORFF benutzt hat, möchte ich nicht annehmen, da dieselbe willkürlich ein zwar sehr wichtiges, aber doch zweifellos nicht das einzig wichtige Zellorgan, die Centralkörper, in den Vordergrund der Betrachtung rückt, und ebenfalls ganz ausschliesslich auf die Verhältnisse der höheren Säugethiere zugeschnitten ist. Ich meine, dass es gerade der wesentliche Gesichtspunkt für eine Eintheilung dieses Vorganges sein müsste, diejenigen Erscheinungen hervorzuheben, die in möglichst weiten Kreisen des Thierreichs Vergleichspunkte finden. Ich strebe danach, eine Eintheilung zu finden, die die Grundlage für die Aufstellung von Normentafeln der Spermiogenese des Thierreichs abgeben könnte.

Nun scheinen mir in der That gerade die Säugethiere, so verwunderlich das auf den ersten Blick ist, besonders geeignet, die Basis für solche schematische Analyse der Spermiidenmetamorphose zu geben, verwunderlich, weil wir gewohnt sind, nicht an der Spitze, sondern in der Tiefe der Entwicklungsreihe die Grundlage der Vorgänge zu suchen. Es ist aber Thatsache, dass bei der Hauptmasse der Säuger, wie es scheint mit alleiniger Ausnahme der Monotremen, die einzelnen Phasen der Spermiidenentwicklung mit dem übrigen Entwicklungsgang im Samenkanälchen derartig verknüpft sind, dass beide Vorgänge wechselseitig einen objectiven Maassstab für die zeitliche Aufeinanderfolge und sogar einen relativen Maassstab für die Zeitdauer abgeben. Ich versuchte aus diesem Gesichtspunkte schon in meiner ersten Bearbeitung (1887), die Phasen der Spermiidenentwicklung mit den Processen der Cytogenese in Harmonie zu bringen. Leider gründete sich meine damalige Eintheilung auf meine noch sehr lückenhafte Kenntniss der Spermiogenese, ich benutzte im Wesentlichen die Kerntransformation als Merkmal. Die Fortschritte, die diese Forschung durch die Klärung der Genese der übrigen Spermiidenabschnitte seitdem gemacht hat, haben meine damaligen Ergebnisse völlig beseitigt. Aber ich glaube, dass ich jetzt im Stande bin, die damalige Idee mit besserem Erfolge aufzunehmen. Die gewöhnliche Form der Säugerspermiogenese lässt sich in 6 Perioden eintheilen, die mit 6 Hauptformen der Wandstructur des Samenkanälchens correspondiren und



wahrscheinlich einigermaassen von einander gleicher Zeitdauer sind. Diese Eintheilung beruht auf der Erkenntniss, dass nicht alle Transformationsvorgänge der Zellorgane gleichmässig neben einander verlaufen, sondern dass in den verschiedenen Zeitabschnitten die Vorgänge in bestimmten Zellorganen die vorwiegende Beachtung beanspruchen.

Ich möchte danach folgende Phasen vorschlagen, die, wie meine Untersuchungen ergeben haben, mit den entsprechenden Modificationen der in jeder Phase stattfindenden Vorgänge und vermuthlich mit gewissen Verschiebungen der relativen Zeitdauer auf die Monotremen und Sauropsiden und weiter jedenfalls für die Wirbelthiere und einen Theil der Evertebraten verwendbar sind.

I. Phase: Die ruhende Spermiide zeigt die erste Metamorphose und geht damit in den Spermioplasten über durch Anlagerung der Centrakörper und der Archiplasmavacuole an den Kern.

II. Phase: Gegenüberstellung von Centrakörpern und Archiplasmavacuole, Kennzeichnung des vorderen und hinteren Kernpols.

III. Phase: Erste Metamorphosen des Kerns und Zelleibs: Chromatinanreicherung des Kerns, Verlängerung des Zelleibs eventuell mit Entstehung der Schwanzmanchette.

IV. Transformation der Archiplasmavacuole zum Perforatorium, weitere Metamorphose des Kerns durch Chromatinverdichtung und Ausbildung der Kopfform.

V. Definitive Metamorphose und eventuelle Lageveränderung der Centrakörperchen, Entstehung des Verbindungsstückmantels von Seiten des Chondriomitoms.

VI. Reifung der Spermie durch Schwund des Zelleibs und innige Verschmelzung der einzelnen Abschnitte, Mantelbildung an der Geissel.

Wir besprechen nunmehr die einzelnen Phasen der Entwicklung bei den beiden Monotremenspecies, die auch in dieser Periode ganz identisches Verhalten aufwiesen.

I. Phase. Schon an der ruhenden Spermide, d. h. vor erfolgter Anlagerung der Centrakörper lässt sich, wie oben gesagt, deutlich die Centralgeissel als Anlage des Axenfadens erkennen, die in der durch die Richtung der Centrodemesose bezeichneten Axe von dem distalen Körperchen auszugehen scheint. Doch erkennt man, wie ebenfalls erwähnt, bereits in diesem Zustande schon oft eine geringe Verdickung in der Gegend des distalen Centrakörperchens, die mir den Eindruck macht, als ob die Centralgeissel thatsächlich die Verlängerung der Centrodemesose darstellt, also von dem proximalen Körperchen ausgeht, und das distale derartig durchbohrt, dass dasselbe ihr ringförmig fest angeschmiegt ist. Dieses Verhältniss wird bei der Wanderung der Centrakörper zum Kern noch deutlicher, indem die Verbreiterung des distalen Centrakörpers ausgesprochener wird; die letztere erreicht aber bei den Monotremen nie den Grad, wie bei den anderen Säugern, durch deren Untersuchung sich mir die beschriebene Auffassung, in der ich von MEVES abweiche, aufgedrängt hat. Die Anlagerung an den Kern erfolgt bei den Monotremen, ohne dass die bei anderen Säugern zu beobachtende Ausstülpung des Kerns (Empfängnishügel) sichtbar wird.

An der Archiplasmavacuole ist bei der Anlagerung manchmal eine geringfügige Verdickung der einen Seite wahrzunehmen.

II. Bei der Gegenüberstellung der beiden Gebilde tritt eine nicht unbeträchtliche Vergrößerung der Vacuole ein; dieselbe bezeichnet nunmehr den vorderen Pol der Spermioplasten. Die Stelle des Kerns, die sie berührt, lässt jetzt eine Delle erkennen. Gleichzeitig verschmilzt die vorderste Kuppe der Vacuolenwand mit der Zellmembran. Der Kern erscheint schon in diesem Stadium leicht gegen den vorderen Pol ausgezogen.

