ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und **W. Waldeyer**
in Berlin

Fünfundachtzigster Band
II. Abteilung
Mit 13 Tafeln und 15 Textfiguren

BONN
Verlag von Friedrich Cohen
1914

9596

6998

Inhalt.

Abteilung II.

Erstes Heft. Ausgegeben am 22. Mai 1914. Seite

Verfolgung des Mittelstückes des Echinidenspermiums durch die ersten Zellgenerationen des befruchteten Eies. Von Friedrich Meves in Kiel. Hierzu Tafel I und II 1

Zweites Heft. Ausgegeben am 30. Juni 1914.

Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria. Von Emil Witschi. Hierzu Tafel III—VIII und 7 Textfiguren 9

Über die feinere Struktur des Ovarialeies von Aurelia aurita L. Von R. Tsukaguchi (Osaka, Japan). (Aus dem Anatomischen Institut in Kiel.) Hierzu Tafel IX 114

Drittes Heft. Ausgegeben am 10. Juli 1914.

Studien zur Zeugungslehre. Dritte Mitteilung. Kurze Bemerkungen über die Chromatinverhältnisse in der Spermatogenese, Ovogenese und Befruchtung des Distomum turgidum Brandes (sp.?). Von Fritz Levy. (Aus dem Anatomisch-Biologischen Institut der Universität Berlin.) Hierzu Tafel X und 1 Textfigur 125

Die intrauterine Umbildung der Spermien bei Ascaris. Von D. Tretjakoff, Odessa. Hierzu Tafel XI—XIII und 1 Textfigur 135

Viertes Heft. Ausgegeben am 25. September 1914.

Über die Restitutions- und Involutionsvorgänge bei operierten Exemplaren von Ciona intestinalis Flem. (Teil I) nebst Bemerkungen über den Wert des Negativen für das Potenzproblem. Von Prof. Dr. Jan Hirschler (Universität Lemberg). (Aus dem Anatomisch-Biologischen Institut a. d. Berliner Universität.) Hierzu 6 Textfiguren 205

Verfolgung des Mittelstückes des Echinidenspermiums durch die ersten Zellgenerationen des befruchteten Eies.

Von
Friedrich Meves in Kiel.

Hierzu Tafel I und II.

In einer 1912 erschienenen Arbeit habe ich das Verhalten des plastosomatischen Mittelstückes des Echinidenspermiums bei der Befruchtung studiert. Ich fand, dass das Mittelstück sich vom Kopf des eingedrungenen Samenfadens loslöst und frei im Eiprotoplasma zu liegen kommt; dass es sodann mit dem Spermakern und dem von Dotterkügelchen freien „hellen Fleck", welcher neben dem Spermakern auftritt, auf den Eikern zuwandert. Auf Grund meiner Beobachtungen am Ascarisei (1911) hatte ich erwartet, dass das Mittelstück nach diesem Zeitpunkt alsbald in Körner zerfallen würde, welche sich mit den Eiplastochondrien vermengen würden. Es gelang mir aber auf den anschliessenden Stadien niemals, irgendwelche Zerfallserscheinungen am Mittelstück zu beobachten: vielmehr vermochte ich in einer grossen Anzahl von Fällen zu konstatieren, dass das Mittelstück in unveränderter Form erhalten bleibt und bei der ersten Teilung in eine der beiden Blastomeren übergeht.

Ich habe nunmehr die weitere Verfolgung des Mittelstückes bei der Eifurchung von Parechinus miliaris aufgenommen.

Das Material dafür habe ich zum Teil, wie schon bei meiner ersten Arbeit, hier in Kiel von lebenden Seeigeln gewonnen, welche ich mir von List auf Sylt schicken liess, zum Teil habe ich es (mit Unterstützung der Königl. Preussischen Akademie der Wissenschaften) im August 1913 bei einem zweiten Aufenthalt auf der schwedischen zoologischen Station Kristineberg gesammelt, wo ich wiederum von den Herren Prof. Dr. Hj. Théel und Dr. Hj. Östergren in liebenswürdigster Weise aufgenommen wurde.

Das Ei von Parechinus hat gegenüber demjenigen anderer Seeigelarten den Vorzug, dass die Furchung bei ihm sehr rasch

verläuft; das 16-Zellenstadium wird schon nach ca. $2^3/_4$ Stunden erreicht.

Die angewandte Technik war dieselbe, deren ich mich bei meiner ersten Arbeit (1912) bedient habe, so dass ich den Leser auf das dort Gesagte verweisen kann.

Das Resultat meiner Untersuchung nehme ich kurz vorweg; es besteht darin, dass ich auch im weiteren Verlauf der Furchung, soweit ich sie verfolgt habe, das ist bis zum 32-Zellenstadium, niemals eine Zerlegung des Mittelstückes beobachtet habe; dagegen habe ich in einer grossen Anzahl von Keimen verschiedenen Alters bis zu dem genannten Entwicklungsstadium hin Mittelstücke aufgefunden, die in ihrer Form gänzlich unverändert waren.

Es bedarf wohl keiner Erwähnung, dass die Auffindung dieses winzigen Spermienbestandteiles in den Zellen des sich furchenden Keimes sehr schwierig ist. Sie ist überhaupt nur dadurch möglich, dass die Gestalt des Mittelstückes eine so ausserordentlich charakteristische ist: in Flächenansichten präsentiert es sich als Ring, in Kantenansichten sehen die optischen Querschnitte des Ringes bei Einstellung auf den durchbohrenden Kanal wie zwei entgegengesetzt gestellte Kommata aus (man vergleiche Meves 1912, S. 99). Verwechslungen erscheinen denkbar mit ringförmigen Zwischenkörperchen (besonders dann, wenn die neugebildeten Zellwände, zwischen denen das Zwischenkörperchen liegt, mit der Ebene des Objektträgers einen spitzen Winkel bilden) oder mit nicht völlig entfärbten Dotterkügelchen, welche sich zuweilen als „Ringgranula" präsentieren, lassen sich aber bei sorgfältiger Prüfung wohl stets vermeiden.

Bevor ich zu einer näheren Beschreibung meiner Befunde an der Hand der beiden Taf. I und II übergehe, sei der Verlauf der Furchung noch einmal (vergl. 1912, S. 116) kurz skizziert.

Das noch ungefurchte Seeigelei besitzt eine Polarität, welche bei Strongylocentrotus, wie wir durch Selenka und Boveri wissen, durch sichtbare Differenzierung (das ist durch einen Pigmentring, welcher die vegetative Hälfte des Eies umzieht) gekennzeichnet ist. Die erste Teilung ist meridional: ebenso auch die zweite, welche rechtwinklig zur Ebene der ersten verläuft und vier gleich grosse Blastomeren liefert. Die dritte Teilung dagegen ist eine äquatoriale; der Keim besteht nach

ihrem Ablauf aus acht gleich grossen Blastomeren, welche in zwei Ringen von je vieren übereinander liegen. Das 16-Zellenstadium wird dadurch erreicht, dass die vier Zellen der animalen Hälfte durch eine meridionale und äquale Teilung in acht, die sogenannten Mesomeren, zerfallen, während die vier Zellen der vegetativen Hälfte durch eine äquatoriale inäquale Teilung nach unten hin vier kleinere Zellen abschnüren und auf diese Weise vier grosse Makromeren und vier kleine Mikromeren bilden. Weitere Teilungen, durch welche der Grössenunterschied zwischen den Abkömmlingen der Makromeren, Mesomeren und Mikromeren immer mehr ausgeglichen wird, führen zur Bildung der Blastula. Eine aus den Mikromeren entstehende Zellkappe am vegetativen Pol der Blastula liefert später das primäre Mesenchym und somit das Larvenskelett: Abkömmlinge der Makromeren bilden das Entoderm und das sekundäre Mesenchym; die Zellen der animalen Hälfte, die Abkömmlinge der Mesomeren, nebst einem Anteil von Zellen der vegetativen Hälfte, liefern das Ektoderm (man vergl. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, allgemeiner Teil, dritter Abschnitt, 1909, S. 20).

In der letzten Figur (18) meiner vorigen Abhandlung habe ich einen Schnitt durch ein 2-Zellenstadium abgebildet, dessen Kerne sich in Teilungsruhe befinden: das Mittelstück liegt auf der äquatorialen Seite des einen Tochterkernes, zwischen ihm und der neugebildeten Zellwand.

In dem in Fig. 1 der vorliegenden Arbeit wiedergegebenen Schnitt durch ein 2-Zellenstadium, welcher senkrecht zur Eiachse geführt ist, stehen beide Zellen schon wieder unmittelbar vor Eintritt der Zelldurchschnürung. Die auseinander gerückten Tochterchromosomen haben sich in kleine Bläschen umgewandelt. Das Mittelstück ist in der linken Zelle rechts unten von der oberen Gruppe der Chromosomenbläschen gelegen und präsentiert sich in Kantenansicht.

Fig. 2 betrifft einen Schnitt senkrecht zur Eiachse durch ein 4-Zellenstadium, welches ruhende Kerne aufweist. Zwischen den beiden rechts gelegenen Zellen ist das Zwischenkörperchen der letzten Teilung wahrzunehmen. Ein etwas grösseres deutlich ringförmiges Zwischenkörperchen, welches augenscheinlich von der

ersten Teilung herrührt, liegt frei in der Höhle zwischen den vier Blastomeren. Bei Betrachtung des letzteren erkennt man, dass zusammen mit dem ringförmigen Zwischenkörperchen bei den Furchungsteilungen eine allerdings nur sehr geringe Menge Protoplasma ausgeschieden wird.[1]) Das Mittelstück liegt (in Kantenansicht) in der rechten oberen Zelle an der linken Seite des Kernes.

Fig. 3 stellt einen Schnitt durch ein 4-Zellenstadium dar, welcher der Länge nach durch die Eiachse oder parallel derselben gelegt ist. Die Zellen sind in Ausführung der dritten äquatorialen Teilung begriffen. Die Tochterchromosomen sind bereits wieder in zwei Platten auseinandergerückt. Zwei diametral einander gegenüberliegende Zellen sind ganz im Schnitt, eine dritte im Anschnitt getroffen. Das Mittelstück findet sich in der linken Zelle; es liegt der Zellperipherie (rechts) auffallend nahe.

Fig. 4 ist ein parallel der Achse geführter Schnitt durch ein 8-Zellenstadium, dessen Zellen sich in Teilungsruhe befinden; von den acht Zellen sind sechs getroffen, davon zwei im Anschnitt. Die rechte untere Zelle enthält das Mittelstück, welches von der Fläche gesehen wird.

Animale und vegetative Seite des Keims lassen sich auf diesem Stadium (Fig. 4) noch nicht unterscheiden. Dagegen ist dies bereits möglich auf dem 8-Zellenstadium der Fig. 5, dessen Zellen schon wieder ein vorgerücktes Stadium der Mitose erreicht haben. Obgleich die Zelleibsteilung noch nicht begonnen hat, kann man dennoch von den beiden unteren Blastomeren, in denen die Teilungsspindeln eine exzentrische Lage einnehmen, auf Grund dieser Erscheinung mit Bestimmtheit behaupten, dass sie der vegetativen Hälfte angehören. Das Mittelstück erblickt man in dieser Figur in der linken oberen Zelle, das ist also in einer animalen Blastomere.

Fig. 6 ist ein weiteres 8-Zellenstadium, von welchem aber nur vier Zellen im Schnitt getroffen sind. Die beiden unteren Zellen, von denen die linke das Mittelstück enthält, sind im Begriff, eine Mikromere abzuschnüren, gehören also der vegetativen Hälfte an. Der untere Pol der Teilungsspindel, an welchem die Mikromerenbildung erfolgt, wird von einer schalenförmigen (in

[1]) Die gleiche Beobachtung kann man an zwei etwas verschieden grossen Zwischenkörperchen machen, welche in Fig. 9 frei in der Furchungshöhle gelegen sind.

der Seitenansicht halbmondförmigen) Masse einer dunkel gefärbten Substanz eingenommen. Das Mittelstück würde in Fig. 6 beim Fortgang der Zelleibsteilung in einer Makromere zu liegen kommen.

In Fig. 7 haben wir ein 16-Zellenstadium (mit ruhenden Kernen) vor uns, bei welchem das Mittelstück in einer Makromere gelegen ist. In anderen Fällen findet man es in einer Zelle der animalen Hälfte (Mesomere); dagegen habe ich es niemals in einer Mikromere angetroffen.

Bis zum 16-Zellenstadium (Fig. 7) inklusive habe ich ein Erhaltenbleiben des Mittelstückes auf allen Furchungsstadien in einer grossen Anzahl von Fällen konstatieren können. Aus der Zeit vom 16- bis zum 32-Zellenstadium inklusive habe ich weniger Material untersucht, und sind meine Befunde schon daher weniger zahlreich; es ist aber auch zu bedenken, dass die Schwierigkeiten der Auffindung immer mehr wachsen.

Wahrscheinlich schon bei dem Keim der Fig. 8, jedenfalls aber bei demjenigen der Fig. 9 haben sich die Zellen der animalen Hälfte weiter gefurcht; in Fig. 9 dürfte die Anzahl der Blastomeren 24 betragen. Das Mittelstück ist bei beiden Keimen in Zellen der animalen Hälfte enthalten.

Schliesslich habe ich in Fig. 10 noch einen Schnitt durch ein 32-Zellenstadium wiedergegeben. Wenn dieser Schnitt, wie ich glauben möchte, der Länge nach durch die Eiachse oder parallel derselben geführt und auf der Tafel in gleicher Weise wie die anderen orientiert ist, so findet sich das Mittelstück hier wie in Fig. 9 in einer der animalen Hälfte angehörigen Zelle, welche dem Äquator zunächst gelegen ist.

Von der Vorstellung ausgehend, dass es sich bei den Plastosomen um ein Ausgangsmaterial für protoplasmatische Differenzierung handelt, habe ich mir 1908 die Anschauung gebildet, dass die plastosomatische Substanz des Spermiums bei der Übertragung der erblichen Eigenschaften beteiligt ist.

Die 1912 von mir gefundene Tatsache, dass das Mittelstück des Echinidenspermiums bei der ersten Furchungsteilung in eine der beiden Blastomeren übergeht, schien dieser Auffassung zunächst zu widersprechen, liess sich aber, wie ich glaubte, in folgender Weise damit in Übereinstimmung bringen.

Van der Stricht hatte 1909 entdeckt, dass bei der Fledermaus der Schwanz des Spermiums, dessen Verbindungsstück von einer Plastochondrienhülle umkleidet wird, einer der beiden ersten Blastomeren zuerteilt wird: die gleiche Feststellung hatte Lams (1910) beim Meerschweinchen gemacht. Van der Stricht (1909), Lams (1910) und Henneguy (Diskussion zu Lams, 1910) hatten an diesen Befund die Hypothese angeknüpft, dass diejenige Blastomere, welche den Spermienschwanz und mit ihm die männlichen Plastochondrien erhält, den eigentlichen Embryo, die andere Blastomere dagegen den Trophoblasten bilde.

Diese Hypothese habe ich 1912 geglaubt auf das Seeigelei übertragen zu dürfen. Aus dem Seeigelei entwickelt sich zunächst eine bilateral symmetrische Larve, der sogenannte Pluteus. Aus letzterem entsteht der junge Seeigel nicht direkt, bezw. durch weitere Umwandlung, sondern als ein Neugebilde, welches aus einer inneren Knospe, der sogenannten „Seeigelanlage" oder „Seeigelscheibe" hervorgeht, die den Larvendarm umwächst. Dabei gehen zahlreiche Teile des Larvenkörpers, welche zu dem neuen Bau nicht benutzt werden, zugrunde, werden abgestossen oder resorbiert. Ich hielt es nun für möglich, dass die untergehenden Teile des Pluteus aus Zellen entstehen, welche bei der Furchung keine Mittelstückssubstanz erhalten haben, dass dieses Material vielmehr ausschliesslich denjenigen Zellen reserviert wird, welche in das definitive Tier[1]) übergehen. Dazu war es nötig, dass auch diejenigen Zellen der vegetativen Blastulahälfte, von welchen die Bildung des Larvendarms ausgeht, mit Mittelstücksmasse versorgt werden: ich stellte mir damals vor, dass dies auf dem Wege über eine Makromere möglich sei.

Auf Grund der Schicksale des Mittelstückes, welche ich in der vorliegenden Arbeit festgestellt habe, kann es nun aber wohl als ausgeschlossen gelten, dass männliche plastosomatische Substanz in die Zellen des Larvendarms (und der „Vasoperitonealblasen") hineingelangt.

Man wird daher in meinen Befunden am Seeigelei vielfach wohl mehr einen Beweis für das „Kernmonopol der Vererbung"

[1]) In meiner Arbeit aus dem Jahre 1912 liest man S. 117 in diesem Satz statt „definitives Tier": „Anlage des jungen Seeigels"; mit letzterer Bezeichnung war, wie aus dem Zusammenhang hervorgeht, damals nicht etwa nur die sogenannte „Seeigelanlage" (in Anführungszeichen) oder „Seeigelscheibe" gemeint.

erblicken, als den Gegenbeweis, den ich zu finden gehofft hatte. Ich glaube demgegenüber immer noch an die Möglichkeit denken zu dürfen, dass das Mittelstück in die sogenannte „Seeigelanlage" oder „Seeigelscheibe" übergeht. Jedenfalls aber möchte ich im Hinblick besonders auf meine Beobachtungen am Ascarisei (1911) daran festhalten, dass es tatsächlich Fälle gibt, in denen die plastosomatische Substanz des Spermiums bei der Vererbung beteiligt ist; um so mehr, als ich in der Lage bin, demnächst ein neues Beispiel einer „Aussaat" männlicher Plastochondrien bei der Befruchtung beschreiben zu können.

Literaturverzeichnis.

Boveri, Th., 1901: Über die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 34.

Lams, H., 1910: Recherches sur l'oeuf de Cobaye (Cavia Cobaya). Maturation, Fécondation, Segmentation. Comptes rendus de l'Association des Anatomistes, douzième Réunion, Bruxelles.

Meves, Fr., 1908: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.

Derselbe, 1911: Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76.

Derselbe, 1912: Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. II.

Selenka, E., 1883: Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. II. Heft. Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden.

Van der Stricht, O., 1909: La structure de l'oeuf des Mammifères (Chauve-Souris, Vesperugo noctula). Troisième partie. L'oocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la fécondation et au début de la segmentation. Mémoires publiés par la Classe des Sciences de l'Acad. Royale de Belgique, 2. sér., t. 2.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I und II.

Die Abbildungen der Taf. I und II sind mit Zeiss' Apochromat 2 mm (Apertur 1,30) und Kompensationsokular 8 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates entworfen. Der Abstand der Zeichenebene von der Ebene des Tisches betrug 17 ½ cm. Die Abbildungen betreffen Schnitte durch Keime von Parechinus miliaris, welche mit dem Altmannschen Gemisch fixiert und mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann gefärbt worden sind. Nur diejenige Blastomere eines jeden Keimes, welche das Mittelstück enthält, ist in der Zeichnung ausgeführt.

Tafel I.

Fig. 1—4. Keime im Alter von $1^1/_4$ bis $2^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung. Schnittrichtung bei Fig. 1 und 2 senkrecht zur Eiachse, bei Fig. 3 und 4 der Länge nach durch die Eiachse oder parallel derselben.

Fig. 1. 2-Zellenstadium, $1^1/_4$ Stunden nach der Befruchtung. Mittelstück (in Kantenansicht) in der linken Zelle rechts unten von der oberen Gruppe der Chromosomenbläschen.

Fig. 2. 4-Zellenstadium, 1 Stunde 35 Minuten nach der Befruchtung. Mittelstück (in Kantenansicht) in der rechten oberen Zelle an der linken Seite des Kernes. Zwischenkörperchen frei in der Furchungshöhle.

Fig. 3. 4-Zellenstadium, 2 Stunden nach der Befruchtung. Drei Zellen getroffen, eine davon im Anschnitt. Mittelstück (in Kantenansicht) in der linken Zelle rechts nahe der Peripherie.

Fig. 4. 8-Zellenstadium, $2^1/_4$ Stunden nach der Befruchtung. Sechs Zellen getroffen, zwei davon im Anschnitt. Mittelstück (in Flächenansicht) in der rechten unteren Zelle, links unten vom Kern.

Tafel II.

Fig. 5—10. Keime im Alter von 2 Stunden 40 Minuten bis 3 Stunden 10 Minuten nach der Befruchtung. Schnittrichtung der Länge nach durch die Eiachse oder parallel derselben.

Fig. 5. 8-Zellenstadium, 2 Stunden 40 Minuten nach der Befruchtung. Sechs Zellen im Schnitt. Mittelstück (in Flächenansicht) in der linken oberen Zelle.

Fig. 6. 8-Zellenstadium, 2 Stunden 40 Minuten nach der Befruchtung. Vier Zellen im Schnitt; die beiden unteren im Begriff, eine Mikromere abzuschnüren. Mittelstück (in Kantenansicht) in der linken unteren Zelle.

Fig. 7. 16-Zellenstadium, 2 Stunden 40 Minuten nach der Befruchtung. Sieben Zellen im Schnitt. Mittelstück (in Kantenansicht) in einer Makromere.

Fig. 8. Die Anzahl der Furchungszellen dürfte mehr als 16 betragen; 2 Stunden 40 Minuten nach der Befruchtung. Acht Zellen im Schnitt. Mittelstück (in Kantenansicht) in einer Zelle der animalen Hälfte.

Fig. 9. Die Anzahl der Furchungszellen dürfte 24 betragen; 3 Stunden 10 Minuten nach der Befruchtung. Neun Zellen im Schnitt. Mittelstück (in Kantenansicht) in einer Zelle der animalen Hälfte. Zwei Zwischenkörperchen frei in der Furchungshöhle.

Fig. 10. 32-Zellenstadium, 3 Stunden 10 Minuten nach der Befruchtung. 15 Zellen im Schnitt. Mittelstück (in Kantenansicht) in einer Zelle der animalen Hälfte.

Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria

Von

Emil Witschi

Hierzu Tafel III—VIII und 7 Textfiguren.

Inhalt.

Seite

Einleitung 9
Material und Methoden 13
I. Zusammenfassende Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria 16
II. Beschreibender Teil.
A. Bildung und Entwicklung der indifferenten Keimdrüse . . 23
B. Das Ovar 37
C. Der Hoden.
1. Direkte Hodenentwicklung 43
2. Indirekte Hodenentwicklung 56
a) Die Hodenentwicklung in den Kulturen A 15 und A 10 56
b) Die Entstehung von Hoden aus Ovarien in den Kulturen B und C 62
D. Die Überreifekultur 70
III. Allgemeiner Teil.
A. Die Geschlechtsstränge der Urniere 73
B. Die Keimzellen 86
C. Die Geschlechtsdifferenzierung 97

Einleitung.

Die umfangreichen Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung, welche Richard Hertwig an Fröschen angestellt hat, haben uns vor allem mit der wichtigen Tatsache bekannt gemacht, dass bei diesen Tieren die Geschlechtsverhältnisse äusserst labil und verhältnismässig leicht beeinflussbar sind. In besonders schöner Weise tun das seine Überreifeversuche dar. Überreife der Eier wurde von Hertwig dadurch erzielt, dass er Froschpärchen während der Eiablage aus der Kopula löste und die Weibchen, in deren Uteri sich noch ein ansehnlicher Rest von

Eiern befand, vom Männchen getrennt aufbewahrte. Später wurden dann die Tiere wieder vereinigt, oder es wurden die überreif gewordenen Eier den Uteri des Weibchens entnommen und künstlich befruchtet. Während sich nun aus den zur normalen Zeit abgelaichten Eiern eine Nachkommenschaft ergab, welche aus gleich viel Männchen und Weibchen zusammengesetzt war, so stieg der Prozentsatz der Männchen mit dem Grade der Überreife. Bei einer Überreife von 80—100 Stunden entstanden ausschliesslich nur noch Männchen.

Zu dem gleichen Resultat gelangte Kuschakewitsch in einer gleichfalls im Zoologischen Institut München ausgeführten Arbeit. Auch Pflüger hatte, ohne jedoch genauere Angaben zu machen, oder den Gegenstand weiter zu verfolgen, hervorgehoben, dass überreife Eier nur Männchen liefern.

Eine deutliche Beeinflussung der Geschlechtsnorm gelang auch Helen King (sie arbeitete mit Bufo lentiginosus), indem sie die Befruchtung der Eier entweder in hypertonischen oder in schwach angesäuerten Lösungen vornahm. Im ersten Falle ergab sich ein Überschuss von Weibchen, im zweiten ein solcher von Männchen.

Ausser durch Überreife hat Hertwig auch durch andere Faktoren eine Veränderung der Geschlechtsziffern hervorzurufen versucht. Dabei wollte es ihm als möglich erscheinen, dass das durch Temperatureinflüsse erreicht werden könne. Weil ihm aber die eigenen Versuche noch nicht ausreichend erschienen, so veranlasste er mich im Frühjahr 1912 dieselben in umfassender Weise zu wiederholen.

Bei seinen Untersuchungen war es Hertwig aufgefallen, dass unter dem Einfluss verschiedener Aussenbedingungen sich nicht nur die Geschlechtsziffern verändern, sondern oft auch in ganz auffälliger Weise der Rhythmus, in welchem die Keimdrüsen und manche andere Organe sich anlegen und entwickeln. Es war daher zu erwarten, dass eine vergleichende Untersuchung der verschiedenen Kulturen über manche noch nicht genügend bekannte Entwicklungsvorgänge einiges Licht verbreiten werde. Diese Erwartung hat sich denn auch als vollkommen berechtigt erwiesen.

Ich werde in dieser Arbeit lediglich über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen berichten, während das Problem der willkürlichen Geschlechtsbestimmung Gegenstand einer späteren

Veröffentlichung sein wird. Über die Entstehung der ersten Keimdrüsenanlage der Anuren und deren Weiterentwicklung zum Ovar sind wir durch einige neuere Untersuchungen ziemlich gut unterrichtet worden. Dagegen sind wir über die Hodenentwicklung noch wenig orientiert und einige der wichtigsten Bildungs- und Umwandlungsvorgänge, die sich hier geltend machen, sind bis jetzt noch nie beschrieben worden. Die Misserfolge der älteren Untersuchungen erklären sich aus der Tatsache, dass auf frühen Stadien keine sekundären Geschlechtsmerkmale vorhanden sind, welche die Bestimmung des Geschlechts der Tiere ermöglichen, und dass auch die Keimdrüsen selber die Geschlechtsunterschiede erst spät deutlich erkennen lassen. Es pflegen sich nämlich die Larven von Rana temporaria in der ersten Zeit ausschliesslich im Sinne von weiblichen Tieren zu entwickeln. Pflüger hat zum erstenmal darauf aufmerksam gemacht, dass in manchen Fällen noch zur Zeit der Metamorphose die Zahl der „Weibchen" jene der Männchen um ein Mehrfaches übertrifft. Da aber einige Überlegungen sowohl, als auch die Feststellung der Geschlechtsziffern für ältere ($1^1/_2$jährige und geschlechtsreife) Tiere keinen Zweifel darüber aufkommen liessen, dass schliesslich das Gleichgewicht zwischen beiden Geschlechtern hergestellt wird, indem sich ein Teil der wie Weibchen aussehenden Tiere in Männchen verwandelt, so kam Pflüger zu dem folgenden Schluss: „Bei jungen Fröschen gibt es dreierlei Tiere: Männchen, Weibchen und Hermaphroditen." Ein Pflügerscher Hermaphrodit ist also ein Tier, das zwar vorläufig ein Ovarium ausgebildet hat, über dessen definitives Geschlecht aber noch nicht entschieden ist. Es kann sich im Sinne eines Weibchens weiterentwickeln, oder aber sich in ein Männchen umwandeln. Nach dem Zahlenverhältnis, das zwischen Pflügerschen Hermaphroditen einerseits und geschlechtlich früh differenzierten Tieren andererseits vorliegt, lassen sich verschiedene Lokalrassen unterscheiden. Bei den in Europa verbreiteten, überwiegt die Zahl der Hermaphroditen meist um ein Beträchtliches; es ist sogar sicher, dass in vielen Fällen ausschliesslich Hermaphroditen gebildet werden und dass auf frühen Larvenstadien die sämtlichen Tiere die Merkmale ausbilden, welche für das weibliche Geschlecht charakteristisch sind.

Es ist nun nicht weiter verwunderlich, dass die älteren Untersucher als junge Hoden Stadien beschrieben haben, welche

ausschliesslich für das weibliche Geschlecht charakteristisch sind: denn bevor die Genese der Keimzellen einigermassen bekannt war, musste es eine äusserst schwierige Aufgabe sein, die hier vorliegenden komplizierten Verhältnisse zu entwirren.

Wie zum erstenmal O. Hertwig betont hat, sind in der Genese der Keimzellen zwei grosse Perioden auseinander zu halten: die Vermehrungsperiode und die Wachstumsperiode. Die letztere wird eingeleitet durch die charakteristischen Erscheinungen der Pseudoreduktion (Leptotän, Synaptän, Pachytän, Diplotän usw.).

Die Art, in welcher sich diese beiden Perioden auf den Entwicklungsgang der Geschlechtszellen verteilen, ist im männlichen und weiblichen Geschlecht erheblich verschieden.

Während sich im männlichen Geschlecht an die Pseudoreduktion sogleich die Reifeteilungen anschliessen, schiebt sich zwischen diese beiden Prozesse im weiblichen Geschlecht der sogenannte Keimbläschenzustand ein: ein Stadium, auf dem das Froschei ungefähr 3—4 Jahre zu verweilen pflegt. Da nun aber die beiden Geschlechter gleichzeitig geschlechtsreif werden (erste Brunstperiode gewöhnlich Ende des 4. Jahres), und die Spermiogenese nur eine kurze Spanne Zeit beansprucht, so ist es notwendig, dass ein erster Teil von weiblichen Keimzellen schon sehr viel früher ins Wachstumsstadium eintritt, als entsprechend die männlichen Keimzellen, welche die Samenfäden für die erste Brunst liefern sollen. (In beiden Geschlechtern bleibt ein Rest von Vermehrungszellen zurück, der das Ausgangsmaterial für spätere Brunstperioden darstellt.) Mit grosser Regelmässigkeit sieht man im weiblichen Geschlecht die ersten Wachstumszellen bei ca. 35 mm langen Larven auftreten. Je nach der Temperatur, in der die Kultur gehalten wurde, besitzen die Tiere dann ein Alter von 2—12 oder mehr Wochen. Im Hoden dagegen finden wir bis nach dem 3. Jahre ausschliesslich nur Vermehrungszellen und erst im Laufe des 4. Sommers tritt ein Teil von ihnen in die Wachstumsperiode ein.

Das Auftreten von Wachstumszellen während der Larvenentwicklung und der ersten Jahre überhaupt ist also durchaus für das weibliche Geschlecht charakteristisch, und hauptsächlich durch Berücksichtigung dieser Tatsache konnte es gelingen, über die Umbildung von Pflügerschen Hermaphroditen in Männchen ins klare zu kommen.

Vor kurzem (1910) hat Kuschakewitsch eine umfangreiche Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der männlichen Keimdrüse von Rana esculenta veröffentlicht. Dieser Autor hat teilweise mit Lokalrassen von Rana esculenta gearbeitet, welche ausschliesslich nur sexuell frühzeitig differenzierte Larven besitzen, und ausserdem war er auch wohl imstande, zwischen den verschiedenen Eibildungsstadien und den Spermatogonien zu unterscheiden. Ein Vergleich wird aber zeigen, dass meine Darstellung in vielen wesentlichen Punkten derjenigen von Kuschakewitsch widerspricht; wenn ich glaube, dass die meine den tatsächlichen Verhältnissen besser entspricht, so stütze ich mich dabei auf die Tatsache, dass — wie schon ein flüchtiger Vergleich von Schnittserien zeigt — der Hoden von Rana temporaria sich für eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ungleich besser eignet, als derjenige von Rana esculenta.

An dieser Stelle gestatte ich mir, meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Richard von Hertwig, meinen Dank auszusprechen, sowohl für das rege Interesse, das er an meiner Arbeit genommen hat und seine vielseitige Unterstützung, als auch für das liebenswürdige Entgegenkommen, mit dem er die Durchführung der meist recht kostspieligen Experimente ermöglichte. Zu besonderem Danke fühle ich mich auch Herrn Professor Richard Goldschmidt verpflichtet, der mir besonders während einer längeren Abwesenheit von Herrn Geheimrat v. Hertwig jede mögliche Unterstützung zuteil werden liess.

Material und Methoden.

Die besonders günstige Lage Münchens ermöglichte es, ohne viel Mühe in den Besitz von extrem verschiedenen Lokalrassen zu gelangen.

Ich werde die Nachkommen ein und desselben Elternpaares stets unter dem gleichen grossen Buchstaben beschreiben. Die dahinter gesetzte arabische Ziffer gibt die Temperatur an, unter der die Larven gezüchtet wurden.

Die Stammkultur A, welche hauptsächlich das Material zu dieser Untersuchung geliefert hat, stammt von einem Pärchen ab, welches im Ursprungtal, einem zwischen Bayrisch-Zell und Landl in den Bayrischen Alpen gelegenen, von Grasfröschen sehr reich bevölkerten Gebirgstal (Höhe 850 m) gefangen wurde. Die

befruchteten Eier wurden in vier Gruppen geteilt und unter verschiedenen Temperaturbedingungen aufgezogen. Die „Stammkultur" A zerfällt demnach in die vier „Kulturen" A 10 (wurde bei 10° gezüchtet), A 15 (wurde bei 15° gezüchtet), A 21 (wurde bei 21° gezüchtet) und A 27 (wurde bei 27° gezüchtet). Es ist noch darauf aufmerksam zu machen, dass die frisch befruchteten Eier eine Temperatur von 27° nicht ertragen können und dass deshalb die Kultur A 27 erst nach und nach von 22° auf 27° gebracht wurde. Von den vier Kulturen hat die eine, nämlich Kultur A 21, gar keine Pflügerschen Hermaphroditen ausgebildet. Gleich nach dem Stadium der indifferenten Keimdrüse waren ausschliesslich geschlechtlich wohldifferenzierte Tiere, und zwar Männchen und Weibchen in gleicher Zahl, vorhanden. Diese Kultur bildet deshalb die Grundlage für die Schilderung der typischen Hodenentwicklung. In den anderen drei Kulturen dagegen machten sich bei der Geschlechtsdifferenzierung besondere Verhältnisse geltend, welche ein eigenes Studium verlangten.

Die Stammkultur B wurde von einem Pärchen geliefert, das ich in Irschenhausen eingefangen hatte. Irschenhausen ist ein im Isartal südlich von München gelegener Ort (Höhe ca 700 m). Auch diese Stammkultur wurde in eine grössere Zahl von Untergruppen geteilt, welche unter den Bezeichnungen B 20 (wurde bei 20° gezüchtet) und B 10 (I), B 10 (II), B 10 (IV), B 10 (V), B 10 (VI) und B 10 (VII) beschrieben werden sollen. Die letzten sechs Kulturen wurden, wenn auch nicht unter völlig übereinstimmenden Umständen, bei 10° gehalten.

Die mit C 20 und C 26 bezeichneten Kulturen leiten sich her von einem frischen Laichballen, der in Lochhausen (Dachauer Moos, Höhe ca. 500 m) eingesammelt wurde. Sie wurden bei 20 resp. 26° gehalten. Die Kultur D 20 stammt ebenfalls von einem Irschenhausener Pärchen ab. Sie wurde bei 20° gezüchtet und ist die einzige hier beschriebene Überreifekultur (Überreife von mehr als 100 Stunden). Eine detaillierte Beschreibung der einzelnen Kulturen wird meiner Arbeit über Geschlechtsbestimmung beigegeben werden.

Die sämtlichen Kulturen B, C und D lieferten ausschliesslich Pflügersche Hermaphroditen und verhielten sich hinsichtlich des Zeitpunktes der Geschlechtsdifferenzierung überhaupt ganz anders als die Kulturen A. Wir haben es also bei dem vor-

liegenden Material mit wenigstens zwei verschiedenen Lokalrassen zu tun.

Um die letzten Stadien der Hodenentwicklung verfolgen zu können, wurde ein grösseres Material von ein- bis vier- und mehrjährigen Fröschchen im Ursprungtal eingefangen.

Rana temporaria laicht zu einer Zeit, wo das Wasser der von ihr besetzten Tümpel durchschnittliche Temperaturen von 6—10° besitzt. Unter solchen Bedingungen entwickeln sich aber die Eier sehr langsam und das Wachstum der Larve wird erst in der Wärme des Frühsommers ein schnelleres. Zur Zeit der Metamorphose mag die mittlere Temperatur in den Tümpeln etwa 20° betragen.

Bei meinen Versuchen zeigte es sich, dass auf die Dauer die Larven nicht bei 30° oder noch höheren Temperaturen gehalten werden können, ohne dass die Sterblichkeit einen grossen Umfang annimmt. Die Kulturen A 27 und C 26 wurden also schon nahe der oberen Grenze gehalten. Ich spreche daher von ihnen als den Hitzekulturen. Entsprechend nenne ich A 21, B 20 und C 20 Wärmekulturen, A 15, A 10 und die sämtlichen B 10 Kältekulturen.

Die Kulturen A, B und D sind aus künstlich befruchteten Eiern hervorgegangen. Künstliche Befruchtung ist bei Rana temporaria ausserordentlich leicht auszuführen. Die dem Uterus des Weibchens entnommenen Eier werden auf Objektträger oder noch besser auf lange und schmale (½—1 cm breite) Glasstreifen übertragen. Dann wird mittels einer Pipette soviel von der schwach verdünnten Samenflüssigkeit des Männchens auf das Glas gebracht, dass die sämtlichen Eier davon vollkommen bedeckt werden. Die Gallerthüllen der Eier beginnen sofort etwas zu quellen. Man kann nun die Samenflüssigkeit wieder abtropfen lassen und die Glasstreifen in die Wasserbehälter einsetzen, in denen der Laich bis zum Ausschlüpfen der Larven verweilen soll. Es hat sich bei meinen Versuchen gezeigt, dass die Eier, ohne irgendwie Schaden zu nehmen, unvermittelt in Temperaturen von 10—22° eingesetzt werden dürfen.

Bei der Aufzucht der Larven hielt ich mich durchaus an die zu grosser Vollkommenheit ausgearbeitete Technik von R. Hertwig (darüber vergl. dessen Arbeit von 1912). Es ist nur darauf aufmerksam zu machen, dass Rana temp., wenn sie

bei 20 oder mehr Grad gehalten wird, schon von den frühesten Stadien an grössere Anforderungen an eine gute Durchlüftung und Wassererneuerung stellt, als Rana esculenta.

Nach der Metamorphose wurden die Fröschchen entweder mit Mehlwürmern oder mit Pferdefleisch gestopft, oder aber es wurden ihnen Fliegen (Drosophila) verfüttert, welche von einer besonderen Fliegenkultur wenigstens im späteren Sommer in reichlicher Menge geliefert wurden.

Als Fixierungsmittel wurde hauptsächlich Zenkersche Flüssigkeit (warm) und zur Färbung Ehrlichs Alaunhämatoxylin mit Eosinnachfärbung verwendet. Diese Technik hat den grossen Vorteil der Einfachheit für sich, und liefert in den meisten Fällen bessere Präparate als irgend welche andere Methoden. Zur Kontrolle wurde aber auch mit Flemmingschem Gemisch, Gilsonschem Gemisch und Sublimat-Eisessig fixiert und mit Boraxkarmin, Safranin-Lichtgrün, Ehrlich-Biondi-R. Heidenhainscher Farblösung, Hämatoxylin nach Delafield und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Die Schnittdicke betrug 2—8 μ.

Zur Charakterisierung der einzelnen Entwicklungsstadien habe ich — in gleicher Weise wie das Kuschakewitsch getan hat — gewisse Körpermaße und das Alter angegeben. Es ist danach z. B. die Formel 14 (38); 24 mm folgendermassen zu verstehen: Abstand von der Schnauzenspitze bis zur Afteröffnung 14 mm, Abstand von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzspitze 38 mm, Spannweite der Hinterextremitäten 24 mm. Das Alter der Tiere ist stets vom Tage der Befruchtung an gerechnet. Bei Fröschchen, die aus meinen Kulturen stammen, füge ich in Klammern auch das Alter von der Metamorphose ab gerechnet bei. Als Embryonen habe ich diejenigen Tiere bezeichnet, welche zur Fixierung aus den Eihüllen herausgenommen werden mussten.

I. Zusammenfassende Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria.

Es erschien wünschenswert, ein nur die Hauptzüge enthaltendes Bild der Keimdrüsenentwicklung, so wie sie sich nach meinen und früheren Untersuchungen darstellt, der speziellen Beschreibung vorauszuschicken. Dadurch wird, hoffe ich, der durch vieles Detail etwas unförmlich gewordene spezielle Teil leichter übersehbar werden.

a) Die indifferente Keimdrüse.

In der hinteren Körperregion von 5 mm langen Embryonen buchtet sich das dotterreiche Entoderm weit dorsalwärts bis dicht unter die Chorda vor (Fig. 1, d. Dl.). Die Zellen, welche diese Vorwölbung (dorsale Dotterleiste) bilden, unterscheiden sich von den übrigen Entodermzellen einzig dadurch, dass sie meistens etwas pigmentreicher sind. Es kommt ihnen aber eine ganz besondere Bedeutung zu: sie sind die Urkeimzellen.

Während sich das Mesenterium bildet, löst sich dieser Keimzellstrang vom übrigen Entoderm ab, und bei eben ausgeschlüpften Larven liegt er als ein unpaarer medianer Strang über der dorsalen Wurzel des Mesenteriums (Fig. 2).

Dieser unpaare mediane Keimzellstrang beginnt bald sich abzuplatten, spaltet sich dann der Länge nach in zwei paarige Stränge, die seitwärts auseinander weichen und ein kleines Stück weit der Somatopleura entlang wandern, bis sie in die Nähe der Vornierengänge gelangen (Fig. 3). Dort bilden sich nun die Keimdrüsenanlagen, indem das Peritoneum jederseits eine Längsfalte bildet, in welche die Keimzellen, zwischen die während der Wanderung auch einige Mesenchymzellen eingedrungen sind, zu liegen kommen.

Die indifferente Keimdrüse erfährt jetzt noch zwei wesentliche Veränderungen. a) In ihrem Inneren bildet sich ein Hohlraum aus, die primäre Genitalhöhle (Fig. 6—8, Gh. I). Die solide, strangförmige Keimdrüsenanlage wird dadurch zu der ausgehöhlten spindelförmigen Keimdrüse, deren Wand durch das Keimepithel gebildet wird. b) In gewissen gleichmässigen Abständen voneinander (so dass der Eindruck einer segmentalen Anordnung zustande kommt) wachsen von der Basis der Keimdrüse aus pfropfenartige kompakte Zellstränge in die primäre Genitalhöhle hinein: die Sexualstränge (Fig. 6—10, S. strg.). Das Material, welches zur Bildung dieser Stränge dient, stammt vom Urnierenblastem ab. Doch wachsen nicht kompakte Stränge vom Nierenblastem aus in die Keimdrüse hinein, sondern es lösen sich einzelne Zellelemente oder locker miteinander verbundene Gruppen von solchen, von diesem Blastem ab, wandern nach der Keimdrüse hin und verdichten sich dort zu den Geschlechtssträngen.

Solange die Keimzellen stark mit Dotter beladen sind, teilen sie sich nur höchst selten. Wenn aber die Keimdrüsen die zuletzt

geschilderte Ausbildung erlangt haben, dann sind auch die Dottermengen fast vollständig aufgelöst, und es setzt nun eine rege Vermehrung der Keimzellen durch mitotische Teilung ein. (Amitotische Zellteilung konnte nie beobachtet werden.)

Eine voll entwickelte indifferente Keimdrüse besitzt also den folgenden Bau: Ein einschichtiges Keimepithel begrenzt einen zentralen Hohlraum, den primären Genitalraum, in welchen vom Aufhängeband her in regelmässigen Abständen hintereinander liegende solide Zellpfropfen, die Geschlechtsstränge der Urniere (oder Sexualstränge), hineinragen.

b) Das Ovar.

Die weibliche Keimdrüse bildet sich durch gleichmässige Fortentwicklung der indifferenten Keimdrüse.

Infolge der raschen Vermehrung der Keimzellen wird das Keimepithel bald mehrschichtig. Bei 30—35 mm langen Larven kann man zum erstenmal beobachten, dass Keimzellen, die durch Teilung aus derselben Mutterzelle hervorgegangen sind, es unterlassen, sich gegeneinander abzurunden. Um sie herum bildet sich eine eng anliegende Hülle aus, ein Follikelepithel (Fig. 11, F).

Die solchermassen vereinigten Keimzellen führen zunächst noch eine grössere oder kleinere Anzahl von Teilungen aus, wobei die Elemente jedes Follikels oder Einestes immer gleichzeitig die Kernspindel ausbilden. Dann treten sie in das Wachstumsstadium ein.

So hat sich z. B. in den Keimzellkernen der drei Einester, welche auf der Fig. 11 zu sehen sind, das Chromatin zum synaptischen Knäuel kondensiert.

Zuerst pflegen sich Einester am Scheitel der Keimdrüse (d. h. in demjenigen Teile des Keimepithels, welcher dem Aufhängeband gegenüber liegt) auszubilden (Fig. 11). Nach einiger Zeit nehmen sie aber fast die ganze tiefere Zone des Keimepithels ein, während gewöhnliche, freie Vermehrungszellen nur noch am äussersten Rande desselben aufzufinden sind (Fig. 12 und 13).

Sobald die Elemente eines Einestes die sämtlichen Stadien der Pseudoreduktion durchlaufen haben, beginnen somatische Elemente, Stütz- und Follikelzellen, zwischen sie hinein zu wuchern. Das Einest löst sich infolgedessen auf, und eine jede

Wachstumszelle erhält eine eigene, aus zwei Schichten bestehende Umhüllung. Im Plasma dieser isolierten Oozyten setzt nun eine rege Dotterbildung ein (Fig. 13, Eiz.), die ein rasches Anwachsen sowohl der einzelnen Keimzellen, als auch der ganzen Keimdrüse zur Folge hat.

In Textfig. C 1 sind die Keimdrüsen eines eben metamorphosierten Weibchens dargestellt. Kurz nach der Metamorphose pflegt die Dotterbildung einzusetzen, und wie Textfig. C 3, welche bei gleicher Vergrösserung die Keimdrüsen eines Weibchens 47 Tage nach der Metamorphose wiedergibt, dartut, wachsen die Ovarien sehr rasch heran.

Die Geschlechtsstränge sind nur im männlichen Geschlecht dazu bestimmt, eine wichtige Rolle zu spielen. Dagegen kommt im weiblichen Geschlecht den Veränderungen, welche sie durchmachen, keine prinzipielle Bedeutung zu.

Zur selben Zeit, da sich im Keimepithel die ersten Einester bilden, treten in jedem Sexualstrang einige Spalträume auf, die sekundären Genitalhöhlen (Fig. 11, Gh. II). Indem diese gegen die Metamorphose hin miteinander verschmelzen, entsteht in jedem Geschlechtsstrang eine einheitliche Höhlung, die Ovarialtasche (Fig. 12). Nach der Metamorphose bilden sich die Geschlechtsstränge wieder zurück, und schliesslich bleibt nur ein unscheinbares Gebilde, das Rete ovarii, übrig.

Für die Ovarialentwicklung ist charakteristisch: 1. das periphere Keimepithel, 2. das frühzeitige Eintreten von Keimzellen in die Wachstumsperiode.

c) Der Hoden (direkte Entwicklung).

Die Hodenentwicklung verläuft nicht im Sinne einer Fortentwicklung der in der indifferenten Keimdrüse hergestellten Verhältnisse. Sie setzt ein mit einem charakteristischen Umwandlungsprozess, einer Verlagerung der keimbereitenden Stätten.

Auf einem Stadium, auf welchem im weiblichen Geschlecht das Keimepithel noch einschichtig ist, verlassen im männlichen Geschlecht die Keimzellen ihren ursprünglichen Sitz, durchqueren den primären Genitalraum und treten auf die Geschlechtsstränge über (Fig. 22, 24—26). Auf ihrer Wanderung bleiben sie umhüllt von einer Schicht von Stützzellen (Fig. 21 und 23). In kürzester Frist haben die sämtlichen Keimzellen das Keimepithel verlassen,

so dass lediglich nur noch das einfache Peritoneum aussen zurückbleibt (Fig. 29—31). Sie lagern sich den Geschlechtssträngen auf, können aber auch mehr oder weniger tief in deren Inneres hineindringen.

Bald nach dem Übertreten der Keimzellen sieht man zwischen dem kompakten Kern von Sexualstranggewebe und der Keimzellen führenden Aussenschicht unregelmässig begrenzte Spalträume auftreten; das sind die Anlagen der Ampullenhohlräume (Fig. 30 und 31). Indem sich die Aussenschicht immer stärker abhebt, gewinnen diese Ampullenhöhlen mehr und mehr den Charakter von radiär verlaufenden Kanälchen und bleiben nur mit dem einen schmalen Ende mit den Geschlechtssträngen in Verbindung (Fig. 33 und 34, Amp. h.). Damit haben die Hodenampullen oder Samenkanälchen im wesentlichen ihren definitiven Zustand erreicht.

Bis zum 4. Sommer wachsen nun die Hoden gleichmässig heran. Die Ampullen werden unterdessen zu den bekannten schlauchförmigen und gewundenen Samenkanälchen, während sich die Keimzellen ziemlich rasch vermehren. Dann endlich sehen wir die Keimzellen dieselben Veränderungen durchmachen, welche uns in der Ovarialentwicklung schon auf einer viel früheren Stufe begegnet sind: indem von einem bestimmten Zeitpunkt an die aus einer einzigen Zelle hervorgehenden Tochterzellen miteinander vereinigt bleiben, bilden sich die Spermatozysten (Fig. 38, Sp. cyst.), welche den Einestern der Weibchen entsprechen. Nach einer beschränkten Zahl von Vermehrungsteilungen treten auch die Elemente dieser Spermatozysten in die Wachstumsperiode ein, indem sie die charakteristischen Chromatinfiguren der verschiedenen Pseudoreduktionsphasen ausbilden (Fig. 38).

Während im weiblichen Geschlecht das Urnierenblastem sehr bald aufhört, Zellmaterial nach der Keimdrüse hin abzugeben, lagern sich beim Männchen bis zur Metamorphose, oder auch noch einige Zeit darüber hinaus, fortwährend neue Blastemzellen an die fünf bis sieben Geschlechtsstränge an, welche im Hodenteil der jungen Keimdrüse liegen (diejenigen, welche auf die sterilen Abschnitte, Fettkörper und Epigoniumentfallen, erfahren keine Weiterentwicklung). Infolgedessen erfahren sie eine äusserst kräftige Entfaltung und lassen ein Wachstum nach zwei Seiten hin erkennen.

Einerseits verstärken sich die innerhalb der Keimdrüse liegenden Stränge und setzen sich miteinander in Verbindung,

indem von ihren distalen Enden ausgehende Äste einander entgegenwachsen. Auf solche Weise wird der den Hoden der Länge nach durchziehende Zentralstrang gebildet (Textfig. A, Fig. 34, Z. strg.).

Andererseits rücken die Geschlechtsstränge nicht mehr im selben Maße in die Keimdrüse hinein, als ihnen neues Bildungsmaterial zugeführt wird. Deshalb sehen wir ihre proximalen Enden aus dem Mesorchium heraus und dem Strom der Nierenblastemzellen entgegen wachsen (Fig. 32). Schliesslich verbinden dann zusammenhängende, solide Stränge den Hoden mit dem Urnierenblastem (resp. mit dem medialen Rand der Urniere). Dem Zentralstrang entsprechend wird auch am medialen Nierenrand eine Längsverbindung hergestellt, die Anlage des späteren Nierenrandkanals.

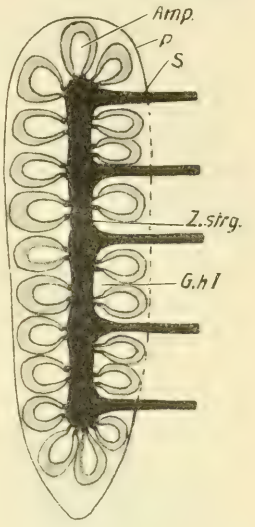


Fig. A.
Amp. = Ampulle; S. = Sexualstrang; Z. strg. = Zentralstrang; G. h. I. = primäre Genitalhöhle: P. = Peritoneum.

Indem sich schliesslich das ganze System der Geschlechtsstränge aushöhlt, wird der Zustand erreicht, wie er aus der Anatomie des Froschhodens wohlbekannt ist. Aus dem Zentralstrang geht nur selten vorübergehend ein Zentralkanal hervor: meist bildet er sich direkt in das reich verästelte Hodennetz (Rete vasculosum Halleri) um. Die Verbindungsstränge zwischen Hoden und Urniere werden zu den Vasa efferentia testis, welche am medialen Rand der Niere durch die zweite Längskommunikation, den Nierenrandkanal, miteinander verbunden werden (Fig. 35).

Die Samenkanälchen haben während all dieser Vorgänge ihre Verbindung mit den Geschlechtssträngen stets beibehalten. Schliesslich sitzen sie dann den Hauptkanälchen des Hallerschen Netzes vermittels kurzer Verbindungsstücke, den Nebenkanälchen (die ebenfalls aus dem Gewebe der Geschlechtsstränge hervorgehen), auf (Fig. 35 und 36). Die Lumina der Samen- und Nebenkanälchen kommunizieren aber nicht miteinander, sondern bleiben bis zum Eintritt der Geschlechtsreife voneinander getrennt (vergl.

Fig. 37, welche eine Ampulle mit dem anschliessenden Nebenkanälchen aus dem Hoden eines $2^1/_4$jährigen Fröschchens darstellt).

Für die Hodenentwicklung ist charakteristisch: 1. die zentrale Lage der keimbereitenden Stätten (Urogenitalverbindung), 2. das späte Eintreten eines ersten Satzes von Keimzellen in die Wachstumsperiode.

d) Indirekte Hodenentwicklung. (Umwandlung von Ovarien in Hoden.)

Die Keimdrüsen der Männchen von Rana temporaria entwickeln sich grösstenteils — in der freien Natur wohl ausschliesslich — in indirekter Weise, indem, ausgehend vom Zustand der indifferenten Keimdrüse, zuerst die für das Ovar charakteristischen Merkmale sich ausbilden und erst später die Umwandlungsvorgänge einsetzen, welche schliesslich zur Entstehung der Hoden führen. Je nachdem diese Umwandlungsprozesse früher oder später beginnen, ergeben sich bei mikroskopischer Betrachtung recht verschiedene Bilder; prinzipiell handelt es sich aber stets um dieselben Erscheinungen.

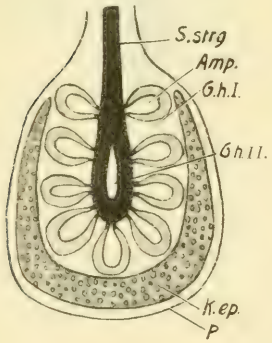


Fig. B.
S. strg. = Sexualstrang; G. h. I. = primäre Genitalhöhle; G. h. II. = sekundäre Genitalhöhle; Amp. = Hodenampullen; K. ep. = weibliches Keimepithel; P. = Peritoneum.

Bei einem Pflügerschen Hermaphroditen verdickt sich zunächst, gleich wie bei richtigen Weibchen, das einschichtige Keimepithel der indifferenten Keimdrüse. Dann bilden sich Einester aus, deren Elemente die Pseudoreduktion durchmachen, später isoliert werden und Dotter zu bilden beginnen.

Bald früher, bald später lösen sich aber einzelne Vermehrungszellen oder ganze Stränge von solchen vom Keimepithel ab und wandern in die Geschlechtsstränge ein (Fig. 42 und 43). In vollkommen analoger Weise wie bei der direkten Hodenentwicklung bildet sich nun auch hier im Zentrum der Keimdrüse ein typischer Hoden mit Samenkanälchen und Reteapparat aus.

Aber der junge Hoden ist in diesem Falle nicht bloss von einem dünnen Peritoneum umhüllt, sondern an seiner Peripherie liegt ein wohlausgebildetes weibliches Keimepithel mit Einestern und Wachstumszellen (Textfig. B, Fig. 39 und 40).

Während im Keimepithel der typischen Ovarien sich nie die sämtlichen Keimzellen in Oozyten verwandeln, vielmehr stets ein Rest von unveränderten, peripher gelegenen Vermehrungszellen übrig bleibt (Fig. 13), treten bei den Tieren mit indirekter Hodenentwicklung die sämtlichen Keimzellen, soweit sie nicht in die Geschlechtsstränge eingewandert sind, in das Wachstumsstadium ein.

Im Laufe einer weiteren Entwicklung sieht man die Hodenanlage sich immer mächtiger entfalten, während die peripher gelegenen weiblichen Elemente bald früher, bald später einer Degeneration anheimfallen und schliesslich spurlos verschwinden. Nur in seltenen Fällen kommt es vor, dass auch zur Zeit der Geschlechtsreife noch beiderlei Keimzellen in einer Drüse vorhanden sind, oder dass sogar ein und dasselbe Tier beiderlei Geschlechtsprodukte zur Reife bringt.

II. Beschreibender Teil.

A. Bildung und Entwicklung der indifferenten Keimdrüse.

Allen (1907), King (1908) und Kuschakewitsch (1908, 1910) haben in den letzten Jahren übereinstimmend mitgeteilt, dass bei Batrachiern die Keimzellen zuerst im Entoderm nachzuweisen sind; und zwar liegen sie dann in der jungen Larve dem hinteren Teil des Entoderms als „dorsale Dotterleiste“ auf (Fig. 1). Während nun im folgenden die Seitenplatten, die bis jetzt durch einen weiten Abstand voneinander getrennt waren, medianwärts einander entgegenwachsen, trennt sich die Dotterleiste vom Darm ab. Die Seitenplatten drängen sich zwischen beide hinein und wenn sich schliesslich ihre Ränder aneinander gelegt haben und das Mesenterium bilden, dann finden wir die frühere Dotterleiste als mediane und unpaare Keimzelleiste über der dorsalen Wurzel des Mesenteriums liegen (Fig. 2). Wie sich nun dieser Keimzellstrang abflacht und zweiteilt, wie die paarigen Stränge seitwärts auseinander rücken und im weiteren die Keimdrüsenanlagen sich bilden, das hat Bouin in meisterhafter Weise geschildert.

