© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Spermiogenese der Marsupialier.

Von

C. Benda,
Berlin.

Mit Tafel LXIV und LXV.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Spermiogenese der Marsupialier.

Das mir übergebene Material setzte sich aus Hoden und Nebenhoden von *Perameles, Phascolarctos, Phalangista, Macropus* und *Dasyurus* zusammen. Die Conservirung war theils in FLEMMING'scher Lösung, theils in RABL'scher (Sublimat-Pikrin-Essigsäure) erfolgt. Ein Hoden von *Perameles* erwies sich stellenweise ausgezeichnet von FLEMMING'scher Lösung durchdrungen, ebenso ein *Macropus*-Hoden mit RABL'scher Flüssigkeit. Das *Phascolarctos*-Material macht den Eindruck guter Conservirung und ist ebenfalls ganz genau untersucht worden, doch ist die Verwendung der Ergebnisse, wie ich hier vorwegnehme und an den einschlägigen Stellen immer aufs Neue betonen werde, in vielen Punkten unzuverlässig, weil ich im Nebenhoden keine reifen Spermien fand, und in Folge dessen selbst für manche Befunde der Spermiohistiogenese nicht sicher bin, ob es sich um abortive Formen, vielleicht vom Schluss der Brunstperiode, oder um normale handelt, eine Lücke, die um so empfindlicher ist, als *Phascolarctos* ganz sicher in erheblichen Punkten von den anderen beobachteten Species abweicht. Ich habe in Folge dessen meine bezüglichen Beobachtungen jedenfalls registrirt, in der Hoffnung, zu einer Nachprüfung und Ergänzung anzuregen.

Das *Dasyurus*- und *Phalangista*-Material erwies sich als ungenügend conservirt, vielleicht durch postmortale Veränderungen, vielleicht durch irgend einen Unfall, der den Conservirungsflüssigkeiten zugestossen war. Das *Phalangista*-Material war ich in der glücklichen Lage, aus eigenem Besitz ergänzen zu können, mit Hülfe jener, von mir 1889 am Berliner Physiologischen Institut conservirten Hoden, die ich bereits in früheren Publicationen erwähnt, aber noch nicht eingehender beschrieben habe. Das sorgfältig gehärtete FLEMMING-Material dieses Exemplars hat mir insofern wieder unschätzbare Dienste geleistet, als ich einzig an ihm Beobachtungen über die Anordnung und Verwendung der Mitochondria in der Beutler-Spermie gewinnen konnte, wofür auch das *Perameles*-Material nicht ganz ausreichte, obwohl wenigstens Andeutungen der Mitochondria auch an ihm erkennbar waren.

Schliesslich gestattete mir noch mein verehrter College FRIEDRICH MEVES Einblick in einige *Didelphys*-Präparate (Sublimat-Essigsäure-Härtung), so dass ich unter Hinzuziehung der Arbeiten von FÜRST über *Phascogale* und *Metachirus* (*Didelphys*) und von v. KORFF über *Phalangista* einen leidlichen Ueberblick über den Formenkreis der Marsupialierspermatogenese gewann.

Auf eine Lücke weise ich noch, das Fehlen von Conservirungsmaterial nach HERMANN, welches für die Beobachtungen am Archiplasma (Idiozoma) unstreitig am geeignetsten ist. Ich kann daher alle Angaben über diesen Formbestandtheil nur mit gewissem Vorbehalt geben, und mache darauf aufmerksam, dass seine Erforschung, die für die Säuger noch manchen dunklen Punkt erhält, an geeignet conservirtem Beutlermaterial besondere Aussichten böte.

Es war von vornherein klar, dass die Spermiogenese der Marsupialier keine ähnlichen Ueberraschungen wie die der Monotremen bringen konnte. Für die gröberen Verhältnisse hatte bereits die Arbeit CARL M. FÜRST's für zwei Beutler, *Phascogale* und *Metachirus* (*Didelphys*) beachtenswerthe Beobachtungen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beigebracht. Wenn ich denselben früher gewisse Zweifel entgegenstellte, die durch die offenbar höchst mangelhafte Conservirung des Materials durchaus zu begründen waren, habe ich mich doch gern überzeugt, dass manches davon auch der Nachprüfung an guten Material Stand hält. Für die Spermiohistogenese waren sie dagegen einmal in Folge der Conservirung, andererseits aber auch entsprechend dem damaligen Stand unserer Kenntnisse nicht erschöpfend. Ich habe später meine Beobachtungen der Spermiohistogenese von *Phalangista* kurz berichtet. Dieselben zeigten die Betheiligung der Mitochondria an der Bildung des Verbindungsstückmantels, enthielten aber einen mir äusserst bedauerlichen Irrthum hinsichtlich der Kopfbildung. Die werthvolle Arbeit v. Korff's berichtigte diesen Fehler und stellte die Spermiohistiogenese von *Phalangista* in allen wesentlichen Punkten klar.

Ueber den allgemeinen Aufbau des functionirenden Marsupialierhodens möchte ich nur kurz bemerken, dass in der Umgebung der gewundenen Samenkanälchen stets reichlichere Anhäufungen von interstitiellen Zellen als bei den Monotremen gefunden werden. Dieselben sind bei *Phalangista* am geringsten, reichlicher bei *Perameles* und *Didelphys* (Meves' Schnitte), ganz mächtig bei *Macropus* und *Phascolarctus*. Die Zellen bestehen aus einer, vielleicht durch ungenügende Erhaltung der Fetttröpfchen vacuolisirten Aussenzone, und einer sehr grossen, dichteren Innenzone, die den Eindruck des Archiplasmas macht und ein Centrosomenpaar enthält. Der Kern liegt dieser Schicht etwas excentrisch auf. Er ist ziemlich chromatinreich. Der Zellleib enthält allerlei körnige Einschlüsse, Krystalle wurden indes nicht gefunden.

Die Samenkanälchen besitzen eine lamellöse, ziemlich dünne Membrana propria, die immerhin die der Monotremen etwas an Dicke übertrifft. Das Kanälchenepithel besitzt z. B. bei *Phalangista* eine Dicke von ca. 70 μ und lässt ein Lumen von durchschnittlich 110 μ frei; die schon makroskopisch auffällig umfangreichen Samenkanälchen von *Perameles* zeigen eine Epitheldicke von ca. 100 μ, ein Lumen von ca. 190 μ.

Der Aufbau des Epithels trägt im Allgemeinen den typischen Säugercharakter, sogar in lapidarer Einfachheit. Die Schichtung des Epithels in wohl gekennzeichneten Zelltypen tritt uns durch die bei allen gesehenen Marsupialiern erhebliche Grösse der Zellen, die sich bei einigen, wie *Perameles* und *Phascolarctus*, zu einer für Säuger wahren Riesigkeit steigert, besonders klar vor Augen.

Wir finden also bei allen Beutlern dieselbe, jedem einzelnen Spermioplastenstadium entsprechende Anordnung des benachbarten Kanälchenepithels, wie wir sie bereits im Vergleich mit der Monotremenanordnung oben skizzirt haben. Unter diesen Typen tritt uns zunächst derjenige entgegen, den ich als den provisorischen Ruhezustand bezeichne. Das Epithel enthält weder Spermien noch Spermioplasten, sondern eine eingliedrige Schicht Spermiogonien, eine eingliedrige Schicht Spermiocyten und die mehrgliedrige Schicht Spermiden. Die für letztere theoretisch erforderliche Vierreihigkeit ist oft genug zu sehen, allerdings auch an genauen Querschnitten nicht ausschliesslich, sondern häufiger auf drei reducirt. Der Grund liegt offenbar darin, dass die äusseren Schichten durch die eingelagerten Sertoli'schen Zellen und die erheblichere Zellgrösse einen, auch durch die grössere Peripherie ihres Kreises nicht ganz compensirten Raum einnehmen, und somit die Spermiden zur Ausfüllung der Lücken seitlich verschoben werden.

Von diesem Bilde ausgehend finden wir mit dem Eintritt der Spermidenmetamorphose den Beginn der Differenzirung neuer Spermiocyten zusammenfallen, wir erkennen ihr allmähliches Vorrücken nach innen, bis in der zweiten Hälfte der Spermioplastenmetamorphose die ältere Spermiocytengeneration zuerst durch die erste Reifungstheilung Spermiocyten zweiter Ordnung (Ebner'sche Zellen), dann durch die zweite Theilung Spermiden erzeugt, und nunmehr die Ersatzspermiocyten die Stelle der vorigen Spermiocytengeneration einnehmen. Der Ausstossung der reifen Spermien gehen die Vermehrungstheilungen der Spermiogonien vorher, und nach vollendeter Ausstossung zeigt das Epithel wieder den provisorischen Ruhezustand.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der relativ grossen Ausdehnung der zweiten Hälfte der Spermiohistogenese bei den Säugern, besonders der Phänomene, die die definitive Gestalt der Centrosomen und der Mitochondrien begründen, entspricht die bekannte Thatsache, dass in allen Säugerhoden eine relative Anhäufung der Kanälchen besteht, die die neugebildeten Spermiden neben Spermioplasten zeigen, die auf den ersten Blick nahezu reif sind, nämlich ausgebildete Köpfe besitzen. Das trifft auch für die Beutler zu. Hier kommt nun aber hinzu, dass auch die vierte Spermioplastenphase, die die Ausbildung der Köpfe enthält, eine grössere Ausdehnung besitzen muss. Damit dürfte es zusammenhängen, dass die in diese Phase fallende Periode der Reifungstheilungen mit einer gewissen Gemächlichkeit verlaufen muss, so dass deren Bilder, wie mir scheint, in ungewöhnlicher Reichhaltigkeit im Beutlerhoden erscheinen, und für die Beobachtung ihrer einzelnen Stadien besonders gut Gelegenheit geboten wird. Besonders möchte ich hervorheben, dass sich die Beobachtung der Spermiocyten II. Ordnung (Ebner'schen Zellen, Präspermiden), zu deren Vertheidigung Ebner bei der Ratte erst komplizirte Berechnungen ausführen musste, bei den einfachen Schichtungsverhältnissen von *Perameles* in klassischer Klarheit darbietet.

Auch die Vertheilung der Epitheltypen auf den Längs- und Querschnitt der Kanälchen entspricht durchaus der Säugernorm, insofern, als der Querschnitt stets einen einheitlichen Typus, der Längsschnitt eine genaue räumliche Wiedergabe der chronologischen Folge der Typen bildet.

Die einzige Beobachtung einer unregelmässigen Durcheinanderwürfelung der Typen bei einem Beutler betrifft das vorliegende Exemplar von *Phascolarctos*. Erst eine weitere Untersuchung neuen Materials, die für dieses merkwürdige Object, wie schon erwähnt, aus mehreren Gründen dringend erforderlich ist, kann Aufklärung darüber bringen, ob es sich hier um ein regelmässiges Vorkommniss wie beim Menschen und den Monotremen handelt, oder ob der bezeichnete Befund eine individuale Abnormität von physiologischen Ursachen ist. Bei Beginn oder Schluss von Brunstperioden kommen solche Unregelmässigkeiten auch bei anderen Säugern vor; der Umstand, dass der vorliegende Hoden im November, inmitten des australischen Frühlings gesammelt ist, würde immerhin für eine Typicität sprechen.