III. Der Kern verlängert sich schnell; er nimmt eine cylindrische Form an, die durch die Abplattung des vorderen Pols gegen die Vacuole und durch die bestehenbleibende Rundung des hinteren Kernpols sich meist einer Kuppel und schliesslich einer Shrapnellkugel an Gestalt annähert. Bei fortschreitender



Verlängerung und Verschmälerung des Kerns verstreicht die Abrundung des hinteren Endes immer mehr, so dass das ganze Gebilde immer mehr cylindrische Gestalt erhält. Eine leichte Wölbung des hinteren Endes bleibt bestehen, doch wird dieselbe durch das später zu beschreibende Verhalten der Schwanzmanchette etwas verdeckt, so dass man bei schwächerer Vergrößerung den Eindruck hat, als ob das Ende im Gegentheil abgestutzt ist; ferner macht sich später eine leichte Verjüngung gegen das vordere Ende hin geltend. Diese Periode des Kernwachsthums nimmt in der Spermiohistogenese der Monotremen die Hauptstelle ein, sie muss auch nach den sich während derselben abspielenden Vorgängen zeitlich alle anderen Phasen bedeutend übertreffen. Wir sehen, dass der Kern des Spermioplasten in gestreckter Form etwa das 6—7-fache des Spermiden-Kerndurchmessers an Länge erreicht, und damit wahrscheinlich sein Wachstum abschliesst. Zwar treten noch später Schlängelungen des Kerns auf, bei denen scheinbar die directe Entfernung von einem Pol zum anderen erhalten bleibt, so dass die wahre Länge noch einen beträchtlichen Zuwachs erfahren müsste, es wäre aber nicht ausgeschlossen, dass diese Verlängerung durch die nun eintretende Verschmälerung compensirt wird, und nicht auf Massenzunahme beruht. Das Kernwachstum ist zweifellos mit einer beträchtlichen Vermehrung des Chromatins verbunden. Schon zu Anfang macht sich eine dunklere Chromatinfärbung an der Aussenschicht des Kerns bemerkbar. Anfänglich vergrössern und vermehren sich auch die Chromatinbrocken im Kerninnern. Später nimmt hier der Chromatingehalt ab, und ich finde hier, wie allgemein bei den Säugern, später das Chromatin ausschliesslich in der Kernwand. Im Innern bleibt während der ganzen Wachstumsperiode das Liningerüst deutlich erhalten. Die Kernentwicklung während dieser Periode bedingt einen tief einschneidenden Unterschied der Monotremen-Spermiogenese gegen die übrigen Säuger, da bei diesen das Wachstum und die Chromatinanreicherung der Spermioplastenkerne nur eine ganz kurze Periode einnimmt; dagegen finden wir ähnliche Verhältnisse bei Selachiern, Urodelen, einer Anzahl Reptilien und Vögel. Principiell ist der Vorgang noch von besonderem Interesse, weil er uns eine diffuse Chromatinvermehrung ohne eine Andeutung von Chromosomenstructur zeigt, ein Verhalten, welches bei den modernen Speculationen über die Chromosomenindividualität entschieden eine Berücksichtigung verdiente!

Die Archiplasmavacuole zeigt zu Anfang dieser Periode eine halbkugelige, dann eine becherartige Gestalt. Bald erscheint dann ein anfänglich flacher kegelförmiger Zapfen, der von der Stelle, wo die Vacuole dem vorderen Kernende anliegt, in die Höhle vorragt. Die Genese dieses Bildes habe ich an meinem Material nicht verfolgen können. Nach den Analogien bei anderen Säugern und Sauropsiden, sowie beim Salamander (MEVES) ist zu erwarten, dass es von einer kornartigen Verdichtung des Archiplasmas, die sich dem hinteren Pol der Vacuolenwand anlagert, seinen Ausgang nimmt. Die Darstellung des Korns ist mir, wie bereits erwähnt, an meinem Material, höchstwahrscheinlich durch Conservierungsmängel, nicht gelungen. Der kegelförmige Vorsprung sieht ganz aus, als ob er aus Kernsubstanz besteht. Höchst wahrscheinlich ist es auch in meinen Präparaten Kernsubstanz, und das eigentlich zu erwartende archiplasmatische Gebilde, welches diesen Zapfen bedecken sollte, ist nicht sichtbar. Jedenfalls sehen wir weiter, dass sich jener Zapfen verlängert, stark zuspitzt und die Vacuole ausfüllt, deren Wand sich ihm anlagert.

Schon zu Beginn dieser Periode, unmittelbar nach seiner Anlagerung an den Kern, zeigt das Centralkörperpaar eine deutliche Verlängerung und deutlichere Gliederung. Man erkennt jetzt eine unzweifelhafte scheibenförmige Verbreiterung des hinteren Endes und zwei geringere Anschwellungen, deren eine dem hinteren Kernpol anliegt, während die andere etwa die Mitte zwischen der genannten und der Scheibe einnimmt. Wir haben es sicherlich hier mit dem auch bei anderen Säugern in diesem Stadium beobachteten Theilungsvorgang der Centralkörper zu thun, durch den zwei hinter einander liegende Körner und ein Ring entstehen, durch welchen letzteren der von dem hinteren der beiden Körner (v. KORFF's distalem

Endknopf) ausgehende Geisselfaden hindurchtritt. MEVES, dem sich v. KORFF für *Phalangista* anschliesst, bezieht beim Meerschweinchen den Theilungsvorgang auf das hintere Centrankörperchen, welches er in ein Korn und einen Ring zerfallen lässt. Ich kann weder beim Meerschweinchen, wo ich schon vor der Theilung den Geisselfaden deutlich von dem Korn, welches dem vorderen Centrankörperchen entspricht, ausgehen sehe, noch bei einem anderen Säuger diese Auffassung bestätigen und weise auch darauf hin, dass v. KORFF's Zeichnungen keineswegs seiner Beschreibung, sondern der meinigen entsprechen (wo ist in Fig. 12a die angegebene Theilung?). Ich halte also im Anschluss an F. HERMANN daran fest, dass bei den Säugern, soweit ein Ring besteht, derselbe ausschliesslich das Produkt des hinteren Centrankörpers ist, ebenso wie bei *Salamandra*. Das neugebildete Korn muss alsdann von dem vorderen Centrankörper abstammen, indem sich dessen geisseltragender Theil von dem mit dem Kern verschmolzenen Abschnitt abschnürt.

Bei meinem Monotremenmaterial ist allerdings diese Auffassung weder zu widerlegen, noch zu beweisen und soll von mir nur hypothetisch beigefügt werden. Auch die Ringgestalt des hinteren Centrankörpers ist nur nach Analogien zu vermuthen.

Mit dem Längenwachstum des Kerns kehren die Centrankörper wieder an die Zellperipherie zurück, und wir finden sie dann im weiteren Verlauf dieser Periode wieder ähnlich wie in der Spermide. Nur bei genauerem Zusehen erkennt man an günstigen Stellen, dass jetzt das hintere Centrankörperchen nicht der Zellmembran anliegt, sondern ein wenig unter ihrem Niveau zurücktritt und von ihr durch die gleich zu besprechende Schwanzmanchette getrennt ist.