Über die topographischen Verhältnisse während der Zeit dieser ersten Entwicklungsvorgänge sind wir also bereits gut unterrichtet, und ich kann mich im folgenden wesentlich auf die Erörterung einiger noch nicht genügend aufgeklärter Probleme beschränken. Vor allem wird es sich dabei um die Frage handeln, ob die Dotterleiste sich aus Zellen zusammensetzt, die sich von allen anderen Entodermzellen dieser Entwicklungsstadien spezifisch unterscheiden, und ob während der folgenden Zeit neue, sekundäre Keimzellen (mesodermaler Herkunft) dazu kommen oder dazu kommen können.

Die Vorgänge dieser ersten Entwicklungsphasen spielen sich in der Kälte und in der Wärme in gleicher Weise ab. Der folgenden Darstellung sind Schnitte durch Larven aus der Kultur A 21 zugrunde gelegt: einzig die Zeichnungen für das erste Stadium (Fig. 1 und 53) sind nach einem Tier aus der Kultur A 15 hergestellt.

Embryo 4 (4,5) mm, 3½ Tage (Kultur A 15, Fig. 1 und 53). Fig. 1 gibt eine Übersicht der Verhältnisse, wie sie sich auf einem Schnitt durch die Gegend zwischen 300 und 350 μ vor der Einmündung der Vornierengänge in die Kloake zeigen. Die uns hier interessierende Dotterleiste nimmt fast den ganzen zentralen Raum unter der Chorda ein, während die Vornierengänge, die Kardinalvenen und die kaum ausgehöhlten Seitenplatten lateral, zum Teil direkt an das äussere Keimblatt grenzend, zu finden sind. Von der Stelle aus, wo Splanchnopleura und Somatopleura ineinander übergehen, zieht sich beiderseits ein Strang von nur locker aneinander gefügten Zellen der Oberfläche des Entoderms entlang nach der zentral gelegenen Aorta hin. Inwieweit diese Zellen später sich den Seitenplatten angliedern oder aber zur Bildung von Axialmesenchym und Nierenblastem verwendet werden, habe ich nicht untersucht. Jedenfalls aber gehen aus ihnen nicht, wie Dustin das angibt, die Keimzellen hervor.

Zu dieser Zeit sehen die Zellen der drei Keimblätter und der Dotterleiste noch sehr gleichartig aus. Sie unterscheiden sich eigentlich nur durch den verschiedenen Grad der Dotterauflösung. In Ektoderm, Nervenrohr und Vornierengängen ist diese am weitesten vorgeschritten. Hier finden sich darum regelmässig abgerundete Kerne, die nach Ehrlich-Eosinfärbung als verhältnismässig helle, blaue Bläschen mit schön ausgebildetem

Chromatingerüst und ein bis zwei kirschroten Nukleolen sichtbar sind. Weniger stark ist der Dotter in den Rumpfsegmenten und den Seitenplatten aufgelöst. Unter dem Druck der Dotterplättchen nehmen die Kerne eine mehr oder weniger unregelmässige Form an, erscheinen kompakter und daher auch dunkler gefärbt (Fig. 53a). Die grössten Dotterkörner schliessen aber die Zellen des Entoderms ein. Sie sind direkt damit vollgepfropft und die Kerne werden durch sie vollständig verzerrt und zerdrückt. Oft erinnert die Form dieser Kerne an die Gestalt von Amoeben, die in starker Pseudopodienbildung begriffen sind. In der Mitte liegt der Nukleolus, umgeben von ein paar Strängen des vollständig deformierten Chromatingerüstes, die sich als dünnere Fäden und Zipfel (aber immer umgeben von der Kernmembran) auch zwischen die grossen Dotterkörner hinausziehen. Die solchermassen auf den engsten Raum zusammengepressten Kerne färben sich fast schwarz. Die Fig. 53 zeigt eine solche Zelle aus der Dotterleiste; ich habe diejenige ausgewählt, in welcher der Kern am wenigsten deformiert war.

Zytologisch ist zwischen Zellen der Dotterleiste und des übrigen Entoderms kein Unterschied zu konstatieren. Darum ist auf diesem Stadium auch keine bestimmte Umgrenzung des Keimmaterials möglich. Einige Anhaltspunkte kann höchstens die Verteilung des Pigments geben, das, wie es sich bei diesen und auch bei allen älteren Tieren zeigt, in gewisser Beziehung zur Dotterresorption stehen muss. Es will nun scheinen, dass in der Dotterleiste die Auflösung der Plättchen wenigstens in dieser Zeit kurz vor der Lostrennung der Keimzellen intensiver vor sich geht, als im angrenzenden Entoderm. Oft kann man daher schon bei schwacher Vergrösserung die bräunliche Dotterleiste ziemlich scharf vom eosinrot sich färbenden Entoderm sich abheben sehen. Bei starker Vergrösserung lässt sich dann mit Deutlichkeit ein Pigmentstreifen erkennen, der an der Basis der Dotterleiste verläuft. Eine scharfe Unterscheidung zwischen Keimzellen und definitivem Entoderm ist aber nicht auf allen Schnitten möglich.

Larve 3 (10) mm, 3 ½ Tage (Fig. 2 und 54). Die Dotterleiste hat sich vollständig abgetrennt und die Keimzellen liegen nun in Form eines einfachen Stranges dorsal über der Wurzel des Mesenteriums. Zwar sind auch jetzt noch die sämtlichen

angrenzenden Gewebe, Cölomepithel, axiales Mesenchym, Blutgefässwandungen und Blutkörperchen stark mit Dotterplättchen beladen; doch sind diese sämtlich in rascher Auflösung begriffen: sie sind klein geworden und färben sich mit Eosin kaum mehr. Bei schwacher Vergrösserung sieht man sie daher gar nicht und der Keimzellstrang, der ausser dem Entoderm einzig noch grosse, stark eosinophile Dotterplättchen führt, erscheint scharf umgrenzt zwischen den anderen Geweben liegend.

Nach Bouin sollten sich auf diesem Stadium sowohl Zellen des Cölomepithels als auch solche des anliegenden Mesenchyms in Keimzellen umwandeln. Alle späteren Untersucher haben nichts derartiges festgestellt und bestreiten die Richtigkeit von Bouins Angaben. Da Bouin die Einwanderung der Keimzellen vom Entoderm her nicht beobachten konnte (er zieht aber die Existenz einer solchen in Erwägung), so ist es begreiflich, dass er auf den Gedanken kam, die Keimzellen würden an dieser Stelle erst gebildet. Tatsächlich enthalten auch die verschiedenen Körperzellen, welche dem Keimzellstrang dicht anliegen, mehr Dotter als irgendwelche anderen mesodermalen Elemente. Ebenso kann man feststellen, dass die Keimzellen, welche am wenigsten Dotter führen, am Rande des Stranges liegen. Diese Verhältnisse sind aber nur ein Ausdruck für die Tatsache, die wir auch weiter noch werden beobachten können, dass die Geschwindigkeit der Dotterresorption in einer Zelle in hohem Maße abhängig ist von der Natur (besonders dem Dottergehalt) der sie umgebenden Zellen. Wie aus Fig. 54, welche ein Stück des Peritoneums und eine darüber liegende Keimzelle darstellt, ersichtlich ist, sind die Unterschiede zwischen Keimzellen und Somazellen so grosse, dass von Übergängen zwischen beiden nicht die Rede sein kann.

Die Dotterkörner des Entoderms scheinen, nach der Menge des vorhandenen Pigments zu schliessen, jetzt in lebhafter Auflösung begriffen zu sein, wogegen dieser Prozess in den Keimzellen sich offenbar etwas verlangsamt hat. Die letzteren scheinen überhaupt eine kleine Ruhepause durchzumachen und bleiben zunächst träge an der eingenommenen Stelle liegen. Manche ihrer Dotterplättchen sind bedeutend kleiner geworden und infolgedessen haben die Kerne eine etwas regelmässigere Gestalt angenommen (Fig. 54). Hingegen unterscheiden sich diese Kerne meistens auch jetzt noch nicht im geringsten von denen der

Mesenchym- oder denen der Entodermzellen. Die Kerne des Peritoneums erscheinen durchweg ein wenig abgeflacht, stehen aber an Grösse den anderen kaum nach.

An den am weitesten seitwärts gelegenen Keimzellkernen kann man schon jetzt hie und da eine schwache Aufhellung bemerken, womit ein Vorgang eingeleitet wird, den wir im folgenden näher zu verfolgen haben werden.

Ausdehnung und Lage des unpaaren Keimzellstranges betreffend, habe ich an Längs- und Querschnitten durch etwas ältere Larven, bei denen sich der Strang in der Mitte bereits ziemlich abgeflacht hatte, folgende Maße erhalten:

Körperlänge	3500 μ
Abstand zwischen der Mündung der Vornierengänge in die Kloake und dem hinteren Ende des Keimzellstranges	242 μ
Länge des Keimzellstranges	605 μ
Grösste Breite des abgeplatteten Stranges	132 μ
Mittlere Dicke (Höhe) des abgeplatteten Stranges	22 μ
Abstand zwischen den vordersten Keimzellen und den Vornieren über	600 μ

Zahl der Keimzellen 60—80.

Larve 3,5 (12) mm, 5 Tage (Fig. 3 und 55). Schon auf Fig. 2 sieht man, dass sich die beiden Kardinalvenen (wie auch die Vornierengänge) der Sagittalebene bedeutend genähert haben. Die Fig. 3 zeigt nun, wie sie bei unserem 5 Tage alten Tiere zur hinteren Hohlvene (Vena cava inferior, pars posterior) verschmelzen. Diese Vereinigung schreitet von vorne nach hinten fort, und wie unsere Figur zeigt, beginnt sie auch immer an den dorsalen Partien. Verfolgt man bei einer Larve, wie der hier vorliegenden, die ganze Serie der Schnitte in der Keimzellenregion, so findet man daher zu hinterst noch zwei getrennte Venen. Die Verhältnisse in der Mitte sind durch Fig. 3 veranschaulicht; weiter nach vorne wird die Vereinigung der Gefässe eine vollständige. Parallel mit dieser Verwachsung geht die Teilung des Keimzellstranges. Hinten finden wir noch den unpaaren Strang, eingeklemmt zwischen den beiden Venenästen. In der Mitte bilden die Keimzellen eine flache, meist ein- bis zweischichtige Platte, die bereits zweigeteilt sein kann (Fig. 3). Einige Keimzellen finden sich dann aber meist noch an der

Wurzel des Mesenteriums oder im Winkel, den die beiden, noch nicht verschmolzenen medianen Wände der Venen miteinander bilden. Am weitesten kranialwärts, wo die unpaare Vene den ganzen Raum bis zum Mesenterium hin einnimmt, sind die Keimzellen vollständig seitwärts auseinander gewichen und hangen, umhüllt vom Peritoneum, frei in die Leibeshöhle hinein.

Bestehen zwischen den beiden Vorgängen, Venenverschmelzung und Spaltung des unpaaren Keimzellstranges, irgendwelche kausalen Zusammenhänge? Seit man auf die ausgedehnten Wanderungen, welche die Keimzellen der meisten Wirbeltiere machen, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen, aufmerksam geworden ist, haben schon verschiedene Autoren (Beard, Allen, King, Rubaschkin, von Berenberg-Gossler) das Problem der mechanischen Erklärung dieses Vorganges erörtert. Nach Beard soll den Keimzellen der Selachier die Fähigkeit zu amöboider Fortbewegung zukommen; von Berenberg dagegen gibt an, dass die Urgeschlechtszellen des Huhnes dadurch in den Genitalbezirk gelangen, „dass sie mit einem grösseren Komplex der Visceralplatte des Mesoderms, infolge des Schlusses der Darmrinne und der Bildung des Mesenteriums, um den Coelomwinkel herumgeschoben werden". Es scheint aber, dass die mannigfachen Erscheinungen, mit denen wir besonders durch die neueren Arbeiten von Allen und Rubaschkin bekannt geworden sind, nur durch die Annahme einer Eigenbewegung der Keimzellen erklärbar sind.

Immerhin ist es jedenfalls bemerkenswert, dass bei einer Larve von Rana esculenta[1]), bei welcher abnormerweise weder Kardinal- oder Hohlvenen, noch Aorta ausgebildet worden waren, auch die Teilung des Keimzellstranges unterblieben war. Dieser hatte seine unpaare mediane Lage beibehalten (er lag also an der Stelle, wo normalerweise die Vena cava inferior liegt), während im übrigen das Tier sich, soweit ich das beurteilen konnte, ganz normal weiter entwickelt hatte.

Wenden wir uns zur Betrachtung der zytologischen Verhältnisse, dann fallen uns gleich zwei wichtige Veränderungen auf. Während bei den $3^1/_2$ Tage alten Tieren noch fast alle Zellen Dotter führten, finden wir jetzt ausser in den Keimzellen, die sich in dieser Hinsicht nur wenig verändert haben, nur noch ver-

[1]) Das Präparat gehört Herrn Doms, der die Freundlichkeit hatte, mir seine Serienschnitte von Esculentalarven zur Verfügung zu stellen.

einzelte Dotterplättchen vor. Auch das Entoderm hat fast seinen ganzen Dottervorrat aufgebraucht und in seinen Zellen liegt, vor allem auf der dem Darmlumen zugewendeten Seite, ein besonders reichliches Pigment angehäuft. Die Kerne haben sich abgerundet, haben aber sonst keine Veränderungen erfahren.

Die Verhältnisse in den Keimzellen sind aus der Fig. 55 ersichtlich. Die Dotterresorption ist auch hier im Gange, doch geht sie relativ langsam vor sich; Pigment ist nur spärlich vorhanden. Die wichtigsten Veränderungen bemerken wir am Kern. Sein Volumen hat sich merklich vergrössert, das Chromatinnetz hat sich gelockert und ist äusserst feinfädig geworden. Färberisch verhalten sich jedoch diese zarten Fäden noch ähnlich wie die früheren, starken Chromatinbalken. Sie nehmen bei der Ehrlich-Eosin-Färbung einen rein blauen Ton an, d. h. sie sind noch basophil.

Auf diesem Stadium ist eine Verwechslung der Keimzellen mit begleitenden Zellen mesodermaler Herkunft ausgeschlossen, und das um so mehr, als die Kerne der letzteren, im Gegensatze zu den Keimzellkernen, im Gebiete der Keimzellgruppen — später der Keimdrüse — sich regelmässig stark verkleinern (vergl. die Fig. 55—58 mit der Fig. 54; die Fig. 4 und 5 zeigen auf den ersten Blick, dass sich diese Kerne tatsächlich verkleinern; die des Nierenblastems haben ihre frühere Grösse ziemlich genau beibehalten).

Larve 4,5 (14) mm, 7 Tage (Fig. 4 und 56). Die paarigen Keimdrüsenanlagen haben sich gebildet. Die Keimzellen liegen, vermischt mit kleinen somatischen Elementen, in einer Falte des Cölomepithels. Die Anlagen sind im Begriffe, sich abzuschnüren und an ihrer Basis ein Aufhängeband zu bilden.

Es ist nicht leicht, sich ein Urteil über die Herkunft der somatischen Bestandteile, die sich zwischen den Keimzellen befinden, zu bilden. Möglichkeiten sind zwei vorhanden: es kann sich um Mesenchymzellen handeln, oder es sind eingewanderte Abkömmlinge des Cölomepithels. Für die letztere Auffassung würden Bilder, wie Fig. 4 (bei a) sprechen, wo offenbar Epithelfalten zwischen den Keimzellen eingeklemmt liegen. Auf früheren Stadien habe ich nie ein Eindringen von solchen Zellen beobachten können; vielmehr ist das einschichtige Epithel, welches sich dann immer über den ventralen Rand der Keimzellstränge hinwegzieht,

ziemlich straff angespannt, und jederzeit vollkommen intakt. Dagegen kann man, wie auch andere Autoren berichtet haben, bereits zwischen die Keimzellen des medianen, unpaaren Keimzellstranges vereinzelte Mesenchymzellen, oder Stränge von solchen, sich einzwängen sehen. Bei der Seitwärtswanderung ergibt sich für die Keimzellen natürlich dann genügende Gelegenheit, sich mit Mesenchymzellen zu vermischen, und in der Folge sieht man noch weitere Elemente in die Keimdrüse einwandern, die sicher auch gleichen Ursprungs sind. Es scheint also, dass sich an der Bildung des Stützgewebes der Keimepithelien Mesenchymzellen und Abkömmlinge des Peritoneums in gleicher Weise beteiligen können.

Betrachten wir die Keimzellen dieses Stadiums bei starker Vergrösserung, dann sehen wir, dass die Dotterauflösung bedeutende Fortschritte gemacht hat. Viele Dotterkörner sind offenbar bereits verschwunden und andere zeigen die typische geringe Färbbarkeit mit Eosin, die vor der vollständigen Auflösung immer auffällt. Die Fig. 56 zeigt die Zelle b der Fig. 4 bei stärkerer Vergrösserung (ein optischer Schnitt). Es ist nun wirklich auffällig, dass die Dotterresorption da am weitesten vorgeschritten ist, wo die Zelle an andere Gewebsteile, besonders an dotterärmere (Stützgewebe), angrenzt; während an der Aussenseite, wo einzig noch das ganz dünne Cölomepithel der Zelle aufliegt, in dem sich jedenfalls kaum ein merklicher Stoffumsatz geltend macht, die Dotterkörner überhaupt noch keine Veränderung zeigen. Der Umstand, dass sich die Pigmentkörnchen an der inneren Zellwand besonders reich angehäuft haben, lässt vielleicht auf Diffusionsströme schliessen, die nach dem Inneren der Keimdrüse gerichtet sind.

Eine interessante Veränderung haben die Kerne der Keimzellen erfahren. Das Kernbläschen hat sich noch weiter vergrössert, und das Chromatinnetz ist noch lockerer geworden. Der auffallendste Unterschied kommt aber in der Färbbarkeit des letzteren zum Ausdruck. Während sich nach der Ehrlich-Eosinfärbung bis jetzt das Chromatin tiefblau gefärbt hatte, nimmt es nun den basischen Farbstoff gar nicht mehr an und färbt sich einzig noch mit Eosin (auf den einfarbigen Figuren kommt dieser Unterschied natürlich verhältnismässig schlecht zum Ausdruck). Der Nukleolus verändert dabei seine Färbbarkeit gar nicht, er

erscheint nach wie vor fast rein rot. Die Fäden, welche das Chromatinnetz bilden, sind sehr locker geworden und scheinen sich oft in Körnchen oder kurze Fädchen aufzulösen. Nicht selten ist das Netz zerrissen oder fehlt im Zentrum des Bläschens überhaupt ganz; um so regelmässiger ist es aber an seiner Peripherie ausgebildet und ist daher auf Anschnitten von Kernen am deutlichsten zu sehen.

Während die Kerne von Stützzellen, welche auf der Fig. 55 wiedergegeben sind, zufällig sämtlich mittelgrosse oder kleine sind, gehören die auf der Fig. 56 zu den grössten, die jetzt überhaupt noch vorkommen.

Wie man leicht ersieht, sind die Unterschiede zwischen Keimzellen und Stützzellen (welch letztere übrigens nur selten Zellmembranen erkennen lassen), ganz enorm und schon bei den schwächsten Vergrösserungen in die Augen springend. Wenn daher irgend wann und an irgend welcher Stelle eine Neubildung von Keimzellen aus somatischen Elementen stattfinden soll, dann müssen auch unzweifelhaft Übergangsglieder nachgewiesen werden können. Für die Stadien, welche dem hier beschriebenen vorausgehen, ist eine derartige Umwandlung, wie oben bereits erwähnt, nur von Bouin behauptet worden; gleich wie alle anderen bisherigen Untersucher haben wir das ablehnen müssen. Für die nun folgenden Stadien hingegen ist die Bildung von sekundären Keimzellen von den meisten neueren Untersuchern angenommen worden. Eine Ausnahme macht H. King, die sich aber speziell nur mit der Zytologie der Eibildung beschäftigt hat. Allen hat über so späte Stadien nicht berichtet.

Eine Umwandlung von „Paragonien“ in Keimzellen wollte Kuschakewitsch bereits in den Keimdrüsen von Rana esculenta gefunden haben, deren Ausbildungsgrad ziemlich genau dem der eben betrachteten entspricht. Demgegenüber muss ich betonen: Die Unterschiede zwischen Körper- und Keimzellen, wie sie auf der Fig. 4 und den nächstfolgenden (5 und 6) zum Ausdruck kommen, sind keineswegs übertrieben; vielmehr heben sich die beiden Zellsorten in den Präparaten vermöge der verschiedenen Färbbarkeit ihrer Bestandteile noch besser voneinander ab. Die dargestellten Differenzen findet man in gleicher Weise in jedem Schnitt der vollständigen Serien. Von Umwandlungsformen kann also in keinem Falle die Rede sein.

Ein untrügliches Erkennungszeichen der Keimzellen bilden die auch jetzt noch zahlreichen Dotterkörner, welche eine jede von ihnen führt, während sonst im ganzen Embryo solche nicht mehr zu finden sind, auch nicht im Entoderm.

Wie erklären sich aber die Beobachtungen von Kuschakewitsch? —Vor allem muss gesagt werden, dass Kuschakewitschs Fig. 13, auf die sich seine Darstellung ja stützt, keineswegs überzeugend ist. Zelle b ist jedenfalls eine Keimzelle und ist als solche nicht denkbar als eine spätere Umwandlungsstufe von Zelle a; allein schon deshalb nicht, weil sie Dotterplättchen enthält, während solche der anderen fehlen. Und dass Dotter zu dieser Zeit neugebildet werde, nimmt ja Kuschakewitsch selber auch nicht an. Um eine Umwandlungsreihe kann es sich also von vornherein nicht handeln. Inwiefern im übrigen zu wenig differente Färbungen oder die Ungunst des Materiales an vielen Unklarheiten Schuld sind, entzieht sich meiner Beurteilung. Jedenfalls muss aber betont werden, dass ein getreues Bild der Histogenese der Keimdrüsen ohne ein entsprechend genaues Studium der zytologischen Verhältnisse nicht gegeben werden kann.

Zum Schluss muss ich noch einmal auf die Fig. 4 zurückkommen. Eingeklemmt zwischen Peritoneum und Vene sieht man dort in der Mitte zwischen Mesenterium und Keimdrüsenanlage eine Keimzelle (Kz.) liegen. Dass es sich wirklich um eine richtige Keimzelle handelt, kann im Hinblick auf ihren grossen oxychromatischen Kern und das reichliche, feingranulierte, eosinophile Plasma nicht fraglich sein, denn im ganzen übrigen Tier wird man ähnliche Zellen nicht finden können. Dieser Befund ist für uns in mancher Hinsicht von grossem Interesse. Vor allen Dingen fällt der vollständige Mangel an Dotterkörnern auf. Diese gleiche Beobachtung lässt sich auf diesem Stadium an jeder derartig liegen gebliebenen Keimzelle machen. Die Dotterplättchen, die natürlich ursprünglich auch hier vorhanden waren, sind also schneller aufgelöst worden, als in den übrigen Keimzellen. Den Grund für diese Erscheinung möchte ich auch hier in dem Umstande sehen, dass solche vereinzelte Zellen vollständig von dotterfreien Geweben umgeben sind, welche gewissermassen von diesen Vorräten zehren.

Die Vermutung liegt nahe, dass es sich bei solchen Nachzüglern immer um Zellen handelt, die, wie jene auf Fig. 3 angeschnittene, besonders lang zwischen den beiden Venenästen eingeklemmt, in der Mitte liegen geblieben waren.

Solche extraregionäre Keimzellen finden sich ab und zu bei Tieren aller Kulturen. Bei denen der einen Kältekultur sind sie aber besonders häufig anzutreffen, so dass sich über ihr späteres Verhalten wenigstens einiges aussagen lässt. Die Fig. 51 und 52 (Taf. III) sind nach Querschnitten durch eben metamorphosierte Fröschchen gezeichnet. Auf der Fig. 51 sieht man links und rechts vom Mesenterium die beiden Keimdrüsen (von der einen nur noch den epigonalen Abschnitt) liegen.

In der Mitte der darüber liegenden ventralen Venenwand zeigt sich eine Bindegewebsansammlung, die auch als dünnes Epithelium den extraregionären Keimzellstrang umhüllt, der auf diesem Schnitte seine stärkste Entfaltung erreicht hat. Wie man sieht, haben diese Keimzellen sogar eine beschränkte Teilungsfähigkeit bewahrt; eine der hier getroffenen ist eben in Teilung begriffen. Zwischen den Keimzellen sind keine Bindegewebselemente zu finden.

Mit einem wesentlich anderen Fall haben wir es bei Fig. 52 zu tun. Hier liegt an der Venenwand ebenfalls eine Bindegewebswucherung, welche noch vereinzelte Keimzellen enthält (Fig. 52a, die Keimzellen sind schwarz eingezeichnet). Mehr interessiert uns eine andere Keimzelle, die wir in einer Falte des Cölomepithels liegend finden (Fig. 52a, 52). Hier ist es also zur Bildung einer wirklichen akzessorischen Keimdrüsenanlage gekommen, die zwar im ganzen nur eine geringe Zahl von Keimzellen enthält, aber eine ganz beträchtliche Länge (350 μ) erreicht hat. Der Kern der getroffenen Keimzelle ist hufeisenförmig gebogen und in dem wiedergegebenen Schnitt sind nur seine beiden Zipfel enthalten. Das Plasma ist von einem reichlichen Pigment erfüllt.

Derartige akzessorische Keimdrüsenanlagen scheinen sich nur selten weiter zu entwickeln. Bis jetzt ist mir nur ein einziger derartiger Fall zu Gesicht gekommen. Es handelte sich dabei um ein Tier in derselben Kultur, das fast 4 Monate nach der Metamorphose fixiert worden war. Es besass drei gleich gut entwickelte Keimdrüsen, wovon die überzählige auch diesmal

zwischen der einen normalen und dem Mesenterium lag und erst da eine kräftigere Entfaltung gewann, wo die beiden anderen sich bereits zum Epigonium verjüngten.

Larve 4,5 (14,5) mm, 8 Tage (Fig. 5). Das Aufhängeband hat sich nun fertig gebildet, die Drüse hängt frei in der Leibeshöhle. Ausnahmsweise kann übrigens dieses Band auch erst sehr verspätet ausgebildet werden.

Bereits bei diesem 8 Tage alten Tiere sehen wir am Hilus Zellen mit stark färbbaren Kernen sich ansammeln. Wie spätere Stadien lehren, haben sie die Bedeutung von Sexualstrangzellen; indem sie sich enger zusammenschliessen, lassen sie später die Sexualstränge entstehen. Bestimmte Angaben über die Herkunft dieser Zellen sind auch auf diesem Stadium noch nicht zu machen. Doch ist es sehr wahrscheinlich, dass sie vom Nierenblastem (N. bl.) herstammen.

Larve 5 (15) mm 9 Tage. (Fig. 6 und 57). Zum erstenmal tritt hier eine (primäre) Genitalhöhle[1]) in Form eines kleinen, zentral gelegenen Spaltraumes auf. Damit können wir auch zum erstenmal von einem Keimepithel sprechen, welches hier noch als fast geschlossener Ring diese Genitalhöhle umgibt.

Nur an der Basis der indifferenten Keimdrüse, die hiermit gebildet worden ist, zwängt sich zwischen die Keimzellen ein weiteres neues Gebilde ein: die erste Anlage eines Sexualstranges (S. strg.). Die eingewanderten Zellen mit stark färbbaren Kernen haben sich im Hilus zu kompakten Gebilden kondensiert, die besonders darum als erste Anlagen der Geschlechtsstränge angesprochen werden müssen, weil sie beim Durchgehen der einzelnen Schnittreihen nur in bestimmten Intervallen angetroffen werden.

Bei starker Vergrösserung sieht man, dass die Dotterauflösung in den verschiedenen Keimzellen nicht ganz gleich weit vorgeschritten ist. In einzelnen Zellen sind immer noch scharf begrenzte Körner festzustellen, in anderen Fällen dagegen sind

[1]) Ich werde die von Kuschakewitsch eingeführten Bezeichnungen „primäre Genitalhöhle" und „sekundäre Genitalhöhle" beibehalten. Da erstere aber meist von einem Gallertgewebe erfüllt wird, ist diese Bezeichnungsweise nicht ganz zutreffend.

die Umrisse ganz verschwommen (Fig. 57). Mit Leichtigkeit ist aber die Anwesenheit von Dotterkörnchen sogar bei 12 und mehr Tage alten Tieren mittels der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinfärbung festzustellen. Im übrigen haben sich die zytologischen Verhältnisse nicht wesentlich verändert. Die Kerne der Keimzellen nehmen jetzt oft eine längliche, nieren- oder hufeisenförmige Gestalt an (Fig. 57 zeigt Kern und Zelle quer getroffen).

Es ist hier der geeignete Ort, die Keimzellen gleich noch weiter zu verfolgen, denn bis sie in das Stadium der Pseudoreduktion eintreten, machen sie jetzt nur noch wenige Veränderungen durch. Bei mehr als 2 Wochen alten Tieren dieser Kultur finden sich einzelne Dotterplättchen nur noch ganz ausnahmsweise.

Solange die Keimzellen wandern und stark mit Dotter beladen sind, scheinen sie sich nur selten zu teilen. Ich habe nur ein einziges Mal kurz nach der Bildung der paarigen Keimdrüsenanlagen (bei einem Kältetier) eine Mitose in einer stark dotterhaltigen Zelle gesehen. Bei der hier betrachteten Kultur fand ich die erste Keimzellteilung in einem 11 Tage alten Tier, das nur noch geringe Dotterreste führte (Fig. 7). Nun aber setzt auch gleich eine sehr rege Vermehrung ein; doch wird der Charakter der ruhenden Keimzellen dadurch keineswegs verändert. Die Fig. 58 zeigt eine solche aus dem Hoden eines $2^1/_4$jährigen Ursprungtaler Fröschchens. Die Kerne haben jetzt meist eine langgestreckte Form, zeigen sich aber in ihrem färberischen Verhalten unverändert, d. h. sie sind immer noch oxychromatisch. Die Zahl der Nukleolen ist zwar zu keiner Zeit eine konstante, doch hat sie sich zweifellos mit der Zeit etwas vergrössert. Während in den besprochenen Stadien meist nur einer oder zwei vorhanden waren, zählt man jetzt drei, vier oder mehr. Das Chromatinnetz ist etwas kompakter geworden, und seine Stränge sind oft nach den Nukleolen hin orientiert. Das Plasma zeigt einen undeutlich wabigen Bau mit grösseren Maschen an der Peripherie und einer dichteren Zusammensetzung in der Nähe des Kernes.

Larve 7,5 (20) mm (Hinterbeine als kleine Stummeln eben sichtbar), 11 Tage (Fig. 7). Die Querschnitte durch die Keimdrüsen haben jetzt eine länglich-ovale Form. Die Genitalhöhle hat sich bedeutend erweitert; die Keimdrüse bildet also jetzt eine vorn und hinten spitz auslaufende Röhre, deren Wandung aus dem Keimepithel besteht. Ihrer ganzen Länge nach lassen sich wenigstens zehn Sexualstränge zählen. Die mittleren haben bereits die Form ziemlich starker Pfropfen, die vom Hilus aus in die Genitalhöhle hineinragen, wodurch dieser Hohlraum in mehrere hintereinander liegende, jedoch nur unvollkommen voneinander geschiedene Kammern abgeteilt wird.

Wie aus späteren Bildern ersichtlich sein wird, entfallen in der Regel auf die Geschlechtsregion der Keimdrüsen nur vier bis sechs solcher Sexualstränge, während die anderen in die sterilen Abschnitte derselben eintreten, wo sie nie eine reichere Entfaltung erfahren.[1])

Larve 8 (22) mm (kleine Hinterbeinstummelchen), 12 Tage (Fig. 8 und 9). Bei der Betrachtung dieses Tieres kann man nicht weiter daran zweifeln, dass der Zuwachs, den die Sexualstränge von jetzt ab von aussen her noch erfahren, sich von der Einwanderung und Angliederung von Abkömmlingen des Nierenblastems ableitet. Besonders schön zeigt das ein Schnitt durch einen epigonalen Geschlechtsstrang (Fig. 9). Geschlechtsstrang und Nierenblastem sind durch eine ununterbrochene Kette von locker aneinander gefügten Zellen verbunden, die nicht mesenchymatischen Charakter zeigen. Ähnlichen Zellsträngen begegnen wir auch in der Geschlechtsregion (Fig. 8).

Wie auf Fig. 8 zu sehen ist, lassen sich bei Heidenhainscher Färbung auch jetzt noch in allen Keimzellen wenigstens Spuren von Dotterkörnern nachweisen.

Es hat sich jetzt auch ein Gallertgewebe gebildet, das die ganze Genitalhöhle durchzieht.

Die Fig. 10, welche nach einem gleich alten Tiere gezeichnet wurde, lässt erkennen, dass die Geschlechtsstränge schon jetzt einen recht bedeutenden Umfang erlangt haben können.

[1]) Auf die Entwicklung, welche die sterilen Abschnitte durchmachen, werde ich nicht eingehen. Es sei diesbezüglich auf die Arbeit von Kuschakewitsch (1910) verwiesen.

B. Das Ovar.

Über Histogenese und Zytogenese der weiblichen Keimdrüsen der Batrachier sind wir durch die Arbeiten von Bouin (1901) und King (1908) wohl unterrichtet. Ich werde mich daher darauf beschränken, kurz die wichtigsten Veränderungen, die das Ovar in der Folge durchmacht, zu resümieren und anschliessend dann über die wenig bedeutenden Abweichungen, die sich zwischen den verschiedenen Kulturen bemerkbar machen, berichten.

Bei mittleren Temperaturen (15—21°) verläuft die Entwicklung der Ovarien in allen Kulturen ganz gleichartig. Deshalb habe ich der folgenden Darstellung die passendsten Präparate aus verschiedenen Kulturen zugrunde legen können.

Larve 15 (38), 15 mm, 48 Tage (Kultur A 15; entspricht Larven von 22—24 Tagen aus Kultur A 21) (Fig. 11). Die vorliegende Keimdrüse zeigt bereits die typischen Merkmale des Ovars. Die Geschlechtsstränge weisen Höhlungen auf, die sogenannten sekundären Genitalhöhlen. Sie bilden sich in den sämtlichen Sexualsträngen, aber in sehr verschiedener Zahl und sind wirkliche Hohlräume, in denen sich auch in der Folge kein Gallertgewebe bildet, wie ein solches die immer noch gut entwickelten primären Genitalräume ausfüllt.

Verglichen mit denen der zuletzt betrachteten indifferenten Keimdrüsen, haben diese Sexualstränge an Masse beträchtlich zugenommen. Das kam zum grösseren Teil durch Zuwanderung von weiteren Nierenblastemzellen zustande, teilweise aber auch durch eigenes Wachstum, wie man nach den gar nicht seltenen Mitosen schliessen muss. Doch ist mit dem hier betrachteten Zustand der Höhepunkt der Entfaltung bereits erreicht. Eine weitere Einwanderung findet nicht mehr statt. Die Sexualstränge enden mit einem kurzen, im Mesovarium liegenden Stielchen (Fig. 11), das kaum mehr Beziehungen zum Nierenblastem erkennen lässt.

Auch das Keimepithel hat bedeutende Veränderungen erfahren. Die Keimzellen haben sich stark vermehrt. Schon bei etwas jüngeren Tieren kann man beobachten, dass es die aus einer Teilung hervorgegangenen Tochterzellen in manchen Fällen unterlassen, sich gegeneinander abzurunden. Um sie herum bildet sich eine gemeinsame deutliche Follikelhülle (Fig. 11, F). Wir haben es da mit der ersten Anlage von Einestern zu tun,

deren Auftreten für die Ovarien der Batrachier ausserordentlich charakteristisch ist. Die sämtlichen Zellen solcher Nester teilen sich immer gleichzeitig: so kann man in günstigen Fällen bis 16 direkt nebeneinander liegende Mitosen zählen. Der Frage, wie gross solche Einester werden können, bin ich nicht weiter nachgegangen. Aus dem eben Gesagten geht hervor, dass sie jedenfalls bis zu 32 Zellen enthalten können. Doch findet man auch viel kleinere, die dennoch ihre letzte Vermehrungsteilung bereits durchgemacht haben und in das Stadium der Pseudoreduktion eingetreten sind.

Drei derartige kleine Nester, die sich sämtlich aus Oozyten zusammensetzen, welche in den ersten Phasen der Pseudoreduktion stehen (synaptischer Knäuel), sind auf der Fig. 11 zu sehen. Sie liegen am Scheitel der Keimdrüse, d. h. in demjenigen Teil des Keimepithels, welcher dem Hilus direkt gegenüberliegt.

Es ist eine Tatsache, die sich an jeder beliebigen Serie konstatieren lässt, dass die vom Aufhängeband am weitesten entfernten Partien sich am schnellsten entwickeln. Umgekehrt liegen die Verhältnisse an der Basis der Keimdrüse, wo sich das Keimepithel zum Epithel des Mesovariums verjüngt. Dort findet man zwischen dem reichlichen Stützgewebe meist einige Keimzellen, die an ihrer natürlichen Entfaltung offenbar gehindert wurden, sei es durch Raummangel oder durch zu spärliche Ernährung. Kern und Plasma sind oft verhältnismässig recht klein, und ihre Teilungsenergie scheint, nach den seltenen Mitosen zu schliessen, herabgesetzt zu sein. Von den Stützzellen unterscheiden sie sich aber in gleicher Weise wie alle anderen Keimzellen durch den oxychromatischen Kern und ihren deutlich umgrenzten eosinophilen Plasmakörper.

Diese Tatsachen sind ja auch weiter nicht befremdlich und lassen sich offenbar an den Ovarien der meisten Wirbeltiere in ähnlicher Weise beobachten. So sprechen sich auch von Winiwarter und Sainmont in ihrer äusserst sorgfältigen Untersuchung über das Ovar der Katze über diese Partie des Keimepithels folgendermassen aus: „Elle représente la transition entre l'épithélium germinatif et le revêtement péritonéal du mésovaire et l'on y recontre fréquemment des anomalies, comme dans tous les points de transition analogues. Cette région mérite d'ailleurs une étude spéciale."

Nach Bouin und Dustin sollten sich aber gerade an diesen Stellen (auch schon auf dem Stadium der indifferenten Keimdrüse) Stützzellen in sekundäre Keimzellen umwandeln. Aus dem oben Gesagten geht hervor, aus welchen Gründen ich die Richtigkeit dieser Angaben bestreiten muss. Auch scheint mir, dass es bei einem unbefangenen Betrachten selbst der von Bouin (1901) und Dustin (1907) gegebenen Figuren (Taf. X, Fig. 3, resp. Fig. 23) weniger schwer fällt, Keimzellen und Stützzellen voneinander zu unterscheiden, als Übergangsstadien zwischen beiden zu finden.

Fröschchen 13 (15); 35 mm, 33 (5) Tage (Kultur A 21) (Fig. 12). Wie auf Längsschnitten besonders schön zu sehen ist, verschmelzen zur Zeit der Metamorphose die einzelnen kleinen Höhlungen eines jeden Geschlechtsstranges miteinander und bilden grosse Blasen, die sogenannten Ovarialtaschen.[1]) Die primären Genitalhöhlen sind fast ganz verschwunden. Erste und letzte Ovarialtasche sind im vorliegenden Falle nur schwach entwickelt: die beiden mittleren beginnen ebenfalls noch miteinander zu verschmelzen. Die im Aufhängeband liegenden dorsalen Endteile der Sexualstränge sind als kompakte, nur selten ausgehöhlte, den Taschen aufsitzende Stiele erhalten geblieben.

Im Keimepithel liegen jetzt zahlreiche Einester mit Oozyten, welche sich in den verschiedensten Phasen der Pseudoreduktion befinden. Das Keimlager ist übrigens mächtiger entwickelt, als das nach der gegebenen Zeichnung erscheint: denn während die Keimdrüse einen stumpf-ovalen Querschnitt besitzt, ist derjenige der Ovarialtaschen schmal-elliptisch. Andererseits grenzt das Keimepithel direkt an das durch die Ovarialtaschen dargestellte Endothel, so dass das Keimepithel also auf den beiden Seiten bedeutend dicker ist als in der Scheitelgegend.[2])

[1]) Für die grossen Hohlräume, welche sich in den Geschlechtssträngen der metamorphosierenden Weibchen finden (sekundäre Genitalräume), habe ich den gebräuchlichen Ausdruck „Ovarialtaschen" beibehalten. Diese Höhlungen scheinen, wenigstens in solcher Ausbildung, nur den Amphibien zuzukommen und sind selbstverständlich den Bildungen nicht homolog, welche unter dem gleichen Namen bei Säugetieren beschrieben werden. Im letzteren Falle handelt es sich um Peritonealfalten, welche taschen- oder kapselförmig die Ovarien umschliessen (vergl. E. Zuckerkandl, 1897).

[2]) Totalansicht der Ovarien dieses Tieres in Textfig. C 1.

Fröschchen 14, 43 mm, 54 (15) Tage (Kultur C 20) (Fig. 13). Infolge des mächtigen Anwachsens des Keimepithels sind die Ovarialtaschen zusammengedrückt worden und bilden nur noch kleine Spalträume. Bei 1- bis 2jährigen Tieren sind sie überhaupt kaum mehr nachzuweisen. Am längsten lassen sich noch

Fig. C.
1 = Ovarien, 2 = Hoden von 33 (5) Tage alten Fröschchen, 3 = linkes Ovar, 4 = Hoden von 78 (47) Tage alten Fröschchen. (Vergr. 20.)

die schon mehrfach erwähnten, im Mesovarium liegenden Enden der früheren Geschlechtsstränge nachweisen (Fig. 13).

Die am weitesten vorgerückten Oozyten sind in das Keimbläschenstadium eingetreten. In ihrem Plasma hat eine rege

Dotterbildung eingesetzt. Das Chromatin, das während der Pseudoreduktion wieder den Charakter von Basichromatin angenommen hatte, verliert in diesen Zellen von neuem seine Verwandtschaft zu basischen Farbstoffen. Es liegt in Form von Bürstenchromosomen in den Kernbläschen, welche sich in der Folge noch bedeutend ausdehnen und als weitere Einschlüsse Nukleolen in wechselnder Zahl führen. Wie aus Fig. 13 zu entnehmen ist, sind die dotterbildenden Wachstumszellen nicht mehr zu Nestern vereinigt. Letztere lösen sich gegen Schluss der Pseudoreduktion regelmässig auf, indem das umliegende Stütz- und Follikelgewebe zwischen die Oozyten hineinwächst und um jede einzelne eine doppelte Hülle bildet.

Der hier eingeleitete Prozess schreitet rasch fort, und schon bei 2 Monate alten Fröschchen (von der Metamorphose an gerechnet) nehmen die grossen Eier den ganzen mittleren Raum der Keimdrüse ein, während Oogonien und Oozyten nur noch am äusseren Rande, Oozytennester in vereinzelten Fällen auch als kleine Inseln weiter innen anzutreffen sind. (Totalansicht der Ovarien eines Tieres aus Kultur A 21, 78 (47) Tage alt, in Textfig. C 3.)

Je nach der Temperatur, unter der die Kulturen geführt wurden, lassen sich zur Zeit der Metamorphose einige Unterschiede in der Topographie der Ovarien feststellen. Von aussen betrachtet, fallen bei den Kältetieren die besonders reichlich entwickelten Fettkörper in erster Linie ins Auge (in dieser Hinsicht ist ein gleiches Verhältnis auch bei den Männchen festzustellen). Sodann sind die Ovarien der Weibchen aus der Kälte bedeutend länger und gegen das Epigonium hin weniger scharf abgesetzt, als die der entsprechenden Wärmetiere. Nach Messungen und Zählungen an insgesamt 26 frisch ausmetamorphosierten Tieren aus den Kulturen A 21 und A 10 habe ich die folgenden Zahlen bekommen:

		Kältekultur	Wärmekultur
Länge der Ovarien in mm	a) fertiler Keimdrüsenabschnitt .	1,62	1,09
	b) fertiler Teil + Epigonium . .	2,07	1,70
Zahl der Geschlechtsstränge in einem Ovar (fertiler Teil)		8,8	4,5

Wichtiger sind die Unterschiede, welche auf den Schnitten zu konstatieren sind. Die Geschlechtsstränge der Hitzetiere sind an und für sich recht schwach ausgebildet. Sie sind aber, wie Fig. 14 (Larve direkt vor der Metamorphose, 14 [36]; 16 mm, 26 Tage) zeigt, oft ganz ungeheuer stark aufgetrieben. Das Keimepithel wird dadurch direkt auseinander gerissen, so dass man an einigen Stellen schon beim Betrachten der Drüsen unter der Präparierlupe diese Blasen bläulich durchschimmern sieht.

Die gegenteiligen Wahrnehmungen lassen sich an den Kälte-kulturen machen. Hier besitzen die Ovarien recht massige Geschlechtsstränge, die nur unbedeutende Höhlungen aufweisen, welche (wenn überhaupt mehr als eine einzige angelegt wurde) meistens nicht zu einheitlichen Ovarialtaschen verschmelzen. Im übrigen ist aber hervorzuheben, dass die Kälteweibchen zur Zeit der Metamorphose sehr gut entwickelte Keimepithelien mit reichlichen Oozytennestern besitzen. Die Fig. 15 (Fröschchen 13 [16], 29 mm, 141 [10—15 Tage], Kultur A 10) lässt sich zwar mit den Fig. 14 (Hitze) und 12 (Wärme) nicht ohne weiteres vergleichen, weil es sich hier um ein Fröschchen handelt, das die Metamorphose schon ungefähr 2 Wochen vor der Fixierung durchgemacht hatte. Immerhin sind die Umwandlungen, die dieses Tierchen in dieser Zeit durchgemacht hat, nicht sehr bedeutend. Die Genitalhöhlen findet man nie viel besser ausgebildet als im vorliegenden Fall (der Stiel des Sexualstranges ist erst auf den nächsten Schnitten getroffen). Das Fehlen gut ausgebildeter, sekundärer Genitalräume hat zur Folge, dass besonders im ersten Monat nach der Metamorphose die Ovarien ein stark höckeriges Aussehen erlangen. Die sich bildenden und wachsenden Einester finden eben im Innern der Keimdrüse keinen Raum, um sich auszudehnen, und drängen darum das Keimepithel nach aussen.

Besonders schön tritt an dem eben betrachteten Präparat das verschiedene färberische Verhalten des Protoplasmas (die Differenzen sind für die Tiere aus sämtlichen Kulturen dieselben) hervor. Das Plasma des Stützgewebes und der Geschlechtsstränge erscheint ziemlich dunkel, mit einem schwachen Stich nach violett hin, während die Oogonien sich intensiv eosinrot färben. Seltsamerweise haben aber die jungen, zu Nestern vereinigten Oozyten ihre Färbbarkeit fast ganz verloren, und schon bei den schwächsten Vergrösserungen sieht man deshalb diese Zellgruppen als scharf

umgrenzte Einheiten aus dem übrigen Gewebe der Keimdrüse hervortreten. Da, wo die Nester sich aufgelöst haben und die Dotterbildung beginnt, besitzt das Eiplasma dagegen einen dunkelvioletten Farbton.

Die zuletzt betrachtete Keimdrüse zeigt noch eine interessante Besonderheit. Im Gewebe des einen Geschlechtsstranges liegt nämlich ein ganz typisches, kurzes (Länge = 95 μ) und an beiden Enden blind geschlossenes Harnkanälchen (H. kan.). Für unsere Auffassung von der Natur der Geschlechtsstränge ist dieser Befund nicht ohne Bedeutung. Mag sich dieses Nierenkanälchen erst innerhalb der Keimdrüse gebildet haben, oder sei es als ein schon mehr oder weniger vollkommen differenziertes Gebilde hineingeschleppt worden, in jedem Falle kann sein Vorkommen an dieser Stelle die Ansicht, dass die Geschlechtsstränge sich aus Nierenblastemzellen gebildet haben, nur unterstützen. Mir ist bis jetzt nur dieser einzige derartige Fall zu Gesicht gekommen; doch will es mir nicht unwahrscheinlich scheinen, dass es sich bei jenen Strängen, die Kuschakewitsch auf seiner Fig. 75 abbildet und für Blutinseln hält, um ebensolche, wenn auch vielleicht weniger gut ausgebildete Harnkanälchen handelt.

C. Der Hoden.

1. Direkte Hodenentwicklung.

Das Material lieferte, wo nichts anderes gesagt wird, die Kultur A 21.

Die Merkmale, welche es ermöglichen, über das Geschlecht bestimmte Aussagen zu machen, können beim Männchen ziemlich viel früher auftreten als beim Weibchen. Wenn auf einem gewissen Stadium die Hälfte der Tiere die typisch männlichen Merkmale zeigt, während die andere Hälfte noch indifferente Keimdrüsen besitzt, dann lässt sich allerdings auch mit gutem Recht vermuten, dass wir es bei der letzteren mit richtigen Weibchen zu tun haben (vorausgesetzt, dass sich dann später wirklich ein Sexualverhältnis von 50 Männchen : 50 Weibchen ergibt).

So sind schon die im ersten Abschnitt besprochenen zwei 12 Tage alten Tiere mit indifferenten Keimdrüsen, nach welchen die Fig. 8—10 gezeichnet sind, wahrscheinlich bestimmt, Weibchen abzugeben; denn am 11. Tage lassen sich bereits die ersten Veränderungen, welche ausschliesslich der Hodenbildung eigen-

tümlich sind, feststellen. Wie sich die Tiere in der Kultur A 21 bis zur Metamorphose hin überhaupt immer sehr gleichartig entwickelt haben, so scheinen sich auch am selben Tage bei sozusagen allen Männchen die ersten charakteristischen Geschlechtsmerkmale herausgebildet zu haben.

Larve 7, 5 (20) mm (kleine Beinstummel), 11 Tage (Fig. 16); Larve 8 (22) mm (kleine Beinstummel), 12 Tage (Fig. 17 und 18). Die topographischen Verhältnisse entsprechen vollständig denen in den gleichalterigen indifferenten Keimdrüsen (Fig. 7, 8 und 10). Der ganze Unterschied besteht darin, dass sich in den Geschlechtssträngen dieser beiden Tiere vereinzelte Keimzellen finden. Über deren Natur können keine Zweifel bestehen; durch Grösse (Fig. 18 zeigt nur einen Anschnitt) und Helligkeit unterscheiden sich ihre Kerne auf den ersten Blick von den umliegenden Grundgewebskernen, und als ein untrüglicher Ausweis ihrer Abstammung dienen die Dotterkörner in ihrem Plasma, welche sich mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz gefärbt haben. Über die Art, wie diese Keimzellen in die Geschlechtsstränge hineingelangt sein mögen, vermag die Fig. 16 einigen Aufschluss zu geben. Sie lässt es bereits als wahrscheinlich erscheinen, dass es sich um eine direkte Einwanderung aus dem Keimepithel handelt, die offenbar von jeder Stelle aus erfolgen kann, welche dem Gewebe eines Geschlechtsstranges nahe genug gelegen ist.

An Ehrlich-Präparaten von etwas älteren Männchen werden wir die in Betracht kommenden Vorgänge vorteilhafter verfolgen können. Die hier besprochenen Präparate sind jedoch in doppelter Hinsicht von besonderer Wichtigkeit: 1. Wir haben es mit dem ersten wahrnehmbaren Ausdruck der Geschlechtsdifferenzierung zu tun, dem ersten Auftreten von Keimzellen in den Geschlechtssträngen der Männchen. Bei dem jüngeren, 11 Tage alten Tiere handelt es sich dabei nur um eine erste, vom Geschlechtsstrang noch nicht ganz umschlossene Zelle. Bei dem 12 Tage alten stecken bereits zwei Keimzellen verhältnismässig tief im Sexualstranggewebe und lassen keine direkten Beziehungen zum Keimepithel mehr erkennen. 2. Bei diesen jungen Larven beweisen die zahlreichen Dotterkörner, die sich in den Keimzellen noch finden, in unzweideutiger Weise, dass die ersten Spermatogonien aus dem Keimepithel stammen und mit den noch dort befind-

lichen Keimzellen gleichen Ursprungs sind. Denn solche Körner führen schon bei 5 Tage alten Tieren somatische Zellen nur noch ganz vereinzelt, und am 7. Tage — also bevor überhaupt Geschlechtsstränge vorhanden sind — sind auch diese letzten Reste vollständig verschwunden.

Larve 12 (32), 4 mm, 16 Tage (Fig. 19—24). Bei 16—20 Tage alten Männchen findet eine rege Wanderung von Keimzellen aus dem Keimepithel nach den Geschlechtssträngen hin statt. Die Fig. 19—24 sind alle nach demselben Tiere gezeichnet, in dessen Geschlechtssträngen beider Keimdrüsen bereits zwölf Spermatogonien liegen (Fig. 19—21). Eine noch grössere Zahl von Keimzellen ist auf der Einwanderung begriffen (Fig. 22—24).

Wie die drei ersten Bilder zeigen, liegen die Keimzellen vorläufig nur in den peripheren Teilen der Geschlechtsstränge. In dem Falle, welchen die Fig. 19 darstellt, liegen zwei in mitotischer Teilung begriffene (jedenfalls durch Teilung auseinander entstandene) Spermatogonien am distalen Ende des Stranges (auf der Figur ist nur die eine zu sehen), während die Fig. 20 und 21 Verhältnisse darstellen, wie man sie häufig auf Anschnitten findet. Besonders lehrreich ist die Fig. 21, wo im Keimepithel die Lücke sehr schön zu sehen ist, die vorher durch die Keimzellen ausgefüllt worden war. Bei genauerem Zusehen kann man in fast den sämtlichen Fällen feststellen, woher die einzelnen Spermatogonien, oder Gruppen von solchen, stammen, und das um so eindeutiger, als zwischen ihnen und dem Keimepithel meist noch einige ausgespannte Protoplasmafäden oder abgerissene Enden von solchen liegen.

Es muss wohl angenommen werden, dass bei diesen Wanderungen den Keimzellen, die übrigens stets von einem mehr oder minder reichlichen Stützgewebe umhüllt sind, eine eigene Beweglichkeit zukommt.

Von den Geschlechtssträngen sieht man Ausläufer ausgehen; doch sind diese Bildungen nicht so ausgesprochen, und es ist immerhin fraglich, ob es sich dabei nicht um zufällige Hervorwölbungen handelt, denen dann seinerseits das Keimepithel entgegen gewachsen ist (Fig. 19 bei a).

Die Keimzellen ihrerseits streben energisch nach den Geschlechtssträngen hin und zwar rücken sie zuerst an die diesen zunächst gelegenen Stellen des Keimepithels, wo sie sich

aufstauen (Fig. 24) und gegenseitig in den primären Genitalraum hinaus und nach den Sexualsträngen hin drängen. Dabei können sich oft ganze zusammenhängende Ketten bilden, wie das die Fig. 22 zeigt (vom Geschlechtsstrang ist auf diesem Schnitt nur das distale Ende zu sehen). Ein solches Einwandern in massigen Strängen findet man häufiger in Drüsen von etwas älteren Tieren vor, während auf den frühen Stadien die Keimzellen sich meist noch einzeln ablösen und die Geschlechtsstränge aufsuchen (Fig. 23).

Larve 12 (35), 4 mm, 18 Tage (Fig. 25—29). An den Keimdrüsen dieses Tieres kann man gewissermassen die ganze Entwicklung von der indifferenten Keimdrüse bis zu dem Stadium der Hodenbildung verfolgen, wo die sämtlichen Keimzellen das Keimepithel verlassen und ihren Platz im Gewebe der Geschlechtsstränge eingenommen haben. Die mittleren Partien sind nämlich den vorderen und hinteren Enden in der Entwicklung bedeutend vorausgeeilt, und indem wir die Schnittserie durch die eine Drüse verfolgen, finden wir vom ersten bis zum vierten Sexualstrang immer vollkommenere Umwandlungsbilder, während dann bis zum sechsten Strang hin die Entfaltung rascher wieder zurückgeht.

Der erste Geschlechtsstrang liegt dicht an der Anlage des späteren Fettkörpers, und das Keimepithel zeigt hier, wo es ja sein Ende erreicht, insofern etwas atypische Verhältnisse, als es verhältnismässig arm an Keimzellen ist. Die Fig. 25 zeigt den ersten Sexualstrang, da, wo er die stärkste Entfaltung gewonnen hat. Es liegt ihm locker eine Kette von Keimzellen an, die sich vom Keimepithel nur teilweise abgelöst hat.

In dem zweiten Geschlechtsstrang (Fig. 26) hat bereits eine lebhafte Einwanderung begonnen. Einzelne Keimzellen liegen bereits ganz in seinem Gewebe eingebettet, andere sind erst im Übertreten begriffen, während sich dritte noch im Keimepithel befinden.

Die Fig. 27 stellt einen Schnitt zwischen zweitem und drittem Geschlechtsstrang dar (gleiche Verhältnisse zeigen sich zwischen erstem und zweitem Sexualstrang). Das Keimepithel ist noch reichlich mit Keimzellen versehen: nur an zwei Stellen zeigen sich Lücken, die offenbar noch vor kurzem von Keimzellen ausgefüllt waren.

Reichlicher als der zweite ist der dritte Geschlechtsstrang mit Keimzellen versehen. Auf Fig. 28 ist nur ein hinterer An-

schnitt dargestellt, der aber bereits zu zeigen vermag, dass hier die Keimzellen vom Gewebe der Geschlechtsstränge gut umwachsen sein können. Dass äussere Epithel der Keimdrüse aber verdient kaum mehr ein Keimepithel genannt zu werden, denn Keimzellen finden sich darin nur noch ganz vereinzelt. Dieser Zustand ist charakteristisch für die ganze Partie zwischen drittem und fünftem Sexualstrang. Die Keimzellen, die sich an diesen Stellen noch bei 16 Tage alten Tieren in normaler Reichlichkeit finden, sind fast restlos nach den Geschlechtssträngen hin abgeströmt und in diese eingewandert.

Dementsprechend finden wir dem vierten Geschlechtsstrang die grösste Zahl von Spermatogonien eingelagert. Hier hat die Einwanderung ihr Ende erreicht, und zwischen Keimzellen und Peritoneum sind nur noch unbedeutende letzte Beziehungen zu erkennen. Wie die Fig. 29, welche einen durch diesen Strang gelegten Schnitt darstellt, erkennen lässt, liegen die Keimzellen auch nicht mehr ausschliesslich in einer äusseren Rindenschicht, sondern sie erfüllen fast den ganzen distalen Abschnitt des Geschlechtsstranges, der deshalb keulenförmig angeschwollen ist und fast den ganzen primären Genitalraum ausfüllt. Nur seine nach dem Mesorchium zu gerichtete Basis hat ihre frühere Zusammensetzung beibehalten, wie auch natürlicherweise der im Mesorchium selbst liegende Abschnitt.