Einige Sonderheiten des Marsupialierhodens sind aber von Fürst ganz zutreffend, selbst an jenem schlechten Material erkannt worden. Es ist das erstens die Theilnahme der in Umbildung begriffenen Spermiden, der von mir als Spermioplasten bezeichneten Zellen, an der concentrischen Epithelschichtung, d. h. das Fehlen der in der damaligen Nomenclatur figurirenden Ebner'schen Spermotoblasten, oder, wie wir jetzt sagen, das Ausbleiben einer Gruppirung der Spermioplasten zu radiären Bündeln um Sertoli'sche Zellen. Wir sehen also beim Marsupialierhoden, dass in den Kanälchen, in denen eine Spermiogenese stattfindet, die Spermioplasten in einer anfänglich breiten Schicht die Stelle der verwandelten Spermiden einnehmen. Im weiteren Fortschritt der Umwandlung vermissen wir lange Zeit jede Spur einer Gruppirung der Spermioplasten, und eine Umordnung erfolgt nur in dem Sinne, dass sich alle Spermioplasten etwa vom Ende der dritten Umwandlungsphase an in einer eingliedrigen Phalanx mit den Köpfen gegen die Peripherie, mit den Zellleibern und Geisseln gegen das Lumen gerichtet, als innerste Epithelschicht neben einander lagern, fast ganz wie das Fürst abbildet. Nur die weiten Zwischenräume, die auf seinen Bildern zwischen den einzelnen Zellschichten, sowie zwischen den äusseren Zellschichten und den Spermioplasten erkennbar sind, sind auf Rechnung einer postmortalen Verunstaltung oder schlechten Conservirung zu setzen. Erst kurz vor der Reifung, nach Entstehung der neuen Spermiden, tritt bei einigen Beutlern, so bei *Macropus* eine Art unvollkommener Gruppirung ein, indem hier wenigstens immer eine geringe Zahl von Spermioplasten in näherer Beziehung zu einander steht. Bei sorgfältiger Musterung der Präparate erkennt man dasselbe andeutungsweise auch bei anderen, wie ich es von *Perameles* Fig. 10 abgebildet habe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auch ein anderes wichtiges Verhältniss hat FÜRST bereits annähernd zutreffend abgebildet, aber in seiner besonderen Bedeutung nicht gewürdigt. Wir finden auf seinen Bildern der Kanälchenquerschnitte, am deutlichsten aber auf den Flächenbildern (Tangentialschnitten) der Kanälchen (Fig. 5, 6 u. 41) wunderliche Darstellungen einer Zellart, die Verfasser als Randzellen bezeichnet und deren Identität mit den SERTOLI'schen Zellen er ebenfalls richtig erkannt hat. Er giebt von ihnen an, dass sie auf dem Flachschnitt auffallend scharfe Begrenzungen hätten und zeichnet die Kerne der „Stammzellen" und „Mutterzellen", d. h. der Spermiogonien und Ersatzspermiocyten, die nach seiner Angabe diese Begrenzung nicht haben sollen, geradezu in den Randzellenleib. Er behauptet ferner, dass sie keine radiären Fortsätze hätten. Die beiden letzteren Angaben sind, wie wir später sehen werden, nicht zutreffend; aber richtig ist an seinen Figuren die ganz kolossale Menge der SERTOLI'schen Zellen bei allen Marsupialiern, die diejenige der meisten mir bekannten Säuger um ein erhebliches übertrifft und der Ratte und Maus (vergl. v. EBNER's Flächenbilder der ersteren) auch nur etwas nahe kommt. Wir finden nämlich, dass bei den Beutlern selbst unmittelbar nach der durch die Vermehrungstheilungen erfolgten Ergänzung der Spermiogonienschicht, gemeinhin auf den Querschnitten SERTOLI'sche Zellen und Spermiogonien abwechselnd liegen. Nach dem Flachschnitte ergiebt sich, dass dieses Bild in der Weise zu Stande kommt, dass die Spermiogonien ein lediglich aus einer einfachen Zellreihe bestehendes Netz bilden, in dessen Maschen immer je eine SERTOLI'sche liegt. Gleichzeitig erkennt man an den Flachschnitten, dass die SERTOLI'schen Zellen in diesem Stadium kein Syncytium bilden, sondern scharf von einander getrennt sind, wenn auch die von FÜRST abgebildete Grenze thatsächlich nicht ihnen, sondern den Spermiogonien zukommt.

Die vegetativen Geschlechtszellen.

Im Anschluss an die letzten Erörterungen möchte ich bei den Marsupialiern die Besprechung der SERTOLI'schen Zellen derjenigen der germinativen vorausnehmen. Diese Zellart bildet eine der merkwürdigsten Wahrzeichen des Beutlerhodens, und ihre Kenntniss ist von mir besonders denjenigen anempfohlen worden, die noch an Formübergänge irgend welcher Art zwischen Spermiogonien und SERTOLI-schen Zellen glauben.

Das wichtigste Zellmerkmal bildet hier wie bei allen anderen Säugern der seitlich und distal ohne scharfe membranöse Begrenzung verschwimmende Zellleib. Es ist schwer verständlich, wie FÜRST gerade dieses Merkmal verkennen konnte, da es ganz klar ist, dass die scheinbare membranöse Begrenzung der SERTOLI'schen Zellen bei den Beutlern lediglich durch den regelmässigen Kranz germinativer Zellen, der eine jede umgiebt, auf dem Flachschnitt vorgetäuscht wird. Dass die Membran aber nicht den vegetativen Zellen, sondern den germinativen Zellen angehört, folgt bei der Betrachtung des Flachschnittes aus der Thatsache, dass sich die Begrenzung zwischen die benachbarten germinativen Zellen fortsetzt, und zweitens aus der Thatsache, die sogar auch von FÜRST notirt wird, dass sich die Begrenzung an den auf Kanälchen-quer- und -längsschnitten gesehenen Seitenansichten der SERTOLI'schen Zellen nicht wiederfindet.

Haben nun die SERTOLI'schen Zellen der Beutler keine radiären Fortsätze, wie FÜRST angiebt? Ich konnte diesem geschätzten Autor darin durchaus zustimmen, dass die SERTOLI'schen Zellen der Beutler keine radiären Fortsätze mit Spermioplastenbündeln, wie diejenigen der anderen Säuger, tragen. Trotzdem konnte ich mich bei allen Species von dem Vorhandensein äusserst zarter protoplasmatischer Fortsätze überzeugen, die zwischen den Spermiocyten hindurch gegen das Lumen zu in der Richtung der Spermioplasten verlaufen. Der Structurunterschied zwischen diesen Fortsätzen und den schön parallelfaserigen der Monotremen ist allerdings recht augenfällig. Man erkennt indess mit guten Färbungen auch deutlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

innerhalb der Fortsätze ganz isolierte Fibrillen. In den ersten Stadien der Metamorphose sind die Fortsätze durch die riesigen Spermiocyten stark zusammengedrängt und daher schwerer sichtbar, in den späteren aber, sobald die grossen Spermiocyten in die Spermidensäulen aufgelöst sind, sind sie nicht zu übersehen. Eine deutliche Verfolgung der Fibrillen bis zu den Spermioplasten ist mir nicht gelungen. Dass aber auch bei den Marsupialiern eine typische Symphorese zwischen SERTOLI'schen Zellen und Spermioplasten stattfindet, halte ich nicht für zweifelhaft. Denn einmal ist hier die im Laufe der Umwandlung der Spermioplasten eintretende polare Stellung der letzteren ebenso typisch bei dieser Ordnung, wie bei anderen Säugern, obgleich sie nicht in Bündeln liegen. Die in den späteren Stadien der Metamorphose erkennbare Andeutung der Bündelbildung ist höchst wahrscheinlich bei dieser Ordnung nicht auf eine active Annäherung beider Zellarten zurückzuführen, weder auf eine Retraktion der Fusszellen, noch auf eine chemotaktische Bewegung der Spermioplasten, sondern auf eine passive Verlagerung durch den Druck der vordrängenden Spermidensäulen. Aber gerade diese Thatsache beweist, dass die scheinbar frei um das Lumen gruppirten Spermioplasten weder thatsächlich frei sind, noch beliebig durch unsichtbare Zellbrücken mit den rückliegenden Wandelementen verbunden sind, sondern dass sie lediglich mit SERTOLI'schen Zellen zusammenhängen, mit denen sie doch bei ihrer Entwickelung nichts zu thun hatten, also durch Symphorese in Beziehung gekommen sein müssen. Nun aber endlich am wichtigsten ist ein Grund, den ich selbst bisher nicht recht gewürdigt hatte: Die Unscheinbarkeit der Bündelbildung bei den Marsupialiern steht offenbar in directer Beziehung zu der anderen auffälligen Eigenthümlichkeit der Beutlerfusszellen, ihrer kolossalen Menge, und beide Thatsachen bilden zusammen einen neuen Beweis für die Bedeutung der Symphorese auch in dieser Säugerordnung. Die reichliche Einsprengung der SERTOLI'schen Zellen erübrigt eine Zusammenziehung grösserer Spermioplastenmengen zu Bündeln, da genügend SERTOLI'sche Zellen vorhanden sind, um auch kleine Gruppen von Spermioplasten zu versorgen, zumal da die verzwickten Spermioplasten- und Kopfformen einer engen Zusammenlagerung grosser Bündel hinderlich wären. Die genaue Zahl der zum Bereich einer SERTOLI'schen Zelle gehörigen Spermioplasten ist übrigens sehr schwer zu ermitteln wegen der lockeren Anordnung, obgleich durch die Grösse der Zellen ihre Individualität auch im Querschnitt leicht feststellbar ist. Kurz vor der Ausstossung habe ich bei *Perameles* verschiedentlich 16 Spermien in einer Gruppe gezählt; auf dem Längsschnitt hat man aber den Eindruck, als ob die Gruppen erheblich kleiner seien.