Als ein neues Gebilde tritt uns zu Anfang der dritten Phase am hinteren Kernpol die Schwanzmanchette entgegen. Sobald der Kern seine cylindrische Gestalt angenommen hat, sehen wir von seinem hinteren Pol scheinbar in der directen Verlängerung seiner beiden Seiten zwei parallele, energisch ausgeprägte Linien ausgehen und auf den hinteren Zellpol zulaufen. Dieselben heben sich durch stärkere Lichtbrechung ab und nehmen auch bei Färbung, besonders mit Aizarinmethylenblau, etwas Farbe an. Sie entsprechen einer röhrenförmigen Membran, die von dem kreisförmigen hinteren Kernrand entspringt und den Kanal des Zelleibs umgrenzt, der Centrankörper und Geisselfaden enthält.

Die erste Entstehung dieses Gebildes kann ich bei den Monotremen ebensowenig verfolgen, wie bei den übrigen Säugern, wo ich viel Mühe auf diese Untersuchung verwandt habe. Diese Frage bildet einen alten Differenzpunkt zwischen MEVES und mir. Meine ursprüngliche Anschauung, dass dieselbe, damals von mir wie von anderen als Schwanzkappe aufgefasst, aus der achromatischen Kernmembran entsteht, wenn diese durch die vom Kern vorsprossende Geissel abgehoben wird, habe ich natürlich fallen lassen müssen, seitdem durch HERMANN, MEVES, v. LENHOSSÉK die anderweitige Entstehung der Geissel klargestellt und von mir anerkannt ist. Andererseits kann ich aber auch die von MEVES beschriebene Genese aus Cytoplasmastrahlungen an meinen Präparaten nicht bestätigen und habe die Anschauung gewonnen, dass die Bilder, die MEVES giebt, durch Faltungen der bereits bestehenden, sehr zarten membranösen Schwanzmanchette zu Stande kommen. Jedenfalls ist die Schwanzmanchette als eine membranöse cytoplasmatische Grenzschrift aufzufassen, die sich um den von der Geissel durchsetzten Kanal des Zelleibs bildet und in die membranöse cytoplasmatische Grenzschrift, die den Kern umgiebt, ausläuft, wahrscheinlich sogar von dieser aus entsteht, da sie gewöhnlich nur in der Nähe des Kerns vorhanden ist. Da nun die cytoplasmatische Grenzschrift des Kerns nichts wesentlich anderes ist, wie das, was ich damals als achromatische Kernmembran bezeichnen wollte, so würde sich meine damalige Auffassung dahin modificiren, dass ich nunmehr die Schwanzmanchette von der durch die Anlagerung und Einsenkung der Centrankörper am hinteren Kernpol perforirten cytoplasmatischen Grenzschrift ableiten möchte.



Während nun die Schwanzmanchette bei den übrigen Säugern stets in einer etwas wechselnden Entfernung vom Kern mit scharfem Rande aufhört und das hintere Stück des Geisselkanals so wenig vom Zelleib abgegrenzt ist, dass sein weiterer Verlauf und seine Mündung an der Zellmembran kaum festzustellen ist, dringt die Schwanzmanchette der Monotremen, die Anfangs auch nur in der Nähe des Kerns erkennbar ist, bald bis zur Zellmembran vor. Ich glaube zu sehen, dass sie sich dieser anlagert, wahrscheinlich sogar mit ihr verschmilzt (Fig. 19). Ich gewinne durchaus den Eindruck, als ob in den folgenden Vorgängen die Zellmembran trichterförmig in die Schwanzmanchette umbiegt; wenn ich mich über diesen Punkt vorsichtig äussere, so geschieht das, weil die Feinheit der Zellmembran eine sichere Verfolgung ihres Verlaufs um die Geisselaustrittsstelle enorm erschwert. Ich erinnere daran, dass MEVES fand, dass eine Art von Geisselkanal bei *Salamandra* dadurch zu Stande kommt, dass die in die Tiefe des Zelleibs einsinkenden Centalkörper die Zellmembran einziehen. Dieses Verhalten ist nach MEVES' und meinen Beobachtungen bei den Säugern zweifellos auszuschliessen; wir dürfen aber in der Schwanzmanchette eine ähnliche bedeutende, secundär entstandene Abgrenzung des Geisselkanals erblicken, die bei den Monotremen die vollständigste Ausbildung zeigt, während sie bei den übrigen Säugern nur rudimentär entwickelt wird.

Diese stattliche Ausbildung der Schwanzmanchette ist nur von kurzer Dauer. Bei der Verlängerung des Kerns gegen den hinteren Zellpol wird die Schwanzmanchette immer kleiner. Sie erscheint später wie eine schmale trichterförmige Umbiegung der Zellmembran gegen den hinteren Kernpol. In dieser Gestalt bleibt sie aber noch lange erhalten.

Während dieser Entwicklung hat sich natürlich auch der Spermioplastenleib erheblich verändert. Zunächst wird er durch das Kernwachsthum ausgezogen. Er wird zuerst eiförmig, dann spindelförmig. Er theilt sich alsdann aber sicher auch aktiv an der Längsentwicklung, indem er sich, solange der Kern in gestreckter Gestalt wächst, ebenfalls verlängert. Ein Heraustreten des Kerns aus dem proximalen Zellpol kann ich bei den Monotremen so wenig wie bei anderen Säugern zugeben. Ueberall verschmilzt vielmehr die vordere Zellspitze mit der Wand der Archiplasmavacuole. Von grosser Wichtigkeit ist der Umstand, dass der hintere Zellpol niemals bei den Monotremen die birnförmige Anschwellung zeigt, die bei anderen Säugern (und den Fringilliden) typisch ist und die hier dadurch zu Stande kommt, dass sich der Kern völlig in den vorderen Zellpol drängt und die gesammte Zellmasse in einen kolbigen Lappen nach hinten ausgezogen wird. Erst wenn sich die Spermioplasten zu einem Bündel zusammenlagern, wird auch bei den Monotremen eine leichte kolbige Verbreiterung des hinteren Zellpols deutlich. Aber auch in diesem Stadium bleibt mit Sicherheit erkennbar, dass die Hauptmasse des Zelleibs den Kern mantelförmig umlagert, und dass der hintere Zellpol nur um ein Geringstes den hinteren Kernpol überragt. Bei Eintritt der Schlängelung des Kerns ist auch das Wachstum des Zelleibs abgeschlossen, da er den Schlängelungen des Kerns sich zunächst nicht anschliesst; vielleicht bildet das Stehenbleiben der Zellverlängerung den mechanischen Grund für das Auftreten der Schlängelung des Kerns.

Von den Bestandtheilen des Zelleibs ist eine spärliche Cytoplasmaausbreitung sichtbar, die unregelmässig verstreute Mitochondria zu enthalten scheint. Gerade für diese Stadien habe ich nur äusserst dürftige Bilder erzielt, es ist aber so viel auszusagen, dass eine grössere Mitochondrienanhäufung an einer bestimmten Stelle, etwa in der distalen Zellkuppe, hätte sichtbar werden müssen.

Sonst fällt im Zelleib der gross und stark färbbar bleibende chromatoide Nebenkörper noch während der ganzen Phase ins Auge. Schliesslich hebe ich noch einen negativen Befund hervor: es ist beachtenswerth, dass ein bei der Spitzenknopfformation unbetheiligter Restkörper des Archiplasmas, der zu dieser Periode bei anderen Säugern im Zelleib sichtbar ist, bei den Monotremen fehlt.