Da sich in noch stärkerem Maße als bei den jungen Weibchen auch bei den Männchen fortwährend neue Nierenblastemzellen an die Geschlechtsstränge anschliessen, so sehen wir, dass sich diese nicht nur innerhalb der Keimdrüse und deren Aufhängeband verstärken, sondern als kompakte Gebilde den heranwandernden Nierenblastemzellen entgegenwachsen, wie dies auch auf Fig. 29 einigermassen zu sehen ist, wo das proximale Ende des abgebildeten Stranges ausserhalb der Keimdrüse, zwischen Hohlvene und Peritoneum, liegt.

Wesentlich veränderte Zustände sind bei 20 Tage alten Tieren nicht aufzufinden. Die schon beschriebenen Vorgänge sind weiter fortgeschritten. Die Keimzellen haben sich vermehrt und die Geschlechtsstränge an Masse zugenommen. Dabei haben sich die mit Keimzellen versehenen Enden der letzteren besonders auf Kosten des primären Genitalraumes ausgedehnt, also hauptsächlich in der Längsrichtung der Keimdrüse.

Weiter fortgeschritten finden wir diesen letzteren Prozess in den Hoden von 22 Tage alten Larven, so dass sich jetzt bereits die Hinterränder der einen Geschlechtsstränge und die Vorderränder der nächstfolgenden berühren. Zugleich lässt sich feststellen, dass das Nierenblastem jetzt besonders reichlich Material an die Geschlechtsstränge abgibt, so dass diese ungemein rasch anwachsen, nach der Mitte der Keimdrüsen hin drängen und die Keimzellen führenden Partien nach den Wänden zu schieben. Auf Querschnitten bietet sich dann das folgende Bild: um einen Kern von reinem Grundgewebe, der als starker Pfropfen vom Hilus her ins Innere der Keimdrüse hineinragt, liegt hufeisenförmig eine Schicht von Spermatogonien führendem Gewebe. Doch ist die Regelmässigkeit dieser Anordnung etwas gestört durch das Auftreten einer neuen Bildung, der Ampullenhohlräume.

Die sämtlichen zuletzt geschilderten Verhältnisse sind viel deutlicher ausgeprägt bei 26 Tage alten Tieren, zu deren Besprechung wir daher gleich übergehen wollen.

Larve 12 (40), 18 mm, 26 Tage (Fig. 30 und 31). Wie Fig. 30 zeigt, haben die Geschlechtsstränge eine bedeutende Mächtigkeit erlangt und lassen jetzt auch mit aller Deutlichkeit einen extratestikulären Teil, der rechtwinklig vom intratestikulären nach der Niere hin abbiegt, erkennen.

Am meisten interessiert uns hier das Auftreten von Ampullenhohlräumen. Sie stellen sich dar als vielfach verzweigte, unregelmässig spaltförmige Hohlräume, die immer zu den beiden Bestandteilen der Geschlechtsstränge Beziehungen aufweisen: dem Kern von reinem Reteblastem einerseits und der Spermatogonien führenden Aussenschicht andererseits. Die Spalten scheinen gewissermassen vom Grundgewebekern nach der Peripherie hin zu drängen und die Keimzellen führende Rinde vor sich weg und in die primäre Genitalhöhle hinauszuschieben, so dass nach kurzer Zeit die Rinde dem Kern nur noch in Form von Falten oder Blasen aufsitzt (Fig. 30). In diesen letzteren Gebilden haben wir, wie es sich aus ihrer Weiterentwicklung ergibt, die Anlagen der Hodenampullen (Samenkanälchen, Tubuli seminiferi) zu erblicken.

Die gleiche Entwicklung haben auch die Partien durchgemacht, welche zwischen den Eintrittsstellen der Geschlechtsstränge gelegen sind (Fig. 31). Nicht nur die Spermatogonien führenden Aussenschichten der aufeinander folgenden Geschlechts-

stränge sind jetzt miteinander verschmolzen, sondern auch die Grundgewebekerne haben Verbindungen zwischeneinander hergestellt, so dass nun der ganze Hoden von einem zwar recht unregelmässigen, aber ununterbrochenen und kompakten Zentralstrang durchzogen wird (Fig. 31, Z. strg.), der rings umgeben ist von zahlreichen bläschenförmigen Anlagen von Hodenampullen.

Es ist eine Eigentümlichkeit der Hoden von Rana temporaria, dass unter dem sie umhüllenden Peritoneum Pigmentzellen auftreten können. Ihr Vorkommen ist aber leider sehr unkonstant, sonst würde die Bestimmung des Geschlechts eine leichte Sache sein; denn diese Pigmentzellen, welche durch das Peritoneum durchscheinen (Textfig. C 2, 4), lassen sich nie in Ovarien beobachten. Über die Herkunft dieser Zellen kann ich keine bestimmten Angaben machen. Nach dem, was ich gesehen habe, will es mir scheinen, dass sie durch den Hilus einwandern.

Fröschchen 13 (34), 26 mm, Kultur C 20, 36 (1) Tage (Fig. 32). Ohne verschiedene Schnitte miteinander zu kombinieren, lassen sich nicht leicht Bilder geben, welche die Beziehungen zwischen Nierenblastem, Niere und Geschlechtssträngen übersichtlich erkennen lassen, da auf derselben Höhe, wo die Geschlechtsstränge sich finden, gewöhnlich Seitenäste (Venae revehentes) in die Hohlvene einmünden, welche den Zusammenhang der in Betracht gezogenen Gewebe und damit die Übersichtlichkeit der Bilder stören. Was man sonst nur durch Verfolgen einer Anzahl aufeinander folgender Schnitte feststellen kann, das ist aus der Fig. 32 ersichtlich, welche nach einem Schnitt gezeichnet ist, der ein wenig schief zur Längsachse des Tieres gelegt worden ist. Der extratestikuläre Abschnitt des Geschlechtsstranges ist aus dem Grunde nicht seiner ganzen Länge nach getroffen und die punktierte Linie (die nach den nächsten Schnitten eingezeichnet ist) gibt seine wirkliche Ausdehnung an.

Wie aus dieser Figur mit aller Deutlichkeit hervorgeht, erfüllt das einheitliche Nierenblastem zwei Aufgaben zugleich. Nach der lateralen Seite hin lässt es Harnkanälchen entstehen, nach der medianen dagegen gibt es das Bildungsmaterial für die Geschlechtsstränge ab, welche aus dem lockeren Strom dieser Zellen gewissermassen als kompakte Kerne herauskristallisieren.

Fröschchen 15,5, 27 mm, 37 (7) Tage (Fig. 33). Frisch ausmetamorphosierte Fröschchen besitzen bereits die Anlagen zu

den sämtlichen wichtigeren Bestandteilen des Hodens, und im folgenden werden wir sehen, wie sich aus den Ampullenanlagen die fertigen Samenkanälchen, aus dem Grundgewebe der Geschlechtsstränge Teile des Reteapparates herausdifferenzieren. Hinsichtlich der Geschlechtsstränge werden wir jetzt immer die extra- und die intratestikulären Abschnitte besonders zu betrachten haben, entsprechend den verschiedenen Bildungen, die aus ihnen hervorgehen: Vasa efferentia und intratestikuläres Hodennetz.

Bei unserem 37 Tage alten Fröschchen sind diese Differenzierungsvorgänge bereits eingeleitet. Die einzelnen Ampullenanlagen sind selbständiger geworden, und ihre Hohlräume, die in jedem Falle mit dem Zentralstrang in Verbindung stehen, haben sich teilweise beträchtlich erweitert.

Wie auf Fig. 33 zu erkennen ist, haben die extratestikulären Geschlechtsstränge, welche als solide Gebilde bis an das Nierenblastem hin zu verfolgen sind, ihr meistes Material nach den Keimdrüsen hin abgegeben und erweisen sich jetzt als ziemlich dünne Stränge von im allgemeinen radiär angeordneten Zellen (auf dem Schnitt erkennt man daher zwei parallel verlaufende Reihen von Kernen). (Totalansicht der Keimdrüsen eines 33 [5] Tage alten Fröschchens in Textfig. C 2.)

Fröschchen 15, 40 mm, 56 (17) Tage, Kultur C 20 (Fig. 34). Die Entwicklung, welche die intratestikulären Teile der Geschlechtsstränge genommen haben, ist auf einem Längsschnitt durch die Hoden eines 56 Tage alten Fröschchens aus der Kultur C 20 besonders gut zu überblicken. Die Mitte der Keimdrüse durchzieht ein gleichmässiger Zentralstrang (er ist aber nicht immer so regelmässig ausgebildet wie hier). Wie weiter oben dargetan wurde, ist er dadurch entstanden, dass die distalen Enden der aufeinander folgenden Sexualstränge sich miteinander verbunden haben. An diesem Prozesse beteiligen sich nur die Sexualstränge der Geschlechtsregion, nicht auch jene der sterilen Drüsenabschnitte. Aus diesem Grunde erreicht der Zentralstrang weder das vordere noch das hintere Ende der Keimdrüse. Ab und zu beteiligen sich zwar an der Zentralstrangbildung auch epigonale Geschlechtsstränge. Später bildet sich dann dieser Teil des Stranges wieder zurück.

Rings am Zentralstrang sitzen die Ampullen, welche meistens durch Teile der primären Genitalhöhle voneinander getrennt sind.

Sie haben sich etwas verlängert und besitzen fast ausnahmslos gut entwickelte, von Endothelien ausgekleidete Höhlungen, welche stets bis an den Zentralstrang heranreichen.

Im Hinblick auf den regelmässig radiären Bau dieser jungen Keimdrüsen sollte man eigentlich erwarten, dass sich in der Folge ein einheitlicher Zentralkanal, in welchen rings die Samenkanälchen einmünden, ausbilden werde. Tatsächlich geht zunächst die Entwicklung auch in diesem Sinne weiter und einmal habe ich einen solchen vollkommen radiär gebauten Hoden noch bei einem 1¼jährigen Fröschchen angetroffen. Meist aber verschwindet die Regelmässigkeit dieser Anlage schon viel früher. Ein bedeutendes Dickenwachstum der ganzen Drüse bedingt mannigfaltige Verschiebungen der Teile in ihrem Inneren. Der Zentralstrang wird nach allen Richtungen hin auseinander gezerrt, er bildet Äste, welche wieder untereinander Anastomosen bilden, und so kommt schliesslich das für die Froschhoden charakteristische intratestikuläre oder Hallersche Netz zur Ausbildung.

Fröschchen 17, 45 mm, 114 (84) Tage (Fig. 35 und 36). Die ältesten Männchen aus der Kultur A 21, die ich untersucht habe, besitzen in jeder Hinsicht fertig ausgebildete Hoden.

Der Reteapparat hat annähernd den Zustand erlangt, den er bis zur Geschlechtsreife bewahrt. Der Niere entlang führt ein Kanal, der sogenannte Nierenrandkanal (Fig. 35, N. rk.). Er steht mit dem Nierenblastem, welches immer noch mit der Bildung von Nierenkanälchen beschäftigt ist, mittels einiger undifferenzierter Zellstränge in Verbindung (Fig. 35, eff. 2). Von der anderen Seite her nimmt er die Vasa efferentia testis (eff. 1) auf, welche aus den extratestikulären Geschlechtssträngen hervorgegangen sind.

In entsprechender Weise hat sich auch die Anlage für das innere Hodennetz entwickelt. In dem vorliegenden Falle kann man von einem Zentralkanal schon nicht mehr sprechen. Vielmehr haben wir es bereits mit einem richtigen Hodennetz zu tun. Da, wo mehrere Kanälchen zusammentreffen (wie in dem abgebildeten Schnitt), entstehen grössere Hohlräume.

Dieses Netz steht, wie das nach der bisherigen Entwicklung selbstverständlich erscheint, mit den Vasa efferentia in Verbindung. Andererseits sitzen ihm, und zwar vermittels kurzer zwischen-

geschalteter Ausführkanälchen (Nebenkanälchen[1], Nbk.), die Samenkanälchen auf. Fig. 36 gibt über die Beziehungen zwischen Samenampullen und Hodennetz näheren Aufschluss. Ein Hauptkanälchen (Hptk.) des letzteren ist an derjenigen Stelle quer durchschnitten, wo es seitlich zwei Nebenkanälchen aufnimmt. Das blind geschlossene Ende des einen ist eng verwachsen mit einer Ampulle. Zwischen dem Stützgewebe der letzteren und den Wandungen des Kanälchens sind keine Grenzen festzustellen, sie gehen kontinuierlich ineinander über. Ausserdem umkleidet ein zusammenhängendes Epithel Samenampullen, Neben- und Hauptkanälchen.

Es ist jedoch darauf hinzuweisen, dass die Ampullenhohlräume von den Lumina der Hodenkanälchen vorläufig immer streng getrennt sind. Die Mehrzahl der Hodenampullen 3 Monate alter Fröschchen zeigt überhaupt keine Hohlräume mehr. Infolge der raschen Vermehrung der Spermatogonien haben sich ihre Wände verdickt und so mussten die Höhlungen schliesslich verschwinden. Eine reichliche Gewebsansammlung in der Mitte erinnert noch an ihr früheres Vorhandensein (Fig. 36). Regelmässig bleiben aber doch einige Hohlräume bestehen, so vor allem die der Ampullen, welche dem Hilus zunächst liegen (Fig. 35). (Totalansicht der Keimdrüsen eines männlichen Fröschchens von 77 [46] Tagen in Textfig. C 4.)

Die weiteren Veränderungen, welche die Hoden bis zur Geschlechtsreife noch durchmachen, habe ich an einem Material von ca. 60 im Ursprungtal eingefangenen, 1¼, 2¼ und 3¼ Jahre alten Fröschchen (von der Laichperiode an gerechnet) studiert.

Am medialen Rande der Nieren 1¼jähriger Fröschchen (19; 70 mm), da also, wo noch bei 3 Monate alten das Nierenblastem zu sehen ist, findet man bei Rana temporaria besonders differenzierte Harnkanälchen und Bowmansche Kapseln. Von den ihnen homologen, der Harnbereitung dienenden Bildungen unterscheiden sie sich auf den ersten Blick dadurch, dass ihren

[1]) Es ist eine auffällige Erscheinung, dass sich das Hallersche Netz des Hodens aus zwei äusserst konstant vorhandenen Bestandteilen zusammensetzt: 1. Aus einem hauptsächlich in der Mitte der Keimdrüse liegenden, netzartig verzweigten und reichlich Anastomosen bildenden Kanalsystem; 2. aus kurzen Verbindungsstücken, welche das eigentliche Netz mit den zentralen Enden der Samenkanälchen verbinden. Diese Verbindungsstücke werde ich immer Nebenkanälchen heissen; die Hauptkanälchen stellen dann den übrigen Teil des Hallerschen Netzes dar.

Zellen die grossen und stark eosinophilen Plasmakörper, welche den anderen ihr charakteristisches Aussehen verleihen, fehlen. Wir haben es hier mit den interrenalen Teilen des Ausführapparates der Hoden zu tun, in welche man jetzt auch die Vasa efferentia wirklich einmünden sieht.

Die anderen Veränderungen sind rein quantitativer Art. Die Keimdrüsen sind, äusserlich betrachtet, beträchtlich grösser geworden. Die Ampullen besitzen in der Regel wieder von Endothelien ausgekleidete Hohlräume.

2 1/4jähriges Fröschchen, 28; 100 mm (Fig. 37). Auch jetzt noch machen sich kaum wesentliche Veränderungen geltend. Die Ampullenhohlräume haben sich zwar teilweise ganz beträchtlich vergrössert, sind aber, wie bisher, gegen die ausführenden Kanälchen hin abgeschlossen. Die Membran, welche Ampullen und Kanälchen zusammenhängend überzieht, ist in allen Fällen deutlich erkennbar (Fig. 37, Ept.).

Auch in sonst ganz normalen Hoden liegen ab und zu degenerierende Spermatogonien in den Ampullenhohlräumen. In dem hier abgebildeten Fall aber zeigt sich die ganze äussere Hodenpartie abnorm verändert und zwar macht sich an Plasma und Keimzellkernen eine hyaline, an den Stützzellkernen dagegen eine pyknotische Degeneration geltend (die topographischen Verhältnisse sind durch diese Veränderungen nicht beeinflusst: normale Hoden bieten ganz dieselben Bilder).

3 1/4jähriges Fröschchen, 38; 130 mm (Fig. 38). Im 4. Sommer bilden die jungen Männchen von Rana temporaria zum erstenmal fertige Geschlechtsprodukte. Die Hoden haben, verglichen mit dem Vorjahre, an Volumen um ein Mehrfaches zugenommen. Die Ampullen haben sich stark erweitert und sehr verlängert und besitzen nun die Form vielfach gewundener, im allgemeinen nach dem Zentrum der Drüse hin ziehender Schläuche, welche mit zahlreichen, von Follikelepithelien umschlossenen Ballen von Spermatozyten oder Spermatiden, den Spermatozysten (v. La Valette St. George), gefüllt sind.

Wie Fig. 38, welche nur den untersten Abschnitt einer Ampulle darstellt, zeigt, ist eine Kommunikation mit dem Lumen der ableitenden Kanälchen noch nicht hergestellt.

Einzelne Spermatogonien oder Gruppen von solchen, findet man einzig entlang den Ampullenwänden verstreut, und zwar im

allgemeinen reichlicher in den peripheren Abschnitten, als in den zentral gelegenen. Auf Fig. 38 sind z. B. gar keine zu sehen.

Die kugeligen, häufiger mehr strangförmigen Spermatozysten sitzen mit ihrem einen Ende der Wand der Ampulle auf, liegen im übrigen aber frei in deren Hohlraum. Es lässt sich immer feststellen, dass sich ein und dieselbe Zyste ausschliesslich entweder aus reifenden Spermatozyten, aus Spermatozyten zweiter Ordnung oder aus Spermatiden zusammensetzt: d. h. die Keimzellelemente einer jeden haben stets die gleiche Entwicklungsstufe erreicht.

Es ist unzweifelhaft, dass hier die den Einestern der Ovarien homologen Bildungen vorliegen. Wenn wir von der Verschiedenheit der schliesslichen Produkte absehen, so besteht der einzige Unterschied zwischen Spermatozyste und Einest darin, dass die erstere in allen Fällen sich aus einer viel grösseren Zahl von Zellen zusammensetzt, als das letztere. Mit anderen Worten: Die Spermatogonie, welche bestimmt ist, einer Spermatozyste den Ursprung zu geben, hat, bevor ihre Abkömmlinge in das Stadium der Pseudoreduktion eintreten können, eine grössere Anzahl von Teilungen durchzumachen, als in dem homologen Falle die entsprechende Oogonie.

Zwischen den Verhältnissen, wie wir sie bei $2^1/_4$jährigen Fröschchen feststellen konnten und den jetzt vorliegenden, haben wir jedenfalls die folgenden genetischen Beziehungen anzunehmen. Das äussere Epithel der Ampulle hat sich zu einer soliden Haut, der Membrana propria (Mr. pr.), entwickelt. Der grösste Teil der Spermatogonien, welche man in den Ampullen der jüngeren Tiere antreffen konnte, haben eine Periode lebhafter Vermehrung durchgemacht, und indem von einem gegebenen Zeitpunkt an die Tochterzellen sich nicht mehr voneinander getrennt haben, sind aus ihnen Keimzellnester, die Spermatozysten, hervorgegangen. Das ursprünglich zwischen den Spermatogonien liegende Stützgewebe hat sich zum grossen Teil in die feinen Membranen (Follikelepithelien) umgewandelt, von denen die Keimzellnester regelmässig umschlossen sind.

Anschliessend sei noch kurz auf das weitere Verhalten der Keimzellen hingewiesen. Im Frühjahr, beim Beginn der Brunstzeit, sind die Samenampullen fast ganz mit Samenpaketen an-

gefüllt. Im Spätsommer und Herbst des vergangenen Jahres haben sich aber auch die noch übrig gebliebenen Spermatogonien vermehrt und bilden jetzt bereits einen fast vollständigen, zusammenhängenden Wandbelag.

$2^1/_2$ Monate nach der Brunst findet man in den zentralen Ampullenhöhlungen noch einige degenerierende Spermienreste. Die Spermatogonien haben sich aber stark vermehrt und bilden längs den Ampullenwänden vier- bis sechschichtige Keimzellager, in denen man oft kleinere oder grössere Bereiche gleichzeitig in mitotischer Teilung begriffen findet. Ausnahmsweise haben sich auch bereits fertige Spermatozysten gebildet, in welchen die Spermatozyten die Reifungsprozesse durchmachen.

Vergleichende Übersicht über die Entwicklung der weiblichen und der männlichen Keimdrüsen.

Ovar	Hoden
Indifferente Keimdrüse.	Indifferente Keimdrüse.
Die Keimzellen bleiben im Keimepithel.	Einwanderung der Keimzellen in die Geschlechtsstränge.
Bildung von Einestern, Pseudoreduktion.	
Bei halberwachsenen Larven hört die Proliferation des Nierenblastems auf.	Die Zuwanderung von Nierenblastemzellen wird bis zur Metamorphose immer kräftiger.
	Bildung der Hodenampullen.
Bildung der sekundären Genitalhöhlen vor und während der Metamorphose: Ovarialtaschen.	Bildung der sekundären Genitalhöhlen nach der Metamorphose: Reteapparat.
Charakteristische Form der Keimzellen nach der Metamorphose und bis zum 4. Sommer: Wachstumszellen.	Charakteristische Form der Keimzellen nach der Metamorphose und bis zum 4. Sommer: Vermehrungszellen.
	4. Sommer: Bildung von Spermatozysten. Pseudoreduktion. Reifeteilungen.
5. Frühjahr (4jährige Tiere): Entleerung der fertigen Geschlechtsprodukte. Reifeteilungen.	5. Frühjahr (4jährige Tiere): Entleerung der fertigen Geschlechtsprodukte.

2. Indirekte Hodenentwicklung.

Ich spreche im folgenden von einer indirekten Hodenentwicklung, weil in den zu betrachtenden Fällen die Keimdrüsen zuerst die charakteristisch weiblichen Merkmale ausbilden und erst sekundär sich in Hoden umwandeln. Eine besondere Stellung nimmt die Kultur A 15 ein. Hier treten die charakteristischen Merkmale: Oozytenbildung und Einwanderung der Keimzellen in die Geschlechtsstränge, gleichzeitig in ein und derselben Keimdrüse auf. Es liegt aber doch kein prinzipiell verschiedenes Verhalten vor; wir können alle diese Fälle zusammenfassen, wenn wir unserem Begriffe eine etwas weitere Fassung geben und immer dann von einer indirekten Hodenentwicklung sprechen, wenn in einer Keimdrüse ausser Spermatogonien auch Oozyten gebildet werden.

Bekanntlich haben gewisse vor allem an die Heterochromosomenforschung anknüpfende Überlegungen zu der Annahme geführt, dass normalerweise in jeder Population ein Geschlechtsverhältnis von 50 ♀ : 50 ♂ erblich festgelegt sei. Wenn sich nun in einer Froschkultur Tiere befinden, deren Keimdrüsen typische Ovarien waren und erst nachträglich durch Umbildung zu Hoden wurden, dann können offenbar zwei prinzipiell ganz verschiedene Fälle vorliegen. Entweder verwandeln sich Weibchen in Männchen oder es haben männliche Tiere zuerst Ovarien gebildet, die sich erst sekundär zu Hoden umwandeln. Im ersten Fall werden schliesslich mehr Männchen als Weibchen vorhanden sein, im zweiten dagegen macht sich die Tendenz geltend, das Normalverhältnis 50 ♀ : 50 ♂ herzustellen. Natürlich ist es auch denkbar, dass in ein und derselben Kultur die beiden Vorgänge nebeneinander her gehen. Beide Möglichkeiten finden sich in meinen Kulturen verwirklicht. Da aber die morphologisch wahrnehmbaren Vorgänge beidemal dieselben sind, werde ich auf die vererbungstheoretische Bedeutung im einzelnen nicht eingehen.

a) Die Hodenentwicklung in den Kulturen A 15 und A 10.

Im Freien wachsen die Ursprungtalerfrösche unter beträchtlich niedrigeren Temperaturen auf, als der, in welcher die vorhin betrachtete Kultur gehalten wurde. Wenn wir uns daher jetzt an die Untersuchung eines bei 15° resp. 10° gezüchteten Materials machen, so werden wir dabei die Verhältnisse kennen lernen,

welche den in der freien Natur verwirklichten wenigstens näher liegen. Die Veränderungen in der Ovarentwicklung, welche einer Temperaturerniedrigung parallel gehen, haben wir bereits kennen gelernt. Sie sind nicht sehr tiefgehender Art. Von um so grösserer Wichtigkeit sind diejenigen, welche sich bei der Hodenbildung beobachten lassen.

Kultur A 15. Larven von 20—22 mm Länge, welche sich in der Wärmekultur bereits in Männchen und Weibchen geschieden haben, besitzen in diesem Falle regelmässig noch indifferente Keimdrüsen. Das erste Männchen habe ich unter einer Anzahl 12 (33), 3 mm messender, 31 Tage alter Larven gefunden. In den mittleren Teilen seiner Keimdrüsen sind ein paar erste Keimzellen eben im Begriffe, das sehr gut entwickelte Keimepithel zu verlassen und in die kräftigen Geschlechtsstränge überzutreten. Es sei noch ausdrücklich darauf hingewiesen, dass die Keimdrüsen der Tiere aus dieser Kultur nicht kleiner sind, als die entsprechend grosser Wärmetiere. Sie entsprechen in jeder Hinsicht denen der Wärmeweibchen, deren Keimdrüsen auf diesem Stadium auch noch den charakteristisch indifferenten Bau zeigen.

Richtig in Fluss kommt die Herausdifferenzierung von Männchen erst bei 41 Tage alten Larven (14 (38); 11 mm). Während aber die Keimepithelien dieser jungen Männchen teilweise im Begriffe sind, Keimzellen an die Geschlechtsstränge abzugeben, machen sie andererseits auch die Veränderungen durch, welche für das weibliche Geschlecht typisch sind. Es treten nämlich in ihnen Einester auf. Die Keimzellen, welche in die Geschlechtsstränge eingewandert sind, haben sämtlich den früheren Charakter von Vermehrungszellen bewahrt. Einester bilden sich ausschliesslich nur in den Keimepithelien und zwar hauptsächlich in denjenigen Teilen, welche am weitesten von den Geschlechtssträngen entfernt liegen.

Diese Doppelsinnigkeit in der Entwicklung behalten die Keimdrüsen bis zur Metamorphose bei. Im gleichen Schritt mit der zentral gelegenen Hodenanlage entwickelt sich aussen ein weibliches Keimepithel. Das letztere kann zwar durch die männliche Anlage sehr zurückgedrängt werden: doch finden sich wenigstens kleine Inseln eines solchen an den Wänden der Keimdrüsen sämtlicher untersuchten 60 Tage alten Fröschchen.

Eine Woche nach der Metamorphose habe ich die ganze hier geschilderte Kultur fixiert, und es zeigten sich dabei die folgenden Verhältnisse:

Fröschchen 13, 31 mm, 60 (7) Tage (Fig. 39).
„ 12, 35 mm, 60 (7) „ („ 40).

Die Fig. 40 zeigt einen Längsschnitt, durch den die Geschlechtsstränge längs getroffen sind, die Fig. 39 einen solchen, dessen Ebene senkrecht zur vorigen steht, so dass die Geschlechtsstränge quer durchschnitten sind.

In beiden Fällen, besonders deutlich auf der Fig. 40, kann man feststellen, dass das Keimepithel seine stärkste Entfaltung zwischen den Eintrittsstellen der Geschlechtsstränge gewinnt. In der Keimdrüse, welche zum Teil durch die Fig. 40 dargestellt wird, ist der weibliche Anteil bedeutend stärker. Besonders in ihrem hinteren Teile herrscht der ovariale Charakter vor, und man findet dort auch richtige, von einem Follikelepithel umgebene, runde Einester. In den weiter nach vorn gelegenen Teilen, wo sich das Hodengewebe stärker entwickelt hat (Fig. 40), werden eigentliche Nester nicht mehr gebildet. Die Oozyten haben sich zwar gegeneinander nicht abgerundet und ihr Plasma hat sich stark aufgehellt, aber da, wo sie mit dem Hodengewebe zusammentreffen, ist keine Membran gebildet worden: vielmehr gehen hier männliche und weibliche Keimgewebe kontinuierlich ineinander über (Fig. 40).

Noch mehr weicht das weibliche Keimepithel des anderen Tieres vom gewohnten Verhalten ab. Richtig ausgebildete Einester finden sich in ihm überhaupt nicht und die auf Fig. 39 abgebildeten Oozyten haben sich sämtlich voneinander getrennt und sind selbständig geworden. Der Vergleich mit jüngeren Tieren macht es aber wahrscheinlich, dass sie früher wenigstens teilweise doch in Nestern vereinigt gewesen sind, dass letztere sich aber bereits nach der Synapsis aufgelöst haben.

Ein weiterer Unterschied zwischen den beiden vorliegenden Keimdrüsen besteht darin, dass am äusseren Rande der einen noch zahlreiche Vermehrungszellen liegen, während in der anderen das Keimepithel, welches sich von der peritonealen Aussenwand losgelöst hat, fast nur noch aus Oozyten besteht. Ob im ersten Falle sich die Vermehrungszellen auch noch zu Oozyten würden umgebildet haben, oder ob sie schliesslich den Anschluss an das

Hodengewebe gefunden hätten, ist mit Sicherheit nicht vorauszusehen. Jedenfalls aber pflegen, wie wir an dem Material der Kältekultur gleich feststellen werden, die Oozytenlager sehr bald zu degenerieren.

Kultur A 10. In dieser Kultur ist die Entwicklung der männlichen Keimdrüsen eine viel ungleichmässigere als in den bis jetzt betrachteten. Zusammenfassend kann man sagen, dass die Abweichungen von der Normalentwicklung zwar die gleichen sind, wie wir sie bei der Kultur A 15 kennen gelernt haben, dass sie aber einen unter Umständen sehr viel grösseren Umfang annehmen.

Die männlichen Geschlechtsmerkmale differenzieren sich hier noch später heraus. Männchen treten erst auf, nachdem die sämtlichen Keimdrüsen bereits weibliche Charaktere ausgebildet hatten.

Das Keimepithel einer 91 Tage alten Larve von 15 (42), 11 mm führt eine ziemliche Anzahl von Einestern (bis Synaptaenstadium). In den Geschlechtssträngen finden sich noch keine Keimzellen, aber einige, die offenbar eben einwandern wollen, befinden sich zwischen den Geschlechtssträngen und den Keimepithelien. In einem anderen, gleich alten und gleich grossen Tiere sind die sämtlichen Vorgänge weiter vorgeschritten. Die Keimepithelien sind stellenweise sehr reich an Oozytennestern und die mittleren Geschlechtsstränge der einen Drüse besitzen ziemlich gut ausgebildete sekundäre Genitalhöhlen. Dagegen liegen auf der anderen Seite in einem Geschlechtsstrang schon eine ganz beträchtliche Anzahl von Spermatogonien, und in zwei oder drei weitere Stränge sind Keimzellen eben im Begriffe einzuwandern.

Wir sehen also, dass sich schon auf diesem frühen Stadium grosse Unregelmässigkeiten sowohl innerhalb ein und desselben Tieres als auch der ganzen Kultur geltend machen. Ein grosser Teil der Tiere lässt erst viel später die männlichen Merkmale erkennen (einmal hatte eine derartige Larve die Länge von 45 mm und war 111 Tage alt).

In einem grossen Teil der Fälle wandeln sich (zunächst) auch nicht die ganzen Keimdrüsen zu Hoden um. Besonders ihre Enden entwickeln sich häufig im weiblichen Sinne weiter, erhalten Höhlungen in den Geschlechtssträngen und bilden zahlreiche Einester in ihren Keimepithelien. Dabei können bei frisch

metamorphosierten Fröschchen die Massenverhältnisse zwischen männlichen und weiblichen Abschnitten alle Werte annehmen zwischen fast rein männlich und rein weiblich. Aber auch die zwischen den beiden Keimdrüsenformen möglichen Kombinationen finden sich alle verwirklicht. Es können die hinteren Teile weiblich, die vorderen dagegen männlich sein oder umgekehrt; oder auf der einen Seite ist das vordere Stück männlich, das hintere weiblich und auf der anderen Seite ist es gerade umgekehrt. Es kann aber auch jeder männliche Einschlag auf der einen Seite fehlen, so dass die Tiere als laterale Hermaphroditen zu bezeichnen sind: und auch hier ergeben sich alle denkbaren Abstufungen. Es kann in einem solchen Falle die männliche Drüse ein reiner oder fast reiner Hoden sein, sie kann sich aber auch wieder aus einem männlichen und einem weiblichen Teil zusammensetzen. In einem extremsten Fall lagen zwei auf den ersten Blick ganz typisch ausgebildete Ovarien vor. Beim Durchgehen der Schnittserie zeigte es sich aber, dass ein Geschlechtsstrang sich nicht ausgehöhlt hatte, sondern Spermatogonien in grosser Zahl führte. Es handelt sich dabei um ein Fröschchen, das 14 Tage nach der Metamorphose fixiert worden war. Geschlechtsstrang und Keimepithel waren durch die primäre Genitalhöhle voneinander getrennt: eine Einwanderung von Keimzellen fand also nicht mehr statt. Im Keimepithel aber befand sich an der Stelle, die dem distalen Ende des Geschlechtsstranges gegenüberlag, eine Lücke von der Grösse von zwei oder drei grossen Einestern, die nur durch die Auswanderung von Keimzellen nach dem Sexualstrang hin entstanden sein konnte.

Im Gegensatz zu den äusserst klaren Verhältnissen in der Wärmekultur sehen wir also in der Kälte hinsichtlich der Geschlechtsdifferenzierung die grösste Labilität sich geltend machen. Streng genommen entwickelt sich der Hoden überhaupt nicht mehr aus einer indifferenten Drüse, sondern entsteht durch Umwandlung eines jungen Ovars. Damit wäre also an Stelle des Prozesses der Geschlechtsdifferenzierung der einer Umbildung von Weibchen in Männchen getreten. Inwieweit eine solche Auffassungsweise berechtigt ist, werden die weiteren Untersuchungen lehren müssen.

Vorläufig interessiert uns hier noch die Frage nach dem schliesslichen Schicksal der weiblichen und männlichen Bestandteile der betrachteten Keimdrüsen.

Abgesehen von einem halben Dutzend Nachzügler machten die Tiere dieser Kultur ihre Metamorphose vom 122. bis zum 132. Tage nach der Befruchtung durch. Dabei wurden vom 130. Tage an sowohl die fertigen Fröschchen, als auch die Larven in einer Temperatur von 15—18° gehalten. (Weil sie in der Kälte nicht mehr gut fortkommen wollten.) Am 165. Tage tötete ich die letzte Gruppe (26 Fröschchen) ab.

Bei der Untersuchung der ältesten Tiere zeigt es sich, dass nur noch rein weibliche und rein männliche Keimdrüsen vorhanden sind. Die letzteren führen aber noch in grosser Zahl stark eosinophile Klümpchen, die letzten Reste der degenerierten Oozyten. Häufig sieht man auch, dass solche Reste in den Leibeshöhlenraum ausgestossen werden. Ähnlich degenerieren übrigens viele Oozyten in den richtigen Ovarien, wo man dann auch alle Übergänge zwischen gesunden Oozyten und diesen dunkel gefärbten Klümpchen findet. (In den Ovarien der Wärmetiere dagegen können irgendwelche degenerierende Elemente überhaupt nicht oder jedenfalls nur in ganz vereinzelten Fällen beobachtet werden.)

Eine Ausnahme machen nur die Keimdrüsen von zwei Tieren dieser Gruppe, der beiden lateralen Hermaphroditen. Ihre Ovarien zeigen in jeder Hinsicht das gewohnte Aussehen. Im ersten Falle ist die zweite Keimdrüse des Zwitters zusammengesetzt aus einem kleineren vorderen, dem männlichen Abschnitt und einem grösseren hinteren, welcher noch den typischen Bau eines Ovars besitzt, in der Entwicklung aber gegenüber dem Ovar der anderen Seite zurückgeblieben ist. Der zweite Hermaphrodit besitzt auf der linken Seite einen gut ausgebildeten Hoden, an dessen hinterem Rande aber noch einige Auxozyten mit reichlichen Dottereinlagerungen liegen. Dieser letztere Fall besitzt darum einiges Interesse, weil wir hier zum erstenmale darauf aufmerksam gemacht werden, dass dotterführende Wachstumszellen sich im Hoden verhältnismässig lange halten können, während Oozyten, die nicht mit der Dotterbildung beginnen konnten, bevor die zur Zersetzung führenden Einflüsse sich geltend machten, stets sehr rasch verschwinden.

An dem zwischen dem 132. und dem 165. Tage fixierten Material lässt sich schön verfolgen, wie im männlichen Geschlecht nach und nach einerseits die Hodenanlagen anwachsen, bis sie schliesslich den Raum der ganzen Keimdrüse einnehmen, während

andererseits die weiblichen Keimepithelien sich auflösen und degenerieren. Nie kann man aber auch nur die geringsten Andeutungen einer Rückbildung der männlichen Gewebe finden. Diese gleiche Feststellung werden wir auch in allen weiteren noch zu untersuchenden Fällen machen können, und wir müssen daher annehmen, dass, wenn sich einmal im Laufe der Entwicklung eine Partie einer Keimdrüse nach der männlichen Seite hin differenziert, dann auch die fertige Drüse wenigstens eine Einsprengung von Hodengewebe enthalten wird. In den meisten Fällen wird sich aber bis zur Geschlechtsreife überhaupt die ganze Drüse in einen Hoden umgebildet haben.

b) Die Entstehung von Hoden aus Ovarien in den Kulturen B und C.

Als gesetzmässig auftretende Erscheinung kann eine Umbildung von Ovarien in Hoden in mehreren Kulturen beobachtet werden. Dabei lassen sich überall die gleichen oder wenigstens nicht prinzipiell verschiedene Vorgänge beobachten. Deshalb werde ich mich in der folgenden Darstellung nicht mehr an einzelne bestimmte Kulturen halten.

Als Faktoren, welche eine solche Umwandlung zu veranlassen vermögen, haben sich im Zuchtversuch Temperaturerhöhung, Hitze und uterine Überreife der Eier erwiesen.

Wir können bei unserer Betrachtung direkt an die Beobachtungen anschliessen, die wir an den Ursprungtaler Kältekulturen gemacht haben. Weiter oben wurde gesagt, dass die sekundären Genitalhöhlen der aus Hitzekulturen ausmetamorphosierten Weibchen ausserordentlich stark blasig aufgetrieben sind. Hier muss nun nachgetragen werden, dass das nicht immer der Fall ist, dass im Gegenteil in den beiden untersuchten Hitzekulturen auch Weibchen aufgetreten sind, deren Geschlechtsstränge nur ganz unbedeutende, oder überhaupt keine Hohlräume besitzen. Noch verhältnismässig kurze Zeit vor der Metamorphose lassen sich derartige Unterschiede zwischen den Weibchen derselben Kultur kaum feststellen, keinesfalls aber schon auf einem der Fig. 11 entsprechenden Stadium. Es besitzen dann noch die sämtlichen Ovarien sekundäre Genitalhöhlen.

Das Kompaktwerden der Sexualstränge dieser Hitzeweibchen hat den Sinn einer Vorbereitung auf die Umwandlung der Ovarien in Hoden. Ob die Umwandlung nun notwendig folgen muss und

die betreffenden Tiere jetzt schon als Männchen bezeichnet werden können, das geht aus den angestellten Versuchen nicht hervor; wohl aber, dass sie sich — bei andauernder Maximaltemperatur nämlich — in diesem Sinne tatsächlich umwandeln können.

Die topographischen Verhältnisse in diesen Ovarien entsprechen nahezu den in den Kältekulturen beobachteten (Fig. 15). Zu äusserst liegt stets eine Schicht von Vermehrungszellen und jungen Einestern, weiter innen eine solche von älteren Nestern und einzelnen dotterbildenden Eizellen. Mit diesem Keimepithel sind die kompakten Geschlechtsstränge direkt verwachsen; Gewebsstränge gehen von ihnen aus und wuchern zwischen die Einester hinein, so dass zwischen dem Stützgewebe des Keimepithels und dem Sexualstranggewebe keine Grenze mehr gezogen werden kann (wie Fig. 13 zeigt, ist das aber auf einem etwas späteren Stadium auch in den typischen Ovarien nicht mehr möglich).

In Ovarien, in denen die Umbildungsprozesse etwas weiter fortgeschritten sind, ist die gewohnte regelmässige Anordnung der Elemente des Keimepithels gestört. Einester, Vermehrungszellen und Dotter führende Auxozyten scheinen oft regellos durcheinander zu liegen. Das Peritonealepithel hat sich teilweise losgelöst und ist vom Keimzellager durch spaltförmige Zwischenräume getrennt. Dass an diesem Durcheinander das Bestreben der Vermehrungszellen, ins Innere der Keimdrüse zu gelangen, Schuld ist, geht aus einem sich direkt anschliessenden Stadium hervor, welches durch die Fig. 41 (Kultur C 26, Fröschchen 56 [14] Tage alt) veranschaulicht wird. Die Keimzellen haben sich fast in der ganzen Ausdehnung der Drüse vom äusseren Epithel losgelöst und bilden mit den ausserordentlich stark entwickelten Geschlechtssträngen eine einzige, zusammenhängende Masse. Dabei sind die am tiefsten in den Grundgewebekern eingedrungenen Keimzellen Vermehrungszellen, während peripher hauptsächlich Oozyten liegen.

Die extratestikulären Geschlechtsstränge sind ebenfalls ganz enorm angeschwollen — offenbar der Ausdruck für eine reichliche Einwanderung von Nierenblastemzellen, die eben stattgefunden hat.

Die Weiterentwicklung dieser Keimdrüsen bietet kein besonderes Interesse mehr. Die Oozyten degenerieren sehr bald, die Vermehrungszellen haben von jetzt ab die Bedeutung von Spermatogonien, und die Umwandlungsprozesse, welche die Keim-

drüse bis zur Reife durchmacht, sind ähnliche, wie wir sie bisher für den Hoden kennen gelernt haben.

Während bei der besprochenen Umwandlung bereits die frisch ausmetamorphosierten Tiere die ersten Anzeichen der Umwandlung haben erkennen lassen, welche darin bestanden haben, dass gewissermassen das Sexualstranggewebe der übrigen Entwicklung vorauseilte, können wir in anderen Fällen erst ein oder zwei Wochen nach der Metamorphose die ersten männlichen Merkmale auftreten sehen.

Zunächst können auch hier noch die Geschlechtsstränge dadurch auffallen, dass sie recht massig sind und nur kleine sekundäre Genitalhöhlen besitzen (Kultur C 26, Fröschchen 56 [14] Tage alt [Fig. 42 und 43]). Aber auch hier ist dieser Zustand erst durch Wucherungsprozesse nach der Metamorphose erreicht worden. Der wesentlichste Unterschied gegenüber dem vorigen Fall besteht darin, dass die Geschlechtsstränge und das Keimepithel nicht miteinander verwachsen sind. Die einwandernden Keimzellen müssen daher, ähnlich wie bei der Normalentwicklung des Hodens, einen mehr oder weniger breiten primären Genitalraum durchqueren, um in die Geschlechtsstränge zu gelangen. Auf frühen Umbildungsstadien sieht man deshalb regelmässig Brücken aus Keimzellen das Keimepithel und die zentrale Hodenanlage miteinander verbinden, und zwar besonders häufig in der dem Hilus benachbarten Hälfte der Keimdrüse (Fig. 42).

Die ganze Keimdrüse zeigt in diesem Fall einen recht gleichmässigen Bau. Zwischen den Geschlechtssträngen glaubt man es mit einem richtigen Ovar zu tun zu haben; auf Schnitten durch die Geschlechtsstränge findet man dagegen die ersten Keimzellen eben eingewandert. (Fig. 43 gibt einen Schnitt durch den hintersten Sexualstrang der Drüse wieder, Fig 42 einen solchen durch den nächst vorderen.) Mit solcher Regelmässigkeit geht aber der Prozess nicht jedesmal vor sich. Meist beginnt die Umwandlung am einen Ende der Drüse und schreitet dann nach und nach bis zum anderen fort, so dass man oft in einer Drüse von Geschlechtsstrang zu Geschlechtsstrang immer weiter vorgerückte Stadien finden kann; Stadien aber, die in der Regel nicht einer entwicklungsgeschichtlichen Reihe entsprechen können, da die später sich umwandelnden Stränge andere Veränderungen durchzumachen haben als solche, die damit auf einem früheren Stadium angefangen haben.

Schliesslich aber lassen sich erste Umwandlungsvorgänge auch an Ovarien beobachten, welche in jeder Hinsicht den gewohnten Bau zeigen, d. h. dünnwandige, von einer einzigen Zellschicht gebildete Ovarialtaschen besitzen. Die Fig. 44 (Fröschchen 47 [14] Tage, Kultur C 26) gibt einen Schnitt durch ein fast in jeder Hinsicht normal gebautes Ovarium wieder. (Das Keimepithel ist sehr gut entwickelt: der abgebildete Schnitt zeigt nur zufällig wenig Oozyten. Die nach vorn und hinten folgenden weisen Einester und dotterbildende Eizellen in reicher Ausbildung auf.) Einige Keimzellen stehen aber im Begriff einzuwandern, oder sind bereits in die Wand der Ovarialtaschen eingewachsen. Wie sich an einem sehr reichen Material beobachten lässt, beginnt nun diese letztere zu wuchern. Die vorher so schwach ausgebildete Wand verdickt sich rasch und zwar, wie es scheint, fast ausschliesslich dadurch, dass die Zellen, aus denen sie sich zusammensetzt, sich teilen. Eine so ausgiebige Einwanderung von Nierenblastemzellen, wie wir sie bisher immer feststellen konnten, lässt sich bei diesen späten Umwandlungen nie nachweisen. Wahrscheinlich wird nur die extratestikuläre Verbindung zwischen Hodengewebe und Nierenblastem noch durch erneute Zuwanderung von Blastemzellen hergestellt.

Die Fig. 45, welche ebenfalls nach einem Fröschchen der gleichen Kultur, welches ungefähr 14 Tage nach der Metamorphose fixiert wurde, hergestellt ist, führt diese verschiedenen Zustände in klarer Weise vor. Die Wand der Ovarialtaschen ist durchweg so stark verdickt, dass die eingewanderten Keimzellen vollständig umschlossen werden. An verschiedenen Stellen ist entweder noch eine Verbindung mit dem Keimepithel vorhanden, oder es sind noch die letzten Reste einer solchen, die früher bestanden hatte, festzustellen (Fig. 45 bei a). Merkwürdigerweise liegen nicht nur Vermehrungszellen in diesem Geschlechtsstrang, sondern auch eine richtige Oozyte (bei b). Dieses Vorkommen ist gar nicht so selten; besonders in Keimdrüsen, die mit ihrer Umbildung noch etwasspäter beginnen, bilden derartige Einschlüsse von Oozyten und Dotter führenden Wachstumszellen geradezu die Regel.

Der extratestikuläre Geschlechtsstrang hat auch bereits eine geringe Entfaltung gewonnen; von einem eigentlichen Strom von Nierenblastemzellen ist aber nichts zu sehen.

Besonders klare Verhältnisse finden sich auch in dem Schnitte durch die Keimdrüsen eines weiteren Tieres dieser Kultur C 26 (Fig. 46). Das Gewebe des Geschlechtsstranges, welches reichlich mit Spermatogonien durchsetzt ist, liegt zusammengefaltet ausschliesslich im basalen Teil der Drüse, offenbar weil es durch die vielen Oozytennester an der freien Entfaltung verhindert wird. Nichtsdestoweniger haben auch von jener Seite der Drüse her, welche dem Hilus direkt gegenüber liegt, die Vermehrungszellen den Weg zu der jungen Hodenanlage gefunden, und auf drei aufeinander folgenden Schnitten sind noch die beiden Brücken vorhanden, welche sie auf ihrer Wanderung benützt haben oder noch benützen. Die eine liegt in dem auf der Fig. 46 abgebildeten Schnitte (bei a) und hat die Form eines Stranges, der durch eine einzige Reihe von Vermehrungszellen, welche in reichliches Stützgewebe eingehüllt sind, gebildet wird.

Ein paar weitere Fälle, die wir noch an Hand einiger Bilder besprechen, bieten nichts prinzipiell Neues mehr. Die Ovarien waren beim Beginn der Umwandlung schon auf einem vorgerückteren Stadium als in den bisher betrachteten Fällen; sie hatten schon grosse Mengen von Dotter führenden Auxozyten gebildet, und deshalb wird die ganze Übersichtlichkeit der Vorgänge durch grosse degenerierende Eimassen gestört. Wenn aber auch für das Studium des feineren Verlaufes der Umbildungsprozesse diese älteren Keimdrüsen ein weniger günstiges Material darstellen, so kommt ihnen doch wieder ein besonderes Interesse zu, weil sie eben für die blosse Tatsache einer Umwandlung der Geschlechtscharaktere schlechthin eine ausserordentlich deutliche Sprache führen.

Fröschchen 89 (32) Tage, Kultur B 10 (IV) (Fig. 47). Unter der Präparierlupe betrachtet, besassen die Keimdrüsen dieses Tieres auf den ersten Blick das Aussehen richtiger Ovarien. Nur bei genauem Zusehen fiel auf, dass sich die Form der einen nach vorne, die der anderen nach hinten zu in nicht ganz normaler Weise etwas verschmälerte. Auf den Längsschnitten lassen sich jetzt die folgenden Verhältnisse erkennen. Das Innere der einen Drüse wird, abgesehen von dem schmalen peripher gelegenen Keimepithel, fast vollständig von dotterreichen Eiern ($\varnothing = 80-88\ \mu$) eingenommen; nahe dem vorderen Rande verliert sich aber das für Ovarien dieses Alters typische Aussehen, und die Eier lassen

Anzeichen einer beginnenden Degeneration erkennen (ungefähr im Gebiet der vordersten zwei Sexualstränge). In den vordersten Geschlechtsstrang sind Keimzellen im Begriff einzuwandern. Da aber auf diesem Stadium die Ovarialtaschen als solche bereits verschwunden sind, so ergibt sich jetzt in der Hauptsache ein wirres Durcheinander von Grundgewebe, Vermehrungszellen und degenerierenden Eiern der verschiedensten Grösse. Etwas klarer liegen die Dinge in der anderen Drüse. Ihre ganze vordere Hälfte ist mit Eiern angefüllt, welche Durchmesser von 52—60 μ besitzen; sie zeigen fast durchweg Anzeichen beginnender Degeneration. Im hinteren Teil aber sieht man drei Geschlechtsstränge sich eben zu Hodenanlagen umwandeln, und zwar ist der letzte bereits am weitesten vorgeschritten. Hier zeigt sich nun, dass sich die Geschlechtsstränge, ausgehend von dem im Aufhängeband bis jetzt noch erhalten gebliebenen kompakten Ende, gewissermassen wieder neu bilden. Grundgewebestränge gehen von dieser Basis aus und wuchern zwischen die degenerierenden Eimassen hinein. Die Vermehrungszellen verlassen das Keimepithel, und schliesslich sieht man Taschen sich bilden, deren unregelmässig gestaltete Wandungen aus Spermatogonien, welche durch reichliches Stützgewebe zusammengehalten werden, bestehen. Die Eizellen werden nach Möglichkeit beiseite geschoben; soweit sie aber doch in die Geschlechtsstränge zu liegen gekommen sind, werden sie ins Innere der Anlage befördert, wo sie früher oder später sich auflösen.

Die „Taschen", die wir so entstehen sahen, sind offenbar den Ovarialtaschen zu vergleichen, in welche Keimzellen eingewandert sind und deren Wände sich daraufhin verdickt haben (vergl. Fig. 45). Einen Schnitt durch eine solche Hodenanlage — es handelt sich um den zweitletzten Geschlechtsstrang der in Rede stehenden Drüse — stellt die Fig. 47 dar. Die Durchmesser der grössten eingeschlossenen und hier abgebildeten Eizelle betragen 26 und 32 μ.

Die Fig. 48 (Fröschchen 151 [33] Tage, Kultur B 10 [VI]) zeigt ein Stück eines Längsschnittes durch eine Keimdrüse, welche sich ähnlicherweise entwickelt haben muss, wo sich aber die Hodenanlage bereits besser herausgebildet hat. Nahe dem Hilus besitzt der Geschlechtsstrang zwei Höhlungen, welche wahrscheinlich als Ampullenhohlräume aufgefasst werden dürfen. Die

eine enthält Reste von degenerierten Eiern. Die anderen noch im Gewebe liegenden Eizellen wären wahrscheinlich auch noch in diese Hohlräume hineinbefördert worden, oder aber sie wären eingekapselt worden und hätten dann durch ihr allmähliches Verschwinden eine neue Ampullenhöhle entstehen lassen. Dass diese letztere Möglichkeit wirklich besteht, zeigt dieselbe Figur. Das in Auflösung begriffene Ei A hat sich bereits von seinen Hüllen zurückgezogen und wäre offenbar bald ganz verschwunden, während die letzteren das Endothel des neuen Hohlraumes geliefert hätten.

Fröschchen 16, 47 mm, 139 (82) Tage, Kultur B 10 (IV) (Fig. 49). Die Fig. 49 stellt den Zustand einer Keimdrüse dar, wie er bei der Umwandlung von Ovarien junger Fröschchen in Hoden häufig einmal erreicht und durchlaufen wird. Die sekundären Genitalräume sind durch fortgesetzte Wucherung des Grundgewebes (Rete) bis auf ein paar letzte Spalten verschwunden; und sogar diese letzteren, so wie wir sie auf der Zeichnung sehen, sind wahrscheinlich in den meisten Fällen keine direkten Abkömmlinge von sekundären Genitalhöhlen, sondern sind Neubildungen und entsprechen jenen Hohlräumen, die zum erstenmal auf der Fig. 30 als charakteristische Bildungen in der direkten Hodenentwicklung abgebildet wurden. Es entspricht überhaupt der hier erreichte Zustand der Hodenanlagen in mancher Hinsicht dem der 20—26 Tage alten Tiere der Kultur A 21. Die Einwanderung der Keimzellen ist sozusagen abgeschlossen. In den äusseren Schichten der mächtig entwickelten Grundgewebekerne (Sexualstränge), die nur noch durch schmale Zwischenräume voneinander getrennt sind, liegen die Spermatogonien und, wie wir eben gesehen haben, werden Vorbereitungen zur Bildung der Ampullen getroffen. Sonderbarerweise sind aber die Vasa efferentia testis bereits wohlentwickelt. Es ist das offenbar eine Folge der früher festgestellten Tatsache, dass die Bindegewebswucherungen im Inneren der Keimdrüsen nicht auf Kosten des Nierenblastems, sondern durch fortgesetzte Teilung der schon vorhandenen Elemente entstanden sind. Die extratestikulären Geschlechtsstränge werden also diesmal nicht in gleichem Maße, wie sie sich durch Anlagerung von Nierenblastem vermehren, zum Aufbau der inneren Reteanlage verwendet, sondern können sich in aller Ruhe zum definitiven Organ umwandeln.

Fröschchen aus dem Ursprungtal, $2^1/_2$ jährig (Fig. 50). In der Literatur finden sich häufige Angaben, dass in erwachsenen Exemplaren von Rana temporaria Keimdrüsen, welche männliche und weibliche Geschlechtsprodukte zu gleicher Zeit enthielten, gefunden wurden. Auch unter den von mir im Freien eingefangenen Tieren befand sich ein $2^1/_4$jähriges Männchen, in dessen Hoden sich einzelne Eier befanden. Sie lagen stets in Ampullenhohlräumen und waren gleichmässig in beiden Hoden vorhanden. Im ganzen zählte ich acht gut erhaltene und zwölf in Auflösung begriffene Eizellen.

Die Fig. 50 stellt einen Querschnitt durch eine Samenampulle dieses Tieres dar, deren Höhlung fast vollständig durch das Ei ausgefüllt wird, welches Anzeichen einer beginnenden Degeneration erkennen lässt. Auch hier sieht man, dass die Eihüllen nicht mit degenerieren, sondern mit dem Stützgewebe der Ampullenwände verwachsen.

Bezüglich der in der Literatur bekannt gewordenen Fälle sei auf die Zusammenstellung von Gaupp (1904, S. 349—355) verwiesen.

Einen weiteren Fall, der dem von Bourne berichteten entspricht, hat Youngman beschrieben. Es handelt sich um einen geschlechtsreifen Frosch, an dessen Daumen sich Schwielen gebildet hatten. Das Ovar der linken Seite war normal; dem der rechten sass ventral eine Partie von Hodengewebe auf (Ovotestis). Auf Schnittserien zeigte es sich, dass das letztere sich aus wohl entwickelten Ampullen zusammensetzte, in denen die Samenbildung eben in Gang war und die teilweise auch schon fertige Spermien enthielten.

Neuerdings ist von Hooker sogar ein Fall von Hermaphroditismus verus bilateralis beschrieben worden und seinen tabellarischen Zusammenstellungen sämtlicher bis 1912 bekannt gewordenen Fälle von Hermaphroditismus[1]) entnehme ich, dass auch Punnett und Smith über je ein ausgewachsenes Tier berichtet haben, in dessen Keimdrüsen sich wohl entwickelte Spermien und Eier zugleich befanden.

Solche Fälle von wirklichem oder scheinbarem Hermaphroditismus lassen sich nach dem, was wir eben über die Umbildung

[1]) Es fehlt jedoch der Fall, welcher von Kuschakewitsch beschrieben wurde.

von Ovarien in Hoden erfahren haben, leicht begreifen. Es handelt sich nicht um Keimdrüsen, welche von Anfang an zwittrig angelegt wurden, sondern um solche, die entweder noch die letzten Phasen einer Umwandlung erkennen lassen oder auf einem wenig vorgerückten Stadium einer solchen stehen geblieben sind (Fälle von Bourne und Yungman). Besonders die Fälle eines wirklichen Hermaphroditismus, in denen die beiden Sorten fertiger Geschlechtszellen gebildet werden, sind für die theoretischen Auffassungen über die Sexualitätsverhältnisse von höchstem Interesse.

D. Die Überreifekultur.

Hinsichtlich der Wirkung uteriner Überreife kann ich die Beobachtungen von Pflüger, R. Hertwig und Kuschakewitsch bestätigen, welche angeben, dass Überreife im allgemeinen die Keimdrüsen in ihrer Entwicklung hemmt. Zum erstenmal treten am 24. Tage in meiner Überreifekultur einige Männchen auf. Am 28. Tage besitzen von sieben Fröschchen noch drei indifferente Keimdrüsen; drei sind Weibchen, das letzte ist ein Männchen. Die Kultur metamorphosierte zwischen dem 30. und 41. Tage, aber noch nach der Metamorphose waren Tiere mit indifferenten Keimdrüsen in beträchtlicher Zahl vorhanden. Zwei Monate nach der Umwandlung besass ein Männchen Keimdrüsen, die denen eines 18 Tage alten aus der Kultur A 21 (Fig. 25—29) vollkommen entsprechen. Die Keimzellen dieser Überreifetiere, besonders die in den erst spät geschlechtlich differenzierten Keimdrüsen, zeichnen sich durch einen auffälligen Pigmentreichtum aus.