Der Zellleib der SERTOLI'schen Zellen enthält im peripherischen Abschnitt stets reichlich Fetttropfen, die bei den Species mit kleineren Kernen, z. B. *Phalangista*, den Kern von allen Seiten umgeben, besonders auch seitlich von ihm in lockeren Reihen liegen, gegen das Lumen zu aber erheblich an Menge abnehmen. Hier finden sich Mitochondria, aber in spärlicherer Menge, als ich sie bei anderen Amnioten vorfand. Ein sehr merkwürdiges Vorkommniss, das auch von v. BARDELEBEN bereits ausführlich besprochen wird, ist bei *Phascolarctos* zu notiren: „An jedem der riesengrossen Fusskerne liegen eine Anzahl starrer und „structurloser", oder schwach gekrümmter, prismatischer, Holzscheiten ähnlicher Körper", die an anderer Stelle als Krystalle beschrieben und von Blutfarbstoffkrystallen abgeleitet werden. Ich habe diesen Befund bestätigen können. Die Bildungen sind ganz unzweifelhaft Krystalle. Und wenn ich auch über Herkunft und Bedeutung nicht so viel wie mein verehrter Voruntersucher auszusagen weiss, so halte ich es doch für wahrscheinlich, dass es sich hier um Analoga der beim Menschen von LUBARSCH in den Hodenepithelien gefundenen Krystalle handelt. Die Krystalle liegen auch beim Menschen an derselben Stelle, wie bei *Phascolarctos*, denn die Angabe LUBARSCH's, dass sie beim Menschen in den Spermatogonien liegen, ist irrthümlich; auch hier sind die SERTOLI'schen Zellen ihre Ablagerungsstätte. Ob es sich bei *Phascolarctos* um die von LUBARSCH im menschlichen Hodenepithel gefundenen CHARCOT-LEYDEN'schen Krystalle oder die morphologisch und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mikrochemisch etwas verschiedenen spezifischen „LUBARSCH'schen" Krystalle handelt, wage ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Der Grösse nach entsprechen sie den ersteren, der Form nach den letzteren, da sie wie diese keine deutlichen Octaëder, sondern nur schlanke Spindeln ohne ausgeprägte Flächen bilden, also mehr als Krystalloide anzusprechen sind. Uebrigens lässt LUBARSCH die Verwandtschaft beider Formen als wahrscheinlich zu. Das Merkwürdigste an dem *Phascolarctos*-Befunde ist, dass bisher weder LUBARSCH und REINKE, die diese Frage verfolgt haben, noch mir unter dem grossen Säugermaterial, welches mir im Laufe der Jahre durch die Hände und das mikroskopische Gesichtsfeld gegangen ist, ausser dem Menschen und eben nunmehr *Phascolarctos* eine Säugethierspecies aufgestossen ist, die die gleichen Gebilde besitzt. Ich möchte aber nicht in den Verdacht kommen, hieraus auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Mensch und *Phascolarctos* schliessen zu wollen. Vielmehr würde ich das Augenmerk darauf richten mögen, ob die Krystallbildungen vielleicht mit bestimmten functionellen Zuständen in Zusammenhang steht. Beim menschlichen Hoden ist der unvollkommene Brunstzustand, der bei den Thieren zu Beginn und Schluss einer Brunstperiode besteht, gewissermaassen chronisch. Es wäre also zu entscheiden, ob ein vollfunctionirender *Phascolarctos*-Hoden ebenfalls die Krystalle enthält, und der Befund an unserem Exemplar wäre mir einstweilen ein weiteres Symptom für seine Anomalie.

Wir kommen schliesslich zur Besprechung der SERTOLI'schen Kerne. Dieselben sind bei allen Marsupialiern von einer Beschaffenheit, die sie etwas von dem gewohnten Bilde entfernt, bei manchen Species der Ordnung haben sie aber einen ganz monströsen Bau.

Die, sagen wir, homöotypischen Formen fand ich bei *Phalangista* und *Macropus*. Sie sind hier kurz ellipsoid, fast kugelig, von auffallend regelmässiger praller Form, die nicht die Faltungen und Abplattungen der gewöhnlichen SERTOLI'schen Kerne erkennen lässt. Sie enthalten einen auffallend grossen, drehrunden, stark färbbaren Nucleolus, der mit allen Methoden völlig die Chromatinreaktion zeigt, keine der sogenannten Intranucleolarkörper F. HERMANN's erkennen lässt und immer in einer grösseren Höhle gelegen ist, die von jeder Gerüstsubstanz frei ist. Die Aussenschicht des Kerns enthält ein sehr dichtes Gerüst von einer Substanz, die keine deutlichen Chromatinbrocken erkennen lässt, aber im Ganzen auch erheblich färbbarer ist, als die Liningerüste der germinativen Zellen. Die Kerne dieser beiden Species liegen meist in einiger Entfernung von der Kanälchenmembran, so dass zwischen Membran und Kern ein deutlicher Zellfuss frei bleibt.

Die Fusszellenkerne von *Phascolarctos* und *Perameles* sind von kolossaler Grösse, so dass sie diejenigen der Spermiogonien um ein Vielfaches, stets aber auch die der grössten Spermiocyten um ein Erhebliches übertreffen. Ihre Gestalt ist unregelmässig, stark gelappt, vielfach gegen die benachbarten Zellen abgeplattet, oft etwas kegelförmig, die Basis der Kanälchenmembran zugewandt, von einer starken, aber nicht ganz die des Chromatins erreichenden Färbbarkeit; sie enthalten ein sehr derbfädiges, intensiv färbbares Liningerüst, welches an der Kernperipherie am dichtesten ist. Innerhalb des Gerüstes liegen meist noch eine ganze Anzahl kleinerer Hohlräume, die Nucleolus-ähnliche Chromatinbrocken enthalten. Die Kerne dieser beiden Species füllen oft die ganze Breite des Fusszellenleibes aus, so dass höchstens noch an einer Seite ein schmaler Zellstreifen übrig bleibt, der als „Fuss" der Kanälchenmembran aufsitzt; auch zwischen Kanälchenmembran und Kern bleibt meist nur ein äusserst dürftiger Zellstreifen.

Die germinativen Zellen.

Die Anordnung dieser Zellen ist bereits besprochen und ihre Zugehörigkeit zum Säugertypus hervorgehoben. Auch im inneren Bau schliessen sie sich den hier bekannten Formen durchaus an und geben durch ihre Grösse ein hervorragendes Studienobject. Ich habe die ganze Serie bei *Phalangista* und *Perameles*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durchgezeichnet, bringe aber nur letztere zur Wiedergabe auf Taf. LXIV, da beide in allen Punkten gleichartig sind und nur die von *Perameles* durch noch grössere Formen hervorragen. *Macropus* schliesst sich, soweit ich an dem für die Feinheiten der Zellstructur nicht genügend conservirten Material erkennen kann, vollständig an. *Phascolarctos* dagegen dürfte noch einige Sonderheiten hervorkehren, die an besser konserviertem Material verfolgenswerth wären. Es fällt hier eine besondere Lockerheit der Kerne auf, die nur auf einer ausserordentlichen Zahlbeschränkung der Chromosomen beruhen kann; doch gelang es mir hier nicht, die ganze Reihe aufzufinden, besonders fand ich nur wenig Reifungstheilungen. Ich habe daher von einer Darstellung abgesehen.

Die besondere Grösse der Elemente bei *Perameles* macht sich erst bei den Spermiocyten voll geltend; Spermiogonien und die ersten Vorbereitungsphasen sind nicht deutlicher wie bei anderen Species, entschieden sogar ungünstiger als bei den Raubthieren und selbst bei den Monotremen. Einige Spermiogonientheilungen bringe ich von *Phalangista* zur Abbildung. Sie scheinen sich den typischen somatischen Theilungsfiguren anzuschliessen.

Die Ausbildung der vollständigen Spermiogonienschicht (Uebergangsspermiogonien v. Lenhossék's) tritt bei den Beutlern schon durch die Unterbrechungen seitens der zahlreichen Sertoli'schen Zellen niemals so klar hervor, wie bei den übrigen Amnioten. Doch ist sie bei den Beutlerspecies mit kleinen Sertoli-Kernen leicht erkennbar, indem hier durch die Spermiogonienvermehrung die Füsse der Sertoli-Zellen stark verschmälert und die Kerne in die zweite Schicht hinausgedrängt werden, während bei *Perameles* auch in diesem Stadium die Spermiogonien ihren Platz neben den grossen Kernen suchen müssen. Auch dürfte hier der Ruhezustand der neugebildeten Spermiogonien von sehr kurzer Dauer sein, so dass man die Differenzirung zwischen den persistirenden Spermiogonien und den jungen Spermiocyten sehr bald erkennt. Der Verlauf der ersten Phänomene der Chromatinanreicherung entspricht ganz dem bei den Monotremen beschriebenen. Auch hier sehen wir das Synapsisstadium (C_3) der Bildung individualisirter Chromatinstränge vorausgehen, und können es nicht als eine Conjugation von solchen betrachten, ebenso ist die Unabhängigkeit der Lage des Synapsiskerns von der Sphäre zweifellos festzustellen. Allerdings finden sich bei den Beutlern einige Andeutungen, dass seitliche Verschmelzungen von Chromatinfäden beim Ausgang der Synapsis und bei der Entstehung der dickeren Stränge eine Rolle spielen. Hin und wieder sieht es aus, als ob ganze Bündel sich zusammenlagern. Nirgends ist der Unterschied zwischen dem Fadengewirr der Synapsis und der einfachen Chromatinfigur der nächsten Stadien deutlicher als bei den Beutlern, aber ich halte daran fest, dass weder die Anbildung des Chromatingerüstes aus der ruhenden Spermiogonie, noch die Vereinfachung desselben bei der Spirembildung ohne eine arge Künstelung auf die Ausbreitung und darauf folgende Halbreduktion präformirter Chromosomen bezogen werden können.

Vom nächsten Stadium an tritt bei den verschiedenen Beutlern mehr oder minder deutlich die Zusammensetzung der Chromatinstränge aus Mikrosomen zu Tage. Bei *Perameles* ist sie jetzt bereits ausserordentlich klar, bei *Phalangista* und *Phascolarctos* kann ich sie erst ein Stadium später erkennen. Die Mikrosomen der Chromatinfäden, die aus dem Synapsisstadium hervorgehen, liegen aufgereiht in einem Gerüst von Lininbalken, die vorwiegend parallel verlaufen und nur durch einige senkrechte Verbindungsfäden in Beziehung stehen. Hierdurch entstehen in der Seitenansicht Bilder, die den von Bonnevie dargestellten ähneln; stellenweise sieht es auch aus, als ob die Mikrosomen in Vierergruppen stehen. Diese Bilder haben nichts mit den postulirten Vierergruppen der Reifungstheilungen zu thun, da sie vor Eintritt der Reifungstheilungen längst wieder verschwinden, auch keineswegs regelmässige, äquivalente Chromatinkörner, Chromosomen enthalten. Ebensowenig sind diese Strangbilder als Vorläufer der Längsspaltung anzusehen, ebenfalls aus dem Grunde, weil sie im nächsten Stadium wieder fehlen. Diesen Punkt möchte ich besonders hervor-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

heben, weil es mir scheint, dass derartige Bilder als frühzeitige Längsspaltungen der Chromosomen beschrieben sind. Namentlich bei *Phalangista* ist der Eindruck, dass das Chromatin in diesem Stadium einen einfachen, vielfach gewundenen Strang bildet, sehr frappant. Bei *Perameles* sieht man stets mehrfach Verbindungen zwischen den Schleifen. In diesem Stadium tritt bei *Perameles* der Nucleolus als ein merkwürdig eckiges, oft keilförmiges Gebilde in Erscheinung.