Während dieser Periode hat sich zuerst die Annäherung, dann die Verschmelzung der Spermio-plasten mit der SERTOLI'schen Zelle, die Symphorese, vollzogen, am Schlusse der Periode ist ein lockeres Spermio-plastenbündel um das Bündel älterer Spermio-plasten, welches noch aus der vorigen Generation in Verbindung mit der SERTOLI'schen Zelle steht, angeordnet.

IV. Gegenüber der Bedeutung der dritten Periode treten die Umwandelungsvorgänge der drei übrigen Perioden an Zeit und Umfang erheblich zurück. Für meine Schilderung fällt noch besonders ins Gewicht, dass es mir gerade für diese Vorgänge, deren Erkenntniss besonders sorgfältige Conservirungen des Materials erfordert, nicht gelang, alle Einzelheiten aufzuklären.

Der archiplasmatische Abschnitt wandelt sich in einen lang ausgezogenen Spiess um, der ohne scharfe Begrenzung in den Kerntheil übergeht. Seine Existenz ist nur daraus zu folgern, dass die Kernfärbung gegen den vorderen Pol an Intensität nachlässt (Fig. 20).

Die neue Phase in der Metamorphose des Kerns manifestirt sich darin, dass seine Masse völlig homogen wird, seine Färbbarkeit mit Kernfarbstoff wird äusserst intensiv. Gleichzeitig ist eine deutliche Abnahme seiner Dicke erkennbar. Nunmehr treten die bereits erwähnten Schlingelungen des Kerns auf, die sich allmählich schärfer ausprägen und an Starrheit und Regelmässigkeit zunehmen. Die Spirale beschreibt  $2\frac{1}{2}$  bis 3 ganze Windungen. Der Zelleib beginnt zunächst im proximalen Abschnitt immer dürrtiger zu werden; wahrscheinlich indem er sich dem Kern fest anlagert.

Um diese Zeit muss, soweit sich aus Analogien mit anderen Spermio-plasten vermuthen lässt, eine Vermehrung der Mitochondria beginnen. An einigen Stellen habe ich, wie Fig. 21 zeigt, ihre grössere Menge feststellen können.

V. Diese Phase kennzeichnet sich in meinem Material nur dadurch, dass die Abgrenzung der Centralkörperchen gegen den Kern völlig schwindet. Jetzt muss die Anlagerung der Mitochondria und ihre Verschmelzung zu einer Hülle von statten gehen. Diesen Vorgang habe ich nicht beobachten können. Aus diesem Grunde ist die genaue Feststellung des Orts ihrer Anlagerung als Lücke geblieben. Das ist nicht allein auf die Schuld der Conservirung zu schieben, denn ich habe mich überzeugen müssen, welche enormen Schwierigkeiten diese Untersuchungen an ähnlich entwickelten Spermio-plasten bei der Taube, wo ich immer von neuem Material zu diesem Zwecke auf das Peinlichste conservirte, verursacht. Der Hauptmangel liegt darin, dass um diese Zeit nach vollendeter Zusammensinterung des Kernchromatins der Kopf völlig fadenförmig geworden ist, und damit die Grenze gegen die Centralkörperchen unerkennbar erscheint. Ebenso beginnt die Grenze gegen den Schwanzfaden zu verstreichen, indem dieser sich im Anfangstheil durch Auflagerung einer Hülle zum Hauptstück verdickt. Ueber den Ort der Anlagerung der chondriogenen Hülle erlauben nur folgende Analogieschlüsse Muthmassungen. Der Vorgang kann nicht so stattfinden, wie bei den übrigen Säugern, wo währenddem schon der gesammte Zellappen mit seinen Mitochondrien bis hinter die Centralkörper gedrängt ist und den Anfangstheil der Geissel umlagert, so dass die chondriogene Hülle nunmehr um den Anfangstheil des Geisselfadens zu liegen kommt. Der Vorgang kann auch nicht so verlaufen wie bei den Urodelen, wo allerdings bis zu diesem Zeitpunkt am hinteren Zellpol das Bild noch ganz ähnlich ist wie bei den Monotremen, nämlich das hintere Zellende etwa in der Höhe des hinteren Centrosoms aufhört, und also zunächst die ganze Mitochondrienmasse den hinteren Kernabschnitt und die Centralkörper umlagert. Bei dieser Gruppe beginnt nunmehr ein umfangreicher Entwicklungsprocess, indem die ventrale Hälfte des Zelleibs sich mit der gesammten Mitochondrienmasse an dem Axenfaden vorschiebt, und auf diese Weise die Mitochondrien auf seiner Oberfläche ablagert. Etwas derartiges müsste sich selbst auf den äusserst feinen Monotremenspermio-plasten erkennen lassen. Aus dem Ausbleiben dieser Bilder dürfen wir schliessen, dass der chondriogene Mantel, der sich stets nur in einem Gebiet bilden

kann, in dem auch Zelleib des Spermoplasten gelegen hat, sich bei den Monotremen distal nur bis zum hinteren Centrosom erstreckt haben kann, und höchstens ein kleinstes Stück weiter distal auf die Geißel übergreifen hatte. Dagegen ist auch der Umstand, dass man die Persistenz des Zelleibs bis in die letzten Phasen der Metamorphose noch neben dem Kern erkennen kann, für die Vermuthung zu verwerthen, dass auch der Kern ein Stück der chondriogenen Hülle erhält.

Endlich entsteht in dieser Periode eine Hülle um das Anfangsstück der Geißel, die sich allmählich verjüngt. Dieser verdickte Abschnitt ist als Hauptstück der Geißel zu bezeichnen.

VI. Mit Ablauf dieser Veränderungen ist die letzte Phase erreicht, in der bei dem Monotremenspermoplasten keine weiteren Veränderungen sichtbar sind, als dass die Ablösung von der SERTOLI'schen Zelle erfolgt. Die Abstossung des Zelleibrestes, die bei anderen Säugethierspermien behauptet, aber auch dort von mir bezweifelt wird, kann bei den Monotremen nicht in Frage kommen, da sich hier der Zelleib schon während der beiden vorigen Phasen bis auf einen minimalen Rest, der noch um die Gegend des hinteren Kernendes sichtbar war, reducirt hat. Abgestossene Zellfetzen sind bei den Monotremen an gut conservirten Stellen ebensowenig neben den austretenden Spermien zu sehen, wie bei anderen Säugern. Die Verschmelzung der einzelnen genetisch erkannten Bestandtheile ist jetzt äusserst innig geworden, so dass die einzelnen Abschnitte ohne scharfe Grenzen in einander übergehen.