Neben typischen Männchen, Weibchen und indifferenten Tieren findet man sowohl vor als nach der Metamorphose häufig Tiere, welche im Begriffe sind, sich aus Weibchen in Männchen umzuwandeln.

Kuschakewitsch (1908, 1910) hat angegeben, dass bei Überreifelarven die Abschnürung einer dorsalen Dotterleiste unterbleibe, dass also die Keimzellen in diesem Falle unzweifelhaft mesodermalen Ursprungs seien; und zwar sollen einzelne Zellen, die aber sehr bald wieder degenerieren, vom Peritoneum gebildet werden, hauptsächlich aber sollten sich die Geschlechtsstränge als produktiv erweisen. Leider hat Kuschakewitsch nur eine stark überreife Kultur untersucht, was zur Folge hat, dass sich in seiner Darstellung zwei verschiedene „Typen" unvermittelt gegenüber stehen.

Wie oben gezeigt worden ist, lassen sich auf frühen Stadien die Keimzellen von Somazellen zytologisch nicht unterscheiden. Es lag daher nahe, zu vermuten, dass die Keimzellen durch die Überreife verhindert werden, die besonderen Charaktere, durch die sie sich später von den Körperzellen unterscheiden, auszubilden. Diese Besonderheiten der Keimzellen fanden wir darin, 1. dass sie den Dotter langsamer auflösen als selbst die Zellen des Entoderms, 2. dass ihre Kernbläschen sich vergrössern und ihr Chromatin oxychromatisch wird. Gehen diese beiden Eigenheiten verloren, dann muss es fast unmöglich erscheinen, die Bewegung der wenig zahlreichen Keimzellen (auf jedem Schnitt allerhöchstens ein halbes Dutzend!) verfolgen zu können.

Leider bin ich zu spät mit den diesbezüglichen Angaben von Kuschakewitsch bekannt geworden und habe es unterlassen, ganz junge Tiere meiner Überreifekultur zu fixieren. Es ist das um so bedauerlicher, als es scheint, dass die Tatsachen meinen Vermutungen Recht geben werden.

Larve 9 (22) mm (kleine Beinstummel) 13 Tage (Fig. 59). Von den zehn untersuchten Keimdrüsen 13 Tage alter Larven lassen vier Keimzellen vom gewohnten Aussehen vollkommen vermissen. In den anderen sechs sind solche wohl vorhanden, aber in sehr verschiedener Anzahl; oft sitzen nur ganz wenige am Scheitel der Drüsen. An der Basis dieser letzteren Keimdrüsen, sowie in denen ohne „Keimzellen", ferner in mehreren Fällen zwischen Hilus und Mesenterium (eingeklemmt zwischen Peritoneum und Hohlvene), finden sich Zellen, die vor allem durch einen ungemeinen Reichtum an Pigment auffallen. In Fig. 59, welche eine solche Drüse darstellt, die keine typischen Keimzellen besitzt, liegen vier derartige Pigment führende Zellen am medialen Rande der Keimdrüsenanlage.[1]) Ihre Kerne sind kaum grösser als die somatischer Zellen und stimmen mit diesen in ihrem färberischen Verhalten vollkommen überein.

Ich kann nun nicht beweisen, dass diese besonderen Zellen von der dorsalen Dotterleiste abstammen; aber es ist doch sehr bemerkenswert, dass sie da am häufigsten sind, wo die normalen Keimzellen fehlen, und ihrerseits fehlen, wo Keimdrüsen vom gewöhnlichen Aussehen vorliegen. Zudem findet man sie ausser-

[1]) Vergl. die Fig. 10 von Kuschakewitsch (1910), die ein ähnliches Stadium darstellt.

halb der Keimdrüsen nur medialwärts vom Hilus. Ihre Bewegungsenergie scheint gegenüber der normaler Keimzellen herabgesetzt zu sein; sie wandern zuletzt in die Keimdrüsen ein.

Larve 15 (36), 11 mm, 24 Tage (Fig. 60). Dass sich aber diese pigmenthaltigen Zellen später zu richtigen Keimzellen entwickeln, geht ganz unzweifelhaft aus einer grossen Zahl von Präparaten hervor. Die Fig. 60 stellt einen Teil des Keimepithels einer 24 Tage alten Larve dar. Die Zelle A ist den Pigment führenden Zellen der Fig. 59 noch recht ähnlich. Zelle B hat sich dagegen beträchtlich vergrössert. Sie ist auch insofern von Interesse, als sie, verglichen mit typischen Keimzellen (z. B. Fig. 57, 58), dartut, dass das „helle Bläschen" der Keimzellen nicht bloss ein vergrösserter Kern ist, sondern dass sich das Chromatin der typischen Keimzellen ausserdem noch durch eine besondere Färbbarkeit auszeichnet. Auch die Keimzelle C enthält noch Reste von Pigment und gibt dadurch ihre Entstehung aus einer Pigment führenden Zelle zu erkennen.

Oft kann man auch sehen, dass bei 29—30 Tage alten Larven einzelne Pigment führende Zellen mit basichromatischen Kernen in die Tiefe der Keimdrüsen verlagert werden und auf die Geschlechtsstränge übertreten. Bereits während dieser Wanderung nehmen meist ihre Kerne an Grösse zu; die Zellen beginnen demnach, sich im Sinne der Reihe A, B, C (Fig. 60) umzuwandeln.

Die Pigment führenden Zellen von Überreifetieren machen also innerhalb der Keimdrüsen dieselben Veränderungen durch, wie auf einem viel früheren Stadium die Urkeimzellen der Normaltiere. Ihre Kerne vergrössern sich und werden dann oxychromatisch. Da es in hohem Maße wahrscheinlich erscheint, dass die Pigment führenden Zellen nichts anderes sind als die durch die uterine Überreife geschädigten Urkeimzellen entodermaler Abstammung, so bekräftigen die gemachten Befunde die eingangs ausgesprochene Vermutung, dass die Urkeimzellen der Überreifetiere nicht fähig sind, ihre spezifischen morphologischen Charaktere zur normalen Zeit auszubilden.

Wir haben nun schon zu verschiedenen Malen in den Keimzellen das Vorkommen von Pigment konstatieren können und zwar:

1. Beim Abbau des Dotters.

2. In einzelnen oder sämtlichen Keimzellen der Überreifelarven. Diese Zellen zeichnen sich durch ihre besondere Trägheit aus; sie werden höchst selten in Teilung gefunden.
3. In manchen degenerierenden Keimzellen, vor allem Dotter führenden Oozyten. Eine solche Rückbildung mit Pigmententwicklung wurde schon von anderen Autoren (z. B. Knappe) beschrieben.

Endlich bildet es sich 4. in den äusseren Schichten 2—3jähriger weiblicher Wachstumszellen, so dass die reifen Eier wenigstens an ihrem einen Pol fast schwarz erscheinen.

Welches die Bedeutung dieses Stoffes ist, ob er als ein Zwischen- oder ein Nebenprodukt beim Dotterabbau auftritt, ist mir nicht klar geworden. Die Tatsache, dass bei Überreifetieren das Pigment verschwindet, während die Keimzellen ihr typisches Aussehen erlangen, würde eher für ersteres sprechen.

Das Auftreten von Nährzellen in den Keimdrüsen der Überreifetiere, wie es von Kuschakewitsch angegeben wurde, konnte nicht beobachtet werden.

III. Allgemeiner Teil.

A. Die Geschlechtsstränge der Urniere.

Das Verständnis der reichen Literatur, die bereits über die Sexualstränge der Wirbeltiere vorliegt, wird besonders durch den Mangel einer einheitlichen Terminologie und oft auch durch Unklarheit der an die Begriffe geknüpften Vorstellungen erschwert. Der Grund dafür ist wohl darin zu erblicken, dass wir es hier mit sehr wenig scharf umrissenen Gebilden zu tun haben, die oft überhaupt nicht gegen ihre Umgebung abzugrenzen sind. Die Gebilde, die ich hier als Geschlechtsstränge der Urniere (nach dem Vorschlag von O. Hertwig) oder auch kurz als Sexualstränge beschrieben habe, sind besonders häufig als Segmentalstränge, Markstränge und Genitalstränge bezeichnet worden. Als Markstränge werden aber auch Gebilde von einer ganz anderen Bedeutung beschrieben, die sich hauptsächlich in den Ovarien von Säugern finden (erste Proliferation des Keimepithels v. Winiwarter und Sainmont), und für diese muss der Ausdruck auch ausschliesslich beansprucht werden. Die Bezeichnung Genitalstrang dagegen wird (offenbar mit Recht) als

Synonym für Keimstrang oder Keimfalte gebraucht: für die uns beschäftigenden Bildungen muss er auch darum abgelehnt werden, weil deren Beziehungen zu den Keimzellen allzu sekundärer Natur sind. Ausserdem sind als Keimstränge sehr allgemein die vom Keimepithel in die Tiefe der Keimdrüse eindringenden keimzellenführenden Epithelstränge (Markstränge, Pflügersche Schläuche, Vorkeimketten) bezeichnet worden.

Aber auch über die Bedeutung der Sexualstränge herrschen manche Unklarheiten. Ich gehe hier auf die sich selber widersprechenden Ausführungen von Kuschakewitsch nicht ein; seine Irrtümer entspringen zum grossen Teil dem Umstand, dass er als Untersuchungsmaterial Rana esculenta benutzte, bei der, wie ich mich selber überzeugt habe, die Verhältnisse weniger klar liegen als bei Rana temporaria.[1]) Hinsichtlich der Art, wie die Urogenitalverbindung phylogenetisch und ontogenetisch zustande gekommen sei, sind zwei gegensätzliche Anschauungen entwickelt worden. Ihnen entsprechen verschiedene Auffassungen über den morphologischen Wert der Geschlechtsstränge der Urniere.

A. R. Semon fasst die von ihm vertretene Ansicht folgendermassen zusammen: „Das gesamte Keimdrüsennetz, Längskanal der Keimdrüse,[2]) Querkanäle,[3]) Längskommissur an der Keimfaltenbasis[4]) und Nebennierenstränge miteinbegriffen, stellt nichts weiter dar, als die ursprüngliche Verbindung der Keimdrüsen mit dem Leibeshöhlendivertikel, das zum Malpighischen Körper der Vorniere oder zur Nebenniere geworden ist."

B. Die meisten Embryologen fassen dagegen die Urogenitalverbindung als etwas erst sekundär Erworbenes auf. Ursprünglich entleerten die männlichen Keimdrüsen, ähnlich wie das die weiblichen in den meisten Wirbeltiergruppen noch jetzt tun, ihre Keimprodukte in die freie Leibeshöhle. Vermittels der Vor- resp. Urnierentrichter und der sich daran anschliessenden Kanalsysteme gelangten die Geschlechtszellen dann nach aussen. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung bildete sich aber eine nähere Verbindung zwischen Hoden und Ausführgängen aus, die

[1]) Es scheint das eine Folge der starken Verkürzung zu sein, welche die Hoden bei Rana esculenta schon auf einem sehr frühen Stadium erleiden.

[2]) Zentralkanal.

[3]) Vasa efferentia.

[4]) Nierenrandkanal.

Urogenitalverbindung, wie sie sich bei den Ganoiden (mit Ausschluss von Calamoichthys und Polypterus bichir), Selachiern (ohne Lämargiden), Dipnoern, Amphibien und Amnioten heute vorfindet.

Die Gegensätzlichkeit dieser beiden Anschauungen kommt besonders deutlich darin zum Ausdruck, dass nach Semon diejenigen Formen, welche keine Urogenitalverbindung besitzen, also das weibliche Geschlecht ohne Ausnahme, und das männliche Geschlecht verschiedener zu unterst im System stehender Gruppen, einen sekundären, die Männchen mit Urogenitalverbindung aber den primären Zustand aufweisen.

Da weder vor noch nach Semon die Entwicklung des Reteapparates bei Amphibien mit gleicher Objektivität, wie das durch ihn geschehen ist, untersucht wurde, so werde ich im folgenden auf seine Darstellung noch näher einzugehen haben. Dabei soll aber von vorneherein bemerkt sein, dass ich, nach den gemachten Beobachtungen, seiner Auffassung vom Wesen dieses Ausführapparates nicht zustimmen kann, sondern mich der anderen anschliessen muss, die auf den von Semper berichteten Verhältnissen bei Selachiern aufgebaut ist.

Durch Rückert und Semper sind wir mit den ungemein klaren Verhältnissen, wie sie sich bei Selachiern erhalten haben, bekannt geworden. Die Segmentstiele wandeln sich dort direkt in die Urnierenkanälchen um, indem sie ihre Verbindung mit den Rückensegmenten lösen und lateral mit den Vornierengängen verwachsen. Die Kommunikation mit der nicht segmentierten Leibeshöhle dagegen bleibt erhalten, indem sich die ventralen Abschnitte der Segmentstiele direkt zu Peritonealtrichtern ausbilden. Solche frei in die Leibeshöhle mündende Segmentalgänge (Semper) bilden sich ursprünglich auch in denjenigen Segmenten, in welchen sich die Keimdrüsen anlegen; ihre Aussentrichter liegen in der sogenannten Trichterfurche (Semper), welche sich der lateralen Basis der Keimdrüse jeder Seite entlang zieht. Schon im Laufe der frühen Embryonalentwicklung verengern sich aber die Öffnungen dieser Trichter immer mehr, bis sie sich endlich vollkommen schliessen. Aus dem Trichtergrund entsteht dabei immer eine dem Ende des Segmentalganges aufsitzende Blase. Von den 34 Peritonealtrichtern, die Acanthias ursprünglich besitzt, bleiben die 27 hintersten dauernd erhalten; die sieben

anderen bilden sich in der erwähnten Weise zurück. Einige davon entwickeln sich auch nicht weiter; drei oder vier der gebildeten Trichterblasen verbinden sich aber miteinander und geben so dem Hodenzentralkanal seine Entstehung. „Ehe aber diese Verwachsung zu einem mehr oder minder geschlängelten Zentralkanal vollständig wird, hat sich einmal das Lumen der Trichterblasen fast vollständig geschlossen und ausserdem von ihnen aus durch Verwachsung und Knospung die erste Anlage des Rete vasculosum Halleri gebildet" (Semper, S. 364).

Nachdem Braun (1878) auch für die Reptilien nachgewiesen hatte, dass die Sexualstränge und damit der aus ihnen hervorgehende Reteapparat aus Gewebsteilen der Urniere hervorgehen, glaubten Nussbaum (1880) und Hoffmann (1886) eine ähnliche Entwicklung auch für die Anuren feststellen zu können. Nach ihnen entstehen die verbindenden Kanäle zuerst als Ausbuchtungen der Wände einiger Malpighischer Körperchen der Urniere, die in Form feiner Schläuche in das Innere der Keimdrüsen hineinwachsen, sich dort verzweigen und so das Hodennetz entstehen lassen.

Wie aus dem speziellen Teil dieser Arbeit hervorgeht, bin ich zu wesentlich anderen Resultaten gekommen. Ich will die Entstehung der Urogenitalverbindung von Rana temporaria zusammenhängend noch einmal darstellen.

Bei einem Embryo von 4,5 mm Länge (Fig. 1) finden wir Seitenplatten und Rückensegmente getrennt durch Zwischenräume, in denen die Kardinalvenen und die Vornierengänge liegen. Segmentstiele oder Nephrotome (Ichthyophis, Hypogeophis) sind nicht vorhanden.

Etwas diesen beiden letztgenannten Bildungen Entsprechendes ist in der Genitalregion von 10 mm langen (4 Tage alten) Larven ebenfalls nicht aufzufinden (Fig. 2). In den hintersten Körperabschnitten dagegen fallen dorsomedial von den Vornierengängen gelegene kompakte Zellstränge auf. Bei 12 mm langen (5 Tage alten) Larven erstrecken sich dieselben schon viel weiter nach vorn und sind auch auf Schnitten durch die Genitalregion bereits zu sehen (Fig. 3, Nbl.). Von manchen Zellelementen ziehen noch spindelförmige Fortsätze in das umgebende Mesenchym hinaus; im allgemeinen aber zeigen die Protoplasmakörper dieser Zellen die Tendenz, sich abzurunden. Wir haben es hier mit dem ersten Sichtbarwerden des Urnierenblastems zu tun, denn in der Folge

sehen wir aus diesen Strängen einerseits die Urniere, andererseits den Reteapparat hervorgehen.

Kaudal von der Keimzellregion finden wir bei der 12 mm langen Larve bereits ein erstes Paar von Urnierenkanälchen angelegt. Dieselben haben noch die Form je eines soliden gewundenen Stranges radiär angeordneter Zellen, der weder mit dem Vornierengang noch mit dem Peritonealepithel in Verbindung steht.

Der kaudale Teil der Urniere eilt in seiner Entwicklung auch fernerhin dem kranialen voraus. Bei einem 14 mm langen (7 Tage alten) Tiere ist das erste Urnierenkanälchen mit dem Vornierengang verwachsen; teilweise hat es sich auch schon ausgehöhlt, doch steht dieses Lumen mit dem des Vornierenganges noch nicht in Kommunikation. Das andere Ende des Kanälchens hat sich ventralwärts gerichtet und liegt dem Peritonealepithel eng an. Schon bei einer 500fachen Vergrösserung lässt sich aber leicht feststellen, dass das letztere noch vollkommen intakt diesen Urnierenspross überzieht. Da, wo die Keimfalten ihre kräftigste Entfaltung zeigen, ist noch das vollkommen undifferenzierte Blastem erhalten geblieben (Fig. 4).

Während sich im Verlaufe der nächsten 5 Tage (Larven bis 22 mm) im hinteren Nierenteil Peritonealtrichter und Malpighische Körperchen ausbilden und die Zahl der Kanälchen sehr schnell vermehrt wird, differenzieren sich aus dem kranial gelegenen Blastem erst ganz allmählich die ersten Urnierenkanälchen heraus. Bei 22 mm langen Tieren sind in dieser Gegend noch nicht einmal die ersten Peritonealtrichter durchgebrochen. (Fig. 10 zeigt die Verhältnisse bei einem solchen Tiere. Es ist nur der ventrale Rand der Urnierenanlage dargestellt. Auf dem benachbarten Schnitte zeigt die Anlage des Peritonealtrichters bereits eine kleine Höhlung, die aber nicht mit der Leibeshöhle in Verbindung steht.)

Gleichzeitig lässt sich aber, wie oben beschrieben wurde, eine Proliferation dieses Blastems nach der Keimdrüse hin feststellen (Fig. 5, 7, 8 und 9), die in der Folge immer kräftiger wird und (typische Hodenentwicklung wie in Kultur A 21 vorausgesetzt) ihren Höhepunkt ungefähr zur Zeit der Metamorphose erreicht (Fig. 32).

Wir haben gesehen, dass aus dem Teil des Urnierenblastems, der sich auf diese Weise in nähere Beziehung zu der Keimdrüse

gesetzt hat, die Sexualstränge und schliesslich der Reteapparat hervorgehen. Das Urnierenblastem ist also das Bildungsgewebe für Urniere und Reteapparat zugleich. Während sich bei den Selachiern ontogenetisch die stammesgeschichtliche Entwicklung wiederholt, indem ein Teil der fertigen Urniere sich in den Leitungsapparat der Urogenitalverbindung umwandelt, so sehen wir dagegen den entsprechenden Vorgang bei Rana temporaria beträchtlich verkürzt und vereinfacht verlaufen, indem, der schliesslichen Bedeutung entsprechend, sich bereits das undifferenzierte Bildungsgewebe teilt.

Offenbar ist es eine einfache Folge dieser Tatsache, wenn die Sexualstränge, welche nichts anderes als ein kondensiertes Reteblastem sind, scheinbar aus der Keimdrüse heraus und nach der Urniere hin wachsen; würden im Gegenteil kompakte Stränge sich zuerst extratestikulär bilden, so wäre damit der Nachschub von weiteren Blastemmassen erschwert. Die Bildung der Lumina der Ausführkanälchen beginnt ebenfalls in der Keimdrüse [1]) und schreitet nach der Urniere hin fort. Wie ich bei der speziellen Beschreibung bereits erwähnt habe, konnte ich bei den ältesten selbst gezüchteten Tieren noch keine Verbindung der Vasa efferentia mit Urnierenkanälchen oder Malpighischen Körpern feststellen. Ausführkanälchen existieren bei 114 (84) Tage alten Fröschchen nur zwischen Nierenrandkanal und Hodenampullen. Der Nierenrandkanal steht andererseits mit dem Rest von Urnierenblastem, der noch jetzt am medialen Rand der Urniere liegt und fortwährend noch Harnkanälchen bildet (Fig. 35), durch, undifferenzierte Zellstränge in Verbindung.[2])

[1]) Wenn sich vorübergehend ein richtiger Hodenzentralkanal bildet, so geht der Prozess von hier aus; im anderen Falle höhlen sich die Sexualstränge an der Hodenbasis zuerst aus.

[2]) Es ist hier noch hervorzuheben, dass sich bei ausmetamorphosierten Fröschchen die Urniere auch in der Genitalregion soweit entfaltet hat, dass sie, auf Querschnitten betrachtet, an Mächtigkeit den kaudal davon gelegenen Teilen wenig mehr nachsteht. Diese Tatsache berechtigt vielleicht zu der Annahme, es sei im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung die Geschlechtsniere, die sich noch bei Selachiern und auch bei Urodelen vor der Beckenniere befindet, kaudalwärts medial neben die Beckenniere verlagert worden. Dass die verhältnismässig kurze Niere der Anuren einer ursprünglich längeren, aber jetzt stark zusammengedrängten entspricht, geht ja auch aus ihrer von vornherein vollständig dysmetameren Anlage hervor.

Bei eingefangenen $1^1/_4$jährigen Fröschchen fand ich dann auch zwischen Nierenrandkanal und einigen Bowmanschen Kapseln der Urniere die Ausführkanälchen ausgebildet.

Eine Bestätigung meiner Beobachtungen finde ich in den Darstellungen von Bouin und Kuschakewitsch. Von keinem dieser neueren Untersucher der Keimdrüsen von Anuren ist ein Einwachsen von Hodenkanälchen von den Bowmanschen Kapseln her gesehen worden. Beide lassen die Geschlechtsstränge (cordons médullaires nach Bouin, Genitalstränge nach Kuschakewitsch) aus immigriertem lockerem Zellmaterial hervorgehen. Nach Bouin stammt dieses letztere aus der Umgebung des Wolffschen Körpers (espace periwolffien); Kuschakewitsch leitet es ebenfalls vom Nierenblastem ab. Immigration von Zellen mit stark färbbaren Kernen beschreibt auch H. King (Bufo lent.); allerdings sollen dieselben vom Mesenterium herstammen, doch handelt es sich dabei wohl um einen Beobachtungsfehler. King befasst sich auch nicht weiter mit dieser Frage.

Es verdient hier auch erwähnt zu werden, dass als erster bereits v. Wittich (1853) über das Einwachsen von Strängen, aus denen sich später der Ausführapparat des Hodens entwickelt, von der Urnierengegend (Nierenrandkanal) her berichtet hat.

Wie aus der Arbeit von Semon hervorgeht, nehmen die Gymnophionen eine interessante Mittelstellung zwischen Selachiern und Anuren ein. Bei ihnen lösen sich die Segmentstiele von den Rückensegmenten und Seitenplatten ab, bleiben aber als sogenannte Nephrotome in Form von ausgehöhlten und gegen das Axialmesenchym hin scharf begrenzten Gebilden bestehen. Diese Nephrotome liegen den Seitenplatten erst dicht an (Semon 1892, Fig. 11), ziehen sich später aber dorsalwärts zurück und bleiben nur noch mittels je eines soliden Zellstranges mit dem Peritonealepithel in Verbindung. Wie Semons Figur 12 dann zeigt, teilt sich jeder dieser Zellstränge bald in einen lateralen (Kontakt a), der sich später aushöhlt, in die Leibeshöhle durchbricht und so zum Urnierentrichter wird, und einen medialen (Kontakt b), dem die Ausbildung des Reteapparates zukommt. Sobald die Keimfalten sich bilden, wachsen diese medialen Zellstränge in ihr Inneres hinein und verbinden sich dort miteinander, wodurch die Anlage des späteren Zentralkanales entsteht.

Wollte man die Urogenitalverbindung in der von Semon entwickelten Weise auffassen, dann würden sich daraus zwei Konsequenzen ergeben, denen die tatsächlichen Verhältnisse aber nicht entsprechen: 1. Wenn die Ausführkanälchen einem Teil der abgeschnürten Leibeshöhle entsprechen sollen, deren Wand teilweise vom Keimepithel gebildet wurde, dann ist zu erwarten, dass in der indifferenten Keimdrüse die Keimzellen in der Wand der Ausführkanälchen resp. im Gewebe der Sexualstränge eingebettet sind. 2. Wenn die weiblichen Keimdrüsen sekundäre Verhältnisse aufweisen, indem die Beziehungen zum ursprünglichen Ausführsystem aufgegeben und neue (zu der unsegmentierten Leibeshöhle) gebildet wurden, dann müsste man erwarten, dass sich auch ontogenetisch eine Wanderung der weiblichen Keimzellen vom Reteapparat nach dem Coelomepithel hin beobachten liesse.

Aus der Beschreibung und den Zeichnungen von Semon (Fig. 48) geht aber hervor, dass im Gegenteil auch bei Ichthyophis, wie in all den anderen bis jetzt für die Wirbeltiere bekannt gewordenen Fällen, die Verbindung der männlichen Keimzellen mit den Sexualsträngen erst sekundär und ziemlich spät im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung entsteht.

Hinsichtlich der Reptilien und Vögel ist die Anschauung, dass die Sexualstränge sich vom Gewebe der Urniere herleiten, die herrschende. Doch fehlt es auch nicht an abweichenden Angaben (Allen 1904 für Reptilien.[1]) Janosik 1890 für Vögel.[2])

Über die Entwicklung der Keimdrüsen der Säugetiere sind wir durch mehrere neue Untersuchungen, insbesondere durch die Arbeiten von v. Winiwarter und Sainmont, genau unterrichtet worden. Was die Herkunft der Sexualstränge (Rete) betrifft, so schliessen sich die beiden genannten Autoren der Darstellung von Coert an, der Rete testis und Rete ovarii aus dem Rete-

[1]) Zitiert nach Kuschakewitsch.

[2]) In Lehrbüchern und Zusammenfassungen wird meist angegeben, dass die Sexualstränge zuerst als solide Fortsätze oder als Verdickungen der Wände von Malpighischen Körperchen auftreten und dann nach den Keimdrüsen hin wachsen. Soweit ich aber die Literatur kenne, ist kein Fall beschrieben worden, der die Tatsächlichkeit einer solchen Entstehungsweise beweist. Dagegen ist von Wichtigkeit, dass die sämtlichen Untersucher finden, dass in frühen Stadien die Geschlechtsstränge nur mit grosser Mühe gegen das umgebende Bindegewebe abgegrenzt werden können (z. B. Braun 1877, Semon 1887). Beim Betrachten ihrer Bilder fällt dann meist auch

blastem herleitet, das seinerseits wieder aus dem Keimepithel hervorgehen soll. Erst sekundär kommt dann die Verbindung mit dem Geschlechtsteil der Urniere zustande. Abgesehen von geringen Variationen, denen keine prinzipielle Bedeutung zukommt, vertreten somit alle neueren Untersucher den gleichen Standpunkt. Im Gegensatz zu dem, was wir bei den anderen Wirbeltierklassen feststellen konnten, würde also hier der Reteapparat nicht von der Urniere, sondern letzten Endes vom Keimepithel her stammen. Bei den mannigfachen Schwierigkeiten, mit denen die direkte Untersuchung über die Entstehung der Reteanlagen bei Säugern zu rechnen hat, wird man neben dieser auch der vergleichenden Methode einigen Wert beimessen; und wirklich glaube ich, dass die Befunde an Rana temp. geeignet sind, uns zu einer einheitlichen Auffassung zu führen.

„Schreiner (1902) findet, dass (bei Säugern) die mediale Hälfte der Segmentstiele in Mesenchymgewebe übergeht und nur die laterale Hälfte den nephrogenen Gewebsstrang bildet.“[1]) Am medialen Rand der Urniere aber entsteht die Anlage der Keimdrüsen. Nach Bühler (Handbuch von O. Hertwig) ist auch „ein gegenseitiger Durchwachsungsprozess von Mesenchym von seiten des Mesonephros und des Keimdrüsenepithels“ sichergestellt. Andererseits geht aus den einschlägigen Arbeiten hervor, dass die Ableitung des Reteblastems vom ursprünglichen Coelomepithel manchen Schwierigkeiten begegnet. Wir sehen deshalb eine Anzahl von Embryologen die Ansicht vertreten, dass sich die Retestränge durch Autodifferenzierung im Bindegewebe, welches unter dem Keimepithel liegt, bilden.

Es scheint daher, dass bei der Bildung der Urogenitalverbindung zwischen Anuren und Säugern im allgemeinen Übereinstimmung herrscht, und dass sich nur einige unwesentliche

auf, dass die Enden der Sexualstränge den Bowmanschen Kapseln nur anzuliegen scheinen, aber mit ihnen keine organische Einheit bilden (vergl. z. B. Braun 1877, Taf. VII, Fig. 4, 8, Taf. VIII, Fig. 1, 2, 8, 10—13. Bei Tropidonotus, wo die Stränge sich sehr früh aushöhlen, verbindet sich ihr Lumen doch erst sekundär mit dem des Malpighischen Körperchens.) Wenn aber trotzdem die erwähnte Auffassung zu Recht besteht, dann ergibt sich für die Geschlechtsstränge der Reptilien und Vögel eine wesentlich andere Entstehungsweise als für die der Selachier, Gymnophionen, Anuren und Säuger, welche keine Abkömmlinge von Bowmanschen Kapseln sind.

[1]) Zitiert nach Felix.

Unterschiede geltend machen. An Stelle des primären Genitalraumes, wie wir ihm bei Rana begegnet sind, finden wir bei den Säugetieren einen Stromakern. Die Unabhängigkeit der Sexualstränge vom Keimepithel ist daher in den ersten Stadien nur schwer oder gar nicht zu erkennen. Ausserdem sitzt die Keimdrüse bei den Säugern während der ganzen früheren Entwicklungsperioden direkt dem medialen Rand der Urniere mit breiter Basis auf. Der Teil des Urnierenblastems, der für die Bildung des Reteapparates bestimmt ist, kommt also ohne weiteres in die Hodenbasis zu liegen. Die Geschlechtsstränge, die sich aus ihm herausdifferenzieren, werden demnach ein Wachstum nach zwei Seiten hin erkennen lassen, indem sie sich einerseits mit den Hodenampullen, andererseits (offenbar durch Vermittlung von bereits fertigen Urnierenkanälchen) mit dem Vas deferens in Verbindung setzen. Dagegen wird die Proliferation des Urnierenblastems nicht so deutlich wahrnehmbar sein wie bei Rana, wo die Keimdrüsen weit von der Niere entfernt liegen.

Es bleiben jetzt noch zwei Punkte zu erörtern: A. Das Auftreten eines Rete ovarii, B. die Abgrenzung des Rete testis, soweit es aus dem Gewebe der Geschlechtsstränge der Urniere hervorgeht, gegenüber Bildungen, die vom Keimepithel abstammen.

A. Die Tatsache, dass die Anlage der Urogenitalverbindung auch beim Weibchen erscheint, ist oft in dem Sinne gedeutet worden, dass darin eine ontogenetische Rekapitulation eines phylogenetisch ursprünglicheren Zustandes zu erblicken sei. Nach Semon wäre, wie wir gesehen haben, ursprünglich ein ausgebildeter Reteapparat den beiden Geschlechtern zugekommen. Felix dagegen möchte darin einen Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Zwittrigkeit der Stammformen der heutigen Wirbeltiere sehen. „Die Ausbildung einer Urogenitalverbindung des Weibchens und eines Eileiters des Männchens findet eine befriedigende Erklärung nur im Zwittercharakter der Keimdrüse“ (Felix 1906, S. 824). Vom Standpunkte der Erblichkeitslehre aus wird man dagegen einzuwenden haben, dass nicht das Auftreten der Sexualstränge beim Weibchen der Erklärung bedarf, wohl aber ihre nur rudimentäre Ausbildung. Mir ist auch (wenigstens bei Säugetieren) kein Fall bekannt, in dem sekundäre Geschlechtsmerkmale, die schon auf frühen Entwicklungsstufen in Erscheinung treten, nicht in beiden Geschlechtern angelegt werden. Wie aber schon

verschiedentlich darauf hingewiesen worden ist, kann bei manchen mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden, dass sie nie in beiden Geschlechtern den funktionsfähigen Zustand erreicht haben (Mammae bei Säugetieren). Wenn ich auch der Überzeugung bin, dass die Stammformen der Wirbeltiere Zwitter waren, so erscheint es mir doch darum sehr unwahrscheinlich, dass das Rete ovarii einmal als Urogenitalverbindung funktioniert habe, weil alle Tatsachen dafür sprechen, dass wir es mit einer Bildung zu tun haben, die stammesgeschichtlich erst spät aufgetreten ist: zu einer Zeit wahrscheinlich, da die Eingeschlechtigkeit sich bereits herausgebildet hatte.

Beachtenswert ist noch die Tatsache, dass, anders als bei allen anderen Gruppen mit Urogenitalverbindung, dem Rete ovarii bei den Amphibien in der Entwicklung der Ovarien eine gewisse Bedeutung zuzukommen scheint. Wir haben gesehen, dass bei Rana temporaria aus ihm unter günstigen Umständen die Ovarialtaschen hervorgehen. Es lässt sich nun regelmässig beobachten, dass, wenn nach der Metamorphose das starke Wachstum der Eizellen einsetzt, um so mehr Eier in Degeneration verfallen, je schlechter die Ovarialtaschen ausgebildet sind. Dass die Zahl der sich weiter bildenden Eier vom Raum abhängig ist, der zu ihrer Entwicklung zur Verfügung steht, hat auch Gemmill feststellen können. Die Ausbildung der Ovarialtaschen hat also offenbar den Zweck, die Raumverhältnisse in den jungen Ovarien so zu gestalten, dass sie einer normalen Entwicklung der Keimzellen möglichst gut entsprechen, was durch Umwandlung des kompakten, strangförmigen Keimzellagers in ein hohlzylindrisches erreicht wird.

B. Die Frage der Abgrenzung der Geschlechtsstränge der Urniere und deren Differenzierungsprodukte einerseits und der Abkömmlinge des Keimepithels andererseits ist nicht leicht zu beantworten. Prüfen wir daraufhin die Verhältnisse im Hoden eines mehr als 1jährigen Fröschchens, dann sehen wir die Samenampullen den äussersten Verzweigungen der Ausführkanälchen aufsitzen. Beide Teile, Ampulle und Reteapparat, bilden in sich geschlossene Einheiten und sind gegeneinander wohl abgegrenzt (Fig. 37), so dass man gern glauben möchte, ihre Verbindung komme erst sekundär zustande. Bei jüngeren Tieren aber sind die Grenzen sehr verwischt (Fig. 36 und 34), und kurz nach der

Einwanderung der Keimzellen in die zentrale Hodenpartie ist es absolut unmöglich, für das Grundgewebe eine Unterscheidung nach den beiden Quellen, von denen es sich herleitet, durchzuführen (Fig. 19–30). Die Bilder, die man bei der Wanderung der Keimzellen zu sehen bekommt, lassen keinen Zweifel darüber aufkommen, dass sie sich stets samt dem sie umhüllenden Stützgewebe vom Keimepithel loslösen (vergl. Fig. 23 und 25). Schliesslich bleibt ja aussen nur noch das einfache Peritoneum übrig (Fig. 30). Andererseits lässt sich aber nicht feststellen, dass die Anlagen der Hodenampullen, sobald sie sich von den Sexualsträngen abheben, wesentlich reicher oder ärmer an Stützgewebe sind, als es das frühere Keimepithel war (Fig. 30 und 31). Jedenfalls hat auch die Annahme den Vorzug der Einfachheit für sich, nach welcher aus den Sexualsträngen lediglich das Rete, aus dem Stützgewebe des ehemaligen Keimepithels, soweit es bei der Wanderung mit den Keimzellen vereinigt geblieben ist, ebenso ausschliesslich das Stützgewebe der Hodenampullen (deren umhüllende Membran und ihr Endothel mitgerechnet) hervorgeht. Sie entspricht sicher dem Plan, welcher der Bildung der Urogenitalverbindung zugrunde liegt. Ob aber nicht je nach Bedarf die Bauelemente, die sich morphologisch und färberisch so vollkommen gleichen, gegenseitig ergänzt oder ausgetauscht werden können, war mir unmöglich festzustellen. Die folgende Beobachtung scheint allerdings eher dagegen zu sprechen. In der Kultur B 20 fand ich ein Tier (eben ausmetamorphosiert), das ich mit Bestimmtheit für einen bilateralen Hermaphroditen hielt. Auf der einen Seite besass es ein typisch ausgebildetes Ovar, auf der anderen eine viel kleinere, spindelförmige Keimdrüse. Aus den angefertigten Schnitten ergibt sich, dass es sich doch um ein richtiges Weibchen handelte. Aber (wie sich das auch bei makroskopischer Betrachtung gezeigt hatte) unter dem rudimentären Ovar lag keine Niere. Nur kaudal von der Keimdrüse war ein dürftiges Rudiment einer solchen zu erkennen. Es hatten also auch keine Sexualstränge gebildet werden können. Es ist jedenfalls bemerkenswert, dass nicht von einer anderen Seite aus der Versuch gemacht worden ist, den Ausfall zu ersetzen. Die Keimdrüse besteht aber in diesem Falle lediglich aus einem soliden Strang von Einestern und Vermehrungszellen und dem sie umhüllenden Stützgewebe. Am Mesovarium liegt ein kleiner primärer Genitalraum. Interessanter

wäre es wohl, zu erfahren, wie sich in einem entsprechenden Falle ein männliches Tier verhalten würde.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen in diesem Zusammenhange auch die Keimdrüsen, welche sich erst spät aus wohldifferenzierten Ovarien in Hoden umwandeln. Bilder, wie sie Fig. 45 und 46 wiedergeben, möchten leicht den Eindruck erwecken, es seien die Ovarialtaschen, in deren Wände Keimzellen eingewandert sind, den Hodenampullen homolog. Von Kuschakewitsch ist diese Ansicht auch vertreten worden. Dem ist aber nicht so. Schon aus den Zahlenverhältnissen geht hervor, dass von einer strengen Homologie nicht die Rede sein kann. Wir wissen (Kuschakewitsch macht für die Weibchen die gleiche Angabe; vergl. seine Arbeit S. 129), dass regelmässig 6—7 Ovarialtaschen ausgebildet werden. Die Zahl der Hodenampullen der eben metamorphosierten typischen Männchen beträgt das 10- bis 20fache. Von einer Homologie in gewissem Sinne wäre dann noch zu reden, wenn sich die Hodenampullen der Umwandlungstiere dadurch bilden würden, dass sich die Wände der Ovarialtaschen falten würden. Höhle und Wand der Ampullen wären dann direkt aus den entsprechenden Teilen der Ovarialtaschen hervorgegangen. Statt dessen kann man konstatieren, dass die Wände der Taschen nach innen zu wuchern beginnen und immer weitere Gewebsmassen produzieren, bis der ganze Hohlraum ausgefüllt ist (Fig. 49); damit aber ist der Zustand erreicht, den bei der direkten Hodenentwicklung die Larven schon lange vor der Metamorphose durchlaufen (Fig. 29 und 30). Natürlich sind die Bilder bei dieser Umwandlung nicht immer gleich klare. Man kann vielmehr sagen, dass nicht zwei gleiche Keimdrüsen zu finden sind. Aber die Verschiedenheiten sind nur nebensächlicher Natur und bedingt durch die grossen degenerierenden weiblichen Keimzellmassen. Einen genetischen Zusammenhang zwischen Wand oder Höhle der Ovarialtasche und Wand oder Lumen der Hodenampullen konnte ich in keinem Falle erkennen. Als Homologon der sekundären Genitalräume der weiblichen Amphibien hat C. K. Hoffmann die Lumina der Retekanälchen erkannt. Wie Gemmill, Bouin und Semon bin auch ich zu derselben Auffassung gekommen.

Bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren scheinen zwischen Sexualsträngen und Stützgewebe der Ampullenanlagen bestimmte

färberische Unterschiede zu bestehen und zwar schon, bevor die beiden miteinander in Berührung kommen. Übereinstimmend wird hier auch angegeben, dass das eine Zellmaterial nur zur Bildung der Ausführkanälchen, das andere allein zum Aufbau der Samenampullen Verwendung findet.

Nach Semon liegen klare Verhältnisse auch bei Ichthyophis vor. Hier sollen sich erst die abgegrenzten Ampullen mit den Ästen, die vom Zentralkanal ausgehen, verbinden. Dem Grundplan, wie wir ihn sonst überall durchgeführt sehen, würden nach den Angaben von Semper die Selachier nicht folgen, indem hier die äussersten Enden der Hodenkanälchen vom Keimepithel (Vorkeimfalte) abzuleiten wären. Eine erneute Untersuchung der Hodenentwicklung der Selachier, die auch in anderer Hinsicht sehr wünschenswert wäre, vermöchte vielleicht auch diesen Widerspruch zu lösen.

B. Die Keimzellen.

Während alle älteren Autoren sich damit begnügt hatten, die Keimfalten auf einem möglichst frühen Stadium bereits nachgewiesen zu haben, befasste sich mit deren Entstehung (bei Anuren) als erster Goette bei seinem Studium der Entwicklungsgeschichte der Unke (1875). Seine Beobachtungen sind zwar noch keine sehr präzisen, doch entsprechen sie durchaus den wirklichen Verhältnissen. Er fasst sie in diesen Sätzen zusammen: Die Entstehung der Geschlechtsorgane beginnt „zu allerletzt von allen aus den Embryonalanlagen hervorgehenden Körperteilen. Daher schwindet auch die Dottersubstanz in den grossen Zellen der Geschlechtsdrüsenanlagen später, als in allen übrigen Zellen des Larvenkörpers. Diese Zellen rücken im Anfange der zweiten Larvenperiode an der Gekrösewurzel unter dem späteren medialen Rande der Niere zusammen und bilden jederseits eine lange Leiste.“ Und später: „Für die Geschlechtsorgane mag noch besonders hervorgehoben werden, dass sie . . . sich nachweislich unmittelbar aus Formelementen entwickeln, welche den Charakter völlig indifferenter Embryonalzellen tragen.“

Bekanntlich war es dann M. Nussbaum (1880), welcher diesen letzten Gedanken, gestützt auf eingehendere Untersuchungen (an Rana temporaria) weiter ausführte.

Mehr als ein historisches Interesse können hinsichtlich der Frage nach dem Ursprung und der Bedeutung der Urkeimzellen

erst die in diesem Jahrhundert erschienenen Arbeiten beanspruchen. Sie sind sämtlich schon bei der Darstellung unserer eigenen Resultate berücksichtigt worden und es wäre überflüssig, hier noch einmal auf sie einzugehen.

Einzig noch der Versuch Kuschakewitschs, die Bildung sekundärer Keimzellen statistisch zu beweisen, soll hier besprochen werden. Ich gebe in der nachstehenden Tabelle die Zahlen Kuschakewitschs wieder, bringe sie aber in einer etwas veränderten Reihenfolge, indem ich die Tiere nicht nach ihrer totalen Länge, sondern nach ihrem Alter ordne. Die Grösse der jungen Froschlarven lässt nämlich nur ungenau auf das allgemeine Entwicklungsstadium schliessen, da sie von der Grösse der Eier, aus denen sie hervorgegangen sind, in erster Linie abhängig ist. Die Grösse der Eier variiert aber in jedem Gelege ganz beträchtlich. In meinen Wärmekulturen waren vor der geschlechtlichen Differenzierung die zur selben Zeit fixierten Tiere stets genau auf derselben Entwicklungsstufe angelangt. Jedenfalls glaube ich auch für die Kulturen Kuschakewitschs annehmen zu dürfen, dass eine Reihe von Tieren, welche 12, 13, 10, 12, 13, 14, 17 usw. Tage alt sind, keine Reihe aufeinander folgender Entwicklungsstadien sein kann.

Alter in Tagen	Länge in mm	Länge des Rumpfes in mm	Zahl der Keimzellen
10	7	3,9	89
12	6½	3,8	28
12	7	3,6	99
13	6½	3,7	28
13	8	4,0	67
14	8	3,6	51
17	8½	3,4	98
19	9½	4,4	198
27	10½	5,1	514
27	12	5,5	579
31	11	5,3	782
31	12	5,5	437

Der erste Eindruck, den diese Tabelle erwecken muss, kann nur der sein, dass angesichts der enormen individuellen Variabilität das der Statistik zugrunde gelegte Material viel zu klein ist.

Vorausgesetzt aber, die Zahlen vermögen einigermassen einen Aufschluss über die wahren Verhältnisse zu geben, so kann ich aus ihnen nur das Gegenteil von dem entnehmen, was Kuschakewitsch aus seiner Statistik gefolgert hat. Bis zum 17. Tage sehen wir die Zahl konstant sich zwischen den extremen Werten 28 und 99, die schon am 12. Tage auftreten, bewegen. Eine wesentliche Vermehrung ist erst nach diesem Tage zu konstatieren. Wie aus Kuschakewitschs Fig. 6 und 11 hervorgeht, verlieren vom 17.—19. Tage die Keimzellen fast den ganzen Rest ihres Dotters. Zu dieser Zeit setzt aber, wie übereinstimmend von allen Autoren angegeben wird, eine rege Vermehrung der Keimzellen durch Mitose ein. Wenn nun Kuschakewitsch glaubt, dass diese mitotische Zellvermehrung nicht genüge, um das rasche Anwachsen der Zahlen nach dem 17. Tage zu erklären, so ist das offenbar vorläufig nichts als eine Vermutung. In den 2 Tagen vom 17. zum 19. sind 100 Keimzellen entstanden, pro Tag also 50. Vom 19. bis 27. Tage beträgt die Zunahme im Mittel 44 Keimzellen pro Tag und berücksichtigen wir von den beiden 31 Tage alten Tiere nur das erste (entsprechend von den 27 Tage alten nur das zweite), so ergibt sich nochmals eine tägliche Zunahme von je 50 Zellen. Welche Häufigkeit der Mitosen haben wir darnach unter den Keimzellen vom 17. bis zum 31. Tage zu erwarten? Nach dem, was wir von diesen Vorgängen wissen, dürfen wir annehmen, dass die karyokinetische Figur in diesen Zellen keinesfalls länger denn eine halbe Stunde bestehen wird. Teilen sich nun im Tage 50 Zellen und die karyokinetische Figur ist eine halbe Stunde lang ausgebildet, dann haben wir offenbar in jedem fixierten Tier zwischen dem 17. und 31. Tage je eine Mitose zu finden. Vergleiche ich entsprechende Keimdrüsen meiner eigenen Kulturen, so finde ich Mitosen ungleich viel häufiger. (Da Spindeln in den Keimdrüsen der Kältekulturen kaum merkbar seltener zu sehen sind als in den Wärmekulturen, so muss angenommen werden, dass die Zeiten zwischen zwei Teilungen und die Dauer des Teilungsprozesses in einer ähnlichen Weise verlängert werden.)

Auch darauf sei noch hingewiesen, dass nach vorstehender Tabelle die Teilungsenergie der Keimzellen vom 19. bis zum 31. Tage beständig abnimmt. Die absolute Vermehrungszahl bleibt stets auf 50 stehen. In meinen Kulturen ist das durchaus nicht

der Fall, indem mit der Zahl der Keimzellen auch die Zahl der Mitosen zunimmt, was eine rapide Vermehrung der Keimzellen zur Folge hat.

Vielleicht wirft dieses besondere Verhalten einiges Licht auf den merkwürdigen Vorgang, den Kuschakewitsch nach dem ersten Monat bei einigen seiner Tiere beobachten konnte, den Prozess der Ausstossung von Keimzellen in die Leibeshöhle. Als ponte d'ovules primordiaux hat Bouin bereits 1901 den gleichen Prozess für 29—30 mm lange Larven von Rana temporaria beschrieben. Dustin konnte am selben Objekt nichts dergleichen feststellen. Ebensowenig konnte ich in meinen Kulturen trotz eifrigen Suchens bei Larven der angegebenen Grösse die geringsten Anzeichen einer solchen Ausstossung entdecken. Dagegen konnte ich bei ausmetamorphosierten Kälte- und Hitzetieren (Weibchen oder Umwandlungsformen) eine derartige Ausstossung recht oft feststellen. Soweit das zu beurteilen war, wurden aber ausschliesslich Zellen, welche bereits die Anzeichen der Degeneration zeigten, in die Leibeshöhle hinausbefördert und zu gleicher Zeit wurden zahlreiche andere Oozyten im Inneren der Keimdrüse selbst aufgelöst. In den 20° bis 21° Kulturen war ein entsprechender Vorgang nie nachweisbar. Es scheint mir also — und die Statistik von Kuschakewitsch scheint das zu bestätigen — dass die Ausstossung von Keimzellen als eine Depressionserscheinung aufzufassen ist, die aber mit dem normalen Entwicklungsgang der Keimdrüsen nichts zu tun hat.[1])

Aus meinen Untersuchungen über den Ursprung der Keimzellen muss ich zusammenfassend diesen Schluss ziehen: Die Keimzellen der indifferenten Keimdrüsen stammen ab von Zellen, die zuerst ausserhalb der Region der späteren Keimdrüsen liegen und die solange den Charakter undifferenzierter Embryonalzellen bewahren, bis sie sich in die typischen Keimzellen umwandeln.

Unsere Kenntnisse über die Herkunft der Keimzellen bei Wirbeltieren sind in den letzten Jahren besonders durch aus-

[1]) Eine Keimzellabstossung konnte ich auch an einer Larve von Salamandra maculosa, 1 Tag post partum, nachweisen. Die Keimzellen liessen hier sämtlich Depressionserscheinungen erkennen. Dagegen konnte H. King bei Bufo lentiginosus keine Anzeichen einer ponte d'ovules primordiaux auffinden.

gezeichnete Untersuchungen von Allen und von Rubaschkin bereichert worden. Allen (1911) beschreibt für Amia und Lepidosteus auch Umbildungsvorgänge, die an den Keimzellkernen vor sich gehen, welche offenbar den hier für Rana geschilderten recht nahe kommen.

Für die meisten Wirbeltiergruppen steht nach den neueren Untersuchungen die Abstammung der Keimzellen von undifferenzierten Embryonalzellen, welche zuerst extraregionär gefunden werden, fest. Eine kritische Übersicht über die vielen, sich immerhin in wesentlichen Punkten noch widersprechenden Arbeiten zu geben, ist hier nicht angebracht, und ich begnüge mich damit, auf die wichtigsten hinzuweisen:

Cyclostomen: Goette 1890, Wheeler 1900.
Elasmobranchier: Beard 1900, Woods 1902.
Ganoiden: Allen 1911.
Teleostier: Nussbaum 1880, Eigenmann 1891, 1897, Böhi 1903, Fedorow 1907, Dodds 1910.
Urodelen: Dustin 1907, Allen 1911, Schapitz 1912, Abramowicz 1913.
Anuren: Goette 1875, Nussbaum 1880, Bouin 1901, Dustin 1907, Allen 1907, Kuschakewitsch 1908, 1910, King 1908.
Saurier: Jarvis 1908.[1])
Chelonier: Allen 1906, 1907, 1911, Dustin 1910.
Vögel: Hoffmann 1892,[2]) Schmiegelow 1892,[2]) Nussbaum 1901,[2]) Rubaschkin 1907, Tschaschin 1910, von Berenberg-Gossler 1912.
Säugetiere: Rubaschkin 1909, 1910, 1912, Fuss 1912.
Mensch: Fuss 1911.

Die meisten Autoren haben sich damit begnügt, die Urkeimzellen bis zum Stadium der indifferenten Keimdrüse zu verfolgen. Eine Ausnahme machen Kuschakewitsch (1910) und Rubaschkin (1912). Letzterer kommt zu dem Schluss, dass sekundäre Gonozyten überhaupt nie gebildet werden. Kuschakewitsch dagegen will auch in der späteren Entwicklung der Keimdrüsen die Umwandlung von somatischen Elementen in Keimzellen nachgewiesen haben. Insbesondere sollen die Spermatogonien bei

[1]) Zitiert nach Allen, 1911.
[2]) Zitiert nach Felix.

der direkten Hodenentwicklung (seine Normalreihen I und IIa) zum grösseren Teil und bei der indirekten Entwicklung (Normalreihe IIb, intermediäre Normalreihen a und b) ausschliesslich aus Zellen der „Genitalstränge" hervorgehen.

In einer, wie mir scheint, ganz unberechtigten Weise ist Weismanns Keimplasmatheorie mit den hier diskutierten embryologischen Tatsachen verknüpft worden. Zwischen Vertretern eines „Monismus" oder eines „Dualismus" hinsichtlich der Abstammung der Keimzellen wird dann unterschieden, wie zwischen Anhängern und Gegnern der Weismannschen Theorie. An den Ausführungen der „Dualisten" muss uns jedenfalls von vornherein die Tatsache zur Skepsis veranlassen, dass von den Untersuchern sogar desselben Objektes nicht zwei mit ihren Angaben übereinstimmen. Für Rana werden die folgenden Quellen für die Keimzellen angegeben. Bouin: Axiales Mesenchym, Peritoneum, Keimepithel. Dustin: Mediale Kanten der Seitenplatten, Keimepithel. Kuschakewitsch: Entodermale Dotterleiste. „Paragonien" (Abkömmlinge des axialen Mesenchyms; Keimepithel?), Peritoneum, „Genitalstrangzellen" (Abkömmlinge des Nierenblastems).

Nach Kuschakewitsch können sich also sämtliche Elemente, die mit den Keimzellen je in Berührung kommen, selber in Keimzellen umwandeln. Der Verdacht, dass dieses Resultat durch die Unfähigkeit, die Keimzellen scharf zu definieren und von ihrer Umgebung abzugrenzen, zustande gekommen sei, muss daher von vornherein entstehen.

Es handelt sich aber hier in erster Linie nicht um die Weismannsche Theorie, sondern um die Frage der Spezifität der Keimzellen. Von diesem Standpunkte aus wird die Annahme einer gleichartigen Abstammung aller Keimzellen von vornherein viel wahrscheinlicher als jeder Dualismus erscheinen, denn für die Herkunft von so gleichartig differenzierten Zellen ein und desselben Organs aus solch verschiedenartigen Quellen, wie sie von den Dualisten angegeben werden, dürfte sich kaum ein Analogon in der Zytologie finden lassen. Ohne zwingende Gründe wird man jedenfalls eine Bildung sekundärer Gonozyten nicht annehmen wollen.

Für die Umwandlung somatischer Elemente in Keimzellen sind bis jetzt zwei Argumente geltend gemacht worden: 1. Zwischen den beiderlei Zellsorten sollen sich zu gewissen Zeiten alle Über-

gänge beobachten lassen. 2. In einzelnen Fällen sollen der Ausbildung der fertigen Keimdrüsen Stadien vorausgehen, welche sich durch den vollständigen Mangel an primären Gonozyten sowohl, wie auch an Embryonalzellen, die solche noch liefern könnten, auszeichnen.

Letzteres wurde früher für die Säugetiere ziemlich allgemein angenommen (von Winiwarter und Sainmont, Skrobansky usw.). Neuerdings hat nun aber Rubaschkin in überzeugender Weise gezeigt, dass zwischen den vom Entoderm her eingewanderten Urkeimzellen und den definitiven Spermatogonien und Oozyten eine strenge Kontinuität herrscht.

Ein besonderes Interesse verdienen die Versuche, unsere Frage auf experimentellem Wege zu lösen. Vorerst ist daran zu erinnern, dass bei Kastraten eine Regeneration der Keimzellen nie beobachtet wurde. Allerdings wurden bis jetzt ausschliesslich höhere Wirbeltiere, die sich ohnedies durch geringe Regenerationsfähigkeit auszeichnen, kastriert; und da nach Janda (1912) bei Oligochäten die Geschlechtsorgane wirklich regeneriert werden, so ist es von vornherein nicht ausgeschlossen, dass ähnliches auch bei Amphibien oder Fischen möglich sei. Wie wir oben gesehen haben, glaubte Kuschakewitsch mit seinen Überreifekulturen den Beweis für die Bildung der Spermatogonien aus Zellen der Sexualstränge für Rana esculenta erbracht zu haben. Trotz der Bedenken, die R. Hertwig (1912) dagegen erhoben hat, und die sich aus unserer Betrachtung der Überreifekultur von Rana temporaria ergeben, können seine Darlegungen noch nicht als widerlegt betrachtet werden. Jedenfalls aber muss man sagen, dass unter normalen Verhältnissen eine derartige Bildung der Spermatogonien in Betracht kommt. Bestehen die Angaben von Kuschakewitsch zu Recht, dann handelt es sich um eine Regeneration der Keimzellen aus stammfremdem Gewebe. Wenn Kuschakewitsch auch bei der Beschreibung der indirekten Hodenentwicklung angibt, dass die Spermatogonien durch Umwandlung aus Sexualsträngen entstehen, dann beruht das auf einem Irrtum. Die Einwanderung der Keimzellen aus dem Keimepithel kann bei Rana temporaria ausnahmslos bei jedem Tiere nachgewiesen werden, das sich auf einem frühen Stadium der Hodenbildung befindet. Da in gleicher Weise in den sämtlichen Ordnungen der Wirbeltiere die Abstammung der Spermatogonien

vom Keimepithel feststeht, sind wir ohne weiteres berechtigt, diesbezüglich die Beobachtungen an Rana temporaria auch auf Rana esculenta zu übertragen.

Dass sich zwischen Soma- und Keimzellen alle Übergangsstadien beobachten lassen, ist zwar oft angegeben worden, nie haben aber die betreffenden Autoren diese Übergänge mit derjenigen Sorgfalt studiert, welche der ausserordentlichen Wichtigkeit dieser Behauptung entsprochen hätte. Die Kerne der beiden Zellsorten besitzen eine gewisse Variabilität und ich gebe ohne weiteres zu, dass auch bei Rana in stark differenzierten Eisenhämatoxylin-Präparaten eine scharfe Unterscheidung zwischen beiden Kernsorten nicht immer möglich ist. Das kann aber selbstverständlich kein Beweis für die Umwandlung der einen Elemente in die anderen sein.