Im weiteren Verlauf lockert sich der Chromatinstrang und tritt mehr an die Kernperipherie, die Kerne zeigen jetzt enorme Vergrösserung. Ausser dem eckigen Nucleolus tritt jetzt regelmässig ein zweites ähnlich färbbares Gebilde von Linsenform hervor, welches vielleicht v. Lenhossék's Intranuclearkörper entspricht. Seine Eigenheiten der Färbung, seinen körnigen Bau, die der Genannte beschreibt, habe ich indess an meinen Präparaten nicht feststellen können. Das Chromatin hat nunmehr eine merkwürdige Veränderung erfahren. Der Strang beginnt sich jetzt zu segmentiren, denn man erkennt jetzt zweifellos freie Enden. Aber ebenso sicher lassen sich noch Anastomosen erkennen, so dass auch jetzt noch nicht von Chromosomen gesprochen werden kann. Nunmehr tritt aber bei den Beutlern und ganz besonders schön bei *Perameles* ein Verhalten in die Augen, welches in unvollkommener Ausbildung auch schon anderen Autoren vorgelegen hat, die Rosenkranzform des Fadens. v. Lenhossék vermuthet noch, dass es sich hierbei um ein Kunstproduct handeln könne, ich glaube aber, dass die Ausbildung bei *Perameles* keinen Zweifel gestattet, dass wir ein principiell wichtiges Bauverhältniss vor Augen haben, welches wahrscheinlich bei den kleineren Verhältnissen der anderen Säuger durch Verklumpung undeutlicher wird. Wir sehen hier, dass die Chromatinmikrosomen, welche jetzt im Gegensatz zum vorigen Stadium einen in der Axe des Fadens liegenden Strang bilden, sich in fast regelmässigen Abständen verdicken, und dass diese Verdickungen deutliche feine Zacken besitzen. Von den Zacken gehen nun feine Lininstränge aus, die weit in den Kern einstrahlen, sich wahrscheinlich mit solchen benachbarten Strängen verbinden. Es kommt hierdurch ein Bild zu Stande, welches eine offenbare Analogie zu den Federbart- oder Flaschenbürstensträngen der Oocyten besitzt.

Bei *Phalangista* konnte ich nur die Zacken der Chromatinfäden mit vereinzelten Lininbrücken erkennen, aber gerade der Vergleich mit den entsprechenden Bildungen der Eizelle spricht doch dafür, dass wir es mit einem normalen Structurverhältniss zu thun haben.

Auch bei *Phascolarctos* bietet sich dasselbe Bild wie bei *Phalangista*. Hier ist die ausserordentlich lockere Anordnung des Chromatinknäuels auffallend, die durch eine grosse Ansammlung von Kernsaft zwischen den Schlingen zu Stande kommt. Hier hat man zunächst den Eindruck, als ob schon ganz isolirte Chromosomen vorliegen. Bei genauer Musterung dickerer Schnitte findet man aber ebenfalls Anastomosen. Die Ausbildung des Polfeldes tritt an den grossen Zellen der Beutler weniger hervor als an denen der Monotremen, aber verhält sich offenbar wie dort, nämlich ohne Beziehung zur Sphäre. Auch bei den Marsupialiern glaube ich behaupten zu dürfen, dass die deutliche Isolirung der Chromosomen erst im nächsten Stadium, gleichzeitig mit der Längsspaltung, zur Ausbildung gelangt. Von diesem Stadium geben *Phalangista* und *Perameles* ausgezeichnete Bilder, die sich durchaus den früher beobachteten anderer Säuger anschliessen.

Ueber das Verhalten des Zellleibs und der Sphäre während der Vorbereitungsperiode ist nicht viel Besonderes auszusagen. Die Verhältnisse schliessen sich ganz den übrigen Säugern an. Die Mitochondria sind von mir an meinem Exemplar von *Phalangista* vorzüglich dargestellt worden. Sie zeigen das typische Verhalten der Säuger, weichen also durch ihre lockere Anordnung um die Sphäre und unregelmässige Vertheilung durch den Zellleib durchaus von der polsterförmigen Anhäufung, die wir bei den Monotremen sahen, ab.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein merkwürdiges Verhältniss bei *Perameles* bildet eine Gruppe von bräunlichen, fast gleich grossen Körnern, die stets in der Nähe der Sphäre im Zellleib gefunden werden, und von den späteren Phasen der Vorbereitungsperiode an einen constanten Befund der Samenzellen bis zum Schluss der Spermienentwickelung bilden. Die Körnergruppe theilt sich auch bei den Reifungstheilungen. Sie ist mit keinem der sonst bekannten Zellgebilde völlig identisch, also weder mit den Mitochondria, noch auch mit dem chromatischen Nebenkörper, mit dem sie zunächst Aehnlichkeit besitzt. Nichtsdestoweniger muss es sich um letzteren handeln, da ich kein diesem entsprechendes anderwärtiges Gebilde bei *Perameles* gefunden habe. Auch bei *Phalangista* ist, wie v. Korff zutreffend abgebildet hat, der chromatoide Nebenkörper aus einzelnen Körnern zusammengesetzt. Aber bei dieser Species verhält er sich tinctoriell auch wirklich chromatoid, indem er die Kernfarben lebhaft aufnimmt. Der Körnerhaufen bei *Perameles* besitzt aber eine bräunliche Eigenfarbe und ist gegen Hämatoxylin refractär. Es scheint also hier ein Pigmenthaufen an die Stelle jenes Gebildes getreten zu sein.

Die Reifungstheilungen.

Dieselben stellen sich bei unseren Marsupialiern in besonders schönen Exemplaren dar, allerdings auch bei meinem sorgsamst conservirten *Phalangista*-Material nicht ohne Verklumpungen, so dass ich eine sichere Zählung der Chromosomen nicht erlangen konnte, wenigstens insofern, als es mir nicht in einer erheblichen Anzahl von Fällen gelingt, einheitliche Zahlenergebnisse zu finden. Jedenfalls sind die Chromosomenzahlen bei den Marsupialiern niedrig. Bei *Phalangista* und *Perameles*, wo ich erhebliche Mengen von Reductionstheilungen sah, zählte ich oft 8 Chromosomen, und die überzeugten Anhänger der Chromosomenstabilität einer jeden Thierspecies werden daraus schliessen dürfen, dass dieses die typische Zahl ist.

Der Verlauf der beiden Theilungen schliesst sich in den wesentlichen Punkten dem von v. Ebner erlangten Ergebniss an. Besonders ist das eingeschaltete Ruhestadium der Spermiocyten II. Ordnung (Ebner'sche Zellen, Präspermiden) auf das Beste ausgeprägt. Recht günstig liegen, wie schon erwähnt, die Bedingungen bei *Perameles* für das Studium dieses Verhältnisses. Während nämlich bei allen anderen Säugern die dicht gedrängten Spermiocyten schon bei ihrer Vergrösserung in den letzten Stadien der Vorbereitungsperiode nicht mehr in einer Reihe Platz finden und sich bei einander vorbei schieben, so dass sie gewöhnlich mindestens zwei Reihen einnehmen, finden wir bei *Perameles* an genauen Querschnitten der Kanälchen die Spermiocyten bis zur ersten Theilung einreihig. In Folge dessen lässt sich bisweilen in einem grösseren Kanälchenabschnitt nach Ablauf der ersten Theilung die nunmehr zweireihige Schicht der Präspermiden erkennen. Nach der zweiten Theilung liegen allerdings nur selten alle 4 Zellen in einer Säule. Hier findet vielmehr regelmässig eine seitliche Verschiebung der ja erheblich kleineren Zellen statt, aber diese Verkleinerung von Zellleib und Zellkern ist, wenn man einmal die Eigenschaften der Präspermiden studirt hat, ein unverkennbares Unterscheidungsmerkmal.

Ich bringe die wichtigsten Phasen des Theilungsganges auf Taf. LXIV zur Darstellung. Man erkennt, dass die Spirembildung der zweiten Theilung ganz dem von v. Ebner bei der Ratte gegebenen Bilde entspricht. Der eigenthümliche eckige Nucleolus der Spermiocyten ist auch hier wieder vorhanden. Bemerkenswerth sind die grossen Verschiedenheiten zwischen den Teleophasen der ersten Theilung und der Prophase der zweiten. Während sich die massiven, eckigen Chromosomen der ersten Theilung von den Knotenpunkten des Liningerüsts aus allmählich strahlig in das Gerüst vertheilen und auflösen, sammeln sich die der neuen Chromatinfäden in welligen feinen Fäden. Die Längsspaltung und Ringbildung ist sehr ähnlich derjenigen der ersten Theilung, ebenso die Längsstellung der Chromosomen an der Spindel in der Metaphase. Die zweite Spindel zeichnet sich bei *Perameles* gegen die erste durch die ausserordentliche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Derbheit der Hauptstrahlen aus, die der Bildung fast das Aussehen eines Krystalls verleiht. Dagegen finde ich hier nicht die von v. Lenhossék und v. Ebner übereinstimmend bei der Ratte festgestellte Eigenthümlichkeit, dass bei der zweiten Spindel die Pole in der Zellperipherie liegen. Bei *Perameles* liegen sie bei der zweiten Spindel ebenso tief im Zellleib, wie bei der ersten.

Die von v. Ebner bei der ersten Anaphase der Ratte gefundene Längsspaltung der Chromosomen, durch die die beiden Schleifenschenkel auseinander rücken, finde ich auch bei *Perameles* angedeutet. Doch meine ich, dass dieser Vorgang schon den Beginn der Auflösung der Chromosomenstructur kennzeichnet und keine besondere Bedeutung für den Theilungsakt besitzt. Ich bestätige aber, dass er bei der ersten Theilung deutlicher ausgeprägt ist als bei der zweiten. Die Teleophasen vollziehen sich bei beiden Theilungen fast identisch. Besonders tritt das nach v. Lenhossék schon bei der Ratte angedeutete Verhalten der Spindel bei *Perameles* ganz charakteristisch bei beiden Theilungen zu Tage, ein Herausrücken des Spindelrestes der Zelle in der Weise, dass er als Zellbrücke bestehen bleibt. Bei *Perameles* finde ich diesen Rest noch regelmässig, selbst wenn die Präspermiden- und Spermidenkerne zur Ruhe gekommen sind, so dass sie hier völlig als „Zellkoppeln" auffallen. Bei beiden Theilungen zeigt sich an der Spindel das Zwischenkörperchen lebhaft färbbar, selbst noch an der Zellkoppel, so dass sich nicht die Angabe v. Ebner's als allgemeingiltig bestätigt, der bei der Ratte nur in der zweiten Theilung das Zwischenkörperchen fand. Die Reconstruction des Kerns erfolgt in der von Moore, Meves, v. Lenhossék beschriebenen Weise zunächst durch die vacuolenartige Ausbildung der Kernhöhle um die Chromosomen, der die Entstehung der Kernmembran folgt. Doch scheint mir, dass die von den genannten Autoren beschriebene und auch von mir oft gesehene einseitige Ausbildung der Kernhöhle vielleicht einigermaassen artificiell ist. Wenigstens konnte ich bei *Phalangista* und *Perameles* auch die auf der Tafel zur Darstellung gebrachte gleichmässige Auflockerung der Chromatinmasse durch den sich ansammelnden Kernsaft beobachten, so dass dann die Vertheilung der Chromosomen von vornherein gleichmässig in der Kernhöhle von Statten gehen würde. Ich möchte vermuthen, das dies das natürliche Verhältniss ist.

Das Schicksal der Centrosomen konnte ich an den Teleophasen ebensowenig wie Lenhossék verfolgen. Ich habe mich allerdings längst überzeugt, dass die vor längerer Zeit bei *Salamandra* von mir gegebene Darstellung, nach der sie mit den Spindelpolen an die einander zugewandten Seiten der Tochterzellen rücken, unzutreffend ist. Wahrscheinlich begeben sie sich in Uebereinstimmung mit Meves' Feststellungen auch bei den Beutlern gerade an die entgegengesetzte Seite. Ich konnte jedenfalls mit Sicherheit verfolgen, dass sie zu dieser Zeit nicht mehr an den Spindelpolen liegen.

Die aus den Reifungstheilungen hervorgehenden Spermiden haben bei den Marsupialiern ganz die bekannten, oft beschriebenen Eigenschaften, auf die wir im nächsten Abschnitt zurückkommen.