#### Die reifen Spermien.

Die reifen Spermien der beiden Monotremenarten, wie ich sie sowohl auf den Hodenschnitten im Lumen der Hodenkanälchen, wie in den Nebenhoden auf Zupfpräparaten und Schnitten gefunden habe, haben folgende Beschaffenheit: Sie stellen bei beiden Arten Fäden dar, die sich nach beiden Enden auf das Feinste zuspitzen. Ihre grösste Dicke beträgt höchstens  $0,3 \mu$ , ihre Gesamtlänge ist wegen der Schlängelung kaum zu bestimmen, an günstig gelegenen Exemplaren mass ich bei *Ornithorhynchus* etwa 80, bei *Echidna* etwa  $90 \mu$  directe Entfernung zwischen beiden Enden, also ohne Berechnung der Windungen. Im ungefärbten Zustand zeichnet sich der eine Abschnitt durch seine stärkere Lichtbrechung als Kopf ab. Er macht einen etwas starreren Eindruck als der andere, der Schwanzabschnitt, und beschreibt etwa  $2\frac{1}{2}$ —3 ganz lockere spiralförmige Windungen. Seine Länge ist bei *Ornithorhynchus* etwa 36, bei *Echidna* etwa  $45 \mu$ . Mit Hämatoxylin nimmt er eine blaue Färbung an, die nach der vorderen Spitze, dem Perforatorium, etwas blasser wird, der Schwanz bleibt ungefärbt.

Bei Alizarin-Crystallviolett-Färbung wird der Kopf gelbroth, der Schwanz blassroth. An der Grenze beider Abschnitte hebt sich jetzt ein scharf abgegrenztes  $3,5$ — $4 \mu$  langes Stück von violetter Färbung ab, an dem man eine leicht angedeutete Querstreifung wahrnimmt. Es entspricht nach der Genese höchstwahrscheinlich dem mit der chondriogenen Hülle umkleideten hintersten Kopfabschnitt und dem centrosomalen Mittelstück. Eine genaue Abgrenzung des centrosomalen Mittelstücks habe ich bei der reifen Spermie mit keiner Methode darstellen können, und es bliebe der Einwand übrig, dass dieses centrosomale Mittelstück analog den anderen Säugerspermien kopfwärts von jenem durch die chondriogene Hülle verdickten Theil gelegen sei, so dass letzteres dem typischen Verbindungsstück der Säugerspermie entspräche. Hiergegen sprechen die im Verlaufe der Entwicklung beobachteten Verhältnisse der Centrosomen und des distalen Zellendes, sowie der Umstand, dass zwischen dem Kopf und dem chondriogenen Abschnitt jede Spur einer Halsformation fehlt, die an der typischen Säugerspermie die Gegend des vorderen Centralkörperchens bezeichnet<sup>1)</sup>.

1) Anmerkung bei der Correctur: RETZIUS' abweichende Auffassung ist oben (p. 415, Anm.) erwähnt.



Eine Frage, die durch das Fehlen der Beobachtung frischer lebender Spermien offen bleibt, ist noch kurz zu berühren, nämlich die, wie weit die lockeren Spiralwindungen der Köpfe vitale Bildungen oder vielleicht Schrumpfungen durch Reagentien darstellen. Gegen die letztere Deutung ist, wie mir scheint, beweisend, dass sich die Spermien in den Lumen der Samenkanälchen ebenso wie im Nebenhoden in einer Lagerung befinden, die nur vital entstanden sein kann, und nur durch die präformirte Existenz der Spiralen bedingt sein kann. Wir finden die Spermien nämlich besonders in Lumen der Nebenhodenkanäle, etwas weniger im Hoden zu äusserst zierlichen Zöpfen oder Locken verflochten, wie Fig. 24 und 25 solches darstellen. Dieselben bestehen aus 3 bis 10 Spermien, deren Köpfe in dieser Weise ineinander gedreht sind.

Eine epikritische Betrachtung zur Spermiogehistogenese und Spermienstructur der Monotremen hat daran anzuknüpfen, dass wir in der ganzen Säugerreihe, abgesehen von den Monotremen, eine ausserordentliche Gleichförmigkeit und Gesetzmässigkeit im Aufbau der Spermien finden, sobald wir die histogenetische Analyse zum Verständniss der Form benutzen. Es zeigt sich dabei, dass der einzige Spermienabschnitt, der eine grössere Variationsbreite erkennen lässt und der die allerdings vielfach starke Abweichung des Bildes der definitiven Spermienform bedingt, der Kopf, d. h. der chromatogene Bestandtheil der Spermie ist. Dieser Abschnitt bietet in Grösse und Form eine grosse Mannigfaltigkeit dar. Aber die Lagerung der übrigen Abschnitte, deren jeder einzelne wieder an Grösse kleinere Verschiedenheiten aufweisen kann, kehrt immer in derselben Weise wieder. Besonders ist es die Entwicklung der Organe am Geisselansatz, die den Säugertypus der Spermien kennzeichnen. Die Centrialkörperchen, die bis zu Schluss der vierten Phase die Lage und Form beibehalten, die sie in der zweiten angenommen haben, zeigen jetzt ein Auseinanderrücken ihrer Bestandtheile. Das vordere Centrialkörperchen, und eventuell, wenn man die Auffassung von MEVES und v. KORFF annimmt, der proximale Abschnitt des hinteren Centrialkörperchens bleiben mit dem Kern in Verbindung, um den Hals der Spermie und den Geisselknopf zu bilden; der, meiner Anschauung nach, dem hinteren Centrialkörperchen, der Anschauung von MEVES und v. KORFF nach, nur dem distalen Abschnitt desselben entsprechende Ring wandert an dem Axenfaden entlang nach hinten, um die Schlusscheibe des Verbindungsstückes zu bilden. Der zwischen Halsstück und Schlusscheibe gelegene Theil des Axenfadens wird durch Umkleidung mit der durch Zusammenlagerung der Mitochondrien und des Cytoplasma entstehenden Spiralhülle zum Verbindungsstück der Spermie.

Die Unterschiede, die das Bild der Monotremenspermie so fremdartig gestalten, dass ihre Structur von v. BARDELEBEN vollständig missdeutet wurde, beruhen einmal in der das übliche bei den Säugern bestehende Maass ganz beträchtlich überschreitenden Längenentwicklung des Kopfes und seiner damit einher gehenden fadenartigen Verdünnung, die es erklärlich machen, dass v. BARDELEBEN ohne Kenntniss des vollständigen Entwicklungsganges diese Bildung als Verbindungsstück ansprach. In zweiter Linie steht die ganz abweichende Structur des Geisselansatzes, die weder die typische Abgliederung des Halsstückes noch die des Verbindungsstückes aufweist, sondern ein ganz eigenartig gebautes Organ enthält, welches höchst wahrscheinlich einer Verbindung der chondriogenen Hülle mit dem centrosomalen Abschnitt und dem Kopf selbst seine Entstehung verdankt. Diese Bildung hat in den niedrigeren Vertebraten gewisse verwandtschaftliche Anknüpfungen. So ist z. B. bei den Elasmobranchiern die chondriogene Hülle um das stabförmig verlängerte vordere Centrialkörperchen gelagert. Am ähnlichsten verhalten sich ein Theil der Sauropsiden, besonders der Reptilien, den Monotremen. Wir finden daselbst, so besonders bei *Hatteria*, die ich an Material, welches ich Herrn THILENIUS verdanke, untersuchte, geradezu identische Bilder.