Ob den Keimzellen ein Merkmal eigen ist, durch das sie sich in allen Fällen von den Somazellen unterscheiden, erscheint fraglich. Jedenfalls haben alle bis jetzt verwendeten sogenannten Keimbahnführer nur eine beschränkte Gültigkeit besessen. Ob das auch von dem von Rubaschkin verwendeten (besondere Form der Mitochondrien) gilt, werden erst noch weitere Untersuchungen zeigen müssen.

Für die Keimzellen der Wirbeltiere scheint durchweg charakteristisch zu sein, dass sie länger als die somatischen Zellen Dotterplättchen führen und dass ihre Kerne zu gewissen Zeiten gross und oxychromatisch sind. Mittels dieser beiden Merkmale sind die Keimzellen von jeher von den somatischen Zellen unterschieden worden. Ihre Kerne sind stets als grosse, blasse, wenig färbbare Bläschen beschrieben worden. Erst von Berenberg hat darauf hingewiesen, dass der färberische Effekt auf der Oxychromatizität der Keimzellen beruht. Die Keimzellen unterscheiden sich ferner noch von den umgebenden Somazellen durch die besondere Grösse ihrer Kerne und ihrer Plasmaleiber und durch den Besitz deutlicher Zellmembranen. Diese beiden letzteren Eigenschaften unterliegen aber sämtlich einer weiten Variabilität und können nicht verwendet werden, um eine scharfe Unterscheidung zwischen den beiden Zellsorten durchzuführen.

Als vornehmlichstes Mittel, die Keimzellen nach der vollständigen Resorption des Dotters noch als solche zu erkennen, dient also die besondere Färbbarkeit ihrer Kerne. Diese erweisen

sich in meiner Kultur A 21 als basophil bis gegen den Schluss der Dotterresorption, während der Karyokinese und während den verschiedenen Stadien der Pseudoreduktion. Dagegen verhalten sie sich basischen Farbstoffen gegenüber durchaus indifferent, während der ganzen Vermehrungsperiode (ausgenommen im Zustand der Mitose) und im weiblichen Geschlecht nach der Pseudoreduktion, also im sogenannten Keimbläschenzustand. Mit diesen Tatsachen in Widerspruch stehen die folgenden Schlüsse von von Berenberg: „Da die Urgeschlechtszellen am 3. und 4. Bebrütungstage keine Funktion haben und sich in der Regel nicht teilen, sind sie ein vorzügliches Objekt für die Untersuchung der Kern- und Plasmastrukturen.

Das Verhältnis zwischen Chromatingehalt und Zellgrösse ist ungefähr das gleiche wie in anderen Embryonalzellen. Die Punkte, in denen die Urgeschlechtszellen sich ausserdem von diesen unterscheiden, sind nicht prinzipieller Natur, sondern können aus dem Mangel an Funktion und dem Ausbleiben der Zellteilung erklärt werden.

Dazu gehört: dass man sehr häufig Anzeichen dafür findet, dass die Chromosomen erhalten sind, ferner die Rotfärbung des ganzen Kernes vermittels des Ehrlich-Biondischen Farbgemisches."

Wie er zu diesem Resultat kommt, ist aus der Arbeit von Berenbergs leider nicht ersichtlich, denn er hat nur Embryonen „von der Mitte des 3. bis zur zweiten Hälfte des 4. Tages" untersucht; also nur Stadien, in denen Kernteilungen nicht vorkommen und die Kerne oxychromatisch sind. Um seine Behauptung zu rechtfertigen, hätte er aber zum wenigsten zeigen müssen, dass mit der später eintretenden Vermehrungsperiode die Kerne basichromatisch werden. Die Verhältnisse bei Rana zeigen aufs eindeutigste, dass das eigentümliche Verhalten der Keimzellen nicht in der Weise erklärt werden kann, wie es von Berenberg versucht hat.[1]) Die verschiedenen Zustände des Chromatins scheinen wechselnden Beziehungen zwischen Kern

[1]) Um Zweifel, welche über den Wert der Färbung Hämatoxylin-Ehrlich-Eosin vorhanden sein möchten, zu entkräften, sei auf das Resultat der Ehrlich-Biondi-R. Heidenhainschen Färbung verwiesen. In den Keimdrüsen von 1½ Monate alten Fröschchen färben sich die somatischen Zellkerne methylgrün, die Keimzellkerne dagegen fuchsinrot (das Plasma orangerot).

und Plasma zu entsprechen. Sobald die basichromatischen Chromosomen ausgebildet sind, also während der Mitose, besonders deutlich aber während der ersten Stadien der Pseudoreduktion, verändert das Plasma sein Aussehen. Während es sich vorher intensiv rot färbte (Färbung mit Hämatoxylin Ehrlich, Nachfärbung mit Eosin) und eine fein granulierte Struktur besass, bleibt es jetzt glasartig hell und ist vollkommen strukturlos oder feinfaserig. Gegen Ende der Pseudoreduktion setzt dann im Ovar die Dotterbildung ein, während zugleich das Chromatin oxychromatisch wird; zu dieser Zeit nimmt das Plasma einen dunkelvioletten Farbton an.

Zwei Gründe zwingen mich aber, mich bis zu einem gewissen Grade der Meinung v. Berenbergs anzuschliessen, wenn er sagt, dass die hierin gegebenen Unterschiede zwischen Soma- und Keimzellen nicht prinzipieller Natur sind. Bei Säugetieren, teilweise wohl auch bei Vögeln, verlieren die Keimzellen während der Vermehrungsperiode vorübergehend, vielleicht sogar dauernd, ihre besondere Färbbarkeit. Dadurch wird es fast unmöglich, sie weiter von den Bindegewebszellen zu unterscheiden. Nur dadurch, dass er einen anderen Keimbahnführer ausfindig machte, ist es Rubaschkin gelungen, auch hier noch die Keimzellen weiter zu verfolgen. Etwas Entsprechendes kann auch bei Rana vorkommen. Wir haben gesehen, dass in der Überreifekultur die Keimzellkerne viel länger als unter normalen Bedingungen basichromatisch bleiben. Ähnliches lässt sich gelegentlich in Kältekulturen beobachten. Bei meinem Suchen nach Übergangsstadien habe ich hier in seltenen Fällen Keimzellen mit runden (nie wurstförmigen), basichromatischen Kernen (vom Aussehen des Kernes der Zelle B, Fig. 60) gefunden. Zweifellos müssten so die Kerne von Umwandlungsformen aussehen. Dass wir es aber nicht mit solchen zu tun haben, dafür sprechen folgende Tatsachen: 1. In den Wärmekulturen fehlen solche scheinbaren Übergangsformen vollkommen. 2. Für die Kältekulturen liegt kein Grund zur Annahme vor, dass eine zweite Quelle für die Bildung von Keimzellen existiert; denn während der Larvenentwicklung degenerieren einerseits nur ausnahmsweise vereinzelte Keimzellen, andererseits findet man hier fast ebenso häufig Mitosen wie bei Wärmetieren. 3. Das Auftreten basichromatischer Keimzellkerne ist in keine Beziehung zu bringen mit einer besonders regen Vermehrung der Gonozyten. Nie habe ich sie da beobachten

können, wo sie nach Kuschakewitsch in erster Linie vorhanden sein müssten: in den Geschlechtssträngen während der ersten Stadien der Hodenbildung. 4. Keimzellen von diesem besonderen Aussehen kommen zu selten vor, um als Zeugen eines wirklich vorhandenen Umbildungsprozesses dienen zu können. Es erscheint als wahrscheinlich, dass in der Kälte entweder der basichromatische Zustand schon vor der Mitose ausgebildet werden und nach derselben einige Zeit bestehen bleiben kann.

Nach den an meinem Material gemachten Beobachtungen kann ich also mit Bestimmtheit das Vorkommen einer zweiten Generation von Keimzellen verneinen.

Aber auch nach anderer Richtung hin erweisen sich die Keimzellen als Gebilde spezifischer Natur. Ebensowenig als sich Somazellen in Keimzellen umwandeln, findet der umgekehrte Vorgang statt. Es wurde von älteren Untersuchern oft mitgeteilt, dass sich Keimzellen in Follikelzellen umwandelten. Insbesondere sollten aus jedem Einest nur wenige Eier heranwachsen, die anderen Oozyten sollten sich aber in Follikelzellen umwandeln. Diese Ansicht wurde von Bouin endgültig widerlegt. Dagegen geben Bouin und Popoff an, dass sich trotzdem nicht alle Elemente eines Einestes weiter entwickeln, dass im Gegenteil ein grosser Teil davon in Degeneration verfällt. Dieses mag in der Regel auch den Tatsachen entsprechen. In Kulturen aber, die sich unter optimalen Bedingungen entwickeln (Wärmekulturen), können nur höchst selten vereinzelte degenerierende Keimzellen gefunden werden. Es besteht also zweifellos die Möglichkeit, dass sich alle Oozyten eines Einestes zu fertigen Eiern entwickeln.

Aber auch Keimzellen, die ausserhalb der Keimdrüse liegen bleiben, verwandeln sich nicht in Somazellen. Im Gegenteil machen ihre Kerne sogar die gleichen Umwandlungen durch, wie die der rechtzeitig in die Keimfalten eingewanderten. Allen hat bei Chrysemys sogar Keimzellen gefunden, welche in der Darmwand liegen geblieben waren; auch in diesem Falle sollen sie schliesslich nur durch Degeneration verschwinden.

So scheinen alle Tatsachen dafür zu sprechen, dass von ihrem frühesten Erscheinen an die Keimzellen als Gebilde spezifischer Natur zu betrachten sind, welche, wenigstens unter Bedingungen, die von den normalen nicht zu sehr abweichen, weder sich in

somatische Elemente umwandeln, noch aus solchen durch Umwandlung entstehen können.

C. Die Geschlechtsdifferenzierung.

Wenn man in Betracht zieht, dass für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Anuren mit Vorliebe Rana temporaria benutzt wurde, bei welcher sich mit Ausnahme der nordischen und alpinen Lokalrassen die Hoden sozusagen ausschliesslich auf indirektem Wege bilden, dann ist es verständlich, warum man über die für die Geschlechtsdifferenzierung wesentlichen Vorgänge solange im unklaren bleiben konnte.

Während z. B. Hoffmann (1886) bei Tritonen die Geschlechter von sehr frühen Stadien an ganz richtig zu unterscheiden weiss, gibt er für die Anuren an, dass hier Keimzellnester in beiden Geschlechtern und in gleicher Weise gebildet werden, und dass sich Männchen und Weibchen nur dadurch voneinander unterscheiden, dass bei diesen die Sexualstränge sich aushöhlen, während sie bei jenen kompakt bleiben. Das Verhalten der Sexualstränge ist auch von anderen Autoren mit der Geschlechtsdifferenzierung in Verbindung gebracht worden. Bouin, der sich am eingehendsten mit der Sache befasst hat, gibt aber selber an, dass sich alle Übergänge finden, so dass nach diesem Kriterium eine genaue Geschlechtsbestimmung nicht möglich ist. Für die Überreifekulturen, aus denen vorwiegend oder ausschliesslich Männchen hervorgehen, geben R. Hertwig und Kuschakewitsch an, dass der Hodenbildung eine ganz enorme Wucherung der Geschlechtsstränge vorausgeht. Auch ich konnte, wie im speziellen Teil dargetan wurde, in manchen Fällen eine Vermehrung des Stranggewebes, durch welche auch etwa vorhandene sekundäre Genitalhöhlen zum Verschwinden gebracht wurden, feststellen, bevor eine Einwanderung von Keimzellen begonnen hatte. In anderen Fällen war aber eine solche Wucherung nicht wahrzunehmen. Dagegen haben wir gesehen, dass Kälteweibchen immer kräftige und kompakte, entsprechende Wärmetiere dagegen schwächere und weitlumige Geschlechtsstränge besitzen. Zur Bestimmung des Geschlechts auf frühen Entwicklungsstufen sind deshalb die Geschlechtsstränge nicht zu gebrauchen.

Frühe Stadien der Hodenentwicklung von Anuren sind von von Wittich (1853; verschiedene Batrachier), Gemmill (1896;

Pelobates fuscus), H. King (1908; Bufo lentiginosus) und Kuschakewitsch (1910; Rana esculenta) richtig erkannt worden. Gemmill schreibt darüber: „Das erste charakteristische Merkmal, an dem man ein junges Ovarium von Pelobates erkennt, besteht darin, dass die primitiven Keimzellen in der Nähe der Drüsenoberfläche bleiben, während das Innere der Drüse von weit lockerem Gewebe ausgefüllt wird, als dies im entsprechenden Stadium beim Hoden der Fall ist." Aus seinen Figuren geht allerdings hervor, dass er nur ziemlich alte Larven seiner Untersuchung zugrunde legte, bei denen er nur noch das Endresultat der Geschlechtsdifferenzierung feststellen konnte. Ganz junge Larven untersuchte dagegen H. King. Nach ihr sollen sich die ersten Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern darin geltend machen, dass beim Männchen die Keimzellen im Hodengewebe gleichmässig zerstreut sind, während sie beim Weibchen eine Anordnung entlang der Peripherie der Drüse zeigen. Darüber, wie diese Differenzen zur Ausbildung kommen, sagt King nichts. Ich möchte allerdings gerade aus der in ihrer Fig. 16 dargestellten Keimdrüse schliessen, dass bei Bufo lentiginosus der Vorgang der Umwandlung einer indifferenten in eine männliche Keimdrüse dem bei Rana temporaria beobachteten vollkommen entspricht.

von Wittich und Kuschakewitsch suchen bereits die ersten Differenzierungsvorgänge aufzudecken. Es ist sehr schwer, aus dem Bericht des ersteren zu entnehmen, wie weit er bereits die Vorgänge richtig erkannt hat. Nach ihm würden die Keimzellen (und zwar in beiden Geschlechtern) erst nachträglich in die Keimfalten einwandern. Offenbar stellt aber dieser „neue Zufluss bildungsfähiger Substanz" die erste Einwanderung von Nierenblastemzellen dar. Doch unterscheidet von Wittich zwischen dieser ersten Einwanderung und dem Einwachsen der Sexualstränge, welch letzteres nur beim Männchen stattfinden soll. Es will mir auch scheinen, von Wittich habe die jüngsten Stadien von Ovarien und Hoden miteinander verwechselt. Wie dem auch sei, jedenfalls hat er schon lange vor der Metamorphose Männchen und Weibchen richtig zu unterscheiden vermocht, indem er den festen Zusammenhang der Keimzellen mit dem Cölomepithel bei den Weibchen und mit dem Ausführapparat bei den Männchen klar erkannte.

Die Stellung von Kuschakewitsch haben wir schon kennen gelernt. Sie kommt in dem folgenden Satze zum Ausdruck: „Ein Tier ist als männlichen Geschlechts zu bezeichnen, sobald seine Genitalstränge sich in bezug auf die Keimzellenbildung als produktiv erweisen.“ Im ganzen beschreibt Kuschakewitsch sieben „Typen“ der Hodenentwicklung; aber nur in zweien soll neben der Neubildung von Keimzellen in den Sexualsträngen auch eine Einwanderung vom Keimepithel her in Betracht kommen. Auf diese Tatsache, die er glaubt festgestellt zu haben, baut Kuschakewitsch nun eine sonderbare Theorie auf. Es sollen die männlichen Keimzellen bei niederen Wirbeltieren (Fische) vom Keimepithel stammen, bei den höheren aber (Säuger, Vögel, Reptilien) von den „Genitalsträngen“; bei den letzteren würden die Urkeimzellen im Keimepithel zugrunde gehen. Die Amphibien, speziell Rana esculenta, würden dann das Bindeglied zwischen den beiden Typen bilden, da bei ihnen beide Quellen in Betracht kommen können. Wenn Kuschakewitsch glaubt, dass er sich dabei auf die Ergebnisse der Untersuchungen an höheren Wirbeltieren stützen könne, so ist das nur im Hinblick auf die Verwechslung von gewissen nicht homologen Bildungen und die Vermengung einiger leider in der Literatur wenig konsequent angewendeter Begriffe verständlich. Um uns klar zu werden, dass die Wasserfrösche auch bei der Darstellung von Kuschakewitsch nicht ein Bindeglied zwischen niederen und höheren Wirbeltieren darstellen, sondern eine ganz eigenartige Sonderstellung einnehmen würden, brauchen wir uns nur folgendes zu vergegenwärtigen: 1. Die Ansicht, dass die männlichen Keimzellen vom Urnierengewebe abstammen, ist vor Kuschakewitsch nur einmal von Waldeyer ausgesprochen worden; dieser Autor hat aber später seine Angaben korrigiert, indem er die Einwanderung aus dem Keimepithel richtig erkannte. 2. Die „Keimstränge“ der Autoren und Kuschakewitschs „Genitalstränge“ sind nicht homologe Bildungen, weil diese von der Urniere, jene vom Keimepithel herstammen. 3. Wenn eine den „Genitalsträngen“ homologe Bildung bei Säugetieren überhaupt vorhanden ist, dann haben wir sie im Rete zu erblicken, dem wenigstens eine derjenigen der „Genitalstränge“ analoge Bedeutung zukommt, indem beide den Ausführapparat des Hodens liefern (vergl. dazu auch Kuschakewitsch, S. 115).

Wir haben gesehen, dass in bezug auf die Ausführwege das weibliche Geschlecht einen phylogenetisch älteren Zustand beibehalten hat, während sich beim Männchen sekundär die Urogenitalverbindung ausgebildet hat. Diese Neuerwerbung war für die innere Topographie des Hodens von grösster Bedeutung, indem sie eine vollständige Umlagerung der Keimstätten zur Folge hatte. Es ist aber eine höchst interessante Tatsache, die sich überall beobachten lässt, wo eine Urogenitalverbindung besteht, dass der Bildung der geschlechtlich differenzierten Keimdrüse immer ein sogenanntes indifferentes Stadium (peripher gelegenes Keimepithel) vorausgeht, das für die männliche Keimdrüse nichts anderes bedeuten kann, denn eine ontogenetische Reminiszenz an jenen phylogenetischen Entwicklungszustand, auf dem sich auch im männlichen Geschlecht aus dieser indifferenten Keimdrüse ein peripherisches Keimepithel entwickelte. In dem Archaismus, der sich so in der Entwicklung der männlichen Keimdrüse geltend macht, haben wir einen der Faktoren zu erblicken, die bewirken, dass die Bestimmung des Geschlechts der Weibchen immer nur per exclusionem erfolgen kann. — Haben die Keimdrüsen noch nicht die für den Hoden eigentümliche Entwicklungsrichtung eingeschlagen, so dürfen wir ein Tier nicht als ein Männchen erklären.

Die erwähnte Tatsache hat aber noch einen anderen Grund. Wir konnten beobachten, dass sich auch typisch ausgebildete Weibchen, die sogar die Metamorphose längst hinter sich haben können, zu Männchen umzuwandeln vermögen. Es soll in einer zweiten Arbeit gezeigt werden, dass diese Fähigkeit sehr allgemein verbreitet ist, während umgekehrt kein Fall bekannt geworden ist, dass je sich ein Männchen in ein Weibchen umgebildet hätte. Die Umwandlung ist also nur nach einer Richtung hin möglich, oder vollzieht sich wenigstens in der einen viel leichter als in der anderen, was wohl mit der Tatsache zusammenhängt, dass das Ovar primitivere und der Hoden höher differenzierte Zustände aufweist.[1])

[1]) Bei seinen Versuchen über Keimdrüsentransplantation will Meyns festgestellt haben, dass „die Regeneration kleiner Froschhodenstückchen ... intratubulär nicht nur ausserhalb, sondern auch innerhalb der Samenzysten junge Eier zur Entwicklung gelangen lässt". Danach ist also auch die Möglichkeit vorhanden, dass sich Spermatogonien in weibliche Keimzellen

Indem wir uns vergegenwärtigen, dass die Urogenitalverbindung eine sowohl phylogenetisch als ontogenetisch erst spät auftretende Bildung ist, und somit eines der jüngsten Geschlechtsmerkmale darstellt, werden wir uns fragen müssen, ob es nicht andere, stammesgeschichtlich ältere und für den Geschlechtsunterschied wesentlichere gibt.

Bei Betrachtung der Kultur A 21 drängt sich uns die Überzeugung auf, dass solche Unterschiede erblich auf verschiedene Tiere übergegangen sind, denn trotz der so vollkommen gleichen Bedingungen, unter denen alle Eier und Larven gehalten wurden, haben sich die einen zu Männchen, die anderen zu Weibchen entwickelt; irgendwelches Schwanken ist nicht zu bemerken. Die Kulturen A 15 und A 10 dagegen zeigen übereinstimmend, dass die Unterschiede nur in einer Tendenz, sich in dieser oder jener Richtung zu entwickeln, bestehen können. Bleibt eine Keimzelle zu lange im Keimepithel liegen, dann wird diese Tendenz (metagam) umgestimmt.

Dass wirklich dieses Liegenbleiben geschlechtsbestimmend — oder geschlechtsumstimmend — auf die Keimzellen wirkt, muss aus verschiedenen Tatsachen geschlossen werden. Es scheint die Kälte ziemlich allgemein die Differenzierungsenergie stärker als die Wachstumsenergie herabzusetzen. So kann regelmässig festgestellt werden, dass die metamorphosierenden Kältelarven beträchtlich grösser sind (besonders viel schwerer) als ihre Wärmegeschwister. Dagegen sind ihre Beine meist kürzer und in extremen Fällen überhaupt nur stummelförmig ausgebildet. Das Extrem in dieser Richtung stellt eine Kultur dar, die erst bei 22—25° und nachher in der Kälte gehalten wurde. Von den ungefähr 100 Tieren, die (sämtlich ausserordentlich gross) zu Beginn der Metamorphose noch vorhanden waren, machten 10 die Verwandlung gar nicht durch. Ihre Vorderbeine hatten sich so langsam entwickelt, dass sie zur gegebenen Zeit die Haut nicht zu durchbrechen vermochten.

Wichtiger als diese Tatsachen sind die, welche sich bei der vergleichenden Betrachtung der Hodenentwicklung der Kulturen

umwandeln können, d. h. eine metagame Umstimmung des Geschlechts von Vermehrungszellen kann nach den beiden Richtungen hin erfolgen. Bei der Wichtigkeit des Gegenstandes ist zu hoffen, dass Meyns darüber noch eingehendere Mitteilungen machen wird.

A 21, A 15 und A 10 hinsichtlich der Keimdrüsen selbst ergeben. Proportional mit der sinkenden Temperatur treten die ersten Stadien der Hodenbildung später auf (Kultur A 21: Larve 8 (22) mm; Kultur A 15: Larve 12 (33); 3 mm; Kultur A 10: Larve 15 (42); 11 mm). Dagegen wird die Bildung der Einester kaum merklich hintan gehalten. Sie setzt zur gegebenen Zeit (Larven von 33 bis 35 mm Länge) in sämtlichen Keimepithelien ein, welche noch Keimzellen in grösserer Zahl enthalten. Daher sehen wir die Hoden in Kultur A 21 eine direkte Entwicklung durchlaufen, die in den beiden anderen eine indirekte, und zwar so, dass in Kultur A 15 Spermatogonien und Einester ungefähr zu gleicher Zeit, in Kultur A 10 dagegen Einester lange vor den ersten Spermatogonien auftreten.

Der geschlechtsbestimmende Einfluss, den das Keimepithel auf die Keimzellen auszuüben vermag, ist hier unverkennbar. Ob ein solcher — nur entgegengesetzt gerichteter — auch den Sexualsträngen zukommt, ist schwer zu entscheiden, denn es muss jedenfalls angenommen werden, dass die einwandernden Keimzellen eine kräftige männliche Tendenz bereits besitzen. Allerdings ist es auffällig, dass sie, die sich kurz vorher hinsichtlich des Geschlechts als so labil erwiesen haben, nach der Einwanderung allen Versuchen einer Beeinflussung unzugänglich zu sein scheinen (vergl. aber Anm. S. 100).

Den gezogenen Schlüssen zu widersprechen scheint die Hitzekultur A 27, wo die Geschlechtsdifferenzierung eher noch früher als in der Wärmekultur einsetzte, die männlichen Larven aber fast ausnahmslos einige Einester bildeten. Da sich aber diese Tiere so ausserordentlich rasch entwickelten (erste Metamorphosen am 21. Tage), so darf wohl vermutet werden, dass die Wanderung der Keimzellen nicht rasch genug vor sich gehen konnte, so dass sie gewissermassen von der Entwicklung des ganzen Körpers überholt wurde, und dass deshalb die letzten Elemente weiblich determiniert wurden.

Wenn so unmittelbar geschlechtsbestimmende Einflüsse der beiden Gewebe, Keimepithel und Sexualstränge, auf die in ihnen befindlichen Keimzellen nicht zu verkennen sind, so kann doch die Herausbildung der Geschlechtsdifferenzen letzten Endes nicht auf sie zurückgeführt werden. Sie muss auf der Wirksamkeit irgendwelcher anderen Faktoren beruhen, die entscheiden, welchem

der beiden antagonistischen Einflüsse die Keimzellen ausgesetzt werden sollen. Die Geschlechtstendenz der einen Hälfte der Kultur A 21 muss sich von derjenigen der anderen unterschieden haben, bevor irgend eine Keimzelle in einen Sexualstrang eingewandert war; und vergegenwärtigen wir uns die Umwandlung von Ovarien in Hoden, so kann geschlechtsbestimmend im höheren und eigentlichen Sinne einzig der Faktor sein, welcher massgebend dafür ist, ob Keimzellen nach den Sexualsträngen hin wandern oder im Keimepithel liegen bleiben.

Bevor wir diesen Gedankengang weiter verfolgen, soll es versucht werden, die deskriptiven Befunde übersichtlich zusammenzufassen, wozu uns das folgende Schema dient: den verschiedenen Teilen der Keimdrüsen entsprechen verschiedene Geschlechtstendenzen. In den Sexualsträngen herrscht eine entschieden männliche, im Keimepithel eine weibliche vor. Doch ergeben sich weitere Unterschiede zwischen verschiedenen Regionen des Keimepithels, so dass in dessen peripherem Rande die weibliche Tendenz stets weniger gross ist, als in einer zentralen Partie. Diese letztere hat nicht vollständig die Ausdehnung des peripheren Randes, welcher deshalb an der Keimdrüsenbasis allein noch das Keimepithel darstellt.

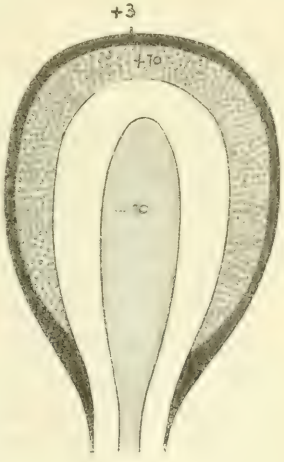


Fig. D.

In der Textfig. D sind diese Verhältnisse übersichtlich dargestellt. Die Stärke der verschiedenen Tendenzen wird durch verschiedene Zahlenwerte ausgedrückt. Der negative und der positive Index entsprechen der männlichen resp. weiblichen Richtung der Geschlechtstendenzen.

Die gemachten Annahmen sollen einer weiblichen Keimdrüse entsprechen. Wie sie sich entwickeln wird, ist leicht einzusehen. Keimzellen sind von Anfang an nur im Keimepithel vorhanden; ein Grund, dasselbe zu verlassen, existiert nicht, darum wird ein Ovar gebildet werden. Wie sich im Verlaufe der Entwicklung der Sexualstrang verhalten wird, ob er seine negative Tendenz beibehält oder verliert, ist in diesem Zusammenhange bedeutungslos. Denn da sein Gewebe

später wohl mit Oozyten, aber nie mit Vermehrungszellen in Berührung kommt, kann er einen geschlechtsbestimmenden Einfluss nicht ausüben.

Das Auftreten von Männchen setzt eine Verschiebung der Werte der Tendenzen voraus. Nehmen wir an, sie verschieben sich zu ungunsten der weiblichen Tendenz um fünf Einheiten. Das kann geschehen, indem diese männliche Konfiguration von vornherein ererbt, oder metagam, unter dem Einfluss von besonderen geschlechtsbestimmenden Faktoren hergestellt wird. Nun werden den verschiedenen Teilen der Drüse die folgenden Werte zukommen: Sexualstränge — 15, Keimepithel: a Randpartie — 2, b zentrale Partie + 5.[1])

Die Keimzellen der Randpartie besitzen nun eine merkliche Tendenz nach der männlichen Richtung hin. Sie werden also beginnen, nach den Sexualsträngen hin zu wandern.

a) Ist diese zweite Konfiguration der Geschlechtstendenzen schon sehr früh vorhanden, zu einer Zeit, wo das Keimepithel noch einschichtig ist, dann werden die Keimzellen ohne Ausnahme die Sexualstränge erreichen, wenn sie mit ihrer Wanderung früh genug beginnen und sie auch mit der nötigen Geschwindigkeit durchführen (Kultur A 21). Wird aber diese Wanderung verzögert, dann wird das Keimepithel bald mehrschichtig. Die zentralen Partien kommen dabei in die Zone stärkerer weiblicher Tendenz zu liegen: dort wird die ihnen eigene männliche Tendenz bald ausgelöscht und die entgegengesetzte macht sich dafür geltend. Das hat zur Folge, dass sich Oozyten und Oozytennester zu entwickeln beginnen (Kulturen A 15 und A 10).

b) Löst aber die männliche Konfiguration erst im Laufe der späteren Entwicklung eine ursprünglich weibliche ab — mit anderen Worten: will sich ein Ovar zum Hoden umwandeln —, dann werden wohl die Keimzellen an der Basis der Drüse ohne weiteres auf die Sexualstränge übergehen können. Die anderen aber haben erst noch eine Zone mit mehr oder weniger stark ausgeprägter weiblicher Tendenz zu durchwandern. Einen Sexualstrang werden nur die erreichen können, welche die zentrale Zone durchquert

[1]) Prinzipiell zum gleichen Resultat führt die Annahme, dass nur in der Randpartie die Verschiebung stattfindet. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass bald mehr nach dieser, bald nach der anderen Weise derselbe Zweck erreicht wird.

haben, bevor ihre geringe männliche Tendenz wieder ausgelöscht worden ist. Die anderen werden liegen bleiben und sich schliesslich zu Oozyten umwandeln.

Die hier vertretenen Annahmen stützen sich, abgesehen vom bereits mitgeteilten, besonders auf die folgenden Tatsachen: 1. Während bei ganz jungen Larven (Kultur A 21) bei der Hodenbildung die Einwanderung der Keimzellen in die Sexualstränge von jeder beliebigen Stelle aus erfolgt, beschränkt sie sich bei älteren Tieren immer mehr auf die Gegend der Keimdrüsenbasis (Fig. 42—46). 2. Das Keimepithel wird aber auch bei diesen älteren Tieren von den Vermehrungszellen verlassen; sie wandeln sich, bevor Degeneration eintritt, stets in Oozyten um, so dass vorübergehend ein Stadium existiert, wo die junge Hodenanlage scheitelwärts von einem Mantel von Oozyten umgeben wird, dem kein eigentliches Keimepithel mehr entspricht (Fig. 40, 41 und 49). 3. Am Rande der Keimzellstränge, welche dickere Partien von Keimepithel durchqueren, um sich mit den Sexualsträngen in Verbindung zu setzen, zeigen fast ausnahmslos einige Elemente die ersten Phasen der Pseudoreduktion; sie sind also wieder in weiblicher Richtung umgestimmt worden.

Über den Wert des hier gegebenen Schemas kann man sicher geteilter Meinung sein. Doch scheint mir, es hat den schätzenswerten Vorzug, bei aller Einfachheit doch den sämtlichen mit einiger Regelmässigkeit sich geltend machenden Vorgängen gerecht zu werden; seine eingehende Diskussion wird im Zusammenhang mit der Frage nach den geschlechtsbestimmenden Faktoren erfolgen.

Auffällig ist nun das Verhalten der basalen Enden der Keimepithelien. Sie zeichnen sich aus durch eine besonders schwache weibliche Tendenz (es bilden sich lange Zeit keine Einester) und eine relativ starke männliche Tendenz, indem die zur Hodenbildung führenden Umwandlungen mit Vorliebe von hier ausgehen. Schon weiter oben sind wir auf den besonderen Charakter dieser Teile aufmerksam geworden. Wir haben sie damals als „Übergangspunkte" (von Winiwarter und Sainmont) kennen gelernt, Stellen, an denen die Keimepithelien eben gerade noch die Bedingungen finden, um überhaupt als solche existieren zu können. Jetzt sind sie uns aufgefallen durch die ihnen eigene relativ stark männliche Tendenz. Es liegt nahe, die beiden Tat-

sachen miteinander in Beziehung zu bringen und den Schluss zu ziehen, dass die männliche Potenz, die in latentem Zustand jeder Keimzelle zukommt, durch ungünstige Bedingungen aktiviert wird. Den Sammelbegriff der ungünstigen Bedingungen zu analysieren, wird natürlich die nächste Aufgabe sein, die vornehmlich experimentell in Angriff zu nehmen sein wird.[1])

Da wir geneigt sind, für gleiche Erscheinungen in erster Linie auch gleiche Ursachen vorauszusetzen, so muss ebenfalls das Walten (relativ) ungünstiger Bedingungen im äussersten Rande des Keimepithels und in den Geschlechtssträngen vermutet werden. Ferner muss danach die Verschiebung in den Stärken der Geschlechtstendenzen, wie wir sie oben für den Fall der Umwandlung des Ovars in einen Hoden angenommen haben, auf das Auftreten ungünstigerer Bedingungen zurückgeführt werden können.

Dass in der äussersten Schicht des Keimepithels sich wesentlich andere Bedingungen geltend machen als in den tiefer gelegenen, muss schon aus dem Grunde angenommen werden, weil einzig hier Vermehrungszellen als solche erhalten bleiben, während alle die, welche in die Tiefe rücken, sogleich zu Oozyten werden. Einen strikten Beweis für unsere Vermutung zu erbringen, möchte aber recht schwer halten. Gleiches gilt auch hinsichtlich der Geschlechtsstränge. Unsere Vermutung kann sich zwar auch hier auf einige Beobachtungen stützen. Es lässt sich feststellen, dass die Dotterkörner im allgemeinen in den Keimzellen, welche sehr früh in die Geschlechtsstränge einwandern, schneller aufgelöst werden, als in den länger im Keimepithel liegen bleibenden. Dann scheint es auch, dass die Geschlechtsstränge von Blutgefässen recht spärlich versorgt werden; in dieser Hinsicht habe ich jedoch nicht systematisch untersucht.

Was aber die letzte Forderung anlangt, so wird eventuell das Zuchtexperiment über ihre Berechtigung entscheiden können. Die Erwartungen werden dabei die folgenden sein. Bringen wir die Tiere unter optimale Bedingungen, dann werden auch ihre Keimdrüsen vorteilhaft gedeihen können, und wir haben eine vermehrte Zahl von Weibchen zu erwarten. Führen wir dagegen

[1]) In diesem Zusammenhang ist auch an die interessante Mitteilung von Semper zu erinnern, wonach beim Weibchen von Hexanchus an der Basis des Ovars sich rudimentäre Hodenpartien finden.

die Kulturen unter möglichst extremen Verhältnissen, dann ist in entsprechender Weise ein Überschuss von Männchen zu fordern.

Dabei ist es natürlich Voraussetzung, dass eine metagame Geschlechtsbestimmung überhaupt möglich ist. Die gemachten embryologischen Erfahrungen werden uns ihr gelegentliches Vorkommen jedenfalls nicht unwahrscheinlich erscheinen lassen.

Literaturverzeichnis.

Abramowicz, H.: Die Entwicklung der Gonadenanlage und Entstehung der Gonozyten bei Triton taeniatus (Schneid.). Morph. Jahrb., Bd. 47, 1913.

Allen, B. M.: Origin of the sex-cells of Chrysemys. Anat. Anz., Bd. 29, 1906.

Derselbe: A statistical study of the sex-cells of Chrysemys marginata. Anat. Anz., Bd. 30, 1907.

Derselbe: An important period in the history of the sex-cells of Rana pipiens. Anat. Anz., Bd. 31, 1907.

Derselbe: The origin of the sex-cells of Amia and Lepidosteus. Journ. Morph., Vol. 22, 1911.

Derselbe: The origin of the sex-cells in Necturus. Science, N. S., Vol. 33, 1911, Ref.

Derselbe: The origin of the sex-cells in Chrysemys. (A reply to A. Dustin.) Anat. Anz., Bd. 39, 1911.

Beard, J.: The Germ-Cells. Journ. Anat. and Physiol., Vol. 38, 1904.

v. Berenberg-Gossler: Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am 3. und 4. Bebrütungstage, mit besonderer Berücksichtigung der Kern- und Plasmastrukturen. Arch. f. mikr. Anat., Abt. II, Bd. 79, 1912.

Beissner, H.: Der Bau der samenableitenden Wege bei Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 53, 1899.

Böhi, U.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlage bei den Salmoniden. Morph. Jahrb., Bd. 32, 1903.

Bouin, M.: Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria. Arch. de Biol., T. 17, 1901.

Bourne, G.: On certain abnormalities in the common frog (Rana temp.) 1. The occurence of an Ovotestis. Quart. Journ. of micr. science; Vol. 24, 1884.

Bugnion: Les cellules sexuelles et la détermination du sexe Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences naturelles, 1910.

Bühler, A.: Rückbildung der Eifollikel bei Wirbeltieren. II. Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 31, 1903.

Derselbe: Die Entwicklung der Keimdrüsen und ihre Ausführgänge. (Säugetiere.) Handb. d. vergl. und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeben von O. Hertwig, 1906.

Chambers, R.: Einfluss der Eigrösse und der Temperatur auf das Wachstum und die Grösse des Frosches und dessen Zellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72, 1908.

Child: The Development of Germ Cells from differentiated somatic cells in Moniezia. Anat. Anz., Bd. 29, 1906.

Cuénot: Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. scient. de la France et de la Belgique, T. 32, 1899.

Dodds: Segregation of the Germ-cells of the Teleost Lophius. Journ. of Morph., Vol. 21, 1910.

Dustin, P.: Recherches sur l'origine des gonocytes chez les Amphibiens. Arch. de Biol., T. 23, 1907.

Derselbe: L'origine et l'évolution des gonocytes chez les Reptiles (Chrysemys marginata). Arch. de Biol., T. 25, 1910.

Derselbe: A propos de l'origine des sex-cells. (Réponse à B. M. Allen.) Anat. Anz., Bd. 40, 1911.

Eigenmann, C. H.: On the precocious segregation of the sex-cells in Micrometrus aggregatus Gibbons. Journ. Morph., Vol. 5, 1891.

Derselbe: Sex-differentiation in the viviparous Teleost Cymatogaster. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 4, 1896.

Fedorow, V.: Über die Wanderung der Genitalzellen bei Salmo fario. Anat. Anz., Bd. 31, 1907.

Felix, W.: Die Entwicklung der Keimdrüsen und ihrer Ausführgänge. Handb. d. vergl. u. experiment. Entw.-Gesch. d. Wirbelt., herausg. von O. Hertwig, Jena 1906.

Fürbringer, M.: Zur Entwicklung der Amphibienniere. Heidelberg 1877.

Fuss, A.: Über extraregionäre Geschlechtszellen bei einem menschlichen Embryo von vier Wochen. Anat. Anz., Bd. 39, 1911.

Derselbe: Über die Geschlechtszellen des Menschen und der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, 1912.

Gaupp, E.: Anatomie des Frosches. Braunschweig 1904.

Gegenbaur, C.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1901.

Gemmil, J. F.: Zur Eibildung bei den anuren Amphibien. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch., Anatomische Abteilung, 1896.

Goebel, K.: Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zentralbl., Bd. 30, 1910.

Goette: Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Derselbe: Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere, Heft 5: Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges. Hamburg und Leipzig 1890.

Hahn, A.: Einige Beobachtungen an Riesenlarven von Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, 1912.

Hertwig, O.: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. II. Abschnitt: Rana. Morph. Jahrb., Bd. 3, 1877.

Derselbe: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1910.

Hertwig, R.: Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1905.

Derselbe: Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Ebenda, 1906, 1907.

Derselbe: Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centralbl., Bd. 32, 1912.

Hoffmann, C. K.: Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44, 1886.

Hooker, D.: Der Hermaphroditismus bei Fröschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, 1912.

Janda: Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei Criodrilus lacuum. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 33 und 34, 1912.

Jarvis: The segregation of the sex-cells of Phrynosoma. Biol. Bull. of the Mar. Biol. Lab. Woods. Holl. Mass., Vol. 15, 1908.

Kammerer, P.: Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 3. Mitteilung: Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 28, 1909.

Derselbe: Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschr. naturw. Forsch., Bd. 5, 1912.

King, H. D.: The Oogenesis of Bufo lentiginosus. Journ. of Morph., Vol. 19, 1908.

Knappe, E.: Das Biddersche Organ. Morph. Jahrb., Bd. 11, 1886.

Kuschakewitsch, S.: Über den Ursprung der Urgeschlechtszellen bei Rana esculenta. Sitz.-Ber. math.-physiol. Kl. Kgl. Bayer. Ak. d. Wiss., Bd. 38, 1908.

Derselbe: Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Festschr. Richard Hertwig, Bd. 2, Jena 1910.

Derselbe: Ein Fall von Hermaphroditismus lateralis verus bei Rana esculenta, Anat. Anz., Bd. 38, 1911.

Derselbe: Erklärung zur Notiz von T. H. Morgan: „Is the female frog . . . .“ Anat. Anz., Bd. 39, 1911.

Meves, Friedrich: Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, 1897.

Meyns, R.: Transplantation embryonaler und jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Anuren nebst einem Nachtrag über Transplantation geschlechtsreifer Froschhoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, 1912.

Morgan, T. H.: Die Entwicklung des Froscheies. Leipzig 1904.

Nussbaum, M.: Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18, 1880.

Derselbe: Über die Entwicklung der samenableitenden Wege bei den Anuren. Zool. Anz., Jahrg. 3, 1880.

Derselbe: Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. 5. Mitteilung: Zur Kenntnis der Nierenorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.

Peter, K.: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (Lacerta agilis) in: Normentafeln zur Entwicklungsgesch. d. Wirbelt., herausg. v. F. Keibel, H. 4, 1904.

Pflüger, E.: Einige Beobachtungen zur Frage über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 26, 1881.

Derselbe: Über die geschlechtsbestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Ebenda, Bd. 29, 1882.

Derselbe: Hat die Konzentration des Samens einen Einfluss auf das Geschlecht? Ebenda, Bd. 29, 1882.

Pflüger, E.: Versuche der Befruchtung überreifer Eier. Ebenda, Bd. 29, 1882.

Popoff, N.: L'ovule mâle et le tissu interstitiel du testicule chez les animaux et chez l'homme. Arch. Biol., T. 24, 1909.

Rubaschkin, W.: Über das erste Auftreten und Migration der Keimzellen bei Vögelembryonen. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. 35, 1907.

Derselbe: Über die Urgeschlechtszellen bei Säugetieren. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. 39, 1909.

Derselbe: Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. Anat. Hefte, Bd. 41, 1910.

Derselbe: Zur Lehre von der Keimbahn bei Säugetieren. Anat. Hefte, Bd. 46. 1912.

Schapitz, R.: Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, 1912.

Schleip, W.: Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum nigrovenosum. Arch. f. Zellforsch., Bd. 7, 1911.

Schmitt-Marcell: Über Pseudohermaphroditismus bei Rana temp. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72, 1908.

Semon, R.: Die indifferente Anlage der Keimdrüse beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., N. F., Bd. 13, 1887.

Derselbe: Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere, dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., N. F., Bd. 19, 1892.

Semper, C.: Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arbeiten a. d. Zool.-Zoot. Institut Würzburg, Bd. 2, 1875.

Skrobansky, K.: Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 62, 1903.

Spengel, J. W.: Das Urogenitalsystem der Amphibien, I. Teil. Der anatomische Bau des Urogenitalsystems. Arbeiten a. d. Zool.-Zoot. Institut Würzburg, Bd. 3, 1876.

Tschaschin: Über die Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vogelembryonen. Anat. Anz., Bd. 37, 1910.

v. La Valette St. George: Über die Genese der Samenkörper, IV. Die Spermatogenese bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12, 1876.

Derselbe: Zwitterbildung beim kleinen Wassermolch. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45. 1895.

Wheeler, W. M.: The development of the urogenitalorgans of the Lamprey. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 13, 1900.

Wiedersheim, R.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1909.

v. Winiwarter et Sainmont: Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (chat). Arch. de Biol., T. 24. 1908.

Witschi, E.: Über Geschlechtsdifferenzierung bei Rana temporaria. Sitzungsbericht d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol., München, 1913.

v. Wittich: Beiträge zur morphologischen und histologischen Entwicklung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 4, 1853.

Youngman: A specimen of Rana temporaria with abnormal reproductive organs. Anat. Anz., Bd. 35, 1909.

Zarnik, B.: Über die Geschlechtsorgane von Amphioxus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 21, 1905.

Zuckerkandl, E.: Zur vergleichenden Anatomie der Ovarialtaschen. Anat. Hefte. Bd. 8. 1897.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III—VIII.

Die sämtlichen Figuren wurden mittels des Abbeschen Zeichenapparates entworfen. Die Objekte wurden stets mit Zenkerscher Flüssigkeit fixiert und die Schnitte meist mit Alaunhämatoxylin nach Ehrlich und Eosin gefärbt; einzig die Fig. 8, 16, 17 und 18 sind nach Eisenhämatoxylinpräparaten gezeichnet.

Allgemeine Bezeichnungen.

A. = Aorta.
Amp. h. = Ampullenhöhle.
Ch. = Chorda.
Cl. = Cölom.
d. Dl. = dorsale Dotterleiste.
deg. = degenerierende Elemente.
eff.$_1$ u. eff.$_2$ = Vasa efferentia testis.
Ein. = Einest.
Eiz. = Dotterbildende Oozyte.
Ep. = Epigonium.
Ept. = Epithel.
F. = Follikelepithel.
Gef. = Blutgefäss.
G. h. I. = primäre Genitalhöhle.
G. h. II. = sekundäre Genitalhöhle.
H. kan. = Harnkanälchen.
Hptk. = Hauptkanälchen.
Kz. = Keimzelle.
Kz. strg. = unpaarer, medianer Keimzellstrang.
Mes. = Mesenterium.
M. pr. = Membrana propria.
Nbk. = Nebenkanälchen.
N. bl. = Nierenblastem.
N. rk. = Nierenrandkanal.
N. tr. = Nierentrichter.
Ocyt. = Oozyte.
Perit. = Peritoneum.
R. s. = Rumpfsegment.
Sp. cyst. = Spermatozyste.
Sp. g. = Spermatogonie.
S. strg. = Sexualstrang.
V. card. = Kardinalvene.
V. cav. = Hohlvene.
V. g. = Vornierengang.
V. wd. = Wand der Hohlvene.
Vz. = Vermehrungszelle.
Z. strg. = Zentralstrang.

Bildung und Entwicklung der indifferenten Keimdrüse.

Fig. 1. (Vergr. 84.) Embryo 4 (4,5) mm, 3½ Tage, Kultur A 15.
Fig. 2. (Vergr. 234.) Larve 3 (10) mm, 3½ Tage, Kultur A 21.
Fig. 3. (Vergr. 234.) Larve 3,5 (12) mm, 5 Tage, Kultur A 21.

Fig. 4. (Vergr. 512.) Larve 4,5 (14) mm, 7 Tage, Kultur A 21.
Fig. 5. (Vergr. 512.) Larve 4,5 (14,5) mm, 8 Tage, Kultur A 21.
Fig. 6. (Vergr. 512.) Larve 5 (15) mm, 9 Tage, Kultur A 21.
Fig. 7. (Vergr. 512.) Larve 7,5 (20) mm, 11 Tage, Kultur A 21.
Fig. 8. (Vergr. 512.) Larve 8 (22) mm, 12 Tage, Kultur A 21.
Fig. 9. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 10. (Vergr. 512.) Larve 8 (22) mm, 12 Tage, Kultur A 21.

Ovarentwicklung.

Fig. 11. (Vergr. 512.) Larve 15 (38), 15 mm, 48 Tage, Kultur A 15.
Fig. 12. (Vergr. 184.) Fröschchen 13 (15), 35 mm, 33 (5) Tage, Kultur A 21.
Fig. 13. (Vergr. 234.) Fröschchen 14, 43 mm, 54 (15) Tage, Kultur C 20.
Fig. 14. (Vergr. 234.) Larve 14 (36), 16 mm, 26 Tage, Kultur A 27.
Fig. 15. (Vergr. 348.) Fröschchen 13 (16), 29 mm, 141 (13) Tage, Kultur A 10.

Direkte Hodenentwicklung.

Fig. 16. (Vergr. 512.) Larve 7,5 (20) mm, 11 Tage, Kultur A 21.
Fig. 17. (Vergr. 512.) Larve 8 (22) mm, 12 Tage, Kultur A 21.
Fig. 18. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 19. (Vergr. 512.) Larve 12 (32), 4 mm, 16 Tage, Kultur A 21.
Fig. 20. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 21. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 22. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 23. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 24. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 25. (Vergr. 512.) Larve 12 (35), 4 mm, 18 Tage, Kultur A 21.
Fig. 26. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 27. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 28. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 29. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 30. (Vergr. 512.) Larve 12 (40), 18 mm, 26 Tage, Kultur A 21.
Fig. 31. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 32. (Vergr. 348.) Fröschchen 13 (34), 26 mm, 36 (1) Tage, Kultur C 20.
Fig. 33. (Vergr. 348.) Fröschchen 15,5, 27 mm, 37 (7) Tage, Kultur A 21.
Fig. 34. (Vergr. 234.) Fröschchen 15, 40 mm, 56 (17) Tage, Kultur C 20.
Fig. 35. (Vergr. 234.) Fröschchen 17, 45 mm, 114 (84) Tage, Kultur A 21.
Fig. 36. (Vergr. 512.) Dasselbe Tier.
Fig. 37. (Vergr. 512.) Fröschchen 28, 100 mm, 2¼ Jahre, Ursprungtal.
Fig. 38. (Vergr. 512.) Fröschchen 38, 130 mm, 3¼ Jahre, Ursprungtal.

Indirekte Hodenentwicklung.

Fig. 39. (Vergr. 420.) Fröschchen 13, 31 mm, 60 (7) Tage, Kultur A 15.
Fig. 40. (Vergr. 420.) Fröschchen 12, 35 mm, 60 (7) Tage, Kultur A 15.
Fig. 41. (Vergr. 348.) Fröschchen 56 (14) Tage, Kultur C 26.
Fig. 42. (Vergr. 348.) Fröschchen 56 (14) Tage, Kultur C 26.
Fig. 43. (Vergr. 348.) Dasselbe Tier.
Fig. 44. (Vergr. 348.) Fröschchen 47, (14) Tage, Kultur C 26.

Fig. 45. (Vergr. 348.) Fröschchen 48 (14) Tage, Kultur C 26.
Fig. 46. (Vergr. 348.) Fröschchen 47 (14) Tage, Kultur C 26.
Fig. 47. (Vergr. 348.) Fröschchen 89 (32) Tage, Kultur B 10 (IV).
Fig. 48. (Vergr. 348.) Fröschchen 151 (33) Tage, Kultur B 10 (VI).
Fig. 49. (Vergr. 100.) Fröschchen 139 (82) Tage, Kultur B 10 (IV).
Fig. 50. (Vergr. 512.) Fröschchen $2^1/_4$ jährig, Ursprungtal.

Extraregionäre Geschlechtszellen.

Fig. 51. (Vergr. 348.) Fröschchen 16 (26), 23 mm, 165 (5) Tage, Kultur B 10 (II).
Fig. 52. (Vergr. 348.) Fröschchen 10 (40), 26 mm, 165 (5) Tage, Kultur B 10 (II).

Entwicklung der Keimzellen.

Fig. 53. (Vergr. 2000.) Embryo 4 (4,5) mm, $3^1/_2$ Tage, Kultur A 15.
Fig. 54. (Vergr. 2000.) Larve 3 (10) mm, $3^1/_2$ Tage, Kultur A 21.
Fig. 55. (Vergr. 2000.) Larve 3,5 (12) mm, 5 Tage, Kultur A 21.
Fig. 56. (Vergr. 2000.) Larve 4,5 (14) mm, 7 Tage, Kultur A 21.
Fig. 57. (Vergr. 2000.) Larve 5 (15) mm, 9 Tage, Kultur A 21.
Fig. 58. (Vergr. 2000.) Aus dem Hoden eines $2^1/_4$ jährigen Fröschchens aus dem Ursprungtal.

Zur Keimdrüsenentwicklung in der Überreifekultur.

Fig. 59. (Vergr. 2000.)
Fig. 60. (Vergr. 2000.)

Aus dem Anatomischen Institut in Kiel.

Über die feinere Struktur des Ovarialeies von Aurelia aurita L.

Von

R. Tsukaguchi (Osaka, Japan).

Hierzu Tafel IX.

Duesberg (2) hat in einem im letzten Jahre erschienenen, vortrefflichen Referat unter den Gegnern der Plastosomen- oder Chondriosomentheorie folgende drei Hauptparteien unterschieden: „Die Skeptiker, diejenigen, welche die Chondriosomen nicht für spezifische Zellorgane, welche von einer Generation zu der anderen übermittelt werden, sondern für Differenzierungen des Zytoplasma halten, und endlich die Anhänger der Chromidialtheorie von R. Hertwig und von Goldschmidt“ (S. 595). Die Chromidialtheorie stützt sich auf Beobachtungen, welche hauptsächlich an Protozoen und verschiedenen marinen Evertebraten gewonnen sind. Um zu prüfen, ob letztere Theorie für die Metazoen Gültigkeit hat und ob, wie besonders früher vielfach behauptet wurde, Beziehungen zwischen Plastosomen und Chromidien vorhanden sind, habe ich die vorliegende kleine Untersuchung am Ovarialei einer Meduse, Aurelia aurita (L.), ausgeführt.

Die Meduseneier sind in zytologischer Beziehung erst in neuester Zeit durch Retzius und Schaxel studiert worden. Retzius (7) hat Aurelia aurita und Cyanea capillata untersucht. Er schreibt dem Protoplasma der noch ganz kleinen jungen Eier von Aurelia einen Bau aus strukturlosem, hellem Paramitom mit in demselben eingelagerten Mitomfasern zu, welche in sparsam dichotomischer Verästelung das Paramitom durchziehen und hier und da durch das Hämatoxylin dunkler gefärbte Körnchen enthalten (S. 40). In etwas grösseren Eiern bildet das Deutoplasma an der einen Seite des Kernes eine grössere Ansammlung, von welcher aus es sich in der Gestalt von gewundenen Balken bis an die Eiperipherie ausbreitet. In den ungefähr reifen Eiern enthält der Zelleib eine grosse Anzahl von Deutoplasmabalken, welche

von Mitomfasergeflechten umsponnen sind; zwischen diesen Balken erkennt man die hellen Paramitomräume. In den Eiern von Cyanea fand Retzius keine eigentliche Balkenanordnung des Deutoplasma wie in denen von Aurelia; „die Dotterkügelchen liegen in denen von Cyanea zwischen den Mitomfasern in zerstreuter Anordnung, nicht zu Balken vereinigt. Die Grundstruktur ist aber prinzipiell derselben Natur".

Schaxel, welcher sich, jedenfalls früher, vorstellte, dass die Plastosomen nichts anderes seien als eine besondere Art von Chromatin (Trophochromatin), welches aus dem Kern ausgestossen wird, hat eine grosse Menge mariner Evertebrateneier, vor allem von Medusen, Echinodermen, Ascidien usw. zur Untersuchung herangezogen. Die ganze Reihe seiner Befunde steht in ziemlich guter Übereinstimmung und liess ihn seine Lehre der sogenannten Chromatinemission begründen. Von Medusen studierte er Pelagia noctiluca P. et L., Aequorea discus H., Forskalia contorta L., Agalma rubra V., Carmarina hastata H., Physophora hydrostatica F., Beroë ovata D. C., Eucharis multicornis E. etc. Ich führe hier aus seiner ausführlichsten Pelagiaarbeit (8) folgendes an: In den Oogonien hat der Zelleib eine feinwabige Struktur und keine Chromidien (Achromasie). Im Kern der jungen Oozyten ordnet sich das Chromatin nach der letzten Oogonienteilung in Fäden an, die an einem Pol konvergieren. „An diesem Pol zeigt sich der exzentrische Nukleolus. Nach Ausdehnung der Chromatinfäden durch den Kernraum kondensieren sie sich im Kernzentrum in chromatischen Nucleolen, von denen die Zentrifugie des Chromatins wieder ausgeht. Es erfolgt eine diffuse Chromatinemission durch die Kernmembran" (S. 178). Nach dem Aufhören der Emission ist das Plasma „über und über chromatisiert; es befindet sich im Zustande der Chromasie". „Die erste Veränderung, die in den auf die maximale Chromasie folgenden Stadien zu bemerken ist, kommt in einer auffälligen Tigerung zum Ausdruck, die deutlicher wird, wenn die Dotterbildung beginnt" (S. 179). Da der Dotter auf Kosten des Plasmachromatins erzeugt wird, findet eine proportionale Erschöpfung des letzteren bei der Dotterbildung statt. Die Dotterkugeln entwickeln sich aus „Dotterspuren", die zuerst in den Chromatininseln entstanden sind, durch Zusammenfliessen, wobei das getigerte Aussehen des Protoplasma allmählich verschwindet. „Im reifen Dotterei", sagt Schaxel (S. 181), liegen

die grossen Dotterschollen von mehr oder weniger rundlicher Form und dazwischen die jetzt stärker kondensierten Chromatinreste. Dieses intervitelline Chromatin, mit dem das Reifei das Ovar verlässt, besitzt ganz das Aussehen jener Gebilde, die von den Autoren als Mitochondrien in der Eizelle beschrieben wurden".

Das Material, welches mir für meine Untersuchungen diente, wurde Exemplaren von Aurelia aurita entnommen, welche im Juli und August im Kieler Hafen gefangen wurden. Ich schnitt ganz kleine Stückchen der Ovariallamellen heraus und legte sie, nachdem ich sie von der Gallertmasse völlig befreit hatte, in die Fixierungsflüssigkeiten. Als solche brauchte ich das Altmannsche Osmiumkalibichromatgemisch, die nach Benda oder Meves modifizierte Flemmingsche Lösung, Sublimateisessig und andere. Zur Darstellung der Plastosomen wurden die Altmannsche Fuchsin-, die Heidenhainsche Eisenhämatoxylin- und die Bendasche Eisenalizarin-Kristallviolettfärbung angewandt; zur Chromatinfärbung alkoholische Safraninlösung nach Flemming, die Ehrlich-Biondi-Heidenhainsche Dreifarbenmischung und Hämalaun nach P. Mayer und miteinander kontrolliert. Am meisten habe ich die Altmannsche Methode benutzt. Die Figuren meiner Tafel sind nach Präparaten gezeichnet, welche mit Hilfe dieser Methode hergestellt wurden, und meine Beschreibung bezieht sich in erster Linie auf diese Präparate.