Die Spermiohistiogenese.

Die bereits mehrfach erwähnten Untersuchungen v. Korff's haben die wesentlichen Punkte dieses Processes für *Phalangista* in ausgezeichneter Weise klar gestellt. Es ist mir nichts zu thun übrig geblieben, als dieselben für *Phalangista* in einigen Einzelheiten zu ergänzen und die Giltigkeit der Ergebnisse auf *Perameles* und wahrscheinlich auch *Macropus* auszudehnen, dagegen an *Phascolarctos* zu zeigen, dass vielleicht auch in diesem engen Formenkreis schon wieder Abweichungen des Processes vorkommen.

Die von v. Korff gewählte Eintheilungsmethode ist schon oben erwähnt, und ihre Anwendbarkeit für einige Marsupialier dürfte wenigstens unbestreitbar sein, da die vier von dem genannten Autor gegebenen Perioden bei dreien der von mir untersuchten voll erkennbar sind. Meine Abweichungen beruhen nur darauf, dass ich mich auch an diesem Object bemühen möchte, unter Versparung der specifischen Erschei-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nungen auf die Einzelbeschreibung der Eintheilung die allgemeineren Gesichtspunkte zu Grunde zu legen, die uns gerade klar stellen, in welchen Punkten die specifischen Besonderheiten einsetzen.

Nach v. Korff ist die I. Periode vom Ende der letzten Reifungstheilung bis zur Anlagerung der Centralkörper an den Kern zu rechnen.

Die II. Periode: von der Anlagerung der Centralkörper an den Kern bis zur Wanderung des Centralkörperringes entlang dem Axenfaden. Sie zerfällt in zwei Unterabtheilungen:

1) Der Kopf formt sich zu einem eiförmigen, quer zum Axenfaden gestellten Körper aus.

2) Der Kopf nimmt eine definitive Form an.

III. Periode: Von der beginnenden Wanderung des Centralkörperringes bis zur Abschnürung der Zellsubstanz.

IV. Periode: Von der Abschnürung der Zellsubstanz bis zur völligen Reifung.

Meine Periode I ist identisch mit der v. Korff's.

Periode II v. Korff's würde 3 Perioden bei mir entsprechen:

Periode II. Von der Anlagerung der Centralkörper bis zur Gegenüberstellung mit dem Archiplasma.

Periode III. Die ersten Formveränderungen des Kerns bis zur beginnenden Verkleinerung — Periode der Chromatinanreicherung.

Periode IV. Die Metamorphose des Archiplasmas und die Chromatinverdichtung. Speziell für die eine Gruppe der Marsupialier, in der diese Periode einen ganz vorwiegenden Umfang einnimmt, würden die beiden Unterabtheilungen der II. Periode v. Korff's gerechtfertigt sein.

Periode V entspricht im Wesentlichen v. Korff's Periode III und wird von mir als Periode der definitiven Gestaltung der Centralkörperchen und des Chondriomitoms bezeichnet.

Periode VI ist die der Reifung.

Perioden I und II sind bei allen untersuchten Species der Marsupialier fast identisch und ebenso durchaus den Befunden bei anderen Säugern an die Seite zu stellen.

Meine Beobachtungen schliessen sich hier denen v. Korff's völlig an. Besonders bestätige ich seine Beobachtungen über die Lage- und Formveränderungen der Centralkörper mit dem Vorbehalt, dass ich bereits bei der Anlagerung an den Kern die Ringform des hinteren Centralkörpers und den Zusammenhang der Geissel mit dem vorderen mit aller Sicherheit zu erkennen meine. Ebenso vermisse ich den von Meves beim hinteren Centralkörper des Meerschweinchens gesehenen Stab, der mir bei anderen Säugern ebenfalls wohl bekannt ist. Für *Phalangista* habe ich v. Korff's Befund an den Spermiden- und ersten Spermioplastenstadien dahin zu ergänzen, dass ich hier bereits die Mitochondria in einer regellosen Vertheilung im Zellleib mit den geeigneten Methoden zeigen kann, während v. Korff sie erst in späteren Stadien und in unzureichender Menge zur Darstellung bringt.

Ein etwas näheres Eingehen erfordert das Verhalten des Archiplasmas (Idiozoma [Meves, v. Korff]). Ich kann bei *Phalangista*, sowie *Perameles* und *Macropus* die Darstellung v. Korff's durchaus bestätigen und weise nur auf die Unterschiede hin, die das Verhalten dieses Bestandtheils gegenüber dem anderer Säuger bei unserem Object bietet. Bei jenen betrifft nämlich die Vacuolisirung des an der neugebildeten Spermide fast soliden oder etwas wabig gebauten Körpers immer nur einen Theil, während ein grosser Theil solide bleibt und sich nach der Anlagerung der Vacuole an den Kern von dieser abschnürt und in den distalen Zelllappen rückt. Von letzterem Vorgang ist bei den Marsupialiern ebensowenig wie bei den Monotremen etwas zu sehen, vielmehr erfolgt die Vacuolisirung des ganzen Körpers, wobei höchstens anfänglich eine leichte Verdickung des einen Teiles der Membran des Bläschens erkennbar wird, aber auch bald verschwindet. Ebenso vermisste ich bei *Phalangista*, *Perameles* und *Macropus* die centrale Verdichtung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Substanz im Innern der Vacuole, die bei vielen Säugern als kleines Korn, bei *Cavia, Sciurus* als grosse Kugel von concentrischem Bau erscheint. Diese Verdichtung ist aber wieder bei *Phascolarctos* vorhanden, wo sie den Ausgang für ein äusserst complicirtes Anhangsgebilde des Vorderpols bildet. Bei allen Marsupialiern erfährt die Archiplasmavacuole in den ersten Umwandlungsstadien eine beträchtlichere Vergrösserung als bei den meisten Säugern.

Das zweite Stadium beendigt eine zwar nur sehr kurze, aber höchst bedeutungsvolle Entwickelungsperiode, der ich darum auch bei der Eintheilung einen Platz einräume. Abweichend von den Monotremen sehen wir bei den Beutlern ebenso wie bei anderen Säugern, dass die Gegenüberstellung von Centralkörpern und Archiplasma nicht nur die innere Polarisirung des Spermioplasten kennzeichnet, sondern dass sie auch seine Orientirung im Epithel festlegt, indem sich nunmehr der vordere Pol der Peripherie, der hintere dem Lumen zuwendet. Im Gegensatz zu den Monotremen, wo diese Orientirung erst erheblich später erfolgt, betrachte ich bei den Marsupialiern die Orientirung als Symptom der frühzeitig vollzogenen Symphorese mit der SERTOLI'schen Zelle.

Die dritte Periode ist bei den Marsupialiern ebenso wie bei den anderen Säugern nur von geringer morphologischer Bedeutung, da sie wenig merkliche Veränderungen hervorbringt; aber ihre Feststellung und besondere Kennzeichnung auch bei den Säugern ist zum Vergleich mit den niederen Formen, in denen sie eine hervorragende Rolle spielt, von grossem theoretischen Interesse. Und gerade der Vergleich zwischen Monotremen und Marsupialiern weist auf diese Erwägung hin. Bei jenen ist es die wahrscheinlich umfangreichste Periode, die die grösste Veränderung des Kerns hervorbringt, hier entschieden die unscheinbarste, und am wenigsten abgegrenzt. Gegenüber v. KORFF möchte ich nur darauf Gewicht legen, dass sich die Phänomene, die ich dieser Periode zurechne, und die er durchaus zutreffend beschreibt, doch etwas mehr abgrenzen lassen, als es bei ihm geschieht. An Stelle eines wirklichen Kernwachsthums, welches bei *Salamandra* und eben bei den Monotremen diese Periode kennzeichnet, ist ja bei den Marsupialiern, ebenso wie bei den meisten Säugern (ausgenommen die Gattung *Mus*) die Veränderung lediglich in einer Anreicherung des Chromatins zu suchen. v. KORFF beobachtet diese schon in der ersten Periode, wo er das Chromatin zu grösseren Ballen sich ansammeln lässt. Ich meine, dass ich an meinen Präparaten bis zur Polstellung der Nebengebilde am Kern wesentliche Veränderungen der Structur ausschliessen kann, und erst nachher eine Vermehrung des Chromatins deutlich wird. Auch hier zeigt die Chromatinvermehrung das besondere Merkmal, dass sie keine fädigen Anordnungen producirt, und vielmehr die noch bestehenden Fadenstructuren allmählich verdeckt. Eine vorwiegende Ansammlung des Chromatins in der Peripherie, wie ich sie bei anderen Säugern zu sehen glaubte, und auch heute noch nicht ganz aufgeben kann, vermag ich allerdings bei den Marsupialiern nicht wahrzunehmen.

Neben dieser Veränderung der inneren Structur der Kerne geht auch eine solche der äusseren Form einher. Diese verlängert sich deutlich, aber jedenfalls unter entsprechender Dickenabnahme, so dass es sich um keine Massenzunahme handeln dürfte. Hierbei nimmt der Kern bei einer deutlichen Abplattung des vorderen Kernpols eine Granaten- oder Kuppelgestalt an. Bei *Phascolarctos* ist die Verlängerung etwas erheblicher.

Gleichzeitig wird nunmehr auch eine Verlängerung des Zellleibs erkennbar; der Kern tritt mit der Archiplasmablase ganz an den vorderen Zellpol. Nach der Angabe der Autoren soll hierbei die Vacuole aus dem Zellleib heraustreten. Ich möchte dem widersprechen. Es handelt sich vielmehr offenbar um eine Verlöthung der feinen Zellmembran mit der Vacuolenwand. Der Spermioplast gewinnt durch die breite Gestalt der Vacuole bei den Marsupialiern nicht die bei anderen Säugern typische Birnenform, sondern eine unregelmässige Eiform. Bei *Phascolarctos* wird eine erhebliche Veränderung des Archiplasma bereits

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erkennbar. Der dichtere Binnenkörper der Vacuole hat sich bereits im vorigen Stadium dem Kern angelegt und ragt meniscusartig hervor. Er zeigt nunmehr eine etwas schiefe zapfenförmige Verlängerung.

Endlich ist, wie ich übereinstimmend mit v. Korff finde, in diesem Stadium die erste Andeutung der Schwanzmanchette erkennbar. v. Korff zeichnet sie erst in einem späteren Stadium und giebt von dieser „ersten Andeutung" keine genauere Beschreibung. Ich sehe sie als eine einseitig oder beiderseitig vom seitlichen hinteren Kernrand ausgehende zarte bogenförmige Linie, die in manchen Fällen über dem hinteren Kernpol einen Spitz- oder Rundbogen beschreibt. Ich möchte aber gleich betonen, dass ich nicht in meinen alten Fehler zurückfallen will, aus dieser Bogengestalt auf eine geschlossene Kappe zu schliessen. Ich gewinne vielmehr aus der schwierigen, und offenbar nur bei bestimmter Orientirung der Zellen möglichen Sichtbarkeit des Gebildes den Eindruck, dass es sich zunächst um ein von der einen Kernseite grannenartig nach hinten hervorragendes Plättchen handelt.