Zusammenfassend schliesse ich den Abschnitt, der die Spermiogenese der Monotremen betrifft, mit dem Hinweis, dass die Morphologie dieses Vorganges bei der besprochenen Thierordnung beträchtliche Abweichungen vom Säugertypus und Annäherungen an den Sauropsidentypus enthält. Die Morphologie der Spermiogenese der Monotremen bietet ein, soviel mir bekannt, erstes Beispiel dafür, dass ein phylogenetischer Uebergangstypus auch histologisch zur Erkenntniss gelangt.



## Tafel LX.

*Echidna*-Hoden, Uebersichtsbilder über die Anordnung des functionirenden Hodenepithels. Vergr. 550:1  
(nach Präparaten von Pikrinsublimathärtung [RABL], Eisenhämatoxylinfärbung [BENDA]).

Fig. 1—4. Hauptsächliche Typen der Schichtung.

„ 5—6. Unregelmässige Schichtung.

*A* SERTOLI'sche Zellen, *B* Spermiogonien, *C* Spermiocten, *C'* Spermiocten II. Ordnung  
(EBNER'sche Zellen), *D* Spermiden, *E* Spermoplasten, *F* Spermien, *F'* Degenerirte Spermien.

---

Fig. 1.



Fig. 2.

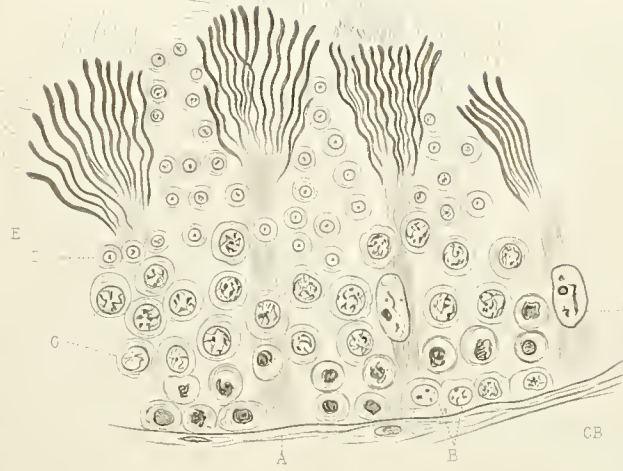


Fig. 3.

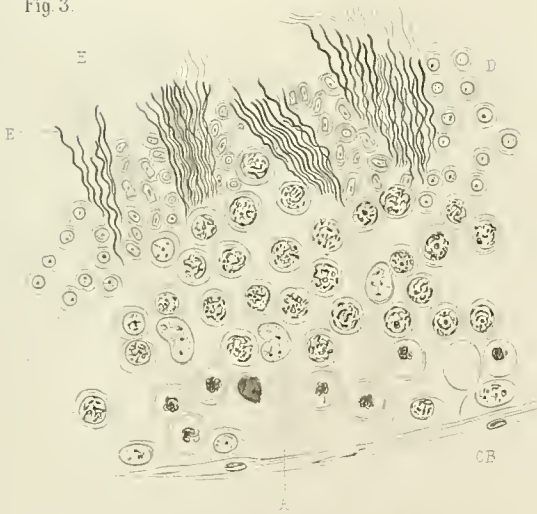


Fig. 4.



Fig. 5.

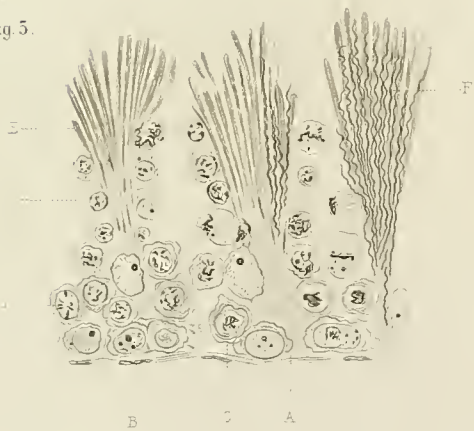


Fig. 6.







Tafel LXI.

## Tafel LXI.

Germinative Zellen von *Ornithorhynchus*. Vergr. 1500:1 (FLEMMING'sche Lösung, Eisenhämatoxylin [BENDA], reine Chromatinfärbung).

- Fig. 7. Spermioгонien.  $B_1$  Ruhende Spermioгоние,  $B_2$  Spermioгонien nach Abschluss der Vermehrungstheilungen,  $B_3$  Rückkehr der Spermioгонien zum Ruhestand,  $C_1$  Beginn der Spermioцyten-differenzirung.
- „ 8. Spermioцyten, Vorbereitungsstadium.  $C_1-C_3$  Chromatinanreicherung,  $C_3-C_4$  Synapsis,  $C_5-C_6$  Feinfädiger Knäuel,  $C_7$  Grobfädiger Knäuel (dieselbe Zelle in zwei verschiedenen Ebenen gezeichnet, links Anordnung der Chromatinfäden um den Nucleolus, rechts Polfeld),  $C_8-10$  Entstehung der Chromosomen,  $C_8$  Längslagerung der Fäden,  $C_9$  Segmentirung und Längsspaltung der Fäden (dieselbe Zelle in zwei verschiedenen Ebenen, oben Oberflächenbild der peripherischen Kernschicht: zwei längsgespaltene, mehrfach gedrehte Chromosomen, unten: tiefe Einstellung, in der Gegend des Nucleolus noch ungegliederte Fäden),  $C_{10}$  Ringbildung der Chromosomen (dieselbe Zelle in zwei verschiedenen Ebenen, oben Oberflächenbild, unten optischer Querschnitt des Kerns).
- „ 9. I. Reifungstheilung.  $C_{11}$  Ausbreitung der Chromosomen im noch abgegrenzten Kern (dieselbe Zelle in drei verschiedenen Ebenen, Unmöglichkeit einer Chromosomenzählung, wahrscheinlich 16 Chromosomen),  $C_{12}$  Prophasen, Beginn der Archiplasmastrahlung, Schiefschnitt der Spindelbildung,  $C_{13}$  Metakinese,  $C_{14}$  Dyaster,  $C_{15}$  Dispirem,  $C_{16}-17$  Formirung des Präspermidenkerns.
- „ 10. II. Reifungstheilung.  $C_{18}$  Präspermide (Spermioцyт II. Ordnung, EBNER'sche Zelle),  $C_{19}$  Prophase,  $C_{20}$  Metakinese,  $C_{21}$  Dyaster,  $C_{22}$  Dispirem,  $C_{23}-24$  Formirung des Spermidenkerns,  $D$  Ruhende Spermide.

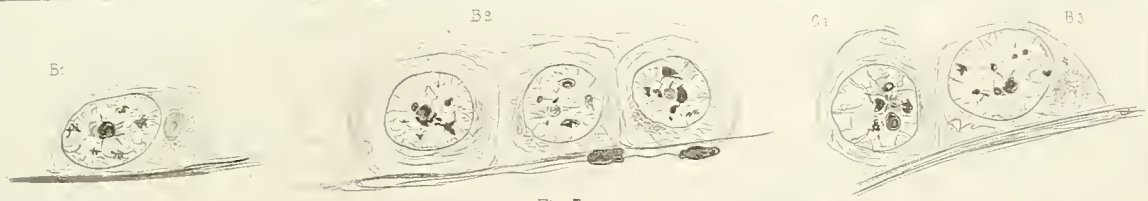


Fig. 7.