Die krausenartig gefalteten Ovariallamellen der Aurelia aurita bestehen histologisch aus zwei epithelialen Blättern und einem dazwischen liegenden mehr oder weniger weiten Raum, in welchem eine spärliche Menge Gallerte enthalten ist. Das äussere (entodermale) Blatt bildet ein gleichmässig hohes Epithel von mehrreihigen Zylinderzellen, während das innere (ektodermale) eine ganz verschieden dicke Zellenschicht mit verschieden grossen Elementen darstellt. Die letztere Schicht ist die Stelle der Eibildung (Keimepithel). Wie Claus (1) schon früher hervorhob, findet die Bildung der Eier bei Aurelia (im Gegensatz zu Pelagia) in ganzer Ausdehnung des Keimepithels statt, so dass die verschiedenen Entwicklungsstadien der Eier in buntem Wechsel nebeneinander vorkommen. Die grösseren Eier ragen in der Regel gegen den Gallertraum vor, indem sie eine Zeitlang mit

einem Pol an dem Keimepithel haften. Diejenigen, welche reifenahe sind und wohl bald ausgestossen werden sollen, liegen gewöhnlich, vom Keimepithel abgetrennt, frei im Gallertraum.

1. Die Oogonien.

Die Oogonien stellen sich als kleine, dicht zusammengedrängte Zellen dar. Sie haben im Ruhezustande einen kugelrunden Kern mit einem kleinen, aber deutlichen Kernkörperchen. Das Protoplasma besteht aus der Grundsubstanz und den darin eingeschlossenen Plastosomen. Letztere sind meist spärlich, zeigen sich als kleine, kuglige Körnchen, die in der Nähe der Kernoberfläche ihren Platz haben (Fig. 1). Der Kern scheint bei den Altmann-Präparaten fast homogen in einem viel dunkleren Ton, als der Zelleib; von einem Kerngerüst ist nichts zu sehen. Das Kernkörperchen ist dunkelbraun gefärbt. Nicht selten findet man Teilungsfiguren von Oogonien; gewöhnlich liegen sie in Gruppen zusammen.

2. Die jungen Oozyten (Fig. 2—6 und 10a).

Zwischen den Oogonien und den jüngsten Oozyten kann man bei Anwendung der Altmannschen Methode keineswegs immer strukturelle Unterschiede auffinden. Man erkennt die Oozyten als solche meistens nur an der zunehmenden Grösse des Zelleibes und des Kernes, welch letzterer zugleich im Vergleiche mit dem der Oogonien an Dichtigkeit der Substanz abnimmt und somit etwas heller erscheint. Der Kern der Fig. 2 und 3 hat fast denselben Grundton wie der Zelleib, derjenige der Fig. 4 sieht sogar etwas heller aus; letzteres Verhalten gilt auch für alle übrigen Oozyten bis zu den grössten. Man darf wohl auf dieses Aussehen des Kernes ein gewisses Gewicht legen, soweit zurzeit noch kein anderes Kennzeichen einer Oozyte existiert. Gleichzeitig mit diesem Hellerwerden des Kernes tritt allmählich die Andeutung eines Gerüstes innerhalb der Grundsubstanz auf.

Bei den etwas grösseren Oozyten, welche unverkennbar solche sind, werden die Kerne noch grösser und sind mit einem gleichfalls vergrösserten Nukleolus versehen (Fig. 5, 6 und 10a). Das Kerngerüst tritt auch an den Altmann-Präparaten deutlich hervor. Die Kernmembran ist prall gespannt und gegen das Plasma scharf abgesetzt. Der Nukleolus erscheint zuweilen vakuolisiert.

Der Zelleib der jüngsten Oozyten verhält sich ganz ebenso wie bei den Oogonien, besteht aus einer Grundsubstanz und den darin enthaltenen Plastosomen. Ferner schliesst er noch einen ovalen Körper in sich, der meist nahe oder dicht am Kern seinen Platz hat; er hat in den Präparaten nach Altmann gewöhnlich einen gelbbraunen Ton, kann sich jedoch zuweilen ebenso wie die Plastosomen rot färben (Fig. 2 und 6). Da die Plastosomen in seiner Umgebung nicht selten stärker angehäuft sind, könnte man denken, dass es sich um ein Idiozom (Centrotheca) handelt; dagegen spricht jedoch, dass man zuweilen mehrere solcher Körper in einer und derselben Zelle finden kann. Die gleichen Gebilde werden übrigens auch in den Oogonien angetroffen.

Bei den etwas grösseren Oozyten hat der Kern verhältnismässig noch stärker als das Plasma an Volumen zugenommen. Da das Plasma dem Drucke der Nachbarzellen leicht nachgibt, ist die Gestalt der Oozyten ziemlich mannigfaltig und ihre Grösse, wie sie auf Schnitten erscheint, nicht für die Bestimmung des Alters massgebend; mehr Gewicht darf man auf die Kerngrösse legen. Aus diesem Grunde reihe ich beispielsweise den kleineren Oozyten der Fig. 4 hinter dem grösseren der Fig. 3 ein.

Die Plastosomen färben sich bei Anwendung der Altmannschen Methode intensiv rot und bieten ganz prachtvolle Bilder dar. Bei den jüngsten Oozyten sind sie noch verhältnismässig spärlich und an der Kernoberfläche gelegen (Fig. 2 und 3). Bei den etwas grösseren Oozyten haben sie sich stark vermehrt; ihre Anordnung ist etwas verschieden, in der Regel aber liegen sie nach wie vor nahe der Kernoberfläche (Fig. 4, 5, 6 und 10a). Was die Form der Plastosomen betrifft, so ist sie ziemlich wechselnd. Bei den jüngsten Oozyten handelt es sich ausschliesslich um runde Körner. Später treten ausser zahlreichen Körnern noch eine Anzahl von kurzen Stäbchen sowie Körnerketten hervor; die beiden letzteren Formen nehmen mit dem Eiwachstum immer mehr an Zahl zu; jedoch ist das Verhältnis zwischen den Körnern, kurzen Stäbchen und Körnerketten ein schwankendes. An Grösse zeigen die Plastosomen gewisse Verschiedenheiten, wie man auch aus den Figuren erkennen kann. Sie können ferner zuweilen anscheinend hohl sein, so dass man an ihnen eine helle Zentralpartie und eine stark gefärbte Rinde unterscheiden kann. Sie erscheinen dann auf einem optischen Querschnitte als kleine

Ringe resp. Röhren, anstatt solider Körner resp. Stäbchen; ähnliche Bilder hat Meves (4, 5 und 6) schon früher bei Pygaera, Apis und beim Hühnerembryo beobachtet (Fig. 4, 5 und 6).

Ausser den Plastosomen schliesst der Zelleib schon auf diesem Stadium einzelne, wenn auch nur spärliche, Dotterkügelchen ein, welche zuerst als kleine, gelblichgraue bis dunkelgelbe Kügelchen auftreten (Fig. 4, 5 und 10a). Es kommen ferner im Plasma eigentümliche Gebilde vor, die sich bald als feine dunkle, unregelmässig gestaltete Körner, welche von einem hellen Hof umgeben sind, bald als kleine Bläschen darstellen. Ihre erste Spur kann man schon an ganz jungen Oozyten auffinden. Diese Gebilde sind anfänglich ganz spärlich vorhanden, nehmen aber mit dem Wachstum der Eier an Zahl zu und finden sich dann bald vereinzelt, bald in kleineren Gruppen zusammenliegend (Fig. 2, 4, 5 und 6). Was ihre Herkunft resp. Natur betrifft, so habe ich darüber nichts eruieren können; sie spielen in den folgenden Stadien eine gewisse Rolle.

3. Die mittelgrossen Oozyten (Fig. 7—10).

Unter der Bezeichnung „mittelgrosse Oozyten" verstehe ich diejenigen Eier, welche soweit herangewachsen sind, dass sie vom Keimepithel in den Zwischenraum zwischen beiden Grenzepithelien der Genitallamelle hinein vorragen. Der Kern, welcher sich immer mehr vergrössert, ist an der Befestigungsstelle des Eies am Keimepithel gelegen. Das Kernkörperchen ist nicht selten stark vakuolisiert. Die Kernmembran ist ebenso wie auf den vorhergehenden Stadien glatt gespannt und bildet gegen den Zelleib eine scharfe Grenze.

Der Zelleib enthält eine grosse Menge von Plastosomen. Diese sind der Hauptsache nach kürzere und längere Stäbe; Körner und Körnerketten sind verhältnismässig gering an Zahl. Mit dem Grösserwerden des Eies treten ziemlich lange Fäden auf (Fig. 10). Die Plastosomen sind während dieser Periode nicht gleichmässig im Protoplasma verteilt, sondern im grossen und ganzen auf eine mittlere Partie des Eies beschränkt, so dass eine periphere, an Plastosomen arme Rindenzone existiert; dabei sind sie mehr oder weniger gruppenweise angeordnet. Die Grundsubstanz des Protoplasma hat zuweilen in der Nachbarschaft des Kernes eine besondere Dichtigkeit (Fig. 8 und 9). Dotterkügelchen

sind immer nur noch spärlich vorhanden. Merkwürdig ist das Verhalten der im vorigen Kapitel erwähnten, ihrer Natur nach fraglichen Körnchen resp. Bläschen. Sie vermehren sich immer stärker und sammeln sich am Befestigungspol des Eies zwischen Kern und Zellperipherie an, wo sie eine Anhäufung bilden, welche die Kernmembran einbuchtet (Fig. 9 und 10). Die „Zellkrone", welche bei Pelagia an der betreffenden Stelle vorkommt, wird bei Aurelia nicht gefunden.

4. Die grossen Eier (Fig. 11—13).

Zu dieser Kategorie rechne ich diejenigen Eier, welche eine bedeutende Grösse erreicht haben und nicht mehr am Keimepithel befestigt, sondern frei in dem verhältnismässig weiten Zwischenraum innerhalb der Genitallamellen gelegen sind (Fig. 11—13). Der Kern, der noch immer an Umfang zunimmt, behält an dem früheren Befestigungspol des Eies seinen Platz. Im Zelleib setzt eine rege Dotterbildung ein. Die Plastosomen verteilen sich über den ganzen Zelleib, so dass die plastosomenarme Rindenschicht, welche während der vorigen Periode beobachtet wurde, schwindet. Dabei sind sie zunächst ebenso wie früher mehr oder minder deutlich zu kleinen Gruppen angeordnet (Fig. 11). Mit dem Fortgang der Dotterbildung wird die gruppenweise Ansammlung der Plastosomen immer mehr verwischt (Fig. 12).

Die Form der Plastosomen ist je nach dem Stadium der Dotterbildung verschieden. In der ersten Phase derselben, welche die Fig. 11 repräsentiert, findet man zwar noch fast alle Formen von Plastosomen, d. h. Körner, Körnerketten, Stäbchen und Fäden nebeneinander; die Fäden sind aber merkwürdigerweise viel weniger und zugleich viel kürzer geworden als früher. Dagegen sind die Körner und Körnerketten sehr auffällig; anscheinend hohle Körnchen sind ebenfalls sehr zahlreich vorhanden. In den Eiern mit noch weiter fortgeschrittener Dotterbildung sind die Plastosomen meist Körnchen und Stäbchen (Fig. 12) und bei den grössten Eiern, die ich untersucht hatte, stellen sie sich als Körnchen und ganz kurze Stäbchen dar, die zwischen den grossen Dotterkörnern zerstreut liegen (Fig. 13).

Was die Dotterbildung anbelangt, so findet man ihre erste Spur, wie erwähnt, schon in den jüngsten Oozyten. Die Hauptmasse des Dotters wird aber erst in dieser Periode gebildet,

während früher das Wachstum des Protoplasmas resp. der Plastosomen vorherrschte; man findet Eier wie Fig. 11, welche eine Menge von jüngeren, verschieden grossen und verschieden gefärbten Dotterkügelchen enthalten. Sie sind nicht nur untereinander, sondern auch mit den körnigen Plastosomen, die hier äusserst zahlreich auftreten, durch viele Zwischenformen verbunden. Solche junge Dotterkügelchen sind anfangs durch den ganzen Eileib verbreitet; grössere treten zuerst in der peripheren Zone auf, um sich dann später auch zentralwärts auszudehnen. Sie färben sich in den Altmann-Präparaten in verschiedenen gelbbraunen Nuancen mit oder ohne rötlichen Ton. Die grösseren Dotterkörner sind meist von einem mehr oder minder deutlichen, hellen Ringhof umgeben, welcher vielleicht von einer Schrumpfung ihrer Substanz herrührt (Fig. 11 und 12). Je grösser die Dotterkügelchen werden, um so mehr drängen sie sich untereinander zusammen und um so mehr tritt die Grundsubstanz samt den Plastosomen in den Hintergrund (Fig. 13).

Die oben erwähnte Anhäufung von Körnchen oder Bläschen am Kernpol zwischen Kern und Zellperipherie ist auch bei den grössten Eiern, die ich untersucht habe, ebenso wie bei den mittelgrossen, vorhanden, in den Figuren jedoch nicht im Schnitt getroffen.

Ausser der Altmannschen habe ich die anderen oben erwähnten Fixierungs- und Färbemethoden auf das Ei von Aurelia angewandt, habe aber auf keine Weise Bilder erhalten, wie sie Retzius und Schaxel beschreiben. Wer die Figuren von Retzius (Taf. XI, Fig. 1—8) mit den meinigen vergleicht, wird nicht umhin können, sich zu wundern, dass ein und dasselbe Objekt bei zytologischer Untersuchung so verschiedene Bilder liefert. Diese Verschiedenheit hat ihren Grund in der Verschiedenheit der angewandten Technik. Ich habe aber auch bei anderer Behandlung als bei der Altmannschen von einem „Mitom", wie es Retzius beschreibt, nichts wahrnehmen können. Die Fixierung mit Pikrinessigsäure, die Retzius gebraucht hat, scheint mir für das Ei von Aurelia nicht empfehlenswert zu sein. Jedenfalls ist Retzius wohl infolge ihrer Anwendung betreffs der Dotterbildung in einen Irrtum verfallen: Dass das Aureliaei freie

Dotterkügelchen und keine Dotterbalken besitzt, wie sie Retzius abbildet, lässt sich schon bei der frischen Untersuchung unschwer konstatieren; auch hat Claus es schon vor ca. 30 Jahren beschrieben. Die Dotterkügelchen haben allerdings unter Umständen Neigung, zusammenzufliessen, wie man es besonders bei nicht gut konservierten Objekten beobachten kann. Die Retziusschen „Deutoplasma balken" müssen wohl auf diese Weise entstanden sein.

Was sodann die Darstellung von Schaxel anlangt, so muss ich in erster Linie hervorheben, dass die Plastosomen bei Aurelia schon in den Oogonien gefunden werden, was schon allein ein Gegenbeweis gegen die Homologie der Plastosomen mit dem Emissionschromatin von Schaxel ist, da dieses nach ihm erst in den Oozyten ausgestossen wird. Um das Emissionschromatin in den Oozyten von Aurelia nachzuweisen, habe ich zahlreiche Präparate mit verschiedenen Chromatinfärbungen, wie z. B. Ehrlich-Biondi-Heidenhainscher Dreifarbenmischung, Safranin, Hämalaun usw. hergestellt, habe aber niemals chromatische Bestandteile im Protoplasma entdecken können. Bei den Sublimateisessig-Präparaten findet man allerdings körnige Massen, die sich mit den Kernfärbungsmitteln diffus tingieren und wahrscheinlich mit dem Plasmachromatin von Schaxel identisch sind; meines Erachtens sind es aber entweder durch die Fixierung zerstörte Plastosomen oder Koagula von Plasmaeiweiss. Auch konnte ich in den Kernen keine Veränderung der Chromatinanordnung, wie Schaxel sie beschreibt, auffinden. Die wellenförmigen Ausbuchtungen der Kernmembran, welchen er besondere Bedeutung bei der Emission beilegt, sind an Präparaten, welche mit Altmannschem oder Flemmingschem Gemisch fixiert sind, gewöhnlich nicht vorhanden. Dagegen finde ich sie bei den Sublimateisessig-Präparaten häufig, bin aber geneigt, sie hier für Artefakte zu halten. Die Schaxelsche Lehre von der Chromatinemission scheint mir demnach auf sehr schwachen Füssen zu stehen.

Zum Schluss habe ich die angenehme Pflicht, Herrn Geh. Med.-R. Prof. Dr. Graf von Spee für die Aufnahme im hiesigen Institut und meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Fr. Meves, für seine Anregung zu dieser Arbeit und immer freundliche Leitung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Ende Dezember 1913.

Literaturverzeichnis.

1. Claus, C.: Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag und Leipzig 1883.
2. Duesberg, J.: Plastosomen „Apparato reticolare interno" und Chromidialapparat. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., XX. Bd., 1912, zweite Hälfte.
3. Goldschmidt, R.: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ont., Bd. 21, 1904.
4. Meves, Fr.: Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900.
5. Derselbe: Die Spermatozytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70, 1907.
6. Derselbe: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Zytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72, 1908.
7. Retzius, G.: Über den Bau des Eies der Echinodermen im unbefruchteten und befruchteten Zustand. Biol. Untersuchungen, Neue Folge, Bd. 15, 1910.
8. Schaxel, J.: Die Eibildung der Meduse Pelagia noctiluca Pér. et Less. Festschr. z. 60. Geburtstag Richard Hertwigs, I. Bd., 1910.
9. Derselbe: Das Verhalten des Chromatins bei der Eibildung einiger Hydrozoen. Zool. Jahrb., Bd. 31, 1911.
10. Derselbe: Weitere Untersuchungen über die Eibildung der Meduse Pelagia. Jenaische Zeitschr., Bd. 48, 1912.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

Alle Figuren sind mit Zeiss Apochromat 1,5 mm und Komp.-Okul. 8 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates entworfen. Der Abstand der Zeichenebene von der Tischplatte betrug 19,5 cm. Sämtliche Figuren nach Präparaten, die nach der Altmannschen Methode behandelt worden sind.

Fig. 1: zwei Oogonien; Fig. 2—6 und 10a: verschiedene Entwicklungsstadien junger Oozyten; Fig. 7—10: mittelgrosse, Fig. 11—13: grosse Eier. Bei den Fig. 10 und 12 ist der Nukleolus nicht im Schnitt getroffen.

Aus dem Anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.

Studien zur Zeugungslehre.

Dritte Mitteilung.

Kurze Bemerkungen über die Chromatinverhältnisse in der Spermatogenese, Ovogenese und Befruchtung des Distomum turgidum Brandes (sp.?).

Von

Fritz Levy.

Hierzu Tafel X und 1 Textfigur.

In meinen letzten Veröffentlichungen über künstliche Entwicklungserregung bei Amphibien (9) habe ich bereits vorläufige Mitteilungen gemacht aus einer Untersuchung über die Spermatogenese von Rana esculenta. Diese Arbeit hat einen weit grösseren Umfang angenommen, als ich erwartete, so dass sich die Herausgabe um einige Monate verzögerte. Während ich für diese Arbeit Material fixierte, fand ich am Duodenum einer Rana esculenta typica dicht hinter dem Pylorus am 23. Juni 1913 zwei geschwulstartige Bildungen. Die mikroskopische Untersuchung lehrte dass es sich um Cysten handelte, die Trematoden enthielten.

Eine einwandfreie Bestimmung der Art konnte aus den Schnitten nicht erzielt werden, da diese nicht in lückenloser Serie vorlagen. Es scheint sich um das von Brandes (1) beschriebene Distomum turgidum zu handeln. Dieses ist die einzige bisher bekannte Art, welche in Zysten und Absackungen des Dünndarms von Rana esculenta beschrieben ist. Im Gegensatz zu Brandes beschreibt Braun (2), dass er in jeder Zyste immer nur ein Distomum gefunden hat, während Brandes deren zehn in einer Zyste findet. „Wo zahlreiche Exemplare vorhanden sind, drängen sich die einzelnen Zysten dicht aneinander und geben dem Darmstück ein traubiges Aussehen“ (Braun).

Brandes fand das Distomum turgidum bei Leipzig, Braun in der Umgegend von Königsberg, Willem (14) in Belgien. Vielleicht bietet sich wieder eine Gelegenheit, die Form zu finden und genauer systematisch zu untersuchen. Loos (10) führt das

Distomum turgidum Brandes nicht auf. Lühe (11) bezeichnet es als Brandesia turgida.

Einige Beobachtungen, die ich bei der Untersuchung machte, hielt ich zunächst zurück, um gegebenenfalls später darauf wieder zurückzukommen. Inzwischen gingen meine Arbeiten über die Spermatogenese von Rana weiter, und ein eingehendes Studium der kaum übersehbaren Literatur veranlasste mich, meine Trematodenpräparate einer erneuten eingehenden Durchsicht zu unterwerfen.

Da ich beabsichtige, in meiner nunmehr in einigen Wochen erscheinenden Arbeit über die Chromatinverhältnisse in der Spermatogenese von Rana esculenta eine kritische Übersicht in in grösserem Umfange nebst Literaturnachweis zu geben, werde ich mich dort mit den Trematoden auch eingehender zu beschäftigen haben. Sie spielen ja in den Forschungen über das Reduktionsproblem eine nicht unbedeutende Rolle, seit Goldschmidt (6) im Jahre 1902 den „Primärtypus" der Reduktion bei Zoogonus mirus gefunden zu haben glaubte. Ich will hier nur das von mir beobachtete Tatsachenmaterial beschreiben und verweise in betreff der theoretischen Auseinandersetzung auf die demnächst erscheinende Arbeit über die Spermatogenese von Rana esculenta. Dort ist auch eine Zusammenstellung und Begründung der von mir angewandten Terminologie gegeben.

Das Darmstück mit den Zysten war in Zenkerscher Flüssigkeit (5proz. Eisessig) fixiert. Nach gründlicher Jodierung wurde es in üblicher Weise in Paraffin eingebettet und in Schnitte von 10—15 μ zerlegt. Die Schnitte wurden mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain und Rubin S, Böhmers Hämatoxylin und Orange G gefärbt, sowie mit Magentarot-Pikroindigokarmin, das ich mit geringfügiger Abänderung der von Ramón y Cajal gegebenen Vorschrift seit Jahren in folgender Weise anwende:

Die vom Paraffin befreiten Schnitte werden eine halbe Minute in Magentarot gefärbt. Ein längerer Aufenthalt im Magentarot schadet nichts, nützt aber auch nichts. Danach werden sie solange in Aqua dest. abgespült, bis keine Farbwolken mehr abgehen und 10—15 Minuten in einer Lösung von

Indigokarmin . . . . . 1 g
gesättigte wässerige Pikrinsäurelösung . . 400 ccm

nachgefärbt, wenige Sekunden in 95proz. Alkohol und absolutem

Alkohol abgespült, in einem Gemisch von einem Drittel absolutem Alkohol und zwei Drittel Xylol ausdifferenziert und über Xylol in Kanadabalsam eingeschlossen. Es färbt sich: Chromatin leuchtend rot, Plasma grün, Bindegewebe blau.

Wie Fig. 1 zeigt, sind die Würmer eingeschlossen in glattwandige Zysten, die mit einem einschichtigen, zylindrischen Flimmerepithel ausgekleidet sind. Die Zysten sind abgeschlossene Aussackungen der Darmwand; man kann deutlich Muscularis, Serosa und Epithel erkennen. Das Flimmerepithel entspricht dem Epithel des Darmteiles, der die Parasiten enzystiert hat. Das Epithel ergänzt sich, wie aus Fig. 3 ersichtlich, durch Mitosen; ist also nicht in Degeneration begriffen. Auch von einer bindegewebigen Abkapselung ist nichts zu sehen.

Zur Bestimmung der Chromosomenzahl dienten mir Embryonalstadien wie Fig. 24. Die Äquatorialplatten lassen etwa 18 Chromosomen erkennen, unter denen ich deutlich vier grosse schleifenförmige und zwei ganz kleine erkenne. Genauer ist die Bestimmung aus den Chromosomes à deux branches der Ovozytenmitose. Hier sind oft deutlich neun bivalente Gruppen zu erkennen.

Meine Beobachtungen zur Spermatogenese entsprechen im wesentlichen denen, die Dingler (3) bei Dicrocoelium lanceatum (Distomum lanceolatum) gemacht hat. Ich verzichte daher auf eine durchgeführte Beschreibung und teile nur das mit, was zur Ergänzung der von diesem Autor gemachten Angaben dient, oder aber was ich anders auffasse wie er.

Aus einer Archispermatozyte gehen auch hier 4 Spermatogonien durch 2 Mitosen hervor. Aus ihnen entstehen 8 Spermatozyten, 16 Präspermatiden, 32 Spermatiden, die während des ganzen Entwicklungsverlaufes zu einer Spermatozyste (von La Valette St. George) vereinigt bleiben. Kerbert (8) gebrauchte für diesen Zellkomplex die Bezeichnung „Spermatogemme", mit dem von La Valette St. George den Begriff des Syncytiums verband. Monticelli (13) wies dagegen nach, dass es sich um Komplexe fest umschriebener einzelner Zellen handele, und schlug den Namen „Spermatomorula" vor. So bezeichnend er ist, dürfte er doch entbehrlich erscheinen, da die Bezeichnung Spermatozyste Allgemeingut geworden ist.

Die in einer Spermatozyste sich bildenden Spermatozoen bleiben auch noch bis zu ihrer Ausstossung in der zuerst von

Schwarze (14) beschriebenen „Locke" vereinigt. Es ist charakteristisch, dass die in einer Spermatozyste vereinigten Zellen sich vollkommen synchron teilen. Die Kerne in dem an der Peripherie des Hodens liegenden Keimlager, d. h. in den Archispermatozyten und Spermatogonien, enthalten Chromatin in feinster Verteilung und ein oder zwei Nukleolen. Sie zeigen meist das sogenannte „Ruhestadium". Von einer Ruhe kann weder hier noch sonst irgendwo in den Stadien der Interkinese, das ist zwischen der Telophase der einen Mitose und der Prophase der nächsten, die Rede sein. Die Zellen haben doch für den Körper auch noch wesentlich andere Funktionen zu erfüllen, als sich nur mitotisch fortzupflanzen. Ich glaube vielmehr, dass gerade das „Ruhestadium" die Zeit des lebhaftesten Stoffwechselumsatzes darstellt. Der Begriff Ruhestadium ist hervorgerufen durch die Vorstellung, dass sich im Kern keine bestimmten Strukturen darstellen lassen. Ich verweise hier auf diejenigen Bemerkungen in meiner demnächst erscheinenden Arbeit zur Spermatogenese von Rana, die sich mit der Lehre von der Chromosomenindividualität und der Lehre von der Kontinuität der Chromosomen befassen. Ein wichtiges Argument für die Richtigkeit dieser Auffassung liegt, glaube ich, in dem Umstand, dass das Wachstumsstadium der Spermatozyten in die Interkinese zwischen Telophase der letzten Spermatogonienmitose und der Prophase der Spermatozytenmitose (Prophase im weitesten Sinne) fällt. Dass dieses Wachstum lebhaftesten Stoffwechsel zur Bedingung hat, liegt wohl klar auf der Hand, und darum ist man nicht berechtigt, nur darum von einem Ruhestadium zu sprechen, weil das Chromatin in seiner feinen Verteilung sich schwer mit unserer Färbetechnik darstellen lässt.

Nach der Telophase der letzten Spermatogonienmitose treten die Achtertrauben der Spermatozyten von der Wand in das Innere des Hodens. In dem interkinetischen Kern der Achtertraube beobachtete ich eine feine fädige, allmählich immer deutlicher werdende Struktur des Chromatins: feine färbbare Körnchen sind dem Faden, der wohl aus einer achromatischen Substanz besteht, einreihig aufgelagert (vergl. Bonnevie, K. C. Schneider, Vejdovsky). Die Fäden lagern sich zu zweien nahe aneinander, wobei sie mehr oder minder parallel zu liegen kommen. Von einer Verklebung durch Parasyndese finde ich nichts. Es kommen einseitig kontrahierte Kerne vor; aber diese durch die Fixation

betonten Kontraktionsstadien haben nichts mit der geheimnisvollen Synapsis zu tun. Die Fadenpaare kontrahieren sich stärker (Fig. 4), die Enden verkleben miteinander, und die Kontraktion geht so weit, bis die endgültige Form der Chromosomes à deux branches (Grégoire) sich gebildet hat (Fig. 5). Einzelne Paare zeigen auf diesem Wege strepsitaene Lagerung. Die mehr oder minder ring- oder kreuzförmigen Chromosomes à deux branches ordnen sich zur Äquatorialplatte der Spermatozytenmitose (Fig. 6), durch die die Kopulanten getrennt werden (vergl. unten bei der Ovogenese). Ohne dass ein Ruhestadium eintritt, treten ihre telophasischen Elemente in die Spermatidenmitose (Fig. 7).

Über die Ovogenese des Zoogonus mirus Lss. hat kürzlich Wassermann (15) eine eingehende Untersuchung veröffentlicht. Ich werde in meiner späteren Mitteilung näher auf sie eingehen, möchte hier daher nur daraus hervorheben, dass dieser Autor sich im Sinne der Metasyndese äussert. Ich glaube aus seinen Bildern ähnliche Verhältnisse wie bei meinen Trematoden zu erkennen. Aus der letzten Ovogonienmitose geht ein feinfädiges Spirem, Leptotän, hervor (Fig. 8). Die Zahl der Fäden ist nicht zu bestimmen. Die Fäden lagern sich parallel, indem sie sich kontrahieren. Ihre beiderseitigen Enden verkleben (Fig. 9). Die eine Verklebungsstelle liegt meist dem Nukleolus zugewandt. Dadurch entsteht das Bukettstadium (Fig. 10). Hier finde ich sehr selten eine Längsspaltung, wie sie Schellenberg beschreibt und in seinen Fig. 9—12 abbildet. Das Bukettstadium erfährt manchmal bei der Fixation starke Verklumpungen, die an die Bilder erinnern, welche zum Beweise der Synapsis gegeben werden. Schellenberg bezeichnet selbst seine Fig. 7—8 als durch ungenügende Fixation hervorgerufene Kunstprodukte. Solche Bilder können natürlich nicht den geringsten Beweis für eine Parallelkonjugation abgeben; denn es kann sich um zwei ganz unabhängige, nur naheliegende Streifen handeln. Der wirklich manchmal hervortretende Längsspalt dürfte die „Subdivision" Dehornes sein. Die Kontraktion geht weiter, und es bilden sich die Chromosomes à deux branches als Ringe, Kreuze oder Zöpfe (Fig. 11). Bei dem Austritt aus dem Uterus tritt anscheinend wieder eine Streckung ein, die Bivalenz der Elemente wird undeutlicher. Dieser Vorgang veranlasste Schellenberg zur Annahme seines zweiten Bukettstadiums mit diploider Chromosomen-

zahl. Wie Fig. 12 zeigt, ist die Verklebung an den beiden Enden sehr gelockert oder schlecht färbbar. Im Ootyp werden eine Eizelle, drei Dotterzellen und ein Spermatozoon in eine gemeinsame Hülle eingeschlossen. Die Doppelfäden treten wieder deutlicher zutage (Fig. 13), kontrahieren sich aber wesentlich stärker als vor dem sogenannten zweiten Bukettstadium. Es werden neun Ringe und Kreuztetraden gebildet, die in die Mitose der ersten Reifungsteilung treten. In der Mitose erfolgt eine Streckung durch Zug von beiden Polen. Dadurch entstehen leicht Formen wie Textfig. 1,

Durch Zug senkrecht zur Berührungsebene von beiden Polen her, entstehen aus den Bildungen der oberen Reihe die in der zweiten abgebildeten.

Fig. 1.

indem die genäherten Schenkel jedes Chromosoms bezw. Kopulanten des Paares unter sich wahrscheinlich durch Fixation oder die Färbung verkleben. Wie Fig. 15 zeigt, sind die Kopulanten beim Eintreten in die Spindel noch nicht immer an beiden Enden verklebt: es ist aber erfolgt, wenn die Paare sich in die Äquatorialebene eingestellt haben. Fig. 13 zeigt einen Schnitt senkrecht zur Spindelachse, so dass man auf die Äquatorialebene sieht. Man zählt deutlich neun Chromatinblöcke. Sp ist der Kopf des Spermatozoons. Nun erfolgt die Trennung der Kopulanten so, dass die Verklebungen gelöst werden und je ein univalentes Chromosom an einen Pol wandert. Diese heterotypische Mitose ohne auftretenden Längsspalt der Chromosomen ist also reduktionell, eumeiotisch nach Farmers Bezeichnung. Während des Verlaufes dieser Mitose bleibt der Spermakern unverändert (Fig. 17). Das Spermatozoon verliert seinen Schwanzfaden. In der folgenden Mitose wird der Eikern homoeotypisch geteilt. Ich habe nie ein auf die erste Mitose folgendes interkinetisches Ruhestadium gefunden. Sein Vorkommen möchte ich auch stark bezweifeln, denn es ist meines Wissens nach nirgends überzeugend beschrieben. Die zweite Reifeteilung geht nach meiner Erfahrung sowohl in der Spermatogenese wie in der Ovogenese aller von mir untersuchten Tierarten so schnell vor sich, dass es schwer ist, alle Stadien dieser Teilung zu finden, während die erste beträchtlich lange zu dauern scheint. Während der Metaphase der zweiten

Teilung, wenn also das erste Richtungskörperchen bereits ausgestossen ist, verklumpt der Spermakern (Fig. 18—20); nach der Abschnürung des zweiten bilden sich Ei- und Samenkern zu typischen Pronuclei (Fig. 25) aus. Aus der Äquatorialplatte der späten Metaphase bezw. frühen Anaphase Fig. 21, sowie der Telophase (Fig. 22) ersieht man, dass hier nur etwa neun Chromosomen in der Spindel vorhanden sind.

Diese Deutung weicht wesentlich ab sowohl von der Parasyndese, wie sie A. und K. E. Schreiner entsprechend ihrem Tomopteristypus und auch Grégoire bei Zoogonus mirus angenommen haben. Trotzdem ich in meinen dicken Fäden, dem sogenannten Pachytaenstadium, das ja auch Dingler beschreibt, nie einen Längsspalt wahrgenommen habe, erscheint mir dieser keineswegs ausgeschlossen. Es fragt sich nur, ob es sich hier nicht um frühe, vorauseilende prophasische Längsspalte der nächsten Mitose handelt, wie sie z. B. Davis bei Stenobothrus curtipennis gezeigt hat. Derartige Spaltungen werden nachher oft wieder unsichtbar. Es würde sich um eine „Subdivision" im Sinne Dehornes handeln.

Von der Metasyndese unterscheidet sich meine Auffassung dadurch, dass ich nicht ein einseitiges End-to-End-Verkleben (Montgomery) annehme, mit nachfolgender Faltung (Repliement), sondern eine parallele oder strepsitene Aneinanderlagerung ohne echte Zygotenie. Dieser folgt ein mehr oder minder festes Verkleben an beiden Enden, das zur Ring- oder Kreuzbildung führt. Ich schlage vor, diese Erklärung als Amphimetasyndese der Verklebung an einem Ende, Metasyndese, und der parallelen, Parasyndese, gegenüberzustellen. Eine eingehende theoretische und kritische Begründung werde ich demnächst veröffentlichen.

Am Schlusse der Arbeit erfülle ich gern die angenehme Pflicht, Fräulein Anna Keibel für die schöne Ausführung der Zeichnungen meinen besten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

Es sind nur die im Text zitierten Arbeiten aufgeführt.

1. Brandes, G., 1888: Helminthologisches. Arch. f. Naturgesch., Bd 54.
2. Braun, 1893: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, IV. Bd., Vermes, Abt. 1, Lief. 28—30.
3. Dingler, Max, 1910: Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum). Arch. f. Zellf., Bd. 4.
4. Farmer, J. B. and Moore, J. E. S., 1904: On the maiotic phase (reduction division) in animals and plants. Quart. Journal of mikrosk. Science, Vol. 48
5. Fick, R., 1308: Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellf., Bd. 1.
6. Goldschmidt, R., 1902: Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 21.
   Derselbe, 1908: Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Arch. f. Zellf., Bd 1.
   Derselbe, 1909: Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Arch. f. Zellf., Bd. 2.
7. Grégoire, V., 1909: La réduction dans le zoogonus mirus et le „Primärtypus". La cellule, Bd. 25.
8. Kerbert, 1881: Beitrag zur Kenntnis der Trematoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 19.
9. Levy, F., 1913: Über künstliche Auslösung der Eientwicklung bei Amphibien. (Studien zur Zeugungslehre I.) Sitzungsber. d Ges. Naturf. Fr. zu Berlin.
   Derselbe, 1913: Über künstliche Entwicklungserregung bei Amphibien. (Studien zur Zeugungslehre II.) Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82.
10. Loos, A., 1894: Die Distomen unserer Fische und Frösche. Bibliothec. zool., H. 16.
11. Lühe, Trematodes. Brauers Süsswasserfauna Deutschlands, Heft 17. Jena 1909.
12. Meves, F., 1908: Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! Arch. f. Zellf., Bd. 1.
13. Monticelli, 1892: Ricerchi sulla spermatogenesi nei trematodi. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 9.
14. Schwarze, C., 1885: Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43.
15. Wassermann, F., 1913: Die Oogenese des Zoogonus mirus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 83, Abt. 2.
16. Willem, V., 1906: Deux trematodes nouveaux pour la faune belge Acanthocotyle branchialis nov. spec. et Distomum turgidum Brandes. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Belg.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X.

Alle Figuren sind von Fräulein Anna Keibel mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates in Höhe des Objekttisches gezeichnet:

Fig. 1 mit Zeiss Achromat a_2, Huyghens Ok. 2. Vergrösserung etwa 25fach linear. — Fig. 2 mit Zeiss Achromat AA, Huyghens Ok. 2. Vergrösserung etwa 75fach linear. — Fig. 3 mit Zeiss Apochromat 2 mm, N. A. 1,30, Kompens.-Ok. 8. Vergrösserung etwa 1300fach linear. — Fig. 14—20, 22—25 ebenso, Kompens.-Ok. 12. Vergrösserung etwa 1750fach linear. — Fig. 4—13 und 21 ebenso, Kompens.-Ok. 18. Vergrösserung etwa 2500fach linear.

Do = Dotterzellen.
E = Eikern.
N = Nukleolus.
R = Richtungskörperchen.
Sp = Spermakern.

Fig. 1 Querschnitt durch den Froschdarm mit den beiden Zysten.
Fig. 2. Der eine Wurmquerschnitt stärker vergrössert. Cy = Zystenwand; Da = Darm; H = Hoden; M = Mundsaugnapf; Rs = Receptaculum seminis; U = Uterusquerschnitte.
Fig 3. Zystenwand. B = Bindegewebe; Ep = Epithel; Musk = Muscularis.
Fig. 4 Parallelfädiges Spermatozytenstadium (Pachytän).
Fig. 5. Tetraden.
Fig. 6. Metaphase der Spermatozytenmitose.
Fig. 7. Metaphase der Präspermatidenmitose.
Fig. 8. Sogenanntes Ruhestadium der Ovozyte vor dem Wachstumsstadium.
Fig. 9. Parallelfädiges Knäuelstadium.
Fig. 10. Bukettstadium.
Fig. 11. Tetraden.
Fig. 12. Undeutlichwerden der Tetraden. Der Nukleolus wird wieder sichtbar.
Fig. 13. Blick auf die Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung.
Fig. 14. Ei mit Dotterzellen. Im Kern sind nur schwer die Chromatinstrukturen zu erkennen.
Fig. 15. Eintreten der bivalenten Elemente in die Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung.
Fig. 16. Metaphase der ersten Reifungsteilung.
Fig. 17. Telophase der ersten Reifungsteilung.
Fig. 18. Metaphase der zweiten Reifungsteilung (beginnende Anaphase). Der Spermakern beginnt zu verklumpen, der erste Richtungskörper ist ausgestossen.
Fig. 19 und 20. Telophase der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 21. Blick auf die Äquatorialplatten einer im Beginn der Anaphase stehenden Mitose der zweiten Reifungsteilung.
Fig. 22. Der zweite Richtungskörper ist ausgestossen, Eikern und Spermakern beginnen sich in Pronuclei umzuwandeln.
Fig. 23. Pronuclei.
Fig. 24. Furchungsmitose, Blick auf die Äquatorialplatte.
Fig. 25. Dasselbe, Seitenansicht einer Metaphase.

Die intrauterine Umbildung der Spermien bei Ascaris.

Von

D. Tretjakoff, Odessa.

Hierzu Tafel XI—XIII und 1 Textfigur.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 135
II. Spermiden in der Vagina 140
III. Spermiden im Uterus und Spermien in der Samentasche 146
IV. Literarisches 165
V. Degeneration der Spermien 171
VI. Auskleidung des Uterus 179
VII. Schluss 186

I. Einleitung.

Vor einigen Jahren konnte ich dank der Gastfreundschaft des Anatomisch-biologischen Institutes der Universität Berlin eine Untersuchung über die Spermiogenese von Ascaris megalocephala (28, 1905) ausführen. Seitdem habe ich keine Gelegenheit unbenutzt gelassen, den Inhalt der Samenblase und der Uteri der Pferdespulwürmer zu untersuchen, in der Hoffnung, den Gang der Spermienbildung zu verfolgen, da diese Periode der Spermiogenese von Ascaris immer noch wenig aufgeklärt ist. In Petersburg konnte ich leicht zu jeder Zeit frische Spulwürmer vom Pferdeschlachthof beziehen und eine Methode ausarbeiten, welche die Untersuchung der Reifungs- und Teilungsstadien der Eier von Ascaris megalocephala auf Celloidinschnitten ermöglicht. Diese Methode hatte sich im Praktikum des Petersburgischen Universitätslaboratoriums für Histologie am besten bewährt und wurde von meinem Kollegen, Herrn A. Nemiloff, in seinem russisch geschriebenen Buch „Handbuch der praktischen Histologie“ beschrieben. Seit dem Jahre 1906 durchmusterte ich, nachdem ich von Berlin nach Petersburg zurückgekehrt war, die enorme Anzahl von Uteri der Ascaris megalocephala, welche ich meistens selbst mit Sublimatgemischen für Kurszwecke fixiert hatte. Ich suchte

dabei umsonst die lückenlose Bilderreihe der Umbildung der Spermiden in die Spermien. Es war mir niemals gelungen, im Ductus deferens, welchen ich hier Spermidenblase nennen werde, die unmittelbare Umwandlung der Spermiden in die reifen Spermien zu beobachten.

Inzwischen publizierten erst H. Marcus (16) und später A. Mayer (17) ihre Arbeiten, in welchen sie die Spermienbildung bei Ascaris megalocephala in ganz anderem Lichte darstellten und zu anderen Schlussfolgerungen gelangten. Ihre Angaben fanden in nächster Zeit Bestätigung in den Arbeiten von Romieu (23, 24). Die neueren Forscher — Romeis (21), von Kemnitz (13) und J. Hirschler (12) — schlossen sich den Ansichten von A. Mayer fast vollständig an. Die Anzahl meiner Gegner ist also schon beträchtlich geworden.

Alle die genannten Forscher glauben die Entwicklung der Ascarisspermien aus den Spermiden in der Spermidenblase des Männchens bewiesen zu haben. Nach ihrer Meinung schmelzen die glänzenden Granulationen der Spermiden von Ascaris zum Glanzkörper des Spermiums zusammen. Dabei bemerkt jedoch zum Beispiel Mayer, dass man Männchen mit völlig ausgereiften Spermien in der Spermidenblase nur sehr selten treffen kann. Romieu vermutet sogar, dass bei der Begattung die Spermiden sich momentan in die Spermien umwandeln können.

Da A. Mayer fest davon überzeugt ist, dass er die Tatsache beweisen konnte, dass die Ausbildung der Spermien von Ascaris bereits im Männchen zum Abschluss gelangt, müssen nach seiner Meinung die Van Beneden'schen spheroidalen, birnförmigen und glockenförmigen Typen von Ascarisspermien und die von mir als die Nährzellen aufgefassten Zottenzellen der Samentasche des Uterus notwendigerweise andere Deutung bekommen: „Die van Beneden-Tretjakoff'sche Entwicklungsreihe soll demnach nicht in aufsteigender, sondern vielmehr in absteigender Richtung verlaufen, d. h. die einzelnen Glieder derselben stellen Stufen in einem Umbildungsprozess normaler Spermien vom konischen Typus dar". So lautet buchstäblich die entsprechende Äusserung über meine Beobachtungen, die sich in der Arbeit von A. Mayer findet.

Ich möchte aber ungeachtet der grossen Anzahl meiner Gegner diese von A. Mayer so scharf beurteilte Van Beneden-

Tretjakoffsche Stadienreihe noch gar nicht widerlegt betrachten. Dabei bezweifle ich nicht im mindesten die Aufrichtigkeit der Angaben meiner Gegner. Ich glaube vielmehr, dass sie alles das gesehen haben, was sie in ihren Abhandlungen zeichnen. Ich meine jedoch, dass die unmittelbare Umwandlung der Spermiden in die Ascarisspermien von meinen Gegnern ebensowenig festgestellt wurde, wie von Van Beneden und mir, und nach den Erfahrungen, welche ich im Verlauf von 10 Jahren sammelte, bin ich gegenwärtig fest überzeugt, dass die Schlussfolgerungen von Marcus, Mayer, Romieu und Romeis verfehlt sind. Leider werden meine Untersuchungen über Ascaris megalocephala jetzt wegen der Bekleidung des Lehrstuhles in Odessa unterbrochen, da hier kein gutes Material zu gewinnen ist. Ich wendete deswegen meine Aufmerksamkeit auf Ascaris lumbricoides (A. suilla Duj.), die im hiesigen Schlachthof sehr oft und massenhaft in den bessarabischen Schweinen gefunden wird.

Bei der Präparation des Weibchens von Ascaris lumbricoides zu Kurszwecken bemerkte einmal mein ehemaliger Assistent, Herr N. Kudelin, einen Spulwurm, bei welchem die Uteri ungewöhnlich schlaff und durchsichtig waren. Ich untersuchte sogleich den uterinen Inhalt und fand zu meiner Überraschung, dass den grössten Teil des Inhaltes die unreifen Spermiden darstellten, unter welchen nur spärliche kugelrunde Gebilde sich fanden, die ich nach ihrem Aussehen für die noch unreifen Eier angenommen habe. Um die Sache klar zu machen, veranlasste ich Herrn Kudelin zu einer weiteren Bearbeitung der Uteri, welcher sie mit reiner Sublimatlösung fixiert und teils in Celloidin, teils in Paraffin eingebettet hat. Leider konnte Kudelin wegen seiner Berufung nach Petersburg, wo er die Stellung am Zoologischen Museum der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften bekommen hatte, seine Arbeit nicht zu Ende führen. Vor der Abreise aus Odessa überreichte er mir das eingebettete Material. An demselben konnte ich feststellen, dass Vagina und Uteri des betreffenden Individuums vollständig frei von Eiern waren. Das, was ich am überlebenden Objekt für die unreifen Eier angenommen hatte, waren nur grosse Sekretkugeln. Nur in dem obersten Uterusteil, in der Samentasche, waren spärliche unreife Eizellen vorhanden.

In der Vagina und im unpaarigen Abschnitt des Uterus fand ich eine Unmenge Spermiden, dabei wurde der unpaarige

Abschnitt gegen die Norm etwas verlängert. Er wurde mit einem dünnwandigen Sack ausgefüllt, welcher in sich die Spermiden einschloss. Das Epithel wurde auf ganzer Ausdehnung der Uteri so eigentümlich umgebildet, dass ich mehrmals glaubte, die Spermidenblase des Männchens vor Augen zu haben. Weitere Untersuchungen zeigten aber unzweifelhaft, dass hier wirklich die Wandbekleidung der Uteri vorliegt.

Die geronnene Flüssigkeit füllte den Hohlraum der paarigen Uterusabschnitte, in welchen auch die spärlichen freiliegenden Spermiden zu sehen waren. In der Samentasche waren auch Spermiden und Spermien ohne Glanzkörper vorhanden.

Das Weibchen war ebenso gross wie die anderen, welche mit ihm zusammen in demselben Wirt gefunden waren, und war äusserlich durch nichts von den übrigen geschlechtsreifen und mit den befruchteten Eiern versehenen Weibchen zu unterscheiden. Man darf also annehmen, dass im vorliegenden Fall ein Weibchen angetroffen wurde, welches soeben begattet worden war. In einer anderen Weise sind die angegebenen Verhältnisse kaum erklärbar. Glücklicherweise war das von H. Kudelin vorbereitete Material der paarigen Uterusabschnitte fast vollständig vorhanden, so dass sich an ihm ein klares Bild vom ganzen Genitalrohr des Spulwurms gewinnen liess.

Nach dem dargestellten Sachverhalt kann es wohl nicht zweifelhaft sein, dass in diesem Fall die Umbildung der Spermiden in die Spermien tatsächlich sich im weiblichen Geschlechtsorgane vollzieht und dass daher die Erscheinung eine eingehendere Beschreibung verdient.

Das erwähnte Weibchen wurde vom Schlachthof im Herbst 1912 bezogen; die ersten Präparate konnte ich jedoch aus den oben angeführten Gründen erst im Januar 1913 anfertigen. Ich bestellte seitdem mehrmals die Spulwürmer von demselben Schlachthof, konnte aber bis jetzt keine anderen Weibchen mit entleerten Uteri oder mit den Spermiden im Uterus auffinden. Dagegen konnte ich im Formolmaterial für Kurszwecke, welches auch im Herbst 1912 gesammelt worden war, noch zweimal Uteri mit Spermiden gewinnen.

Romieu (24) vermutet sogar, dass die rasche Reifung und Ejakulation der Spermien nur einmal im Jahre vorkommt. Romeis (21) bemerkt vorsichtig, dass besonders bei den im

Frühjahr fixierten Tieren die unteren Teile der Uteri mit Spermien angefüllt sind. Wie aus diesen Angaben hervorgeht, scheinen die genannten Forscher die periodische Begattung zu befürworten. Fauré-Fremier (5) dagegen spricht sich für die einmalige Begattung junger Weibchen aus. Ich möchte aber die Frage vorläufig offen lassen, da die vorhandenen Beobachtungen noch nicht vollständig sind. Es fehlt noch eine systematische über Jahre ausgedehnte Untersuchung. Ich erinnere mich, dass ich in Petersburg auch mehrmals Pferdespulwürmer mit Uteri, die von Eiern frei waren, vor Augen hatte. Da ich sie aber immer als für Kurszwecke untauglich betrachtete, unterliess ich, sie mikroskopisch zu untersuchen. Das Vorkommen solcher Weibchen war an keine Jahreszeit gebunden. Da ich ausserdem das ganze Jahr auch die Männchen von Ascaris lumbricoides untersuchte, und da ich bei ihnen mit reifen Spermiden vollgestopfte und enorm vergrösserte Spermidenblasen zu jeder Jahreszeit fand, glaube ich nicht, dass die Eierentleerung und die Begattung nur auf eine Jahreszeit beschränkt sind.

Die vorliegende Untersuchung war schon im September 1913 in der Sitzung der Neurussischen Naturforschergesellschaft vorgetragen, als ich noch nicht die Arbeit von Fauré-Fremier berücksichtigen konnte. Aber gerade dieser Forscher spricht sich zugunsten der intrauterinen Spermienbildung bei Ascaris megalocephala aus, da er die Spermiden mit den Granulationen in der Samentasche ganz junger Weibchen gefunden hatte; er betont ganz bestimmt, dass er niemals die reifen Spermien in der Spermidenblase des Männchens gesehen hatte. Die unmittelbare Verwandlung dieser Spermiden in die Spermien konnte auch Fauré-Fremier nicht verfolgen.

Ich bezeichne die von mir untersuchte Ascarisart als Ascaris lumbricoides Cl., der bekannten Monographie von A. Schneider (26) folgend, welcher über diese Art mitteilt, dass Dujarden die Ascaris des Schweines als Ascaris suilla aufstellte. Diesing ist ihm darin nicht gefolgt. A. Schneider hat die Ascaris des Menschen und Schweines mit grösster Sorgfalt untersucht und in allen Teilen verglichen, es ist ihm aber nicht gelungen, einen spezifischen Unterschied zu ermitteln.

Die Präparate wurden von mir in verschiedenster Weise gefärbt, zum Zeichnen benutzte ich nur die Eisenhämatoxylinpräparate.

II. Spermiden in der Vagina.

Der sonderbare Zustand der Geschlechtsorgane des von mir beobachteten Weibchens lässt sich schon am dünnsten unteren (vulvären) Teil der Vagina bemerken. Ich besitze von diesem Exemplar keine Schnitte aus dem eigentlichen vulvären Gebiet, aber nach dem Durchmesser des Rohres zu schliessen, fängt meine Schnittserie schon sehr nahe diesem Gebiet an. An den Formalinpräparaten von anderen Weibchen erscheint dieses Gebiet weniger als bei dem ersten Weibchen verändert, nur sind die Epithelzellen schon teilweise in die Netzsubstanz umgewandelt, welche am stärksten beim ersten Tier ausgebildet ist.

Die ganze Vagina wird dicht mit den Spermiden angefüllt (Taf. XI, Fig. 1). Dabei sucht man umsonst die beim ersten Tier typischen vaginalen Epithelzellen, welche in letzter Zeit von Domaschko (4) ganz richtig beschrieben worden sind. An ihrer Stelle kommt eine eigentümliche Auskleidung der Basalmembran vor, welche aus ganz eigenartigen Elementen zusammengesetzt wird. Diese Auskleidung wird von aussen mit einer Kutikula oder Basalmembran umgrenzt, welche wieder kein normales Aussehen hat.

Die Basalmembran ist verdünnt. Während sie nach meinen Messungen normal nur 2 μ, ist sie hier bis 5 μ dick. Sie sieht ganz homogen aus, färbt sich vortrefflich mit den sauren Farbstoffen. An der äusseren Fläche ist sie ganz glatt, die innere Fläche trägt die feinen längs verlaufenden Leisten (Fig. 1 und 2, Taf. XI). Die Muskulatur, welche hier normal sogar sehr mächtig sein soll (Domaschko [4]), fehlt bei meinen Objekten vollständig, nur im vulvären Gebiet bleibt sie erhalten. Im übrigen Teil der Vagina liegen auf Querschnitten derselben nur wenige homogene (Fig. 1, Taf. XI) runde Fleckchen der äusseren Fläche der Basalmembran, welche den rundlichen Strängen entsprechen, die längs der Vagina nicht besonders streng parallel zueinander verlaufen. Ob diese Stränge die Spuren der verschwundenen Muskulatur oder mechanisch zweckmässige Verdickungen der Basalmembran darstellen, kann ich nicht entscheiden. Die zweite Annahme scheint mir am wahrscheinlichsten.

Die innere Auskleidung der Basalmembran ist eine Schicht vakuolisierter netzartiger Substanz (Fig. 2, Taf. XI), welche bis 30 μ dick ist und die Zwischenräume der Leisten der Basalmembran

ausfüllt. Diese Substanz wird durch eine irreguläre innere Oberfläche begrenzt. Im netzartigen Gerüst der Substanz treten erstens immer sehr deutlich (Fig. 2, Taf. XI) die schwarz mit Eisenhämatoxylin färbbaren Körnchen und Fädchen hervor, welche dicht der Basalmembran anliegen. Dank dieser Schicht bietet die Basalmembran auf den Eisenhämatoxylinpräparaten immer ein sehr scharfes Bild.

Die nicht vakuolisierten Stellen der netzartigen Substanz sind meistens mit den weniger intensiv sich färbenden Körnchen angefüllt, häufig aber finden sich in den Vakuolen grössere Granulationen, die auf demselben Präparat und sogar in demselben Querschnitt der Vagina die verschiedene Intensität der Hämatoxylinfärbung zeigen — vom tiefen Schwarz bis zum Fehlen der Hämatoxylinfärbung. Die Granulationen dieser Art scheinen ganz homogen zu sein.

Ausserhalb der sphärischen oder wegen des Einanderpressens regelmässig polygonalen Vakuolen sind in der netzartigen Substanz noch die ganz unregelmässigen und manchmal ziemlich grossen Hohlräume (Fig. 2, Taf. XI) bemerkbar, welche bis zur Basalmembran gelangen und die ganze Dicke der netzartigen Schicht durchsetzen können.

Keine Spuren von Kernen und Zellgrenzen vermochte ich in dieser Schicht zu bemerken. Am Formalinmaterial konnte ich jedoch Merkmale finden, welche beweisen, dass die netzartige Substanz den Plasmarest der Epithelzellen darstellt. Die Umwandlung der Zellen in die Netzsubstanz war bei den in Formalin fixierten Spulwürmern noch nicht zu völliger Verwischung der Zellgrenzen gegangen, und in der Netzsubstanz der Vagina sind noch die charakteristischen für die vaginalen Wandungszellen längsverlaufenden Stützfibrillen vorhanden.

Der ganze Hohlraum der Vagina wird prall mit den Spermiden, welche teilweise ihre Granulationen bewahren, ausgefüllt. Diese Granulationen treten, wie ich für Ascaris megalocephala (28) nachgewiesen hatte, in den Spermiozyten I. Ordnung in Form von kleinen, kugelrunden Körnchen auf, die sich anfänglich von den übrigen plasmatischen Mikrosomen durch ihre ausgesprochene Fähigkeit, die Hämatoxylinfärbung festzuhalten, unterscheiden. Im weiteren Verlauf der Spermiogenese wandeln sich die Granulationen in die grossen unregelmässig gestalteten Schollen, welche

den Spermidenpanzer zusammenstellen (28). J. Hirschler (12) nimmt neulich die Genese der Granulationen aus den Mitochondrien an, was auch mir sehr wahrscheinlich zu sein scheint. Soviel ich auch bei den Männchen von Ascaris lumbricoides beobachten konnte, färben sich die Granulationen, welche den Maximalumfang erreicht haben, äusserst intensiv mit Eisenhämatoxylin, indem sie an der Oberfläche der Spermide eine Schicht bilden, deren ganzer Zentralraum mit Ausnahme der im Kern liegenden Zone mit körnigem Protoplasma ausgefüllt wird. Nun bleibt bei den Spermiden, welche ich auf der Höhe ihrer Entwicklung in der Samenblase gesehen hatte, noch ein breiter protoplasmatischer Fortsatz vorhanden, in welchem schwarze unregelmässige Klümpchen auftreten. Romieu und Hirschler konnten aber ihre Beobachtungen noch weiter führen und beschreiben eine Abschnürung des Plasmalappens. Ich kann ihre Angaben jetzt nach der Untersuchung der Samenblasen der Ascaris lumbricoides nur bestätigen.