Centralkörper und Geissel liegen unverändert am hinteren Kernpol. Ich möchte hier eine Frage berühren, über die meine Mit- und Vorarbeiter im Gebiete der Spermiogenese ziemlich leicht hinfort gehen, während sie mir andauernd die grössten Bedenken verursacht, nämlich das Verhältniss der Geissel zum Zellleib. Es wird im Allgemeinen so dargestellt, dass die Centralkörper bei der Anlagerung an den Kern in die Tiefe wandern und die Geissel mitnehmen. Dieselbe müsste danach den Zellleib mitten durchlaufen. Ich lege mir nun immer die Frage vor, wo und wie sie daraus hervortritt, da die Spermiden und Spermioplasten entschieden eine, wenn auch noch so zarte Zellmembran besitzen. Da, wo die Geissel die Zellmembran kreuzt, ist sicher nicht die Austrittsstelle, denn die Membran lässt hier nicht die geringste Unterbrechung erkennen. Dazu kommt, dass die Geissel, die man in späteren Stadien innerhalb jedes Spermioplasten mühelos ein Stück wenigstens verfolgen kann, in den ersten Stadien auch nach der Anlagerung an den Kern und der Orientirung der Spermioplasten keineswegs an vielen Zellen erkennbar ist. Nun hat v. Korff darauf hingewiesen, dass bei den Marsupialiern die Insertion der Centralkörper und der Geisselansatz stark seitlich am Kern liegt, und dass er das auch bei anderen Säugern gesehen hat. Bei v. Lenhossék ist das, wie v. Korff entgangen ist, bei der Ratte ebenfalls zutreffend abgebildet. Ich kann v. Korff's Ansicht durchaus bestätigen, dass es sich hier um ein gesetzmässiges Verhältniss der meisten Säuger handelt, und ich suche hierin die Lösung der erwähnten Schwierigkeiten. Ich halte es für wahrscheinlich, dass während der ersten Umwandlungsstadien die Geissel von diesem seitlichen Ansatz aus nicht axial die Zelle durchläuft, sondern unmittelbar neben der Insertion aus dem Zellleib austritt, um sich der Membran oberflächlich anzulagern. Die Bilder, in denen der axiale Verlauf der Geissel scheinbar demonstrirt werden kann, sind dann als en face-Ansichten dieses oberflächlichen Verlaufs zu deuten. Erst im weiteren Verlauf der Spermioplastenmetamorphose legt sich, wie wir sehen werden, einhergehend mit der Verkleinerung des Kerns, ein grösserer Zellmantel um den vorderen Geisselabschnitt, während ein anderer erheblicher Geisselabschnitt sogar im Niveau des Spermioplastenleibs extracellulär der Oberfläche aufliegt.

Ueber die vierte Periode der Metamorphose, die v. Korff's II. in der Hauptsache entspricht, bringt dieser Autor die eingehendsten Beobachtungen. Für die erste Hälfte der Kernmetamorphose stimmen dieselben mit meinen früheren Angaben von *Phalangista* überein. Es handelt sich hier um eine Verdichtung des Kerns unter erheblicher Grössenabnahme. Hieraus geht ein Ellipsoid hervor, welches am hinteren Pol eine dichtere Chromatinstructur zeigt als am vorderen Pol. Gleichzeitig markirt sich jetzt die Schwanzmanchette in voller Ausbildung; sie umgreift fast den ganzen Kern bis zum Ansatz der jetzt abgeplatteten Archiplasmavacuole, die nunmehr als Kopfkappe zu bezeichnen ist. v. Korff weist mit Recht auf die hierbei vorkommenden artificiellen Verunstaltungen hin, die sonderbare weitere Membranbildungen vortäuschen können, und von Fürst als solche beschrieben sind. Ich habe derartiges auch bei *Perameles*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gesehen, und auf mehreren Figuren zur Abbildung gebracht. Ob es sich nur um Abhebungen der Kernmembran oder um Faltungen der Schwanzmanchette handelt, will ich unentschieden lassen. Jedenfalls haben diese Bildungen keine Bedeutung für die Spermiohistogenese, da sie bald wieder verschwinden.

Bei *Perameles*, *Macropus*, *Phascolarctos* ist der Verlauf der gleiche, doch tritt bei *Perameles* constant eine etwas eckige Gestalt des Kerns in Erscheinung. Fürst bildet dergleichen bei *Metachirus* ab, und v. Korff hat recht, wenn er den Verdacht von artificiellen Schrumpfungen hiergegen geltend macht; auch ich hatte beim Anblick von Fürst's Zeichnungen durchaus diesen Eindruck. Immerhin möchte ich bis zur Nachprüfung desselben Objects eine gewisse Vorsicht walten lassen. Die Entwickelung der Spermienköpfe der Beutler wird von diesem Stadium an so bizarr, dass doch manche Ueberraschungen bei weiterer Verfolgung der Vorgänge zu erwarten wären. Bei *Perameles* wenigstens kann ich für die schon in diesem Stadium angedeuteten seitlichen Vorsprünge am Ansatz der Kopfkappe ihre Wesenheit behaupten, da sie zu bleibenden Formen des Spermienkopfs werden. Andererseits lassen die bei *Phascolarctos* jetzt einsetzenden wunderbaren Entwickelungen des Spitzenanhanges die Möglichkeit zu, dass unter Fürst's Figuren auch hierher Gehöriges mitgespielt hat, was ebenfalls einer weiteren Prüfung zu empfehlen ist.

Die Archiplasmavacuole plattet sich bei *Phalangista*, *Perameles*, *Macropus* zur Kopfkappe ab. Ganz abweichend ist das Verhalten bei *Phascolarctos*. Hier sehen wir den vorher beschriebenen Zapfen verlängert und longitudinal durch die Höhle vom vorderen Kernpol bis zum vorderen Rand der Vacuole ausgespannt. Er verschmilzt hier mit der Vacuolenwand und breitet sich an ihr als leicht napfförmig vertiefte Platte aus. Am hinteren Zellpol sind keine wesentlichen Veränderungen eingetreten. Doch erkenne ich jetzt stets in einer runden auf den ersten Blick vacuolenartigen Lücke der Zellstructur, die ich auch bei anderen Säugern sehe, das Loch, durch welches die Geissel aus dem Zellleib hervortritt, nahe oberhalb des Randes der Schwanzmanchette.

In der zweiten Hälfte dieser Periode tritt nun eine, wie es scheint, für die meisten Marsupialier charakteristische Veränderung auf, die Umbildung des Kerns zu einer quer zur Richtung des Axenfadens stehenden Platte.

Die bei diesem Vorgange auftretenden Bilder, die durch die verschiedenen auf den Kanälchen durchschnitten erscheinenden Front-, Seiten- und Flachansichten desselben Stadiums manche Schwierigkeit bereiten, sind im Wesentlichen bereits von Fürst gesehen worden. Ich hatte dieselben Bilder, die nachher auch v. Korff vorgelegen haben, auf eine Axendrehung des Kerns bezogen, der alsdann wie bei anderen Säugern eine seitliche Abflachung folgt. v. Korff dagegen beschreibt denselben Vorgang als eine senkrecht zur Längsaxe erfolgende Abflachung des Kerns, die einerseits ganz ohne Analogie bei den Säugern ist, und fasst die nun folgende Zuspitzung des einen und die Einkerbung des anderen Plattenpols als eine beliebige seitliche Asymmetrie auf, die allerdings den seitlichen Asymmetrien der Ratten- und Mäusespermien analog wäre. Ich glaubte dagegen die differente Entwickelung der beiden Seitenpole der Platte, die nunmehr einsetzt, auf die der Längsaxe des Kerns überall zukommende Ungleichheit zwischen vorderem und hinterem Pol zurückführen zu können. Ich kann nicht zugeben, dass, wie v. Korff meint, diese Auffassung durch die Lage der Centralkörper widerlegt wird, denn ich habe keineswegs behauptet, dass sich die Centralkörper mit drehen, sie bleiben vielmehr entschieden auf der Hinterspitze des Kerns liegen. Was aber für meine Deutung gegen v. Korff spricht, ist der Umstand, dass die Kopfkappe nicht, wie der letztere angiebt, der Vorderfläche der Platte gleichmässig aufliegt, sondern, wie man sich bei den Seitenansichten der Platte auch bei v. Korff überzeugen kann, stets mehr der einen Spitze der Platte angelagert ist. Meine Deutung scheint mir bei *Perameles* ganz unabweisbar, wo ich an der Platte auch die Lageveränderungen derselben seitlichen Vorsprünge, die schon in der Längsstellung des Kerns erkennbar waren, nunmehr in seitlicher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stellung verfolgen kann, wohin sie nur durch die Axendrehung des Kerns gelangt sein können, ebenso, wie die an ihnen ansitzende Kopfkappe jetzt völlig seitlich liegt. Mein wichtigstes Argument ist schliesslich, dass sich bei der durch v. Korff später festgestellten Streckung der Plattenlängsaxe die beiden Pole wirklich als Vorder- und Hinterpol des Kopfes kennzeichnen.

Einen einzigen, mir sehr ärgerlichen Irrthum, der meiner damaligen Beschreibung unterlaufen ist, und der dieselbe v. Korff unverständlich gemacht hat, gebe ich aber unumwunden zu; derselbe beruhte darin, dass ich den gekerbten Plattenpol für den vorderen und den spitzeren Pol für den hinteren gehalten habe, während das Verhältniss gerade umgekehrt ist, und — wie überall, die Kerbe auf dem hinteren liegt. In Consequenz dieses Irrthums habe ich dann die spätere Vorderstellung des spitzen Pols als einen weiteren Fortschritt der gleichsinnigen Drehung angesehen. Vielmehr kommt das letztere Bild durch eine im weiteren Verlauf der Metamorphose auftretende, übrigens vorübergehende Zurückstreckung der Kern- resp. Kopfaxe zu Stande.

Ich habe also meine damalige Schilderung für *Phalangista*, *Perameles* und vermuthlich auch *Macropus*, *Phascogale*, *Didelphys* dahin zu berichtigen, dass nach dem ellipsoiden Stadium unter Fixirung des Insertionspunktes der Centralkörper eine Halbdrehung des Kerns um seine Queraxe erfolgt, der sich eine ursprünglich seitliche, im Sinne der neuen Stellung quere Abplattung anschliesst. Das Verhalten des Centrosomenansatzes während der Drehung erklärt ohne weiteres mechanisch, dass von dem Insertionspunkt aus nunmehr eine Rinne gegen den hinteren Kernpol verlaufen muss, von deren centraler resp. hinterer Spitze die Centrosomen entspringen. Bei der Abplattung des Kerns wandelt sich dann die Rinne in den charakteristischen Kerb der Beutlerspermien um. Dieser Vorgang erklärt ferner ohne weiteres die typische Lagerung der Kopfkappe am entgegengesetzten Plattenpol, dem ursprünglichen und definitiven Vorderpol der Spermie.

Diese Phänomene erläutern Fig. 6 F_4 bei *Perameles*, wo bei * drei verschiedene Ansichten desselben Stadiums gegeben sind.