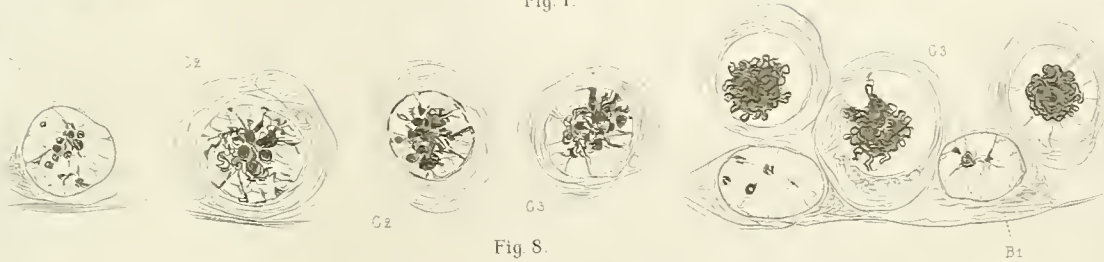


Fig. 8.

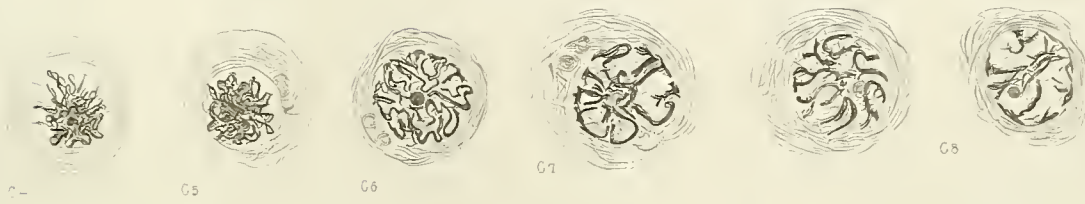


Fig. 9.

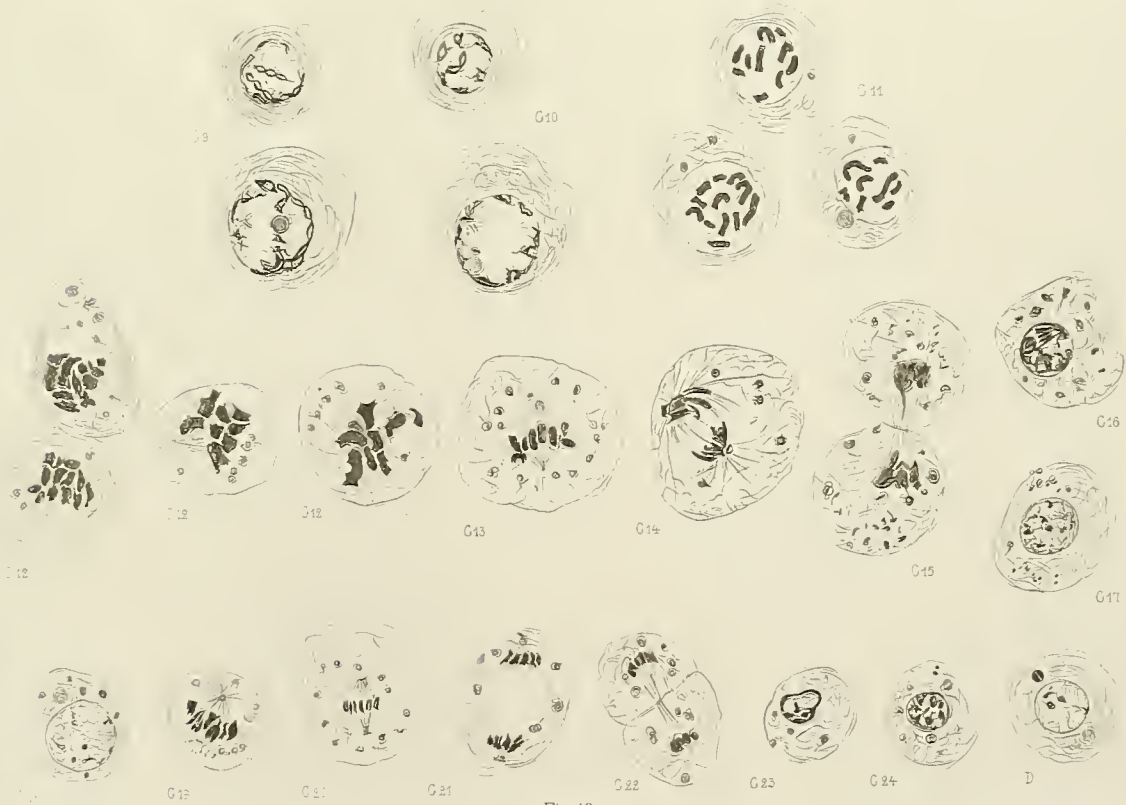


Fig. 10.





Tafel LXII.

## Tafel LXII.

Germinative Zellen von *Echidna*. Vegetative (SERTOLI'sche) Zellen von *Ornithorhynchus* (FLEMMING'sche Lösung, Eisenhämatoxylin, einzelne Figuren mit Mitochondriafärbung).

Fig. 11, 13, 14. Vergr. 1200 : 1.

„ 12. Vergr. 1500 : 1.

„ 11. Spermiogonien, einzelne Stadien der Vermehrungsteilungen.

„ 12. Spermioocyten, Vorbereitungsstadien  $C_1$ — $C_9$ . Bezeichnung wie Tafel LXI,  $C_3$  und  $C_7$  mit Mitochondriafärbung.

„ 13. Erste Reifungsteilung.

„ 14. Zweite Reifungsteilung.

„ 15. SERTOLI'sche Zellen von *Ornithorhynchus* bei \* Cytoplasmafäden, die gegen die vorderen Pole der Spermioplasten verlaufen (Symphorese).

---





Fig. 11.

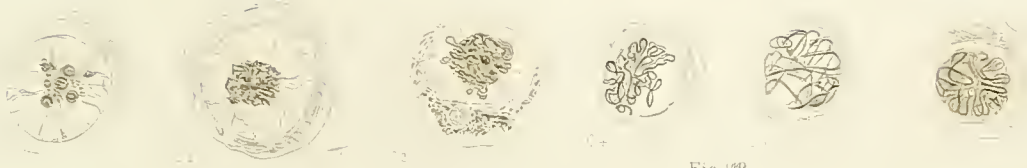


Fig. 12.