Es ist wohl sehr bemerkenswert, dass in den Spermiden, welche ich in der Vagina gefunden habe, nur ausschliesslich die Spermiden ohne protoplasmatischen Lappen vorhanden sind. Diese Spermiden sind im optischen Querschnitt rund oder leicht oval und manche erhalten noch vollkommen ihre oberflächliche Granulationenschicht. Ich muss dabei bemerken, dass bei Ascaris lumbricoides die Granulationen der Spermiden in der Samenblase keinen einheitlichen Panzer bilden, wie bei Ascaris megalocephala. Sie bleiben vielmehr isoliert. Die intensive Färbung der Granulationen mit Eisenhämatoxylin lässt sich auch in der Vagina bemerken. Nach Pappenheims Pyroninfärbung färben sie sich sehr elektiv violett.

Die innere feinkörnige Masse, die den Kern umhüllt, wird von den scharf konturierten und mit Eisenhämatoxylin weniger intensiv färbbaren Körnchen gebildet, welche nach allgemeiner Anerkennung jetzt zu den Mitochondrien gehören. Sie sind aber immer so unabhängig voneinander, dass ich J. Hirschler vollständig beistimmen kann, wenn er ihre Schicht nicht als den Mitochondrienkörper betrachten will. Bei nicht genügender Ausziehung der Eisenhämatoxylinfärbung bleibt oft die Mitochondrienschicht so gefärbt, wie nach späterer Ausziehung der Farbe die Mitochondrien gefärbt bleiben. Diese Tatsache kann man, nach

meiner Meinung, ganz einfach dadurch erklären, dass die Eisenalaunlösung die Hämatoxylinfärbung aus den winzigen Zwischenräumen der Mitochondrien nicht gleichmässig auszieht. Eine ähnliche Wirkung der Eisenalaunlösung hat schon Boveri in seinen Studien über die Ascariseierzellen beschrieben.

Neben den Spermiden vom geschilderten Bau liegen in der Vagina noch andere Formen von Spermiden, erstens solche mit den Vakuolen in der Mitochondrienschicht. Der Inhalt dieser Vakuolen (Fig. 8, Taf. XII) ist aber nicht ganz farblos, sie lassen sich sehr deutlich und elektiv mit den sauren Anilinfarben färben. Ich werde sie von jetzt ab als die sekundären Granulationen im Gegensatz zu den früher beschriebenen primären Granulationen bezeichnen.

Die sekundären Granulationen erscheinen nicht nur in der Mitochondrienschicht, sondern bei manchen Spermiden liegen sie schon an der Oberfläche der Zelle. Die primären Granulationen sind dabei in zwei oder in einer Gruppe zusammengeschoben und (Fig. 9 und 10, Taf. XII) in kleinerer Zahl als normal vorhanden. Aber neben solchen Spermiden liegen meistens die schwarzen primären Granulationen ganz frei im Gerinnsel der Flüssigkeit, welche beim Leben die Vagina ausfüllt. Solche Bilder sind ebenso beim Formalin- wie beim Sublimatmaterial zu sehen, deswegen halte ich die Vermutung berechtigt, dass neben der Bildung sekundärer Granulationen die Ausstossung der primären stattfindet (Fig. 10, Taf. XII).

Von diesem Gesichtspunkt aus die Sache betrachtend, bin ich imstande, eine vollständige Serie der Bilder zu sammeln, welche die Ausstossung (Fig. 8—10, Taf. XII) der primären und die Differenzierung der sekundären Granulationen illustrieren. Ich denke, dass man nach dieser Bilderserie wirklich die Entwicklung der Spermiden in der Vagina verstehen kann. Nach meinen Beobachtungen soll diese Entwicklung ungefähr in folgender Weise verlaufen.

Die primären Granulationen werden nicht alle gleichzeitig, sondern nur allmählich ausgestossen; aus diesem Grund sind die Spermiden in verschiedenster Weise zusammengesetzt. Es können sogar nur eine oder zwei Granulationen I. Ordnung in der Spermide neben den sekundären Granulationen bleiben. Endlich werden jedoch alle primären Granulationen ausgestossen.

In ähnlicher Weise verläuft die Bildung und die Anordnung der sekundären Granulationen auch nicht gleichmässig. Manchmal sammeln sich an der Peripherie der Spermide sehr grosse acidophile Granulationen, welche sogar etwas aus dem allgemeinen Umriss der Spermide hervorragen.

Schliesslich aber gewinnen nach der endgültigen Ausstossung der primären Granulationen die sekundären durch Zusammenfliessen und Umformung die gleiche Grösse wie die ersteren; sie ordnen sich ebenso wie die primären in einer Schicht an der Peripherie der Spermide an. Nachdem aber diese Schicht gebildet worden ist, scheinen die sekundären Granulationen im Gegensatz zu den primären nicht mehr aktiv und nicht selbständig zu sein. Da sie immer eine sphärische Form zeigen, sind sie wahrscheinlich aus flüssigerem Material als die primären zusammengesetzt. Ich glaube jedenfalls, dass die sekundären Granulationen schon keine Organellen, sondern lediglich das Sekret darstellen.

Die Entstehung der sekundären Granulationen hängt wahrscheinlich mit der Tätigkeit der Mitochondrien zusammen, welche aus ihrer zentralen Lage mit den Granulationen bis zur Peripherie der Spermide mitgeschleppt werden. Dadurch wird die Einheitlichkeit der Mitochondrienschicht zerstört, so dass in diesem Fall schon keine Rede von einem Mitochondrienkörper sein kann. In dieser Beziehung stellt die vaginale Spermide mit den sekundären Granulationen etwas anderes dar als die Spermiden aus der Samenblase des Männchens, welche ich im Gegensatz zur ersteren als primäre Spermiden bezeichnen möchte. Die vaginalen Spermiden sind also sekundäre Spermiden.

Die Veränderung des Körperumfangs der Spermide bei ihrer Umwandlung in die sekundäre lässt sich durch Messungen bestimmen: der Durchmesser der Spermide mit den primären Granulationen ist bis 10 μ lang, während er bei der Bildung der sekundären Granulationen 12 μ erreichen kann. Der Durchmesser der Spermide mit den sekundären Granulationen ist wieder 10 μ.

Gleichzeitig mit der Ausstossung primärer Granulationen tritt eine andere merkwürdige Erscheinung auf — eine Verschmelzung der Spermiden (Fig. 11 und 12, Taf. XII). Sie verbinden sich paarweise oder zu dreien zusammen in solcher Weise, dass die Grenzen zwischen ihnen vollständig verwischt werden und die Zahl der zusammenliegenden Zellen nur nach der Zahl der Kerne

erkennbar ist. Die primären Granulationen bleiben dabei meistens in den neutralen Zonen zwischen den Zellterritorien; deswegen ist es manchmal unmöglich, sie zu dieser oder jener Spermide zu zählen. Die Verschmelzung ist, nach meiner Meinung, durch die Verminderung der Oberflächenspannung verursacht, welche notwendig ist, um die primären Granulationen aus den äusseren Plasmaschichten auszustossen. Solche Aggregation ist also, nach meiner Meinung, zu den Sympexiserscheinungen zu zählen, welche nach M. Heidenhain (10) die Folgewirkungen der Kapillarkräfte sind. Es ist selbstverständlich, dass die Ausstossung der primären Granulationen nicht ohne Wirkung auf die allgemeine physikalische Konstitution der Spermide sein kann. Dass hier mehr eine rein physikalische als biologische Erscheinung vorliegt, scheint mir aus der wechselnden Zahl der zusammengebundenen Spermiden hervorzugehen.

Ihre Verschmelzung ist jedenfalls nur vorübergehend. Nachdem die Zellen von den primären Granulationen frei werden, erhalten sie wieder ihre Selbständigkeit, was ich aus der Tatsache schliesse, dass in den weiteren Abschnitten der Vagina die vollständig ausgebildeten sekundären Spermiden schon ganz isoliert liegen und ihre Grenzen erhalten, sogar wenn sie durch gegenseitigen Druck polygonal werden. Solange aber in den Spermiden noch einige primäre Granulationen vorhanden sind, sind sie in der geschilderten Weise verschmolzen, und da, wo sie sehr dicht aneinander liegen, vereinigen sie sich auch zu noch grösseren Komplexen.

Beim Vergleich der ausgestossenen Granulationen mit den intensiv gefärbten Körnchen des netzförmigen Wandbelages bemerkt man ihre volle Identität. Aus diesem Grunde kann man annehmen, dass die ausgestossenen Granulationen in den Wandbelag hineingeraten und hier einer allmählichen Resorption unterliegen, welche sich äusserlich durch die verminderte Eisenhämatoxylinfärbung der Granulationen äussert. Ich glaube aber nicht, dass der Wandbelag die Granulationen auf dem amöboiden Wege verschlingt. Ich sehe in der Struktnr der Netzschicht eine Einrichtung, um die Granulationen zu fangen, wie die Fliegen im Spinnennetz gefangen werden, also nur diejenigen Granulationen, welche zufällig in Kontakt mit der inneren Fläche der Netzsubstanz treten.

III. Spermiden im Uterus und Spermien in der Samentasche.

Der unpaare Uterusteil unterscheidet sich gegen die Norm, wie ich schon oben gesagt hatte, durch seine grössere Länge und zeigt an den Querschnitten ein Gebilde, dessen Sinn nur nach der Betrachtung der ganzen Schnittenserie des unpaaren Uterus klar wird. Es ist eine Hülle, welche die ganze Ansammlung der sekundären Spermiden umgibt und sie von dem Wandbelag des Uterus trennt (Fig. 2 und 4, Taf. XI). Ich bezeichne diese Hülle als Spermidensack. Jenseits des Spermidensackes liegt eine Schicht körniger Sekretmasse, welche sich zwischen den Spermidensack und die Kuppen der Epithelzellen der Uteruswand hineinschiebt.

Die Epithelzellen der Uteruswand bieten ein ganz unerwartetes Aussehen dar. An Stelle der typisch in diesem Gebiet vorkommenden Zottenzellen mit niedrigen und breiten Zotten sieht man hier die Zellen, welche gerade den Zottenzellen der Spermidenblase des Männchens ähnlich sind. Es sind nämlich Zotten, welche an ihren Kuppen mehrere fadenförmige Fortsätze, die ich lieber Geisseln nennen möchte, entsenden. Die Ähnlichkeit bleibt aber bei genauer Untersuchung nur in diesem einzigen Punkt bestehen, in vielen anderen Beziehungen besitzen die uterinen Geisselzellen ihre eigenen Züge (Fig. 14, Taf. XII).

Gemeinsam mit den Geisselzellen der Spermidenblase ist noch die Abwesenheit der eigentlichen Zellgrenzen (Fig. 16, Taf. XIII). Die Zellterritorien werden aber nicht nur durch die Zotten markiert, sie sind auch in der allgemeinen äusseren protoplasmatischen Schicht gut unterscheidbar. Die Zotten sind annähernd sechseckig in der Basis, mit welcher sie von der äusseren protoplasmatischen Schicht entspringen. Entsprechend dem Mittelpunkt des Sechseckes liegt in der Basis der grosse Kern. Auf der Kuppe wird jede Zotte abgerundet und sendet die erwähnten Geisseln aus, welche die dazwischen liegende Sekretmasse durchsetzen und bis an die Wand des Spermidensackes reichen. Sie ziehen hier nicht streng radial, sondern biegen sich in der Richtung nach aufwärts; aus diesem Grunde werden sie an Querschnitten des Uterus quer oder schräg durchgeschnitten; nur ihre meistens verbreiterten und kegelförmigen Anfangsabschnitte werden längs getroffen. Alle Räume zwischen den Geisseln werden mit einer Sekretmasse ausgefüllt, welche aber kein formloses

Gerinnsel darstellt, sondern im grossen und ganzen aus den kleinen Sekretbläschen mit einem körnigen Inhalt besteht (Fig. 5, Taf. XI).

Diese Bläschen sind wahrscheinlich mit einem flüssigen Sekret angefüllt, in welchem nur kleine Mengen der koagulierbaren Substanzen vorhanden sind. Viel seltener lassen sich noch andere grössere Sekretkugeln bemerken, welche ganz aus dem körnigen oder sogar homogenen Niederschlag bestehen (Fig. 23, Taf. XIII). Man kann dabei grosse Kugeln von zweierlei Art unterscheiden — die Kugeln einer Art färben sich sehr intensiv mit Eisenhämatoxylin, andere aber nicht.

Die Flüssigkeit, in welcher die Sekretbläschen und die Sekretkugeln flottieren, scheint auch ziemlich reich an den koagulierbaren Substanzen zu sein, denn man sieht auf dem Präparat überall den körnigen Niederschlag zwischen den Sekretbläschen und den Zellfortsätzen.

Ich kehre wieder zur Beschreibung des feineren Baues der Epithelzellen der Uteruswand. Die Zellterritorien der einheitlichen äusseren protoplasmatischen Schicht werden, wie ich schon oben bemerkte, erstens durch Kerne bestimmt. Auf den Querschnitten des Uterus sind die Kerne oval, sehr chromatinarm, mit einer oder mehreren Nukleolen. Auf den tangentialen Schnitten der Uteruswand kann man sich überzeugen, dass die Kerne in dieser Ebene manchmal rund bleiben, manchmal aber unregelmässig begrenzt werden, sie sind aber immer ohne grosse Ausbuchtungen.

Die allgemeine protoplasmatische Schicht stellt eigentlich das syncytiale Gebilde dar, wird aber entsprechend den Zotten in die einzelnen Territorien zerteilt. Jedes Territorium (Fig. 16, Taf. XII) bildet eine Basalplatte, welche der Basis der Zotte entspricht. Die Kerne liegen meistens in diesen Basalplatten, welche aus einem dichten, sehr wenig mit Eisenhämatoxylin färbbaren Protoplasma bestehen, sich aber sehr intensiv mit sauren Farbstoffen färben lassen.

Diese dichten Basalplatten werden voneinander durch die Zwischenstränge abgegrenzt, welche aus weniger dichtem und heller sich färbendem Protoplasma bestehen. Man muss aber diese Stränge in keiner Weise für die interzellulären Räume halten. Von den Zwischenräumen ist in der äusseren Plasmaschicht keine Spur vorhanden.

In den Basalplatten verlaufen die Stützfasern, welche verschieden dick sind und sich mit Eisenhämatoxylin färben. Sie verteilen sich in der Basalplatte allseitig um den Kern, der von ihnen ganz umgeben erscheint. Auf den tangentialen Schnitten (Fig. 6, Taf. XI) kann man wahrnehmen, dass die Stützfasern wie von zwei Zentren aus, welche über und unter dem Kern liegen, nach allen Seiten hin divergieren und dabei durch die helleren Zwischenstränge hindurch von einer Basalplatte in die andere übergehen. Sie verlaufen nicht streng gerade, sondern vielmehr ungleichmässig wellenweise. Sie sind nicht nach der ganzen Länge gleich dick. Noch weniger regelmässig als die Basalplatten werden die Zotten begrenzt. Auf den tangentialen Schnitten zeigen sie Ausbuchtungen und Ausstülpungen; einige sind annähernd rund, andere ausgezogen, dabei steht ihr längster Durchmesser längs oder quer oder schräg zur Längsachse des Uterus.

Im basalen Teil der Zotte findet sich dasselbe acidophile Protoplasma wie in der Zellplatte, nur ohne Stützfasern. Der innere Teil der Zotte zeichnet sich durch körniges Plasma aus. Die Körnchen lassen sich sehr intensiv mit Eisenhämatoxylin färben. Ausserdem treten hier die hellen Vakuolen in noch sehr geringer Zahl auf.

Die Geisseln bieten in ihrem Bau dieselben Verhältnisse (Fig. 16, Taf. XIII) wie die innere Hälfte der Zotten, sie sind also körnig und enthalten nicht zahlreiche Vakuolen. Sie sind von verschiedener Dicke und wenn man ihre freien Enden längs durchgeschnitten sieht, sind sie manchmal am Ende keulenartig verdickt.

Die Wand des Spermidensackes besteht aus einer äusseren und einer inneren Schicht (Fig. 4, Taf. XI). Die äussere Schicht enthält die modifizierten Epithelzellen: ihre Kerne sind rund oder oval und sehen meistens normal aus, doch sind auch einige pyknotisch verändert. Der Zellkörper hat die Form der niedrigen und breiten Zotte. Das Plasma der Zotte besteht aus einer körnigen, dunkel gefärbten Substanz, welche in ihrer oberflächlichen Schicht mehr oder minder vakuolisiert wird. Kleinere Vakuolen sind mit dem schwach sich färbenden Inhalt gefüllt, grössere scheinen auf dem fixierten Präparat ganz leer zu sein und manchmal enthalten nur einzelne kleine Körnchen.

Manche Zellen gehen ohne Grenze ineinander über, andere werden voneinander durch Vakuolenreihen oder durch die Stränge

des veränderten Plasmas abgegrenzt. Eigentliche Zellgrenzen, wie Interzellularlücken, fehlen hier ebenso wie im Epithel der Uteruswand. An manchen Stellen sind die Zotten so abgeplattet, dass die äussere Grenze der Wand des Spermidensackes ganz glatt erscheint. Die innere Schicht seiner Wand besteht aus einer kontinuierlichen, durch Spalten und rundliche Hohlräume durchsetzten Masse, welche aus feinsten Fäden zusammengesetzt wird; die Fäden werden miteinander durch die homogene oder körnige Grundsubstanz zusammengeklebt. Die Differenzierung und die Trennung beider Schichten voneinander sind nicht überall in gleicher Weise ausgesprochen. Die Zellen können tief in die faserige Schicht eingesenkt werden, können sogar ganz fehlen, dann bleibt nur die dünne Faserschicht (Fig. 5, Taf. XI).

Die sekundären Spermiden, welche im Spermidensack liegen, sind hier schon ganz frei von den primären Granulationen. Die Schicht der sekundären Granulationen und die zentralen Mitochondrien werden so scharf voneinander abgegrenzt, dass man jetzt mit grösserem Recht als bei den primären Spermiden von einem Mitochondrienkörper sprechen könnte. Die Körnchen des Mitochondrienkörpers sind so dicht aneinander gelagert, dass bei schwacher Vergrösserung die ganze Mitochondrienschicht mit dem Kern als einheitliches Gebilde aussieht (Fig. 13, Taf. XII). Das kommt davon, dass der helle Hof um den Kern, welcher in den primären Spermiden vorhanden ist, in den sekundären fehlt.

Soviel ich auf meinen Serienschnitten übersehen kann, beginnt der Spermidensack genau an der Stelle, an welcher die Vagina in den Uterus übergeht. Es scheint sogar, dass die innere Schicht des Spermidensackes die unmittelbare Fortsetzung der Netzsubstanz der Vagina darstellt. In der Übergangsgegend ist die Faserschicht der Spermidensackwand besonders mächtig. Der Binnenraum des Sackes wird im Übergangsgebiet mit den noch nicht von den primären Granulationen befreiten Spermiden gefüllt, welche hier teilweise isoliert, meistenteils aber zu grossen Haufen zusammengeschmolzen sind (Fig. 3, Taf. XI). Die Epithelzellen der Uteruswand gehen auf die äussere Seite der Faserschicht. Das untere Ende des Hohlraumes des Uterus wird also durch diese Zellen und durch die Faserschicht von der Lichtung der Vagina vollkommen abgeschlossen. Dadurch entsteht ein kurzer und enger Grenzsack des Uterus (Fig. 3, Taf. XI). Beide einander

zugekehrten Oberflächen dieses Grenzraumes werden von ähnlichen Zottenzellen (Fig. 3, Taf. XI) bedeckt, welche auch an der Uteruswand keine Geisseln tragen. Sie sind niedrige Zottenzellen und so angeordnet, dass die Kuppen der Zellen des Spermidensackes zwischen die Zotten der Uteruszellen hineingreifen. Aus diesem Grunde bleiben vom Grenzsack eigentlich nur die engen zwischenzelligen Spalten, welche mit dem körnigen Sekret angefüllt sind. Abgesehen von den fadenförmigen Fortsätzen gleichen die Epithelzellen des Grenzsackes in ihren übrigen Beziehungen den Uterusepithelzellen. Ihr Plasma ist auch körnig und mit einem grossen Kern versehen; die Zellgrenzen fehlen hier auch. In den äusseren Schichten ihrer Basalplatten verläuft eine Menge Stützfibrillen, die meistens nach aussen vom Kern liegen. Diese äusseren Zellen gehen durch Übergangsformen in die Geisselzellen des Uterus über.

Die Epithelzellen des Spermidensackes zeigen schon im Grenzraum des Uterus die Merkmale der Veränderungen, welche sich mit ihnen weiter im Uterus vollziehen. Sie sind voneinander in keiner Weise abgegrenzt. In ihren Basalplatten, welche der inneren Faserschicht anliegen, sind auch die Stützfasern bemerkbar. Die Stützfasern verschwinden in ihnen in den Abschnitten, in welchen schon die Geisselzellen an der Uteruswand vorkommen.

Nach dem oben Gesagten kann man behaupten, dass die Epithelzellen des Spermidensackes vom Uterusepithel abstammen. Sie stellen wahrscheinlich die zurückgebogene Epithelschicht des Uterus dar, während die innere Faserschicht die Fortsetzung der vaginalen, epithelialen Schicht zu sein scheint.

Der Spermidensack zieht durch die ganze Länge des unpaaren Uterusteiles, aber in seinem oberen Abschnitt wird der Sack mehrkammerig. Ich sehe ihn auf den Querschnitten sich in zwei oder drei Kammern teilen, deren Zwischenwände hauptsächlich durch die innere faserige Schicht gebildet werden; die Epithelzellen bleiben aber auf der äusseren Seite des ganzen Sackes immer erhalten; auch ihre Kerne sind normal. Die Kammern sind so prall mit den sekundären Spermiden angefüllt, dass sie vom gegenseitlichen Druck alle polygonal werden. An vielen Stellen wird die allgemeine äussere Wand des Spermidensackes hier aufgelöst. Die Spermiden gelangen durch die vorhandenen Öffnungen in den eigentlichen Hohlraum des Uterus. Dank der Aufhebung des gegenseitigen Drucks runden sich die Spermiden im Uterus wieder.

Die blinde Kuppe des Spermidensackes besteht aus der verdickten inneren Faserschicht, welche auch mit den äusseren Zottenzellen bedeckt bleibt. Die Zotten sind aber hier ganz niedrig, und das Protoplasma der Zellen sieht sehr dicht und körnig aus.

Im allgemeinen stellt der Spermidensack, nach meinen Beobachtungen, eine Vorrichtung dar, welche dazu dient, um die sich aus den primären in die sekundären verwandelnden Spermiden aufzubewahren. Wenn an Stelle der Spermiden die Spermien wären, könnte man diesen Sack ein Receptaculum seminis nennen — im gegebenen Fall aber wird es besser sein, sich einfach auf den Namen „Receptaculum" zu beschränken.

Das Receptaculum oder der Spermidensack dehnt sich also von der uterovaginalen Grenze bis zur Teilungsstelle des Uterus aus. Seine genaue Länge kann ich leider nicht mitteilen.

Wie an der Vagina, sind am Uterus die äusseren Muskelzellen vollständig verschwunden, und bleibt nur die glatte und feste Basalmembran erhalten. An ihrer äusseren, freien Oberfläche konnte ich gar keine Gebilde finden, welche die Reste der Muskelzellen oder der Nervenzellen (Zacharias, 29) sein könnten.

In den paarigen Abschnitten des Uterus bildet die Basalmembran auch die einzige äussere Begrenzung der Wand. Sie wird hier von einer vakuolisierten allgemeinen plasmatischen Schicht ausgekleidet, welche die Basalplatten der Epithelzellen bildet. Die Zellterritorien oder die Basalplatten werden auch hier nur nach den Kernen unterscheidbar. Im grossen und ganzen sind die Zellen denjenigen des unpaaren Abschnittes des Uterus ähnlich, ihre Geisseln werden aber schon strenger radial angeordnet und nur ihre Enden biegen und verflechten sich. Von einem solchen Geflecht der Geisselenden wird der Binnenraum des Uterus begrenzt, dessen Inhalt die körnigen Niederschläge, die Sekretbläschen, die Sekretkugeln und die sekundären Spermiden bilden. Die Zahl der Spermiden ist hier nur sehr gering; im Geisselgeflecht sind sie aber immer in einer verhältnismässig beträchtlichen Menge vorhanden (Fig. 15, Taf. XII).

Bei günstiger Färbung der fadenförmigen Fortsätze resp. Geisseln findet man fast in jedem Fortsatz eine Stützfaser, welche sich (Fig. 17, Taf. XIII) früher als das umgebogene Geisselende auf-

löst. Die Stützfaser entsteht aus dem Stützfasergeflecht, welches sich im Bereich des Kernes befindet. Die Stützfasern der Geisseln müssen also erst die Zotte durchqueren, um in den radialen Teil der Geissel zu gelangen (Fig. 17, Taf. XIII). Die Geisseln haben also ihre Wurzeln. Soviel ich auf dem überlebenden Uterusteil bei der ersten Untersuchung sehen konnte und auf Grund der morphologischen Verhältnisse scheint mir die Vermutung ganz zulässig, dass die Geisseln Bewegungen ausführen, welche am besten mit denen der Flimmerhaare zu vergleichen sind. Weitere Beweise einer flimmernden Funktion der Geisseln will ich noch später geben, jetzt aber noch bemerken, dass den Geisseln ebenso wie den Zotten auch eine ausgesprochene sekretorische Funktion zukommt.

Auf Schnitten, welche den mittleren Abschnitten der Uteri angehören, kann man eine ganze Reihe von Veränderungen an den Zotten und ihren Fortsätzen beobachten, welche nach meiner Meinung nur den aufeinander folgenden Stadien eines sekretorischen Vorganges entsprechen können.

Die sezernierenden Geisseln enthalten helle Vakuolen (Fig. 19 und 20, Taf. XIII). Neben ihnen finden sich aber nur in geringerer Zahl die sich intensiv mit Eisenhämatoxylin färbenden glänzenden Körperchen (Fig. 19, Taf. XIII). Die Vakuolen und die Körperchen erscheinen auch in den feineren Geisseln. Manchmal nimmt die Vakuole die ganze Dicke der Geissel ein. Die sezernierenden Geisseln biegen sich in allermöglicher Weise und verflechten sich durcheinander; sie können auch, wenn jedoch selten, sich teilen. Nun beginnt die Veränderung ihrer oberflächlichen Schicht, welche heller wird und schliesslich sich in eine ununterbrochene Schicht der hellen Vakuolen umwandelt (Fig. 20, Taf. XIII). In solcher Weise bildet sich um jede Geissel eine Alveolarschicht, so dass sie perlschnurartig aussieht. Ihre Oberfläche, welche entsprechend den Vakuolen kleine Vorwölbungen bildet, wird mit einem zarten Häutchen umgeben. In den meistenteils etwas verdickten freien Enden der Geissel sammeln sich grössere Vakuolen an. Ich kann dabei gleich bemerken, dass einen ähnlichen, sehr zierlichen Bau auch die fadenförmigen Fortsätze der Spermidenblase annehmen können und dabei noch eine regelmässigere Anordnung der Vakuolen als die Geisseln der Uteruszotten zeigen. Solche alveoläre Schicht in den Geisseln der Spermidenblasenzellen hat

schon v. Kemnitz abgebildet, aber, wie ich aus seiner Beschreibung schliesse, ihre Bedeutung nicht ganz richtig verstanden.

Die sezernierenden Geisseln sind also aus einer alveolären Schicht und einem Achsenstrang zusammengesetzt. v. Kemnitz hat im Achsenstrang der Geisseln der Spermidenblasenzellen Glykogenkörnchen gefunden. Bei den uterinen Geisseln ist der Achsenstrang nach meinen Beobachtungen sehr dicht und feinkörnig. Irgendwelche Vakuolen, welche den bei der Bearbeitung gelösten Glykogenkörnchen entsprechen könnten, habe ich nicht gesehen. Nur an der Oberfläche des Achsenstranges, also zwischen demselben und den Alveolen, liegen gröbere Körnchen, welche sich in den Ecken zwischen den Alveolenwänden befinden und vielleicht Glykogenreste darstellen. In der oberflächlichen Schicht des Achsenstranges verläuft bei noch wenig durch Sekretion deformierten Geisseln die oben erwähnte Stützfaser. Ausserdem ist der Achsenstrang mit spärlichen Vakuolen und glänzenden Körperchen versehen.

Die Alveolarschicht setzt sich auf die Zotten fort, wird aber hier weniger regelmässig, da die Zotten meistens in den sezernierenden Gegenden recht stark vakuolisiert werden, so dass die Alveolarschicht mit den tiefer liegenden Vakuolen verschmilzt. Dabei lässt sich bemerken, dass die oberflächlich liegenden Vakuolen die grössten sind. Aus diesem Grunde glaube ich, dass in den Zotten die Vakuolen in der Tiefe der Zottensubstanz zuerst auftreten und sich allmählich der Oberfläche bei allmählicher Vergrösserung nähern (Fig. 19 und 20, Taf. XIII).

Ich finde an manchen Stellen ein überzeugendes Bild der Tropfensekretion oder Bläschensekretion, welche sich darin äussert, dass alle Zwischenräume der Wandbekleidung im Uterus mit einer schaumigen Sekretmasse angefüllt sind. Die Schaumbläschen (Fig. 18, Taf. XIII) sind in der Richtung von aussen nach innen immer grösser, die kleineren Bläschen liegen den Zotten und den Geisseln an. An manchen Stellen kann man eigentlich keine Grenze zwischen der schaumigen Masse und der Alveolarschicht der Zotten bemerken, beides scheint ein einheitliches Gebilde zu sein. Von den Geisseln kann man Ähnliches nicht sagen, da die äussere Hülle der Alveolarschicht sich immer scharf von der Sekretmasse abhebt. Deswegen glaube ich, dass die schaumige Sekretmasse hauptsächlich aus den Zotten entsteht, indem die

Sekretvakuolen der Zotten sich von der Oberfläche derselben abtrennen, um im Hohlraum des Uterus weiter zu wachsen. Sie zerfallen schliesslich im Uterus, und der flüssige Inhalt der Bläschen vermengt sich mit der Flüssigkeit des uterinen Hohlraumes.

Die Bläschen scheinen einen ziemlich dickflüssigen Inhalt zu besitzen, denn man sieht in ihnen noch kleinere sekundäre Vakuolen mit selbständigen Wänden und wahrscheinlich mit noch flüssigerem Sekret. Man sieht manchmal ein solches sekundäres Bläschen fast das ganze primäre Bläschen ausfüllen, so dass von der Substanz des letzteren nur eine schmale körnige Zone bleibt. In anderen Fällen schliesst das primäre Bläschen in sich viele kleinere sekundäre ein. Wenn die sekundären Bläschen nicht vorhanden sind, sammeln sich die Körnchen hauptsächlich an der inneren Seite des Bläschens. Die Körnchen scheinen die mit den Vakuolen abgerissenen Körnchen des Protoplasmas der Zotten zu sein. Es ist nach meiner Meinung sehr bemerkenswert, dass im Hohlraum des Uterus die Sekretbläschen der beschriebenen Art ausserhalb der Geisselschicht nur selten vorhanden sind. Ihre Auflösung erfolgt wahrscheinlich schon in den Zwischenräumen der Geisseln. Aus diesem Grunde sieht man in anderen Gebieten, wo die Bläschensekretion aufgehört hat, nur einen körnigen Niederschlag zwischen den Geisseln.

Nach meiner Meinung ist dieser Niederschlag nicht ausschliesslich durch die Fixation entstanden, sondern entspricht dem vitalen, körnigen Charakter des Sekretes, da im freien Hohlraum des Uterus auf demselben Querschnitt der körnige Niederschlag fehlt oder ganz anders aussieht; er ist äusserst feinkörnig, fast homogen. Ich glaube also, dass die plasmatischen Körnchen, welche als Struktureinheiten in den Zotten entstehen und die Vakuolenbildung begleiten, noch lange Zeit im Sekret erhalten bleiben und sich dabei allmählich verändern. Wenn dem Gesagten zufolge die Sekretbläschen das Erzeugnis der Zotten sind, werden die Geisseln beim Sezernieren auch beteiligt sein. Ihre Alveolarschicht ebenso wie die im Achsenstrang vorkommenden Vakuolen sprechen sehr dafür. Man kann auch annehmen, dass der Durchtritt der Flüssigkeit aus den Vakuolen in die umgebenden Zwischenräume durch die äusseren Häutchen der Alveolarschicht auf osmotischem Wege geschieht. Für die Teil-

nahme der Geisseln an der Sekretproduktion sprechen nach meiner Meinung die Deformationen und Substanzverluste der Geisseln an den Stellen mit besonders lebhafter Bläschenabsonderung.

Die Bläschensekretion tritt, wahrscheinlich, nur als eine vorübergehende Erscheinung auf, da sie nicht überall in den Uteri zu sehen ist; manchmal lässt sie sich sogar nur in einer Hälfte desselben Querschnitts nachweisen. Nach den morphologischen Merkmalen zu urteilen, vollzieht sie sich manchmal nur langsam, in anderen Fällen aber sehr stürmisch, so dass die ganze Zotte schaumartig erscheint. Dabei verändern sich die Geisseln auch sehr stark. Sie werden dünn, die Stützfaser im Achsenstrang verschwindet, die Alveolarschicht vergrössert sich auf Kosten des Achsenstranges. Man kann noch beobachten, dass die Geisseln unter dem Druck von der Seite der Sekretbläschen abgerissen werden und sich in der Sekretflüssigkeit auflösen. An den Stellen, wo die Bläschensekretion noch nicht aufgetreten ist, kann man noch eine andere Modifikation auffinden, welche ich als die Tropfensekretion bezeichnen möchte und welche sich in der Bildung von Sekretkugeln äussert. Die Sekretkugeln bilden sich auf den Geisseln und sind von zweierlei Art: körnige und homogene.

Am einfachsten verhalten sich (Fig. 21, Taf. XIII) bei ihrer Entstehung die körnigen Sekretkugeln. Sie bilden sich meistens an dem freien Ende der kürzeren Geisseln. Das ohnehin meistens verdickte Ende des Fortsatzes schwillt in Form eines runden Köpfchens auf und füllt sich mit einem körnigen modifizierten Protoplasma. Schliesslich trennt sich die verdickte Partie der Geissel ab und gerät in die allgemeine Sekretflüssigkeit, wo man sie noch lange in der Form einer freiliegenden körnigen Kugel bemerken kann. Von den Sekretbläschen unterscheiden sich die Kugeln dadurch, dass sie vollständig von Körnern angefüllt werden, welche sich intensiv mit Eisenhämatoxylin färben lassen. Nach der Bläschensekretion, welche später in derselben Gegend vorkommen kann, bleiben die Sekretkugeln noch lange völlig intakt zwischen den Bläschen erhalten. Im freien Hohlraum des Uterus sind sie nur selten vorhanden.

Die Sekretkugeln mit einem mehr homogenen Inhalt, welcher mit dem Eisenhämatoxylin wenig färbbar ist, bilden sich auch an den kurzen Geisseln oder an ihren seitlichen Ästchen; die

zugehörigen Zotten und Geisseln sind vom Haus aus von einem minder körnigen Protoplasma zusammengesetzt, als die übrigen Zotten. Die Stützfaser im Achsenstrang fehlt solchen Geisseln, auch in der Basalplatte wird die Menge der Stützfasern sehr reduziert. Der Achsenstrang sieht fast homogen aus und bleibt nach der Eisenhämatoxylinfärbung gelblich gefärbt. Nur eine dünne Rindenschicht des Achsenstranges, welche wahrscheinlich die Glykogenkörnchen enthält, bleibt körnig und intensiv gefärbt. Das homogene Protoplasma wird stark acidophil. Nun bildet sich am Ende der Geissel (Fig. 22, Taf. XIII) oder ihres Seitenästchens (Fig. 23, Taf. XIII) eine Kugel; sie entsteht aus dem von Anfang an homogenen acidophilen Protoplasma, welches sich in das ebenso acidophile Sekret umwandelt. Die äussere körnige Schicht des Achsenstranges bildet schon früher die Hülle der Sekretkugel und die Verdickung an der inneren Seite derselben. Diese Verdickung der Kugelhülle färbst sich sehr schwarz mit Eisenhämatoxylin. Die Sekretmasse wird von den protoplasmatischen Fädchen durchsetzt, welche ein dichtes Geflecht neben dem Stiel der Kugel bilden. Schliesslich findet man solche Kugeln frei zwischen den Fortsätzen liegen. Die homogene Sekretsubstanz, welche die Kugel füllt, wird dünnflüssig, in derselben entstehen helle Fleckchen und Vakuolen. Wahrscheinlich werden die Kugeln noch zwischen den Geisseln aufgelöst, da ich sie nur äusserst selten im freien Uterusraum sehen konnte.

Überall da, wo die Bläschen oder die Kugeln sich bilden, sind in den Fortsätzen die Stützfasern meistens nicht vorhanden, wie ich schon oben bemerkte. In die Sekretmasse sind die sekundären Spermiden eingeschlossen, aber meistens nur zwischen den umgebogenen inneren Enden der Geisseln. Im freien Hohlraum liegen sie meistens gruppenweise und in geringer Zahl.

Unter den typischen, sekundären Spermiden finden sich im Uterus auch solche, welche wahrscheinlich noch primäre Granulationen mit sich führen; sie befreien sich erst jetzt von denselben. Es finden sich nämlich im Sekret neben den Spermiden manchmal schwarz mit Eisenhämatoxylin gefärbte Körnchen von der Grösse der sekundären Granulationen. Nun sind auch in den Geisseln überall die spärlichen schwarzen Körnchen bemerkbar (Fig. 19 g, Taf. XIII), welche an Färbung und Durchmesser sehr den primären Granulationen ähnlich sind. Ich meine, dass diese

Körnchen die von den Geisseln aufgenommenen primären Granulationen sind. Manchmal sind um dieselben Verdauungsvakuolen sichtbar. Die primären Granulationen erfahren also dasselbe Schicksal wie die Zytophoren im Gonadenrohr des Männchens — sie werden von Wandzellen gefressen.

Schon im mittleren Teil, regelmässiger aber im oberen Teil des Uterus, kommen die Stellen vor, wo die Geisseln ganz gerade (Fig. 15, Taf. XII) von ihrer Basis bis zum Ende verlaufen und nur an der Grenze nach dem zentralen Hohlraum sich leicht umbiegen und untereinander verflechten. In dieser Beziehung wiederholen sich die Verhältnisse, welche wir erst im unteren Teil des Uterus gesehen hatten; die Geisseln des oberen Uterusteils sind aber sehr lang, stehen dicht nebeneinander und sind einigermassen bündelartig angeordnet. Die Alveolarschicht wird meistens in ihnen sehr gut differenziert und die Stützfasern sind auch vorhanden.

Die Sekretproduktion hört im Gebiet mit solchen Geisseln auf, wenigstens sieht man hier keine Bläschen oder Tropfensekretion. Die körnigen Sekretkugeln liegen hier nur frei zwischen den Geisseln. Die Sekretvakuolen sind in den Zotten und den Achsensträngen sehr spärlich. Alles spricht dafür, dass in diesen Abschnitten des Uterus (Fig. 15, Taf. XII) die Sekretflüssigkeit schon ausgeschieden worden ist und eventuell die andere Funktion der Geisseln die Oberhand gewinnt. Die Geisseln solcher Art finde ich auch weiter bis zum oberen Uterusende. Zwischen ihnen sind grosse Anhäufungen von sekundären Spermiden eingeschlossen. Im freien, hier sehr engen Hohlraum des Uterus liegen die sekundären Spermiden, untermischt mit den grossen und kleinen körnigen Sekretkugeln und Bläschen. Die Zotten sind in diesen Uterusabschnitten ebenso hoch wie im übrigen Uterus, aber enger und mit kleineren Kernen versehen.

Dieses Aussehen bewahrt der Bau des Uterus bis zur Samentasche, welche schon lange die Aufmerksamkeit der Forscher durch ihre hohen keilförmigen Zotten der Wandzellen auf sich gezogen hat. Dieselben Zellen wurden bei Ascaris megalocephala von mir und von anderen entdeckt und über die Beziehungen der Zotten zu den Spermien Vermutungen ausgesprochen. Bei dem betreffenden Exemplar von Ascaris lumbricoides fehlen die Eier im freien Hohl-

raum der Samentasche ganz, nur einige sind zwischen den Zottenkuppen zu bemerken.

In der Samentasche sind auch ausserhalb der Basalmembran die Muskelzellen vorhanden, die hier typisch entwickelt sind. Der innere Wandbelag der Samentasche stellt ebenso wie im Uterus die einheitliche plasmatische Platte dar, welche ebensowenig in einzelne Zellen geteilt wird, wie im Uterus. Die Zotten sind also keine echten Zellen, sondern nur zellenähnliche Gebilde, bei welchen man die Basalplatte und die eigentliche Zotte unterscheiden kann.

Die Zotten und die in den Basalplatten vorhandenen Kerne bestimmen die Zellterritorien. Die basale Platte wird mit den Stützfasern versehen, welche nach allen Richtungen verlaufen und die Kernzone frei lassen. Sie können nur in die äussere Hälfte der Zotte eintreten. Dieses System (Fig. 26, Taf. XIII) von Stützfasern möchte ich als Zottensystem bezeichnen, im Gegensatz zu dem anderen System, welches entsprechend den nicht vorhandenen Zellgrenzen in den basalen Platten verläuft. Ich bezeichne diese Fasern als intermediäres System. Es besteht aus den Fasern, welche in der innersten Schicht der plasmatischen Platten, welche sich zwischen den Zotten befinden, verlaufen. Die vorwiegende Richtung der intermediären Fasern ist eine zirkuläre; es gibt auch hier feine Fasern, welche aus der Basalplatte in die äussere Hälfte der Zotte hineindringen. Die keilförmigen Zotten bestehen aus dem stark vakuolisierten Protoplasma, welches an der Zottenkuppe sehr reich an Körnchen ist. Die Körnchen färben sich meistens sehr intensiv mit Eisenhämatoxylin. Die äussere Begrenzung der Zotte ist nicht immer gut sichtbar, da sie mit einer Sekretmasse umgeben wird, welche die Spermien einschliesst. An passenden Stellen kann man bemerken, dass die Spermien meistenteils nicht bis an die Oberfläche der Zotte gelangen, sondern von ihr durch die Schicht der Sekretmasse abgetrennt bleiben.

In den Zellen zwischen den Zotten liegen neben den Basalplatten derselben die Sekretkugeln, welche sich durch die feine Körnelung auszeichnen. Sie unterscheiden sich von den grobkörnigen Sekretkugeln des Uterus durch ihre neutrale, graue Eisenhämatoxylinfärbung und die Abwesenheit von sekundären Vakuolen. Sie zeigen oft auch eine unregelmässige, lappige Form. Manchmal liegen sie auch näher zum freien Hohlraum

der Samentasche zwischen den Zottenkuppen. Über ihre Entstehung habe ich keine direkten Beobachtungen. Nach einigen Merkmalen zu schliessen, sind sie Erzeugnisse der allgemeinen plasmatischen Schicht, welche die Basalplatten der Zotten bildet. Sie scheinen klebrig zu sein, da an ihrer Oberfläche sehr oft die Spermien haften.

In der Samentasche sieht man die verschiedenartigsten Formen von Spermien (Fig. 25, Taf. XIII), welche ich für eine ununterbrochene Reihe von Entwicklungsstufen derselben halten möchte.

Erstens sind es bilateral symmetrische Spermiden, welche die sphärische Form haben und dadurch (Fig. 27, Taf. XIII) den sekundären Spermiden gleichen, bis auf den Unterschied, dass der Mitochondrienkörper mit dem Kern seine zentrale Stellung aufgibt und jetzt am Rande der Zelle liegt, während die Granulationen zur Seite geschoben werden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Spermienform noch als die sekundäre Spermide angesehen werden darf, welche sich in der Übergangsphase zum Spermium befindet.

Eine weitere Veränderung der Spermide resp. des Spermiums besteht in dem Hervortreten des Mitochondrienkörpers über die Oberfläche der Zelle (Fig. 28, Taf. XIII). Dadurch entsteht der Fortsatz, in welchem später der Glanzkörper erscheint und welcher schlechthin als Schwanzteil des Spermiums angesehen werden kann (27). Das Hervortreten des Schwanzteiles geschieht in solcher Weise, dass der Abschnitt desselben zwischen dem Kern und der Kuppe des Fortsatzes weiter wächst. Die sekundären Granulationen bilden dabei den breiten Kopfteil des Spermiums.

Es ist nicht schwer, eine Reihe so gestalteter Spermiden resp. Spermien zu sammeln, welche den Beweis liefert, dass die sekundären Granulationen sich teilweise auflösen, teilweise aber zu grösseren Granulationen verschmelzen. Die Reste der Granulationen kann man oft im Kopfteil der in anderen Beziehungen schon fertigen Spermien (Fig. 29 und 30, Taf. XIII) sehen. Niemals aber, bei allen ihren Veränderungen im Kopfteil der Spermien, färben sich die Granulationen mit Eisenhämatoxylin, und mit sauren Anilinfarben werden sie nur blass gefärbt. Schliesslich verkleinern sie sich im Kopfteil und verschwinden vollständig. Die Verkleinerung und Auflösung kommt in verschiedener Weise

vor, deswegen wird der Kopfteil sehr verschiedenartig gestaltet, dabei sind die Granulationen manchmal nicht an der Oberfläche, sondern im Inneren des Kopfteiles zu finden.

Gleichzeitig mit den Umwandlungen der Granulationen beginnt die neue Verteilung der Mitochondrien. In den ersten Stadien der Umwandlung liegen die Mitochondrien nicht nur im Mitochondrienkörper, sondern auch zwischen den Granulationen im Kopfteil. Sie sammeln sich aber zuletzt hauptsächlich im Kopfteil des Spermiums und bilden hier an der Grenze mit dem Schwanzteil die sich von letzterem scharf unterscheidende Zone (Fig. 31, Taf. XIII). Im Schwanzteil im Inneren des ehemaligen Mitochondrienkörpers lässt sich jetzt die Auflockerung der Mitochondrien bemerken, dabei tritt zwischen ihnen ein heller Hof auf. Der Kern liegt im vorderen Abschnitt des Schwanzteils, ausserhalb und hinter der dichten Kopfzone der Mitochondrien (Fig. 31, Taf. XIII).

Ich war imstande, bei demselben Exemplar von Ascaris lumbricoides, welches in Sublimat fixiert wurde, noch eine weitere Umwandlung des Schwanzteiles zu beobachten, welche darin besteht, dass derselbe sich verdickt und der helle Hof des Mitochondrienkörpers sich bis zum Kern verlängert. Der Glanzkörper fehlte aber den Spermien in meinem Fall vollständig.

Um meine Beobachtungen über die Spermienbildung bei der Ascaris megalocephala (27) zu vervollständigen, untersuchte ich die Samentasche bei vielen anderen Exemplaren von Ascaris lumbricoides. Unter diesen Spulwürmern fand ich ein Weibchen, bei welchem in der Samentasche nur ein vierter Teil der gesamten Menge Spermien mit dem Glanzkörper versehen war; die übrigen, also die meisten Spermien, konnten sehr genau den letzten Stadien der Umwandlung sekundärer Spermiden zu Spermien entsprechen.

Ich fand auch, dass die Zotten bei der weiteren Spermienentwicklung sich ebenfalls verändern. Die Stützfasern wachsen aus der Basalplatte in die Zotte weiter hinein und gelangen bis in die Kuppe derselben. Sie liegen dabei hauptsächlich in den oberflächlichen Schichten der Zotte. Die Körnchen in den Zotten vermindern sich in der Zahl, die Vakuolisierung bleibt noch sehr stark ausgeprägt, besonders wird die zentrale Partie der Zotte vakuolisiert.

Die weiter entwickelten Spermien werden schon durch keine Sekretmasse zusammengeklebt und liegen der Zotte unmittelbar an. Viele Spermien liegen aber in Haufen ganz unabhängig von den Zotten und mit den Eiern untermischt.

Es finden sich hier sehr oft die Spermien, welche ganz amöbenartig gestaltet werden. Sie haben jedenfalls kein anderes Mittel, zu den Eiern zu gelangen, als die amöboide Bewegung. Im Hohlraum der Samentasche liegen die Eier und die Spermien mit und ohne Glanzkörper. Neben den Spermien, welche eine dichte Mitochondrienzone im Kopf haben, treten hier massenhaft die Formen auf, welche eine gleichmässigere Verteilung der Mitochondrien zeigen. Bei weiterer Entwicklung erscheint im Kopf der Spermien ein von den Mitochondrien freier Abschnitt, welcher hier, wie bei Ascaris megalocephala, auch einige chromatische Körperchen, welche Hirschler für den Golgischen Apparat hält, einschliesst. Die den Zotten anliegenden Spermien sind an der Oberfläche derselben mit dicken protoplasmatischen Fortsätzen befestigt.

Der Glanzkörper erscheint im Schwanz hinter dem Kern in Gestalt eines kegelförmigen Körperchens, welches nach meiner Meinung aus dem mitochondrialen Körnchen entstehen kann. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Ascaris megalocephala wächst hier das Glanzkörperchen erst in die Breite, schneller als in die Länge, wird dabei dreieckig, resp. kegelförmig. Bei weiterem Wachstum vergrössert sich auch sein Längsdurchmesser, indem die Ränder in den Winkeln eine Abrundung bekommen.

Der Glanzkörper verdrängt bei seinem Wachstum die Mitochondrien nach der Peripherie des Schwanzfortsatzes zu, wo sie ziemlich spärlich in der dünnen Plasmaschicht des Schwanzteiles bleiben. Im Kopfteil verschwinden schliesslich die chromatischen Klümpchen, und der Kopf rundet sich ab. Der Kern wird durch den Glanzkörper in die Basis des Kopfes fortgeschoben.

Auf Grund meiner hier geschilderten Beobachtungen glaube ich für die Umwandlungen der Spermiden zu den Spermiden und für die Erscheinungen der Begattung bei Ascaris lumbricoides folgendes annehmen zu müssen.

Die Begattung scheint gar nicht einmal, wie Fauré-Fremier (5) vermutet, im Leben vorzukommen. Ich sah die schon befruchteten Eier bei viel jüngeren und kleineren Ascariden und

habe keinen Grund, zu denken, dass in meinem gegenwärtigen Fall das Weibchen zum erstenmal die Geschlechtsreife erlangte. Einmal begattet, nutzt das Weibchen die ganze Ansammlung der Spermien aus, um die entsprechende Anzahl befruchteter Eier zu produzieren. Wenn alle Spermien ausgenutzt und alle befruchteten Eier abgelegt worden sind, hört die Tätigkeit des Ovariums auf einige Zeit auf, und der Uterus wird von den Eiern frei. Man muss nur die ganze Unmasse der von den Eiern aus der Samentasche fortgerissenen Spermien ansehen, welche meistens zum Zerfall bestimmt sind, um die Richtigkeit meiner Voraussetzung zu billigen.

An der uterovaginalen Grenze wachsen die aneinander grenzenden vaginalen und uterinen Epithelzellen in der Form der zylindrischen Falte im Uterusraum bis zum Ende des unpaaren Uterusabschnittes. An ihrer Kuppe wird die Falte vom Uterusraum so abgeschlossen, dass ein blinder Spermidensack entsteht. Die vaginalen Epithelzellen verlieren ihre Zotten, Kerne und Kutikula, ihr Protoplasma wird in der Vagina netzförmig, im Spermidensack wandelt es sich in die innere faserige Schicht der Wand um (Textfig. 1).

Gleichzeitig wandelt sich das syncytiale Epithel im Uterus

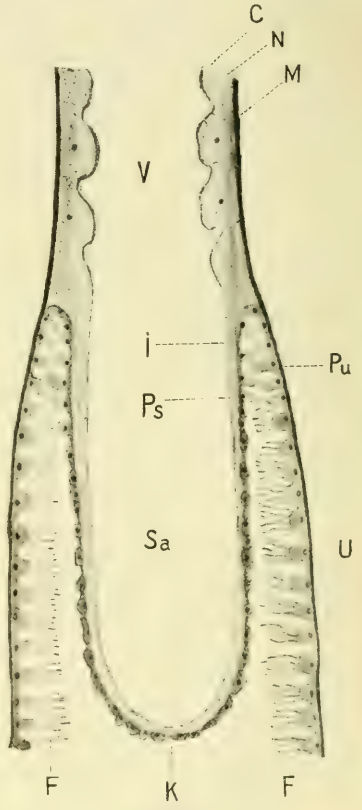


Fig. 1.

Schematischer Längsschnitt des uterovaginalen Gebietes des Geschlechtsrohres des zur Begattung bereiten Weibchens von Ascaris lumbricoides. C = innere Kutikula der vaginalen Epithelzellen; F = Geißeln der Uteruszotten; i = innere Faserschicht des Spermidensackes; K = Kuppe des Spermidensackes; M = Basalmembran; N = vaginale Epithelzellen (Syncytium); Pu = uterine Zotten; Ps = Zotten des Spermidensackes; Sa = Hohlraum des Spermidensackes; U = Uterus; V = Vagina.

in die geisseltragenden Zotten um. In den Basalplatten derselben entwickeln sich in grösserer Zahl die Stützfasern. Die Muskulatur des Uterus, ebenso wie der Vagina, unterliegt der Atrophie, dabei verstärkt sich die kutikulare Basalmembran des Epithels und bildet die äussere Begrenzung der Vagina und des Uterus.

Nun ist das Weibchen für die Begattung fertig. Bei der Begattung füllt sich der Spermidensack mit den primären Spermiden, welche auch in der Vagina in grosser Zahl bleiben. Im Spermidensack verwandeln sich dieselben zum grössten Teil in die sekundären Spermiden um, welche dann infolge der Auflösung der Wand des Spermidensackes in den Uterusraum gelangen. Durch die Bewegung der Geisseln werden im Uterus zwei Flüssigkeitsströme erzeugt.

Der periphere Strom zwischen den fadenförmigen Fortsätzen ist nach der Samentasche gerichtet; deswegen muss im freien Hohlraum des Uterus ein Gegenstrom vorhanden sein. Zu beachten ist, dass die Fensterung der Wand des Spermidensackes nicht an der Kuppe desselben, sondern immer an seinen Seitenflächen vorkommt. Durch diesen Umstand treten die sekundären Spermiden unmittelbar in die Zwischenräume zwischen den Geisseln, also direkt in den aufsteigenden Strom ein. Mit diesem Strom werden sie bis zur Samentasche übertragen, wo sie in die klebrige Sekretmasse der Zotten gelangen. Hier kriechen sie durch amöboide Bewegung auf die Zotten und in ihre Zwischenräume. Hier entwickeln sich aus den Spermiden die Spermien. Die Zotten spielen in der Samentasche die Rolle der Sertolischen Zellen.

Wenn die Spermien schon so weit reif sind, dass ein Teil ihrer gesamten Menge die Glanzkörper besitzt, tritt das Ovarium wieder in Tätigkeit, und die Samentasche füllt sich mit Eiern, welche hier befruchtet werden. Dann erst trennen sich die reifen Spermien von den Zotten, um in den freien Hohlraum zu gelangen. Die Spermien ohne den Glanzkörper kriechen ebenfalls zu den Eiern und dienen, soviel ich an sehr grossem Material beobachten konnte, ebensogut der Befruchtung wie die Glanzkörperspermien.

Der absteigende Strom zieht natürlich einige Spermiden von der Samentasche wieder ab und führt sie mit Sekretmassen zu den unteren Uterusabschnitten, wo sie wieder in den aufsteigenden Strom gelangen können, bis schliesslich die grösste Anzahl der Spermiden zur Samentasche transportiert wird. Schliesslich muss

die Restauration der gewöhnlichen Verhältnisse eintreten, die Inanition des Spermidensackes, die Restauration der vaginalen Epithelschicht und der Muskulatur. Die Zotten im Uterus verlieren ihre Geisseln.

Ich finde durch diese Beobachtung meine früheren Angaben und Voraussetzungen über den Gang der intrauterinen Spermienumwandlungen bestätigt. Ich betrachte auch als richtig meine Auffassung der progressiven Entwicklung des Glanzkörpers. Etwas anders steht die Sache mit der Van Beneden schen Lehre.

Van Beneden (1) sah die ganze Reihe der Zwischenformen von den Spermiden bis zu den Spermien nicht. Er bemerkte im Uterus nur vier Typen von Spermien — kugelförmige, birnförmige, glockenförmige und kegelförmige. Er erwähnt auch die Übergangsformen von einem Typus zum anderen. Diese vier Grundformen mit den Übergangsformen betrachtet er als aufeinander folgende Entwicklungsstadien. Spermiden mit den Granulationen hat Van Beneden niemals beim Weibchen beobachtet. Er hält für wahrscheinlich, dass die in den Uterus gelangten Spermien einfach ihre Granulationen verlieren, um sich schliesslich in die kugelförmigen Spermien umzuwandeln.

Ich bin mit den neueren Autoren der Meinung, dass die Van Beneden schen kugelförmigen Spermien ein Kunstprodukt sind; es handelt sich hier um den Kopfteil eines Spermiums, dessen Glanzkörper abgebrochen ist. Man könnte aber nach meinen gegenwärtigen Untersuchungen denken, dass die kugelförmigen Spermien meinen sekundären Spermiden entsprechen sollen. Solche Vermutung ist aber, soviel ich nach den Zeichnungen von Van Beneden schliessen kann, nicht zulässig. Die kugelförmigen Spermien sind nach meiner Meinung die durch Fixation entstellten Spermien. Sicher ist nur die von Van Beneden angenommene Umwandlung der birnförmigen Spermien in die glocken- und kegelförmigen. Die ganze Van Beneden sche Reihe hat also nach meiner Meinung keine Bedeutung einer direkt beobachteten Tatsache, sondern nur einer glücklichen Intuition.

Fauré-Fremier (5) findet im Uterus der erwachsenen Ascaride alle vier Van Beneden schen Spermientypen, macht aber keinen Versuch, ihre Genese zu eruieren. Er hält sogar solches Unternehmen für kaum möglich, da die Mehrzahl der Spermien der regressiven Entwicklung unterliegt.

IV. Literarisches.

Fast gleichzeitig mit meiner ersten (29) Arbeit über die Spermiogenese bei Ascaris megalocephala erschien die Untersuchung von Scheben (25) und darauf 1 Jahr später dieselbe von Marcus (16). Obgleich die Beobachtungen von Scheben (25) in manchen Beziehungen auf einen falschen Weg geraten sind, werden sie in den Arbeiten späterer Autoren viel genannt und sind wegen einiger paradoxer Behauptungen bemerkenswert.