Bei *Perameles* ist in diesem Stadium eine sonderbare Bildung am vorderen Zellpol zu bemerken, die mir nicht völlig klar geworden ist. Man erkennt hier nämlich, dass an der äusseren, der Peripherie zugewandten Seite der Kopfkappe eine zapfenartige Verdickung hervortritt, die sich bald in zwei Spitzen theilt. Diese beiden Spitzen scheinen mir die Seitenansichten einer kleinen röhrenförmigen Aushöhlung des Zapfens zu sein. Das Merkwürdige dieser Bildung besteht darin, dass es sich hier sicher nicht um ein Analogon des Spitzenknopfs oder Perforatoriums handelt, da sie nicht dazu bestimmt ist, mit dem Kopf zu verschmelzen, sondern nachher mit der Kopfkappe verloren geht. Ich möchte die Vermuthung aussprechen, dass hier die Verbindung des Spermioplasten mit der Sertoli'schen Zelle eine derartige Differenzirung erfährt.

Am hinteren Pol zeigt die Schwanzmanchette jetzt nur wenig veränderte Verhältnisse. Sie bleibt bei diesen Species, wie auch v. Korff betont und darstellt, äusserst kurz. Sie hat aber eine auffallend derbe Beschaffenheit und starke Färbbarkeit.

Ganz anders verlaufen die weiteren Umbildungen bei *Phascolarctos*, die ich zur Darstellung bringe, obgleich ich, wie schon gesagt, über ihre Bedeutung kein sicheres Urtheil fällen will. Ich habe nämlich bei dieser Species keine zuverlässigen Bilder reifer Spermien erhalten, und damit ist das Verständniss der letzten Metamorphosen sehr erschwert, da kein Anhalt dafür besteht, was hier etwa auf degenerative, atypische Formen, was auf normale Entwickelung fällt. Unter der Voraussetzung, dass diese Transformationen normal sind, würde sich herausstellen, dass sich hier der Kopf vom ellipsoiden Stadium spiessförmig verschmälert, und etwas schraubig dreht. Hierbei wandelt sich das Archiplasma in einen starren länglichen, von einer tiefen Längsrinne ausgehöhlten Körper um, der dem Kopf seitlich aufsitzt, so dass bei der Drehung des Kopfes ein mit starren flügelartigen Seitenfortsätzen versehenes Gebilde entsteht, welches eine entfernte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aehnlichkeit mit einer Schiffsschraube erkennen lässt. Ich möchte aber nochmals hinter diese Beschreibung ein oder zwei Fragezeichen setzen, durch die ich zur Nachprüfung dieser Frage einlade.

Im Zellleib bei *Phalangista* ist während dieses Stadiums bereits eine beträchtliche Vermehrung der Mitochondria erkennbar, die noch vorwiegend im hintern Zelllappen liegen.

Die fünfte Periode bringt die definitiven Differenzirungen der Mittel- und Verbindungsstücksgegend. Dieselben schliessen sich durchaus dem gewöhnlichen Säugertypus an. In den wesentlichen Punkten kann ich v. Korff's Beschreibung bei *Phalangista* voll bestätigen, sowie diese mit meinen früheren Beobachtungen bei anderen Säugern übereinstimmt. Zunächst entfernt sich der Ringtheil des Centralkörperpaars von dem hinteren Kopfpol und gleitet an dem Axenfaden nach hinten. Es bleibt am Geisselansatz ein länglicher Doppelkörper zurück. Die Deutung ist bei v. Korff abweichend von der meinigen, wie schon oben auseinander gesetzt wurde. Ich glaube in dem Ring das hintere Centralkörperchen in derselben Gestalt wieder zu erkennen, die es seit seiner Anlagerung an den Kern besessen hat, und halte in Folge dessen das als Geisselansatz zurückgebliebene Gebilde ganz für einen Abkömmling des vorderen Centralkörpers. Seine Gestalt ist bei *Phalangista* ausserordentlich schwer erkennbar. Besser bei *Perameles*, wo es als derber etwas gegliederter Zapfen in dem Ausschnitt des Spermienkopfes liegt. Der Ring rückt jedenfalls weit über die hintere Grenze der Schwanzmanchette hinaus, vermuthlich bis an den erwähnten Zellporus, der den Geisselaustritt kennzeichnet. Gleichzeitig vollzieht sich, wie bei *Phalangista* festzustellen war, die Lagerung der Mitochondria um diesen, zwischen Kern und Ring gelegenen Abschnitt, und ihre Umbildung zu der spiraligen Verbindungsstückhülle.

Hinsichtlich des letzteren Vorgangs möchte ich meinen früheren Beschreibungen, bei denen ich mein *Phalangista*-Material mit verwandte, noch einige Ergänzungen und Correcturen hinzufügen. Ich hatte Gewicht darauf gelegt, dass die Körneranlagerung bei den Säugern ausserhalb der Schwanzmanchette erfolgt, und diese mit in das Verbindungsstück als innerste Schicht hineingezogen wird. Meves hat dagegen das vorgängige Schwinden der Schwanzmanchette betont. Ich darf nach nochmaliger genauer Prüfung des *Phalangista*-Materials gern das Zugeständniss machen, dass hier eine Schwanzmanchette nicht in Betracht kommt, da sie gar nicht das Hauptgebiet der Verbindungsstückbildung erreicht. Ihr weiteres Schicksal konnte ich nicht erkennen. Es ist danach zuzugeben, dass sie ohne Betheiligung beim Spermienaufbau zu Grunde gehen kann.

Was nun die Mitochondriaauflagerungen selbst betrifft, so möchte ich daran erinnern, dass nach meiner unzweideutig ausgesprochenen Anschauung von diesen Gebilden dieselben innerhalb von Cytoplasmafäden liegen. Es ist danach selbstverständlich, dass ich nie behaupten wollte, dass der chondriogene Verbindungsstückmantel ohne Betheiligung des Cytoplasmas entsteht. Gerade auch an dem Beutlermaterial habe ich sehr wohl gesehen, dass das Substrat der Mantelbildung aus Cytoplasma besteht und die Hülle durch die gemeinsame Thätigkeit des Cytoplasmas und der Körner zur Ausbildung gelangt. Auch wenn die Mitochondria nicht gefärbt und nicht conservirt sind, kann man den spiraligen Bau des Verbindungsstückes wahrnehmen. Der Faden ist dann viel feiner und lockerer gewunden als bei Darstellung der Körner, durch die das massige, solide Bild des Verbindungsstückes, welches der lebenden Spermie entspricht, zu Stande kommt. Der Vorgang wird also vermuthlich der sein, dass das Cytoplasmasubstrat bereits spiralig gebaut ist, während die Körner sich um den Axenfaden häufen und dann erst durch die Einlagerung und Verschmelzung der Körner innerhalb der Cytoplasmaspirale die chondriogene Spirale zur Ausbildung gelangt.

Eine ganz ausserordentliche Entwickelung zeigt bei den Beutlern, wie auch v. Korff berichtet, die Mantelbildung der Geissel ausserhalb des Verbindungsstückes im Hauptstück bis ins Endstück. Die Frage

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach seiner Herkunft, die auch v. Korff erörtert, scheint mir bei den Marsupialiern ganz eindeutig lösbar. Es ist bei diesen Objecten mit aller Sicherheit festzustellen, dass die Mantelbildung weit hinaus in einem Gebiet der Geissel erfolgt, wo nie Zellsubstanz hingelangt. Wenn nämlich bei anderen Objecten die Mantelbildung der Geissel erst in Stadien sichtbar wird, wo die Darstellung des Spermioplastenleibes unsicher wird, so setzt bei den Marsupialiern die Mantelbildung des Hauptstückes schon in viel früheren Stadien ein, wo diese Schwierigkeit nicht besteht. Sie ist nämlich während der vierten Periode bereits unverkennbar, wo hinter der von mir als Geisselporus betrachteten Stelle, bis zu welcher der Axenfaden als einfache scharfe Linie verläuft, eine deutliche dreifache Linie erscheint, deren mittlere dem feinen Axenfaden entspricht, während die beiden seitlichen die Mantelgrenze bezeichnen. Im fünften Stadium kann man in dem Mantel eine feine Querstreifung wahrnehmen, die an der reifen Spermie ganz auffällig ist.

Wenn wir nun einerseits sicher feststellen können, dass der Zellleib nicht auf die Geissel vorrückt und etwa dort in den Mantel umgeformt wird, so wird uns andererseits die Vorstellung, dass der Geisselfaden seine Hüllen selbst secernirt, wohl ebenso unsympathisch sein, weil kaum anzunehmen ist, dass in dem Geisselfaden ein hinreichend lebhafter Stoffwechsel für diese Thätigkeit bestehen kann. Die Untersuchung der Beutlergeisseln kann aber nicht zweifelhaft lassen, dass die Geissel während der Spermioplastenmetamorphose ein sehr lebhaftes Wachsthum erfährt, und dieses Wachsthum kann nicht anders stattfinden, als dass vom Zellleib her neue Substanz vorgeschoben wird, also die primitive Geisselsubstanz nach dem hinteren Ende rückt. Wir werden danach annehmen dürfen, dass das nahezu freie Geisselendstück der primären Centralgeissel entspricht, dass dagegen in späteren Stadien das vorwachsende Material von der Zelle aus bereits mit einem Mantel versehen vorgeschoben wird. In diesem Falle stellt der Mantel des Hauptstückes eine am Geisselporus vor sich gehende cuticuläre Ausscheidung der Zelle dar.

Uebrigens macht auch der Kopf in dieser Phase noch einige Veränderungen durch, von denen wenigstens eine bei *Perameles* auftretende sicher ein wirklicher Entwickelungsvorgang ist. Ganz zweifellos dehnt sich die Einkerbung des Hinterpols bei dieser Species im vorliegenden Stadium noch etwas weiter gegen den vorderen Kopfabschnitt aus, so dass sich die beiden Seitenschenkel noch verlängern. Der Kopf erhält hierdurch das äusserst zierliche Bild einer Pfeilspitze. Bei *Phalangista* wird ein ähnlicher Vorgang von v. Korff in Abrede gestellt, doch will mir auch scheinen, als ob die Seitenschenkel sich auch hier noch etwas verlängern und zuspitzen. Wahrscheinlich findet sich der Vorgang aber, nach der von Fürst abgebildeten definitiven Form zu urtheilen, auch bei *Phascogale* sehr intensiv ausgeprägt. Weniger wieder bei *Metachirus*.

Dagegen halte ich die von v. Korff beschriebene und auch mir wohlbekannte nunmehrige Axendrehung des Kopfes für keinen wesentlichen Entwickelungsvorgang. Ich hatte, wie schon erwähnt, auch schon früher wohl bemerkt, dass sich der Kopf später wieder mit seiner Längsaxe in die Richtung der Geissel stellt und hatte das für ein Fortschreiten der von mir angegebenen ersten Axendrehung gehalten, durch welches der genetische Vorderpol der Spermie nach hinten verlagert wird, so dass wie bei *Bombinator* der genetische Hinterpol des Kopfes zum functionellen Vorderpol wird. Da diese Auffassung sicherlich unzutreffend ist, müsste ich annehmen, dass der Kopf die früher gemachte Axendrehung wieder zurück machte. Aus anderen Gründen ist mir aber noch wahrscheinlicher, dass diese Rückdrehung überhaupt nicht thatsächlich erfolgt, sondern dass die scheinbare Längsrichtung der Köpfe dieses Stadiums nur eine mechanische Folge des gegenseitigen Druckes ist, den sie bei der jetzt etwas dichteren Lagerung auf einander ausüben und der durch den seitlichen Druck der umlagernden Spermiden auf die ganzen Spermioplasten ausgeübt wird. Wenigstens tritt, wie auch v. Korff berichtet, im nächsten Stadium, bei der Reifung, wieder die Querstellung des Kopfes zu Tage; es ist doch schwer vorstellbar, dass diese Drehungen immer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als Entwickelungsvorgänge erfolgen sollten und viel wahrscheinlicher, dass bei Aufhebung der mechanischen Ursache die typische Querstellung wieder von selbst deutlich wird.