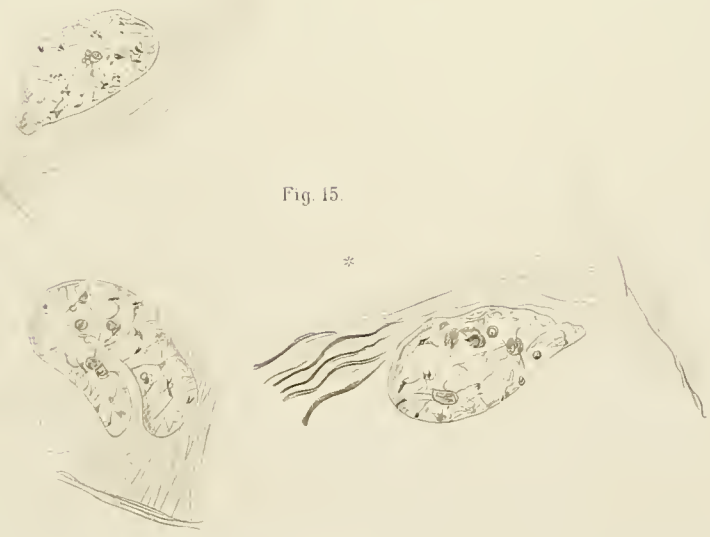
Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.





Tafel LXIII.

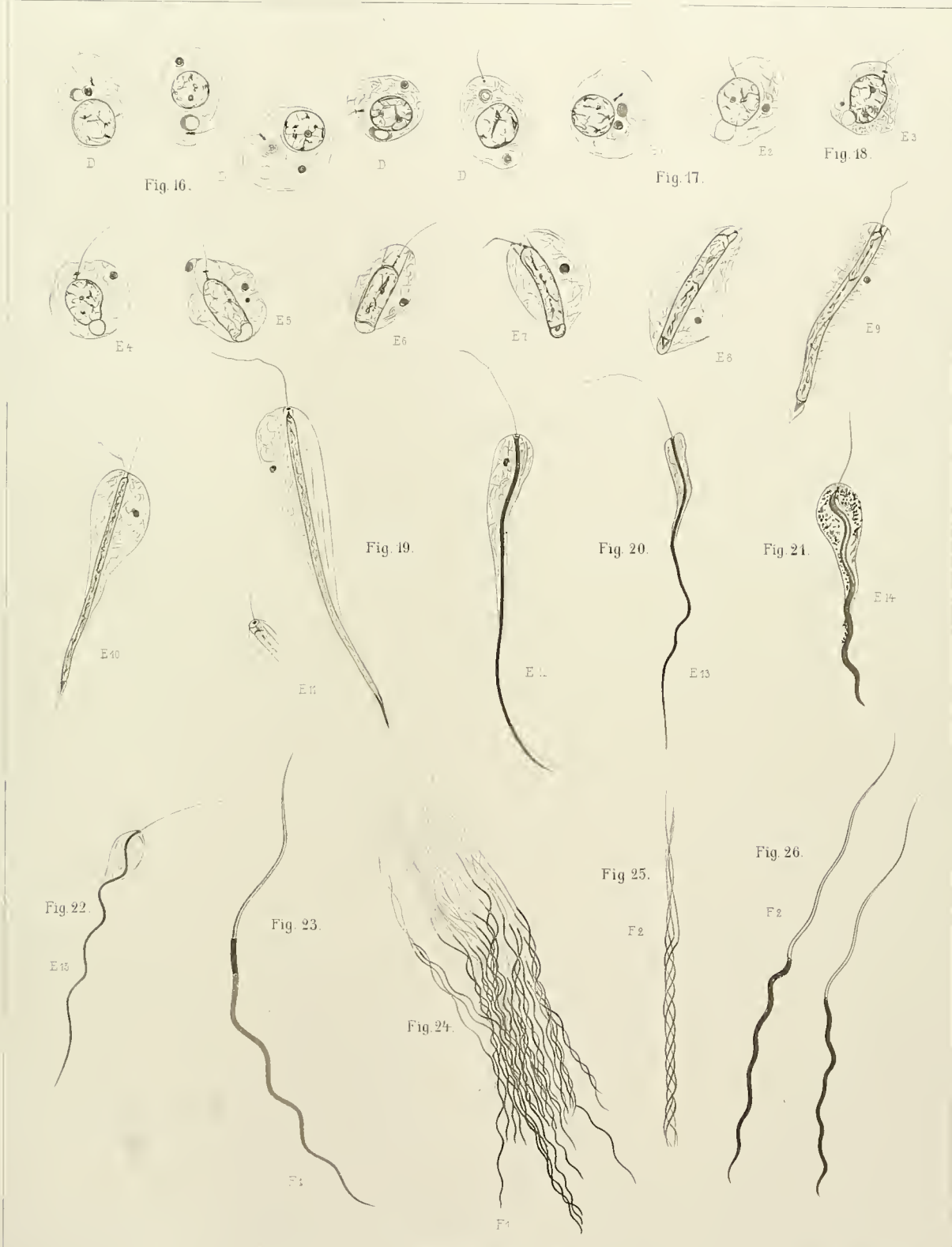


## Tafel LXIII.

Spermiohistogenese von *Ornithorhynchus*. Reife Spermien von *Ornithorhynchus* und *Echidna*. Vergr. 1500:1. FLEMMING-Härtung, theils Eisenhämatoxylin, theils Eisen-Alizarin-Toluidinblau, sämmtlich aus Schnittpräparaten ausser Fig. 26 Zupfpräparat.

Fig. 16. Spermiden (*D*), verschiedene Lagerungen der Zellorgane.

- „ 17. Spermoplast, I. Phase ( $E_1$ ): Anlagerung von Centrosomen und Archiplasma an den Kern.
- „ 18. Spermoplast, II. Phase ( $E_2$ ): Gegenüberstellung von Centrosomen und Archiplasma.
- „ 19. Spermoplast, III. Phase ( $E_3$ — $E_{11}$ ): Wachstum und Chromatinanreicherung des Kerns, Anlage des Perforatoriums (bei  $E_{11}$  hinterer Kernpol bei 1600-facher Vergrößerung).
- „ 20. Spermoplast, IV. Phase ( $E_{12}$ — $E_{13}$ ): Chromatinverdichtung, Reifung von Perforatorium und Kopf.
- „ 21. Spermoplast, IV.—V. Phase ( $E_{14}$ ) mit Mitochondriafärbung. Beginnende Ansammlung der Mitochondria am hinteren Pol.
- „ 22. Spermoplast, V. Phase ( $E_{15}$ ): Reifung des hinteren Pols (?).
- „ 23. Reife Spermie aus dem Lumen eines Hodenkanälchens nach Ablauf der VI. Spermoplastenphase: Schwund des Zelleibs, Hüllenbildung des Geisselhauptstücks und chondriogene Hülle (Verbindungsstück).
- „ 24. Bündel reifer Spermien aus dem Lumen eines Samenkanälchens. Rechts beginnende Zopfbildung der Köpfe.
- „ 25. Verzopftes Spermienbündel aus dem Vas epididymidis. (Schnittpräparat.)
- „ 26. Zwei reife Spermien, links *Echidna*, rechts *Ornithorhynchus* aus dem Nebenhoden. (FLEMMING, Zupfpräparat, Alaunhämatoxylin, Glycerinaufbewahrung.)



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1904-08

Band/Volume: [6\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Benda C.

Artikel/Article: [Die Spermio-genese der Monotremen. 413-438](#)