Die letzte Periode bringt die Reifung der Spermien durch Schwund des Spermioplastenleibes und durch eine letzte Hüllenbildung. Was den ersteren Punkt betrifft, so habe ich meine Ansicht schon bei den Monotremen auseinandergesetzt. Bei den Beutlern sehe ich ebenfalls die Bilder, die von den Voruntersuchern auf Abstossung von Zelllappen bezogen werden, nämlich protoplasmatische Massen mit groben, stark tingiblen Körnern. Aber ich muss betonen, dass ich, solange diese Massen sichtbar sind, auch Andeutung der Zellmembran um sie erkenne, und dass ich nie neben reifen Spermien freien Zelldetritus finde, solange ich ausschliessen kann, dass nicht artificielle oder atypische Entwickelungen vorliegen. Da wir in jedem Hoden auch ganze Spermiocyten und Spermiden in den Kanälchenlumen und sogar im Nebenhoden finden, könnten natürlich auch gelegentlich Spermioplastenlappen der Reifungsperiode mit ausgestossen werden. Ich leugne aber, dass bei irgend einem Säuger diese freien Massen einen typischen Befund der Spermienreifung bilden. Vielmehr sehe ich alle Stadien der Reduction des Zellleibes in der Weise, dass der färbbare Inhalt, der vielleicht einen dotterartigen Nährbrei der Spermien noch während ihrer Reifung bildet, schnell schwindet und die Membran sich anlegt, um die letzten Hüllen zum Verbindungsstück und Kopf zu liefern. Der letzte Rest der Membran reicht bis an die Grenze des Verbindungsstückes, wo der centrosomale Ring als Jensen'sche Endscheibe sichtbar ist.

Die reifen Spermien der Beutler sind durch Selenka, Fürst, v. Korff bekannt.

Wir sehen, dass sie trotz ihrer bizarren Formen durch die genetische Analyse als echte Säugerspermien gekennzeichnet sind, in allen ihren Theilen und der Anordnung dieser Theile durchaus diesem Typus folgen, ihn ins Groteske übertreibend. Nur einen Punkt muss ich noch abweichend von v. Korff erwähnen: die Stellung des reifen Spermienkopfes zur Geissel. Ich kann an meinem Material, wo ich reichlich bei den verschiedenen Species ausser *Phascolarctos* isolirte Spermien aus den Nebenhoden untersuchte und von *Phalangista* auch das lebende Sperma beobachtete, nur versichern, dass immer eine erhebliche Knickung der Axen zwischen Kopf und Geissel besteht, so dass sich, wie ich mich deutlich zu erinnern glaube, bei *Phalangista* ein Vorwärtsschieben der reifen Spermien mit der flachen Kopfseite nach vorn vollzieht. Bei *Perameles* ist an dem gehärteten Material regelmässig eine starke Krümmung des Verbindungsstückes sichtbar, so dass der vorderste Theil der Spermien in Seitenansicht eine gewisse Aehnlichkeit mit einem Geierkopf erhält. Es wäre zu untersuchen, ob diese Krümmung artificiell ist, oder den Bewegungsmodus der Spermie bestimmt.

Die Spermiogenese der Marsupialier schliesst nicht so wichtige biologische Fragen ein wie die der Monotremen. Ich hoffe aber gezeigt zu haben, dass sie mancherlei Anregendes bietet, und noch manche interessante Frage einer weiteren Verfolgung harrt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel LXIV.

Spermiophylogenese der Marsupialier.

Fig. 1. *Perameles*, Hoden, Vorbereitungsperiode. Vergr. 1500 : 1 (ausser D_3). *B* Neugebildete Spermiogonie (Uebergangsspermiogonie). C_1 C_2 Ersatzspermiocyten. C_3 Synapsis. C_4—C_5 Dichter Knäuel. C_6 C_7 Lockerer Knäuel. C_8 Längsspaltung und Segmentirung der Chromosomen.

„ 2. Erste Reifungstheilung. C_9 Ringbildung der Chromosomen, Prophase. C_{10} Metaphase. C_{11} Dyaster. C_{12} Teleophase.

„ 3. Zweite Reifungstheilung. D_1 Präspermide (Ebner'sche Zelle). D_2 Spirem. D_3 Längsspaltung der Chromosomen (Vergr. 1200 : 1). D_4 Prophase. D_5 Metaphase. D_6 Teleophasen. *E* Spermiden.

„ 4. *Perameles*, Flachschnitt eines Hodenkanälchens. Vergr. 900 : 1. *A* Sertoli'sche Zellen (fast nur die Kerne sichtbar). *B* Spermiogonie. *C* Spermiocyten (Stadium des dichten Knäuels C_5).

„ 5. *Phalangista*, Querschnitt des Samenkanälchenepithels. Vergr. 1200 : 1. *A* Sertoli'sche Zellen mit grösserem Zellleib, Fetttröpfchen enthaltend. *B* Spermiogonien in Vermehrungstheilungen. *C* Spermiocyten (Uebergang des dichten in den lockeren Knäuel C_6). *E* Neugebildete Spermiden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

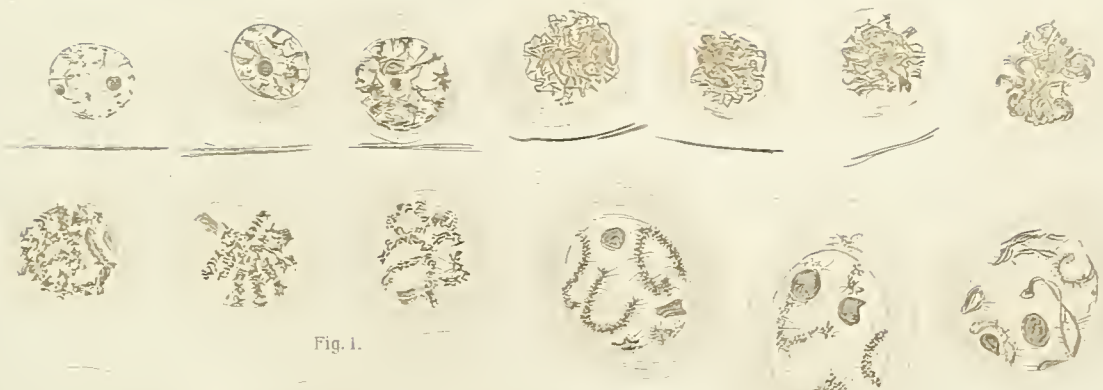


Fig. 1.

Fig. 2.

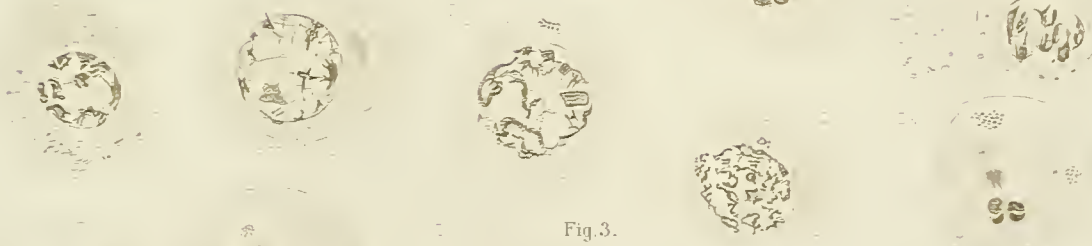
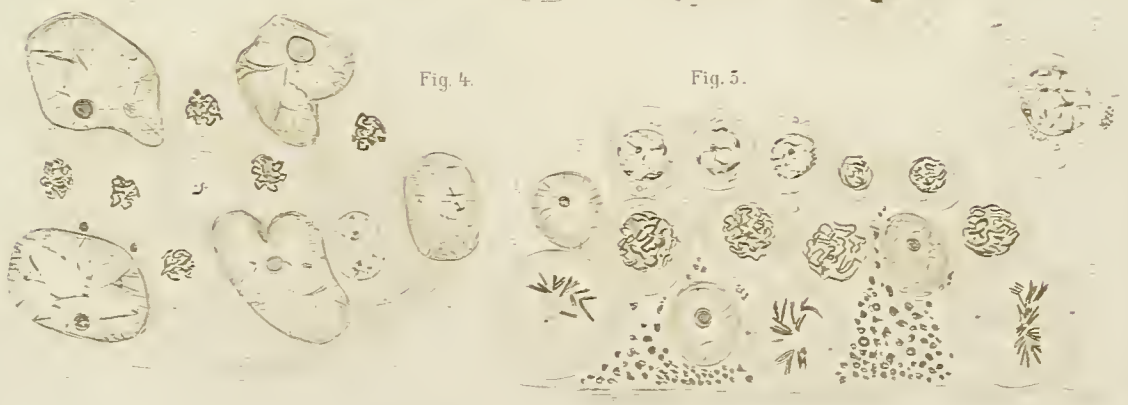


Fig. 3.

Fig. 4. Fig. 5.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel LXV.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel LXV.

Spermiohistogenese der Marsupialier.

Fig. 6. Spermiohistogenese von *Perameles*. Vergr. 1200 : 1, nur F_6 und G 1500 : 1. E Spermide. F Spermioplasten. F_1 I. Phase, Anlagerung der Centrosomen und der Archiplasmavacuole an den Kern. F_2 II. Phase, Polstellung von Centrosomen und Vacuole. F_3 III. Phase, Chromatinanreicherung. F_4 IV. Phase, Chromatinverdichtung, Transformation der Kopfkappe und des Kerns. *** Drei verschiedene Ansichten desselben Stadiums. F_5 V. Phase, Abrücken des Centrosomenrings vom Kern, Bildung der Verbindungsstückspirale. F_6 VI. Phase, Schrumpfung des Zellleibs, Reifung. G Kopf und Verbindungsstück der reifen Spermie in Seitenansicht aus dem Nebenhoden.

„ 7. Einige Stadien der Spermiohistogenese von *Phalangista*. Mitochondriafärbung. Vergr. 1200 : 1. Bezeichnung wie Fig. 6.

„ 8. Einige Stadien der Spermiohistogenese von *Phascolarctos*. Bezeichnung wie Fig. 6. *G?* Fragliches Bild der reifen Spermie aus dem Lumen der Samenkanälchen.

„ 9. Aeussere Schichten des Samenkanälchens von *Phascolarctos*. Vergr. 1200 : 1. A Sertoli'sche Zellen mit Lubarsch'schen Krystallen. B Spermiogonien.

„ 10. Stück der Kanälchenwand von *Perameles*, Spermioplastenphase F_5. Vergr. 1200 : 1. A Sertoli'sche Zellen mit Symphorese der Spermioplasten. B Spermiogonien. C Spermiocyten (Stadium etwa C_6). E Spermiden. F Spermioplasten (V. Phase).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ZOBODAT - 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 Spermiogenese der Marsupialier. 439-458