Scheben betrachtet Van Benedensche Spermientypen als pathologische oder Kunstprodukte. Er ist der Meinung, dass die Samenbildung sich eigentlich im männlichen Geschlechtsrohr vollzieht. Er nimmt den Kern mit den Mitochondrien zusammen für den eigentlichen Spermidenkern. Nach seiner Beobachtung, soll der Kern sich verlängern, indem die ihn umgebenden Körnchen verschwinden müssen. Der verlängerte Kern nimmt konische Form an, dabei wandert der chromatische Teil des Kernes (resp. der Kern anderer Autoren) aus dem kegelförmigen Kern aus. Der kegelförmige Kernteil soll zum glänzenden Schwanzkörper des Spermiums werden. Im Uterus ebenso wie in der Samentasche findet Scheben nur die kegelförmigen Spermien.

A. Mayer (17) bemerkte schon den auffälligen Widerspruch, welcher zwischen den Behauptungen von Scheben und den Zeichnungen seiner Arbeit besteht. „Betrachten wir die Abbildung", sagt A. Mayer, „so sehen wir allerdings an den Nährzellen eine grosse Anzahl von Spermatozoen haften, kein einziges aber weist den type conoide auf, d. h. nicht ein einziges besitzt einen Glanzkörper. Die Bilder entsprechen dem Text also nicht; sie zeigen vielmehr das Gegenteil. Ist die Funktion der zottenförmigen Zellfortsätze des Uterusepithels wirklich eine nutritive, so sind die an ihnen sitzenden Spermatozome ohne Glanzkörper Entwicklungsstadien, und damit wäre die Schebensche Theorie zugunsten der Van Beneden-Tretjakoffschen Auffassung widerlegt."

Der letzten Behauptung von A. Mayer kann ich nur zustimmen.

Weiter bemerkt Scheben am Spitzenpol des Spermiums ein „Spitzenstück", ein Gebilde, welches nach seiner Meinung dem typischen Acrosoma der übrigen Spermien entsprechen soll. Er findet auch gelegentlich in Ascarisspermien ein zartes Fädchen, welches aus der chromatischen Kernsubstanz austretend den protoplasmatischen Abschnitt des Spermiums durchzieht und sogar nach aussen hervortritt. Auf Grund solcher Struktur hält Scheben für sehr möglich, das Spermium von Ascaris in die Reihe der typischen mit Acrosoma, Kopf, Mittelstück und Geissel versehenen Spermien einzuordnen. Um diese Homologie noch weiter zu bekräftigen, hat Scheben vorgeschlagen, das Spermium von Ascaris in einem der früheren Auffassung entgegengesetzten Sinne zu orientieren. Er behauptet sogar, dass das Spermium von Ascaris nicht mit der breiten Kopfseite voran in das Ei, wie es schon von den meisten Forschern einwandfrei konstatiert wurde, sondern mit der Spitze und dem Spitzenstück eindringt.

Diese Lehre von Scheben wurde von A. Mayer am entschiedensten abgelehnt, und ich möchte den Äusserungen des letzten Forschers vollständig beistimmen. Nach seiner Meinung ist das Spitzenstück von Scheben vielleicht dem von mir im Kopfteil des Spermiums beschriebenen chromatischen Nebenkörper vergleichbar. So oft ich auch jetzt bei Ascaris lumbricoides Gebilde von der Art des Spitzenstückes an meinen Präparaten sehen kann, sind sie doch nicht ständige und in keiner Weise morphologisch streng geformte Nebenkörper. Was aber die Vergleichung dieser Nebenkörper mit dem somatischen Chromatin von Goldschmidt betrifft, welche A. Mayer in seiner Arbeit zulässt, so halte ich diese Theorie für nicht begründet und notwendig.

J. Hirschler (12) gelang es, den chromatischen Nebenkörper mit der Sjövalschen Methode zu färben, aus welchem Grund er ihn für den Golgischen Apparat hält. Vorläufig möchte ich gegen diese Behauptung keinen Einwand erheben, obgleich es für mich noch fraglich ist, ob die Sjövallsche Methode so spezifisch ist. Die Beobachtung von Marcus über den vermeintlichen Austritt chromatischer Bestandteile aus dem Kerne der Spermiden bei Ascaris canis halte ich für eine durch die Chromidientheorie induzierte Selbsttäuschung. M. Romieu liefert auch Bemerkungen über das „Spitzenstück" und betrachtet es auch als keine konstante Erscheinung. Er verbindet es aber mit seinem „noyau peripherique", welcher durch die Teilung des Spermidenkernes, nach seinen Beobachtungen, entstehen soll.

Ich möchte auch auf Grund meiner neuen Beobachtungen über die Spermiogenese bei Ascaris lumbricoides diese von Romieu entdeckte Teilung des Spermidenkernes etwas näher berücksichtigen.

„Dans les spermatides assez avancées en développement", schreibt Romieu: „j'ai eu l'occasion d'observer un phénomène inattendu, c'est la division du noyau." Diese Teilung soll sich auf dem amitotischen Wege vollziehen und dabei beteiligt sich ein rätselhafter Bestandteil, der eine spindelförmige Gestalt hat und in der Mitte heller als an den Enden ist. Dieses Gebilde entspricht, nach der Vermutung des Verfassers, dem Zentrosoma, welches die amitotische Kernteilung reguliert.

Weiter spricht der Verfasser: „Je n'ai pu observer que deux fois une telle figure, mais j'ai vu des centaines de Spermatides possédant deux noyaux distincts provenant de cette division et souvent très éloignés l'un de l'autre. . . .

Je nommerai respectivement ces deux noyaux „noyau centrale“ et „noyau périphérique.“ Der zentrale Kern bleibt im Zentrum der Spermide, während der peripherische zu der Peripherie wandert. Mit ihm wird auch das Zentrosoma verbunden. Der periphere Kern kann sich wieder in zwei Körnchen teilen.

Die weitere Beobachtung von Romieu ist sehr wichtig für die Identifizierung seiner Befunde mit den anderen Beobachtungen: „Il arrive fréquemment que le noyau périphérique soit expulsé de la spermatide soit par suite d'une effet mécanique, car il se trouve très exposé, etant tout à fait à la surface de la spermatide, soit lorsqu'il est entrainé avec le lobe protoplasmique qui est rejeté comme nous le verrons plus loin“.

Der Verfasser glaubt, dass die von mir entdeckten chromatischen Nebenkörperchen der Spermien ebenso wie solche von Mayer und Marcus seinem peripheren Kern entsprechen, welcher bis zur Zeit der Umwandlung der Spermiden in die Spermien sichtbar bleibt. Das Spitzenstück von Scheben soll ebenfalls ein solcher Kern sein.

Abgesehen davon, dass ich bei der Untersuchung der Spermiden von Ascaris megalocephala keine solchen amitotischen Kernteilungen bemerken konnte, untersuchte ich wieder in dieser Beziehung die Spermiden der männlichen Gonaden bei Ascaris lumbricoides. Obgleich in den reifen Spermien von Ascaris lumbricoides die chromatischen Nebenkörperchen fast immer vorhanden sind, finde ich sie in den sekundären Spermiden gar nicht. Ich konnte ebensowenig die von Romieu beschriebene amitotische Kernteilung wahrnehmen, es sind keine zweikernigen primären Spermiden vorhanden. Dass die chromatischen Nebenkörperchen der Spermien zu dem Kern der Spermiden keine Beziehung haben, brauche ich nicht speziell zu betonen. In den intrauterinen Spermiden sieht man keine Spur von den chromatischen Nebenkörperchen.

Ich möchte also die Umwandlungen der chromatischen Nebenkörperchen in folgender Weise auffassen. In den Plasmafortsätzen, die sich an verschiedenen Stellen an der Peripherie der Spermide entwickeln, entstehen noch in den Samenleitern ziemlich grosse und verschiedenartig aussehende chromatische Nebenkörperchen. Bei der in der Spermidenblase eintretenden Abtrennung der Fortsätze, welche sich zu dem plasmatischen Lappen verwandeln, werden die chromatischen Nebenkörperchen aus der Spermide ausgestossen (Romieu, Hirschler). Wenn aber in den Spermien sie wieder zu sehen sind, so handelt es sich hier

um ganz neue Gebilde, welche in den Spermien selbständig entstehen. Ich kann noch bemerken, dass in den reifen Spermien von Ascaris lumbricoides das chromatische Nebenkörperchen, welches dem Spitzenstück von Scheben entsprechen soll, sehr oft an der Seitenfläche des Glanzkörpers liegt.

Ich muss noch die weitere Bemerkung hinzufügen, dass in den Spermiden von Ascaris megalocephala bivalens nach meinen Untersuchungen die Entstehung des Kernes aus einer Verschmelzung der zwei Chromosomen der letzten Spermiozytenteilung sich noch sehr lange Zeit an der biskuitförmigen Kernform erkennen lässt. Durch noch mehr ausgesprochene Biskuitform konnte vielleicht die amitotische Kernteilung in den Beobachtungen von Romieu vorgetäuscht werden. Ich bin auch nicht überzeugt, dass die eventuellen Sublimatniederschläge keine Bedeutung für das Entstehen einiger Bilder von Scheben und Romieu hatten.

Soweit meine schon mehrjährigen Beobachtungen über das Eindringen des Spermiums von Ascaris megalocephala ins Ei lehren, kann ich die Schebensche Behauptung, dass die Spermien mit ihrem Spitzende in das Ei eindringen, ebensowenig, wie Mayer und Romieu bestätigen. Die Ausführungen über diesen Vorgang, welche Romieu liefert, finde ich ganz richtig. In der Frage aber, ob die Spermien ohne Glanzkörper kopulationsfähig sind, kann ich der Behauptung von Romieu, dass er immer nur die Befruchtung mit den glanzkörpertragenden Spermien gesehen hatte, nicht beistimmen. In dieser Beziehung muss ich mich den Angaben von Van Beneden anschliessen, nach welchen die Anwesenheit des Glanzkörpers für die Befruchtung nicht absolut notwendig ist.

In der Samentasche eines Weibchens von Ascaris lumbricoides, welche nur einige Eier und die Spermien ohne den Glanzkörper enthielt, konnte ich alle Stadien der Befruchtung normal verlaufen sehen. Ich halte deswegen an meiner früher ausgesprochenen Ansicht fest, dass dem Glanzkörper nur eine mechanische Bedeutung zukommt, um den Kern der Spermien vor dem Zerquetschen durch die Eier zu retten. Dadurch wird verständlich, dass der Glanzkörper sich gerade zu der Zeit entwickelt, wenn der Eierstock die intensivere Tätigkeit entfaltet. In den Perioden, welche der Begattung nahe stehen, sieht man verhältnismässig nur wenige

Eier im Uterus, aber dabei sind die Spermien meistenteils ohne Glanzkörper.

Wenn ich zur Besprechung von A. Mayers Arbeit (1908) übergehe, so lasse ich alles beiseite, was Mayer, ebenso wie Marcus, vom nuklearen Ursprung des Zentrosomas der Spermiozyten behauptet, und beschränke mich nur auf die Frage von der Spermidenumwandlung.

A. Mayer ist überzeugt, dass alle wesentlichen Umbildungen von der Spermide bis zum reifen Spermium sich im männlichen Tiere vollziehen. Nach seinen Beobachtungen, welche in manchen Beziehungen mit den meinen sehr genau übereinstimmen, verlieren die plasmatischen Granulationen nach der letzten Spermiozytenteilung ihre Stäbchen, welche er Mitochondrienstäbchen nennt, und nehmen die kugelrunde Form an. Sie sind anfänglich gleichmässig im Plasma verteilt, später aber zeigen sie die Tendenz, sich mehr und mehr der Peripherie zu nähern. Die Granulationen nehmen an Zahl ab, an Grösse aber zu.

In späteren Stadien verschmelzen die Granulationen zu mehr oder minder grossen Schollen von unregelmässiger Form und umgeben die ganze zentrale Zone der Spermide wie ein zusammenhängender Gürtel. Später wird dieser an einer Stelle dadurch unterbrochen, dass die Mitochondrienzone mit dem Kern zusammen aus ihrer zentralen Lage nach der Peripherie der Zelle wandert. Die Granulationen weichen vom Kern ab und konzentrieren sich mehr und mehr an dem Pol der Spermide, welcher der zukünftigen definitiven Stelle des Kernes entgegengesetzt ist. Sie ballen sich zu einem umfangreichen Gebilde zusammen. Kopf und Schwanzende des Spermiums differenzieren sich dabei sehr deutlich. „Von nun ab ist", sagt A. Mayer, „bis zum fertigen Glanzkörper und damit zum ausgebildeten Spermatozoon nur noch ein kleiner Schritt."

Durch weitere Verschmelzung der Granulationen wird die Kegelform des Glanzkörpers erreicht: „Eine an der Oberfläche mit grosser Deutlichkeit erkennbare Felderung, hervorgerufen durch die einzelnen Schollen noch oberflächlich trennende Furchen, weist darauf hin, dass der Verschmelzungsprozess noch nicht zum Abschluss gelangt ist und dass noch eine innigere Verschmelzung bis zur Ausbildung des kompakten, einheitlichen Glanzkörpers erforderlich ist. Indem nun auch diese Furchen verschwinden, und das Ganze eine etwas schlankere Gestalt annimmt, hat der Glanzkörper seine definitive Form angenommen." Dieser letzte Prozess kann sich nach der Meinung des Verfassers sowohl in der Samenblase des Männchens als auch nach der Übertragung im weiblichen Tiere abspielen.

Dass ich diesen einfachen Entwicklungsgang der Spermien übersehen haben sollte, kam mir nicht recht glaublich vor, als ich die Abhandlung von Mayer gelesen hatte. Aber die Arbeit von Romieu tröstete mich alsbald. Obgleich Romieu (22) die Entstehung des Glanzkörpers aus den Granulationen annimmt, schildert er den Entwicklungsgang in vielen Beziehungen anders als A. Mayer. Romieu bemerkt dabei selber: „Or j'ai recu des

centaines de fois le Kopffortsatz de Tretjakoff et je m'étonne que Mayer ne donne point de figure ressemblant aux figures 8 et 9 de Scheben ou 21 et 22 de Marcus; car ces figures correspondent à des stades très réels, très fréquents, très visibles, puisque Tretjakoff, Scheben et surtout Marcus les ont parfaitement aperçus."

Nach Romieu erscheint die meinem Kopffortsatz entsprechende „lobe protoplasmique" auf dem Stadium, wo die Granulationen miteinander zu verschmelzen beginnen. Das Protoplasma des Lappens wird fein granuliert, indem der Lappen wächst und zweimal so gross als der übrige Teil der Zelle wird, welcher die Granulationen einschliesst. In einigen Fällen liegt im Lappen der „periphere" Kern, während der „zentrale" Kern immer das Zentrum des mit Granulationen bedeckten Teiles bewahrt. Nach seiner Differenzierung beginnt, nach den Angaben von Romien, der plasmatische Lappen zu degenerieren. Sehr oft wird er mit einem Stiel versehen und fällt dann ab.

Die Spermide wird nach dem Abfall des Lappens etwas abgeplattet, fast halbkugelig. Die Granulationen verschmelzen zu vier oder drei grossen Stücken, welche schliesslich eine Masse bilden. Die Spermide stellt dann eine hemisphärische glänzende Substanz vor, in deren Konkavität der Kern mit dem Mitochondrienhaufen zusammen liegt.

Die glänzende Hemisphäre beginnt sich weiter zu verlängern, dabei wird ihre Öffnung in der Form des Kragens nach vorne ausgezogen. Allmählich wird der Kragen weiter und die Hemisphäre in einen Becher mit dünnen Rändern umgewandelt. Weiter biegen sich die Ränder nach aussen, so dass das ganze Gebilde tassenförmig aussieht. Der Kern nimmt immer die Höhlung der Tasse ein.

„J'ai retrouvé ces stades avancés, qui n'ont point encore été observés, chez de rares individus; mais ils étaient extraordinairement abondants dans mes préparations", sagt der Verfasser, und ich habe keinen Grund, ihm in dieser Beziehung zu widersprechen. Die weitere Umbildung der tassenförmigen Glanzsubstanz besteht schliesslich darin, dass ihre Höhle kleiner wird, der Kern mit dem Mitochondrienkörper nach aussen hervortritt und der Glanzkörper seine typische Form annimmt.

Man sieht also, dass der von A. Mayer beschriebene Entwicklungsgang mit dem von Romieu angegebenen sehr wenig übereinstimmt. Beide Forscher behaupten ausdrücklich, dass sie die Spermienentwicklung in dem männlichen Geschlechtsrohr bis zu den typischen Formen verfolgen konnten und geben dabei so stark voneinander abweichende Beschreibungen!

Ich kann dazu bemerken, dass für mich ihre Angaben keinesfalls eine unbekannte Sache vorstellen; nur sah ich die von ihnen beschriebenen Spermiden unter solchen Bedingungen, dass ich sie nicht für typische Stadien der normalen Entwicklung halten kann. Schon bei Ascaris megalocephala bemerkte ich (28)

die weitgehende Zusammenschmelzung der Granulationen, welche wirklich in einigen Fällen ihre Verbindung zu einem einheitlichen Körper vortäuschen konnte. Es waren aber immer nur vereinzelte Spermiden, welche anstatt im Zentralraum der Spermidenblase des Männchens sich irgendwo zwischen den Epithelzellen befanden und einen deutlichen Zerfall ihres Mitochondrienkörpers zeigten. Alle übrigen Spermiden im Zentralraum boten ein anderes Aussehen dar.

Ich habe noch jetzt die Präparate von Ascaris megalocephala, auf welchen in klarer Weise die Abtrennung des plasmatischen Lappens zu sehen ist. Und wieder sind die Umstände, unter welchen solche Abtrennung sich beobachten lässt, gar nicht so günstig, dass ein Schluss auf das normale Vorkommen oder die wirkliche Notwendigkeit solcher Plasmareduktion im normalen Entwicklungsgang der Spermien gerechtfertigt wäre. Um auch bei Ascaris lumbricoides diese Frage zu verfolgen, veranlasste ich Herrn Stud. Siedlecky, meinen Schüler, hierüber eine besondere Untersuchung anzustellen. Derselbe ist auch schon zu sehr interessanten Ergebnissen gekommen. Da eine eingehende Veröffentlichung der Arbeit von Herrn Siedlecky später folgen wird, beschränke ich mich darauf, von seinen Ergebnissen nur folgende Punkte vorläufig hervorzuheben.

Schon auf einem Anstrichpräparat gelingt es fast immer, unter den Spermiden der prall angefüllten Spermidenblase die kleinen Spermiden zu finden, welche den reduzierten Spermiden von Romieu genau entsprechen und mit den zusammengeschmolzenen Granulationen versehen sind. Auf solchen Anstrichpräparaten konnte ich ganze Serien der von Romieu beschriebenen Umwandlungen der Spermiden sehr bequem verfolgen.

Auf den Schnitten durch die Spermidenblase von Ascaris lumbricoides finde ich auch bei einigen Individuen, aber nicht oft, die schönen Bilder des Abfalles des plasmatischen Lappens der Spermiden. In den vom Lappen befreiten Spermiden beginnen die Granulationen wirklich zu verschmelzen und die glockenförmigen resp. tassenförmigen Stadien durchlaufend sich zu einem dem Glanzkörper ähnlichen Gebilde umwandeln, oder auch dem von A. Mayer beschriebenen Entwicklungsmodus zu folgen. Aber solche frühreife Spermien sind immer mit sehr mangelhaft entwickeltem Kopf und Mitochondrienzone versehen und liegen

immer zwischen den Epithelzellen der Samenblase. Sie bilden ihre manchmal die Ansammlungen, in welchen sie untereinander verklebt sind und dann zu zerfallen beginnen. Man sieht später an Stellen solcher Anhäufungen verschiedenartig geformte Reste der Granulationen und der Kerne. Auf Grund solcher Beobachtungen behaupte ich, dass die von Marcus, Mayer und Romieu in der Spermidenblase des Männchens beobachteten Spermiden mit dem Glanzkörper keine progressiven, sondern lediglich regressive Spermiden darstellen, deren Glanzkörper nur äusserlich dem Glanzkörper des Spermiums entspricht und eher als Granulationskörper bezeichnet werden muss. Damit stimmt die von mir entdeckte Tatsache überein, dass im Spermidensack keine Spermien, sondern ausschliesslich die Spermiden mit den primären Granulationen vorhanden sind. Es gelang also, nach meiner Meinung, den erwähnten Autoren in keiner Weise, die direkte Umwandlung der Granulationen in den Glanzkörper zu beweisen.

Ich wende mich jetzt zu der anderen Behauptung der drei obengenannten Forscher, dass meine Bilder der Entwicklung des Glanzkörpers in der umgekehrten Reihenfolge aufzufassen sind und dass sie nicht die progressiven, sondern die regressiven Erscheinungen darstellen.

Nach A. Mayer sprechen zugunsten solcher Auffassung folgende Befunde. Im Plasma der Spermien, welche den Zellfortsätzen anhaften, zeigt sich sehr häufig eine helle Differenzierung, die nach ihrer Lage, Umrissen und Grösse dem Glanzkörper entsprechen soll. Häufig sind an einem Zellfortsatz nur ausschliesslich solche Spermien zu sehen. Verfasser nimmt an, dass die befriedigende Annahme dieser Erscheinung nur diejenige sein kann, dass diese Spermien ihren Glanzkörper sekundär verloren hatten.

Der Verfasser wird jedoch gleich in seiner Auffassung unsicher, denn auf derselben Seite seiner Arbeit bemerkt er, dass im Uterus auch unzweifelhaft degenerierende Spermien sehr oft zu sehen sind und sich nach dem anderen Modus verändern. Er sucht die Erklärung in den verschiedenen Existenzbedingungen, ist aber, wie mir scheint, mit dieser Hilfsannahme selber wenig befriedigt, da er sagt: „Es ist nicht leicht, für das Zustandekommen dieses oder jenes Bildes immer gleich eine befriedigende Erklärung zu finden."

A. Mayer beschreibt sehr ausführlich, wie im Glanzkörper der Spermien die Vakuolen erscheinen, welche den Körper zu zersetzen beginnen. Allmählich wird der Glanzkörper zum Verschwinden gebracht. Solche Spermien sollen, nach seiner Meinung, dem Type pyriforme von Van Beneden entsprechen. Sie gehen die innige Verbindung mit den Zotten der Epithelzellen ein. A. Mayer ist geneigt, die chromatischen Neben-

körperchen der Spermien für den Niederschlag des zerstörten Glanzkörpers zu erklären. Er nimmt sogar an, dass diese körnigen Anhäufungen der mit-Eisenhämatoxylin färbbaren Körnchen in das Plasma der Zottenzellen übergehen, da er in den Zellen solche Körnchen in grosser Zahl immer an den Stellen findet, wo die Spermien ohne Glanzkörper vorhanden sind.

Auf diesem Wege wird der Verfasser zu der neuen Annahme gezwungen, dass die Zottenzellen eigentlich keine Nährzellen, wie es von mir hervorgehoben wurde, sondern die Spermienfresser sind. Die degenerierenden Spermien, welche an den Zotten haften, verlieren, nach der Beschreibung vom Verfasser, ihre Form und verschmelzen mit den Zotten. Dadurch gelangen die Zerfallsprodukte des Glanzkörpers ins Plasma der Epithelzellen. Am längsten soll der Kern des Spermiums dem resorbierenden Einfluss widerstehen, aber schliesslich wird auch der Kern resorbiert.

Romieu (24) hat schon eine andere Ansicht über die phagozytäre Tätigkeit der Epithelzellen der Samentasche ausgesprochen. Er beschreibt die phagozytären Erscheinungen an den Zellen des unteren Drittels des Uterus, spricht aber den Zotten der Samentasche solche Tätigkeit ab. Er bemerkt nämlich, dass die Spermien, welche sich zwischen den Eizellen befinden und weit von den Epithelzellen entfernt sind, dieselben Stadien der Degeneration durchlaufen, wie die Spermien an den Zotten der Samentasche. Die in die Epithelzellen eingezogenen Spermien im unteren Uterusteil sind immer mit dem unversehrten Glanzkörper versehen.

Diese Einwände von Romieu sucht B. Romeis (21) dadurch zu entkräften, dass er das Ausscheiden verschiedener Sekrete aus den Zottenzellen des Uterus und aus denjenigen der Samentasche annimmt. Gegen die Beobachtungen von A. Mayer und von v. Kemnitz (13) über die intrazelluläre Lagerung der Spermien macht Romeis geltend, dass er solche Einziehung der Spermien nur in seltenen Fällen und bei nicht normalen Lebensbedingungen gesehen habe. Dazu sagt er noch, dass Sekretmassen in den Uteruszellen sehr leicht eine Täuschung hervorrufen können.

In der Beschreibung der Degenerationserscheinungen folgen Romieu (24) und Romeis (21) den Angaben von A. Mayer (17), aber Romeis bemerkt dabei, dass die Bilder des degenerierenden Glanzkörpers je nach der vorgenommenen Fixierung ein verschiedenartiges Aussehen bieten. Der Verfasser liefert, nach meiner Meinung wenigstens, prinzipiell eine ganz andere Beschreibung der Degenerationserscheinungen als Mayer und Romieu.

Nach der Beobachtung von Romeis wird der Glanzkörper zuerst faltig und verändert sich allmählich in ein zusammengeschrumpftes Gebilde. Dieses wird dann kleiner und heller, bis es schliesslich ganz verschwindet. Die Vakuolen im Glanzkörper hat Romeis nur nach Anwendung bestimmter Fixationsgemische gesehen.

Fauré-Fremier (5) gibt wieder einen anderen Verlauf der Degenerationserscheinungen; anstatt der direkten phagozytären Tätigkeit schreibt er den Zottenzellen nur die Fähigkeit zu, die spermiolytischen Produkte aufzusaugen. Die Auflösung des Glanzkörpers beginnt schon bei den Spermien im freien Hohlraum der Samentasche, also ohne den unmittelbaren Einfluss der Zottenzellen.

Aus den angeführten Angaben geht es mit genügender Deutlichkeit hervor, dass die Einstimmigkeit der neueren Forscher über die Differenzierung und die Degeneration des Glanzkörpers nur scheinbar ist und sich nur in der Frage über seine Entstehung äussert. Alle übrigen Momente fasst jeder Forscher in seiner besonderen Weise auf.

Es ist kaum notwendig, zu betonen, in welchem Maß die meistens entgegengesetzten Ansichten der genannten Forscher von der Vorstellung geleitet werden, dass der Glanzkörper unmittelbar aus den primären Granulationen entsteht. Es wäre besser, wenn die erwähnten Forscher meinen Zeichnungen des sich entwickelnden Glanzkörpers etwas mehr Beachtung geschenkt hätten. Sie sollten sich einmal die Frage stellen, was meine Zeichnungen (29), welche die klare und scharf umgrenzte Form des Glanzkörpers von einem runden Pünktchen angefangen bis zum differenzierten Kegel zeigen, mit den Degenerationsformen, welche von Mayer und Romeis gezeichnet werden, zu tun haben? Auf meinen Zeichnungen sind keine Vakuolen, keine Schrumpfungen des Glanzkörpers abgebildet. Wenn die von Fauré-Fremier beobachteten glanzkörperlosen Spermien nur die degenerierenden Spermien sind, wie kann man die Möglichkeit der Befruchtung durch solche Spermien (Van Beneden) verständlich machen, und wenn die Auflösung des Glanzkörpers der basischen Reaktion der uterinen Flüssigkeit, wie derselbe Verfasser behauptet, zuzuschreiben ist, warum finden sich massenhaft die noch intakten Spermien in den unteren Uterusabschnitten?

Jetzt aber, da ich die positiven Beweise der Art der Spermienwanderung aus der Spermidenblase in die Samentasche beibringe, habe ich keine Veranlassung, die von mir früher beschriebene Entwicklungsreihe des Glanzkörpers für die degenerative zu halten. Das erste Stadium der Umwandlung der Spermiden in die Spermien ist das birnförmige Spermium, und der Glanzkörper entsteht erst im Spermium. Die von mir erst bei Ascaris megalocephala festgestellte Entwicklungsreihe des Glanzkörpers betrachte ich als eine ganz richtige.

V. Degeneration der Spermien.

Ich will nicht behaupten, dass degenerative Erscheinungen des Glanzkörpers in den Spermien nicht vorkommen. Im Gegenteil, ich denke sogar, dass alle Bilder der Degeneration des Glanz-

körpers, welche von anderen Forschern bis jetzt beschrieben sind, sich wirklich beobachten lassen. Sie haben nur nach meiner Meinung mit der progressiven Entwicklung des Glanzkörpers nichts zu tun.

Soviel ich nach meinen Beobachtungen schliessen kann, können Degenerationserscheinungen der Spermien sicher schon in der Samentasche auftreten. Unter den die Zotten bedeckenden Spermien sieht man sehr oft in Zerfall begriffene, aber nur nicht in den Fällen, in denen in der Samentasche sich noch eine kolossale Menge birnförmiger Spermien befindet. Die Degeneration tritt wahrscheinlich nur dann auf, nachdem die weitaus grössere Anzahl der Spermien für die Befruchtung der Eier bereits verwendet worden ist.

Ausnahmen von dieser Regel sind auch vorhanden. Ich besitze Präparate des Uterus von Weibchen, bei welchen in dem eigentlichen Uterus nur wenige Eier vorhanden sind und die Zottenzellen noch mit grossen Ansammlungen von birnförmigen Spermien bedeckt sind. Mit den Eiern werden grosse Haufen der Spermien in den Uterus fortgezogen. Auf einigen Schnitten wird der ganze Hohlraum nur durch solche Spermien ausgefüllt. In solchen Ansammlungen von Spermien finden sich alle möglichen Stadien der Degeneration der birnförmigen und glocken- oder kegelförmigen Spermien. Die ersteren werden dadurch zerstört, dass ihre Leiber sich verbreitern und zerfallen; die Kerne und die Mitochondrien lösen sich im körnigen Detritus auf.

An den Spermien mit dem völlig entwickelten Glanzkörper äussert sich die Degeneration erstens dadurch, dass die Plasmaschicht am hinteren Ende des Spermiums buckelig vorzuspringen anfängt. Im Glanzkörper selber können die Vakuolen erscheinen, in anderen Fällen sieht man keine Vakuolen, und die Zerstörung des Glanzkörpers äussert sich darin, dass er blässer gefärbt wird und allmählich zu einem unbedeutenden, gefalteten Rest innerhalb des Spermiums einschrumpft. In solcher Weise entstehen die „phantastischen" Bilder, von welchen auch Romieu (24) berichtet.

Ich finde ferner, dass der Degeneration auch die noch nicht vollständig formierten Glanzkörper anheimfallen können. Die Degeneration äussert sich in solchen Fällen durch ein Blasswerden des Körpers und dessen allmähliche Verkleinerung und Verschwinden. Niemals aber sind die Degenerationsstadien den

Bildern des sich entwickelnden Glanzkörpers ähnlich, niemals sind die Reste desselben so scharfkantig und intensiv gefärbt, wie ich dies bei der progressiven Entwicklung gesehen habe.

Sehr oft ist der Kern des degenerierenden Spermiums an die seitliche Fläche des Glanzkörpers versetzt. Die Gestalt des Spermiums wird aus der kegelförmigen meist kugelig, und die Mitochondrien verlieren ihre ständige Lokalisierung. Die Spermien, welche die von mir angenommene progressive Differenzierung des Glanzkörpers zeigen, sind von allen Merkmalen der Degeneration frei.

Alle angeführten Beobachtungen berechtigen mich, wie ich glaube, anzunehmen, dass durch die von den neueren Forschern berücksichtigten Degenerationserscheinungen am Glanzkörper meine Angaben über die progressive Entwicklung desselben in keiner Weise beeinträchtigt oder beseitigt worden sind. Es handelt sich hier sicher um zwei ganz verschiedene Sachen. Die neuen Tatsachen über die Befruchtung von Ascaris lumbricoides, welche ich in dieser Mitteilung bringe, stehen mit meinen früheren Annahmen in guter Übereinstimmung.

Ich kann dabei nicht unerwähnt lassen, dass v. Kemnitz (13) neulich die Differenzierung des Glanzkörpers bei Ascaris lumbricoides studierte und zu der Überzeugung kam, dass sie genau so, wie von Mayer für Ascaris megalocephala beschrieben wurde, verläuft. Er zeichnet auch vier Stadien der Umformung der primären Granulationen zum Glanzkörper. Seine Fig. 54d ist besonders lehrreich. Sie soll wahrscheinlich das reife Spermium aus der Spermidenblase darstellen. Jeder aber, der wirklich reife Spermien von Ascaris lumbricoides im Uterus beobachtete, kann in dem von v. Kemnitz abgebildeten nur eine Karikatur sehen. Mit dankenswerter Aufrichtigkeit zeigt der Verfasser damit, was er unter einem reifen Spermium in der Spermidenblase des Männchens versteht.

Die merkwürdige Beschreibung der Veränderungen des Glanzkörpers im Ei findet sich in der Mitteilung von Scheben. Ich wundere mich, dass v. Kemnitz sie nicht ausnutzen wollte. Die Umwandlung des Glanzkörpers nach dem Eindringen des Spermiums ins Ei verläuft nach Scheben in der Weise, dass die sonst homogene Substanz des Glanzkörpers sich in kleine Körnchen auflöst und dabei diese Auflösung sehr langsam gehen soll. Die kleinen

Körnchen treten erst nur an der inneren Peripherie der Glanzkörperhülle auf und verschmelzen unter sich auf Kosten des übrigen homogenen Teiles des Glanzkörpers. Zuweilen wird der Rest des Glanzkörpers aus der Membran ins Eiplasma ausgestossen. Später wird der Kern in die körnige Masse eingezogen und rückt dabei bis in die Mitte dieser Masse, welche Scheben für den achromatischen Bestandteil des Kernes hält, hinein. Im weiteren Verlauf erweist sich die Körnchenmasse als die achromatische Grundlage des Vorkernes.

Diese Beschreibung ist nach meiner Meinung ein reines Phantasiebild. Da die Umwandlungen des Glanzkörpers im Ei ganz richtig von Boveri (3) und Meves (18) beschrieben worden sind, brauche ich nicht weiter hierauf einzugehen. Zur Entschuldigung des Verfassers kann man nur bemerken, dass er wenigstens überall seiner Auffassung des Kernbaues des Spermiums treu bleibt.

Ich muss zugeben, dass mein Untersuchungsmaterial für dieses Mal sehr spärlich ist, aber dadurch ist es gar nicht minderwertiger als das der anderen Forscher. M. Romieu behauptet nämlich, dass er die nach seiner Auffassung reifen Spermien nur bei einem von 30 Männchen gefunden habe. Ganz entsprechend diesem Verhalten müssen wir die soeben befruchteten Weibchen ebenso selten sehen.

Ich habe schon oben auf die Möglichkeit hingewiesen, dass der Glanzkörper von mitochondrialem Ursprung sein kann. In dieser Beziehung soll er morphologisch sehr nahe den primären Granulationen der Spermiden stehen. Ich habe schon früher (29) angedeutet, dass ein vollständig entwickelter Glanzkörper sich ebensowohl durch eine stark ausgesprochene Lichtbrechung, wie durch gute Färbbarkeit auszeichnet, was gleichfalls für die Spermidengranulationen gilt, auf welchem Grund die ähnliche chemische Zusammensetzung sowie die gleiche Dichtigkeit dieser Gebilde gemutmasst werden kann. Da die Granulationen von Anfang an mit den Mitochondrien räumlich und zeitlich eng verbunden sind, gleichen sie auch in dieser Beziehung, also ihrer Genese nach, dem Glanzkörper. Und ebenso wie ich den Granulationen eine mechanische Bedeutung zugeschrieben habe, sehe ich auch im Glanzkörper vor allem einen mechanisch wirkenden Bestandteil. Dass der Glanzkörper auch die spezifische

chemische Wirkung im Ei ausüben kann, will ich gar nicht in Abrede stellen.

Mir bleibt nur die Bemerkung über die Arbeit von Marcus (16) übrig, welche ich eigentlich vorläufig kritisch nicht betrachten will. Marcus, der den Ursprung des Glanzkörpers in Spermien von Ascaris canis aus den Granulationen beschreibt, schildert ihn als einen hohlen Kegel. In Rücksicht auf Ascaris megalocephala glaubt er, dass die Eisenalaun-Hämatoxylinmethode die oberflächliche Schicht des Glanzkörpers mit undurchsichtiger Schwärze färbt, so dass die innere Höhlung unsichtbar wird.

Ich kann auf Grund verschiedenartiger Methoden der Bearbeitung der Spermien von Ascaris lumbricoides und megalocephala versichern, dass der Glanzkörper immer solid ist und dass ich jetzt auch über seinen Ursprung aus den Granulationen bei Ascaris canis Bedenken habe.

Von A. Mayer angefangen, behaupten alle Nachuntersucher, dass H. Marcus bei Ascaris canis die Entstehung des Glanzkörpers aus den Granulationen bewiesen hat. Wollen wir jedoch einmal genauer verfolgen, in welcher Weise diese Beweisführung sich vollzieht. Nach der Beschreibung von Marcus (S. 456) konzentrieren sich in den Endstadien der Spermidenentwicklung die Granulationen, welche er Dotterpartikel nennt, auf einem Pol der Spermide. Die Konzentration geht immer weiter, bis endlich die immer kleiner werdenden Dotterpartikeln sich in Form des hohlen Kegels anordnen. Dies wird nun der Glanzkörper, welcher nach den Worten des Verfassers aus den immer feiner und homogener werdenden Granulationen entsteht.

Ich kann erstens bemerken, dass die Glanzkörper bei Ascaris megalocephala und lumbricoides, nach den gleichlautenden Angaben anderer Untersucher, bei ihrer progressiven Entwicklung nicht aus kleiner, sondern aus grösser werdenden Granulationen entstehen, welche von Anfang an schon ganz homogen sind. Man muss also noch untersuchen, was dieser entgegengesetzte Gang der Entwicklung bei Spermiden von Ascaris canis bedeuten kann, um die Ergebnisse von Marcus ohne weiteres mit den Verhältnissen bei Ascaris lumbricoides zu vergleichen. Es gibt noch eine andere auffallende Unklarheit in der sonst klar geschriebenen Arbeit von Marcus. Die Konzentration der Granulationen in der Spermide wird

durch Fig. 22 illustriert, und dann folgt gleich die Fig. 23, deren Erklärung lautet: „Spermatozoon im Ei. Die Dotterpartikeln werden kleiner und bilden einen hohlen Kegel, den Glanzkörper." Weiter folgt Fig. 24 — „Glanzkörper homogen".

Soviel ich verstehen kann, hält der Verfasser die Granulationen auf der Fig. 23 für identisch mit den auf der Fig. 22 abgebildeten. Wodurch aber wird es bewiesen? Könnten nicht die Granulationen der Spermide aufgelöst werden und die Glanzkörpergranulationen sich wie bei Ascaris lumbricoides von neuem herausbilden? Verfasser verliert darüber im Text kein Wort, und es bleibt unverständlich, was er eigentlich unter dem reifen Spermium versteht und auf welcher Stufe des Entwicklungsganges er die Spermien beim Männchen findet. Dass damit etwas positiv bewiesen wird in der uns hier interessierenden Frage, bezweifle ich sehr. Zwischen der Spermide der Fig. 22 und dem Spermium der Fig. 23 bleibt eine grosse Lücke bestehen, welche die Beweiskraft der Ausführungen von Marcus entkräftet.

VI. Die Auskleidung des Uterus.

Domaschko (4) bemerkte ganz richtig, dass die Literatur über die Gonadenwandung bei Ascariden auffallend spärlich ist und zumeist in Bemerkungen besteht, welche sich in Arbeiten über Ovo- und Spermiogenese vorfinden. Solche zufälligen Bemerkungen sind auch in den neueren Veröffentlichungen zu finden. Etwas eingehender wird die Sache behandelt in den schon alten Arbeiten von A. Schneider, Leuckart (15), Van Beneden (2), Hamann (8) und Wasilewski.

Was die Arbeit von Domaschko betrifft, so hat er leider die feinere Differenzierung der Epithelzellen in den Gonaden nur wenig berücksichtigt. Die viel ältere Arbeit von Van Beneden (2) enthält eine weit bessere Beschreibung. Auch Leuckart hat nach meiner Meinung manche Einzelheiten richtiger als Domaschko verstanden. So fand Leuckart im Epithel des Uterus keine deutlichen Zellgrenzen und ist im Zweifel, ob hier die Zellen vorhanden sind. Demselben Verfasser gehört die sehr wichtige Darstellung der amöboiden Bewegung der Geisseln beim Zottenepithel der Samenblase beim Männchen von Ascaris lumbricoides an. Ich möchte jetzt sagen, dass beide Behauptungen von

Leuckart ganz berechtigt sind, obgleich sie von späteren Untersuchern nur wenig beachtet worden sind.

Die typische Zerteilung der Wandauskleidung des Uterus und der Samentasche fehlt, wie ich oben beschrieben hatte, der Ascaris. Ich muss noch hinzufügen, dass sie auch der Vagina und der Samenblase fehlt. Überall werden die Zellterritorien nur durch Kernlage und Zotten bestimmt. Es handelt sich hier um eine unzweifelhafte symplasmatische Formation, und nur wegen der bequemeren Beschreibung kann man hier von einer Zelle sprechen. Dieses Verhältnis bleibt im gewöhnlichen Zustande ebenso wie bei meinem soeben begatteten Tier gleich.

Was Domaschko für die eigentümlichen Schlussleisten zwischen den Zellen der Samentasche hält, ist nach meinen oben angeführten Beobachtungen nur das System der intermediären Stützfibrillen. Der ganze Wandbelag des Uterus stellt somit das hübsche Beispiel eines symplasmatischen Gebildes mit den morphologisch streng begrenzten Einflussgebieten der einzelnen Kerne dar.

Im allgemeinen wiederholt sich im symplasmatischen Wandbelag derselbe Bau wie im epidermalen Syncytium der Ascaris, in welchem auch die Kerne oder Kerngruppen und die Stützfibrillen vorhanden sind. Ob auch im Eileiter und im Ovarium die innere Wandschicht von dem symplasmatischen Gebilde dargestellt wird, kann ich vorläufig nicht bestimmt sagen, halte es aber für sehr wahrscheinlich.

Ich möchte gleich eine andere Leuckartsche Beobachtung anführen, welche für unseren Fall sehr wichtig ist. Es handelt sich nämlich um das Vorhandensein der beweglichen fadenförmigen Fortsätze bei dem Wandbelag der Samenblase des Männchens. Diese fadenförmigen Fortsätze erwähnt auch Domaschko, welcher sie als Zotten bezeichnet und dabei behauptet, dass man an diesen Zotten die amöboide Beweglichkeit noch leichter beobachten kann als beim Weibchen. Aus dieser Behauptung erhellt, dass Domaschko die fadenförmigen Fortsätze („Zotten“) mit den Zotten des Uterus homologisiert und dass er sich die Verhältnisse in dieser Beziehung nicht klar vorstellt.

Ich kann aber darauf hinweisen, dass schon Van Beneden über diese Verhältnisse gut orientiert war. Er zeichnet und beschreibt solche Zottenformationen des Uterus, welche auch die Entwicklung der Geisseln an den Uteruszotten nicht unerwartet

machen. Deswegen muss ich seiner Beschreibung besondere Aufmerksamkeit widmen.

An den Uteruszellen unterscheidet Van Beneden: „un plateau basilaire, un bourgeon papillaire nuclée et une papille terminale . . . La papille elle-même n'est qu'un prolongement conoide, moniliforme ou claviforme du sommet du bourgeon. Sa longuer est très variable; souvent elle est séparée du bourgeon par un étranglement bien accentué; mais fréquement aussi cet étranglement fait defaut." Das Vorhandensein solcher Endverdickung der Kuppe der „papille" ist konstant, wenn die „papille" von dem „bourgeon papillaire" sich scharf abgrenzt.

Ich führe dieses ausführliche Zitat an, um zeigen zu können, dass die Geisseln auch im gewöhnlichen Zustande des Uterus in demselben zu finden sind. Die Van Benedensche „papille terminale" ist nichts anderes als eine solche Geissel.

Nach den vom Verfasser mitgeteilten Merkmalen seiner „papille terminale" ist sie der Geissel der Zotten in der Begattungszeit ganz ähnlich. Van Beneden zeichnet sogar in der Geissel eine Vakuole. Die Geisseln während der Begattungsperiode sind nur die weitere Differenzierung der auch sonst vorhandenen Gebilde.

Es ist nach meiner Meinung klar, dass die Zotten der Spermidenblase nicht ohne weiteres mit den Zotten des Uterus zu vergleichen sind, wie es Domaschko vermutet, da die ersteren nur den Geisseln entsprechen können. Domaschko hat die Sache missverstanden, indem er angibt, dass die Trennung des Uterus von der Befruchtungszone resp. Samentasche sich nicht aus der Beschaffenheit der Wandungszellen, sondern aus dem Auftreten von Furchungsstadien der Eier ergibt. In Wirklichkeit sind nach meinen Beobachtungen zwischen den Zotten der Samentasche und denjenigen des Uterus, wie oben nachgewiesen wurde, wesentliche Unterschiede vorhanden.

Die feinere zytologische Struktur der Uteruszottenzellen ist wieder in der Literatur nur wenig berücksichtigt. Romeis (22) und Fauré-Fremier (5) konnten hier in letzter Zeit einige Besonderheiten feststellen, aber gerade die allgemeine Struktur und die gegenseitigen Beziehungen der Zottenzellen bleiben noch fast unerforscht. In der alten Arbeit von Van Beneden (1) gibt es vielleicht die einzige erschöpfende Beschreibung der Struktur

dieser Zellen. Der Verfasser bemerkt in dieser Arbeit ganz richtig, dass die Basalmembran (la tunique propre) dieser Gegend eine äusserst geringe Dicke besitzt; sie ist auf den Querschnitten des Uterus kaum zu bemerken. Die sie auskleidenden basalen Platten der Uteruszellen zeigen den lamellären Bau, welcher sich in den zur äusseren Grenze der Platte senkrecht verlaufenden Streifen äussert. Dabei endigt jede Lamelle an ihrer äusseren Seite mit einer Fibrille, welche am Querschnitt einen Endknoten bildet. Über die Bedeutung dieser Struktur spricht der Verfasser folgendes: „L'hypothèse d'une differentiation musculaire de la périphérie des plateaux me parait être la seule qui puisse rendre compte des particularités que je viens de signaler".

Die Streifen in der Basalplatte zeichnet Fauré-Fremier sogar in den Zellen des Eileiters und bezeichnet sie als „filaments basaux". Ich habe dieselben nicht in jeder Zottenzelle des Uterus und nicht in den Geisselzotten des begatteten Weibchens gesehen. Sie sind eher Stützelemente als myoide Differenzierung des Protoplasmas.

Die Zotte („le bourgeon papillifère") ist nach Van Beneden aus zwei Substanzen zusammengesetzt, welche zwei Zonen, eine kortikale und eine medulläre, bilden.

Die kortikale Zone ist gestreift und lässt sich mit Karmin sehr intensiv färben. Auf der Zottenkuppe sind die Streifen senkrecht zur inneren Oberfläche der Zotte gerichtet. Auf den seitlichen Flächen der Zotte fehlt solche regelmässige Anordnung der protoplasmatischen Teilchen. Die kortikale Zone setzt sich unmittelbar in die Substanz der basalen Platte fort. Die medulläre Substanz der Zotte färbt sich schwach und ist manchmal granuliert, manchmal sieht sie homogen oder netzförmig aus. Der Kern ist mit einer dichteren protoplasmatischen Schicht umgeben, welche auch von den Vakuolen frei bleibt. Oft wird die Grenze zwischen den äusseren dichteren und inneren vakuolisierten Hälften der medullären Substanz durch eine Linie markiert.

Die Geissel (papille terminale) besteht nach Van Beneden aus beiden Schichten, welche die Zotten zusammensetzen.

Die kortikale Schicht stellt die direkte Fortsetzung derselben Schicht der Zotte dar, ebenso wie die medulläre die der medullären Schicht der Zotte. Auf der Oberfläche der kortikalen Schicht haften die intensiv sich färbenden Körnchen, welche der Verfasser für das Umwandlungsprodukt der Rindenschicht hält und sie weiter zwischen den Eizellen findet; aus diesen Körnchen muss die klebrige Masse, welche die Eierzellen zusammenhält, sich bilden.

Nach meinen Beobachtungen, welche sich auf die verschiedenartig fixierten und gefärbten Präparate gründen, ist die angeführte Beschreibung der Struktur der Uteruszellen im grossen und ganzen richtig, aber zu schematisch. Ich muss freilich sagen, dass das Aussehen des Uterusepithels bei verschiedenen Individuen ausserordentlich variabel ist, jedoch die wesentlichsten und am häufigsten wiederkehrenden Merkmale sich auffinden lassen. Für den Vergleich mit den weitgehenden Umwandlungen der Epithelzellen in der Begattungsperiode ist die Kenntnis der Verhältnisse derselben im gewöhnlichen Zustand absolut notwendig. Ich will aber viele Einzelheiten, welche sich in dieser Beziehung bei beiden von mir untersuchten Ascarisarten feststellen lassen, hier nicht anführen und nur das wesentliche und notwendige für das Verständnis der Geisselbildung.

Im oberen Teil des Uterus, gleich neben der Samentasche, zeichnen sich die Zotten durch folgende Merkmale aus: Sie sind ausserordentlich stark vakuolisiert, dabei fliessen die Vakuolen miteinander zusammen. In dieser Weise wird die ganze Zotte von rosenkranzförmigen Kanälen durchsetzt, zwischen welchen nur verhältnismässig dünne plasmatische Zwischenwände bleiben. Bei diesen Zotten sieht man keine Differenzierung in die zentrale und die Rindensubstanz.

Das vakuolisierte Protoplasma gelangt fast bis zur Kernmembran und in die Basalplatte hinein. Der Kern wird nur mit einer geringen Schicht der dichten Substanz umgeben. In der äussersten Schicht der Basalplatte lagern sich die Vakuolen in einer genug regelmässigen Anordnung ungefähr so, dass ihre seitlichen Wände senkrecht zur äusseren Oberfläche stehen. Die von Van Beneden hier gefundenen Fibrillen sind die dünnen Stützfibrillen, welche meistens längs der Uteruswand verlaufen. Sie sind, nach meinen Beobachtungen, sehr fein und nicht besonders scharf ausgeprägt. Über die Basalplatte breitet sich die dünne Basalmembran, welche das kutikuläre Gebilde darstellt und von der äusseren Lage der Muskelzellen bedeckt wird.

Die Geisseln haben hier, wenn sie vorhanden sind, niemals die fadenförmige Gestalt, sondern setzen sich breit den Zotten an. Sie sind auch nicht so lang wie in der Spermidenblase oder im Uterus während der Begattungsperiode.

Im unteren und mittleren Uterusabschnitte finde ich schon die Geisseln, welche die echten fadenförmigen Fortsätze sind. Sie zeigen sehr oft die Gestalt, welche von Van Beneden beschrieben worden ist. Der Unterschied zwischen der zentralen und kortikalen Substanz der Geissel oder, nach meiner Nomenklatur, zwischen dem Achsenstrang und der Randschicht, spricht sich sehr deutlich aus, sie sehen aber etwas anders aus, als die Beschreibung von Van Beneden lautet.

Die Basalplatte wird nach meinen Beobachtungen von zahlreichen Stützfasern durchbohrt, welche sich zu dicken platten Bündeln vereinigen. Gleich darauf folgt in der Basalplatte die dichte Schicht, welche den Kern oder die Kerngruppe einschliesst. An der Grenze der Zellterritorien, an der inneren Seite der Basalplatte, verläuft das andere Stützfasersystem, welches die von anderen Autoren beschriebenen Schlussleisten vortäuscht. Hier verlaufen die Fasern einzeln oder bündelweise.

Die zentrale Substanz der Zotte hat immer den netzförmigen Bau. Die Fäden des Netzes sind meistens divergierend von der Achse nach den Seiten gerichtet, so dass auf dem Querschnitt des Uterus eine gleichmässige fächerförmige Strahlung in den Zotten bemerkbar ist. Das protoplasmatische Gerüstwerk besteht aus feinsten Fibrillen und Körnchen, in den dazwischen liegenden Vakuolen und Kanälchen liegen auch zahlreiche Körnchen.

Die Rindenschicht besteht aus grossen und langgezogenen Vakuolen, bei welchen ihre Zwischenwände zu der freien Oberfläche der Zotte senkrecht gestellt sind. Die von Van Beneden abgebildeten Verdickungen an den Zwischenwänden existieren in Wirklichkeit gar nicht. Die intensiv sich mit Karmin färbenden Körnchen liegen nicht auf der Oberfläche, sondern in den Vakuolen, nur lagern sie meistens näher der inneren Oberfläche der Zotte. Sie liegen also intrazellulär.

Ich habe mir viel Mühe gegeben, die unzweifelhaften Erscheinungen der Phagocytose der Zotten, welche von einigen Autoren angenommen wird, festzustellen. Es ist eine gewöhnliche Erscheinung, dass alle Dellen zwischen den Zotten mit den Spermien ganz vollgestopft werden. Dabei sind in den mittleren und unteren Abschnitten des Uterus fast ausschliesslich die Glanzkörperspermien vorhanden. Ich sah mehrmals die Spermien in den Zotten, aber es war in diesen Fällen stets die Möglichkeit

nicht ausgeschlossen, dass diese Spermien beim Schneiden durch das Mikrotommesser in die Zellen hineingeschleppt worden sind. Eine wahre Phagozytose konnte ich niemals mit Sicherheit feststellen. Manchmal werden die Zotten über die Delle so eng zusammengepresst, dass die Grenze undeutlich wird und man den Eindruck des Umfliessens der Zotten über die Spermien bekommen kann. Bei näherer Betrachtung tritt aber die Täuschung klar zutage.

Andererseits konnte ich eine allmähliche Atrophie des Glanzkörpers und die Plasmazerstörung regelmässig bei den ausserhalb der Zotten liegenden Spermien beobachten. Manchmal fliessen die veränderten Glanzkörperreste zu unförmigen Massen zusammen. Ich denke daher, dass die Zerstörung der für die Befruchtung nicht ausgenützten Spermien nur extrazellulär sich vollzieht. In dieser Beziehung möchte ich den Angaben von Romieu (24) zustimmen, dass die diesbezüglichen Behauptungen von Mayer und Kemnitz wenig stichhaltig sind.

O. Zacharias (30) hat neulich einige Bemerkungen über den gewöhnlichen Bau der Zotten veröffentlicht. Er bestätigt das Vorkommen von keulenförmigen Endpapillen an den Zotten des Uterus und beschreibt in den Zotten ein kleines Körperchen, welches Zentriol sein soll. Leider wird die Beschreibung von keiner entsprechenden Zeichnung begleitet, aus welchem Grund ich keine bestimmte Auffassung dieses Gebildes haben kann. Ich möchte nur sagen, dass ich so etwas Ähnliches niemals gesehen habe und nur schwer verstehen kann, wie man in einem überaus körnchenreichen Plasma der Zotte ein Zentriol bemerken kann. Die Körnchen, welche in den Vakuolen liegen, sind deswegen immer von einem kleinen hellen Hof umgeben und färben sich sehr intensiv mit Eisenhämatoxylin.

Nach meinen Beobachtungen unterscheidet sich der Uterus des soeben begatteten Weibchens von demselben des Weibchens im gewöhnlichen Zustande prinzipiell nur durch das Fehlen der Muskulatur. In anderen Beziehungen sind alle Eigentümlichkeiten im Bau des Uterusepithels der Begattungsperiode nur weitere Differenzierungen der normal vorhandenen Gebilde. Ich habe also keinen Grund, die von mir als Begattungsmerkmale oben beschriebenen Strukturen für pathologische Erscheinungen zu halten. Selbst für den Spermidensack kann man das entsprechende

homologe Organ, wenn nicht beim Weibchen, so doch beim Männchen finden. Ich meine den von Kemnitz bemerkten Filter, welcher sich in den oberen und unteren Öffnungen der Samenblase findet. Da die Grenze der Samenblase und des Ductus ejaculatorius nach Domaschko der Uterovaginalgrenze entspricht, verdient der sich an dieser Stelle befindende Filter von unserer Seite besondere Beachtung.

Dieser Filter wird durch ein syncytiales, schwammartiges Gewebe gebildet, das Kerne enthält. Die Behauptung von v. Kemnitz, dass dieses Gewebe ein Sieb für die Abtrennung der Spermien von den grösseren Spermiden darstellt, halte ich noch nicht für bewiesen, da der Verfasser nicht erwähnt, dass er im Ductus ejaculatorius ausschliesslich die Spermien gefunden hat. Der Filter ist als ein Auswuchs des Epithels der Grenze der Spermidenblase und des Ductus ejaculatorius zu betrachten, er ist also dem Spermidensack morphologisch vollständig homolog.

VII. Schluss.

Auf Grund meiner Beobachtungen muss man schliessen, dass die neue Begattung bei den Ascariden nur dann stattfindet, wenn der vorhandene Spermienvorrat schon ganz ausgenützt worden ist. Dabei hört im Ovarium die Eiproduktion auf und der Uterus wird frei von Eiern. Wenn in gewöhnlichen Bedingungen die Entleerung der Eier aus der Vagina durch die Kontraktion der Muskelschicht des Uterus und der Vagina erfolgt, kann die vollständige Entleerung kaum in derselben Weise vor sich gehen. Mir scheint, dass die Geisseln schon zu dieser Zeit an der Entleerung der Eier teilnehmen; dabei wird die Zahl der Geisseln sich stark vermehren, so dass endlich das Zottenepithel des Uterus zu einem Geisselepithel wird. Um den Kern der Zotte differenziert sich die dichte Plasmazone mit dem viel stärkeren System der Stützfasern, als im gewöhnlichen Zustand; deswegen wird der Kern ganz von Stützfasern umgeben. Zu den gewöhnlich längs des Uterus verlaufenden Stützfasern gesellen sich die von der Kernzone nach allen Seiten der Basalplatte divergierenden Stützfasern. Das intermediäre System der Stützfasern (Schlussleisten von Domaschko) (5) verschwindet; nur in der Samentasche wird es erhalten.

Die Rindenschicht der Zotten und der Geisseln verwandelt sich an vielen Stellen in die Alveolarschicht. Andere Arten der sekretorischen Tätigkeit der Zotten und der Geisseln treten auf. Indem ich jetzt auf dieselben nicht weiter eingehe, will ich nur die mechanischen Momente der Begattung berücksichtigen. Die äussere Muskelschicht der Vagina und des Uterus wird unnötig, da der Inhalt des Uterus durch die Geisseln fortbewegt wird. Die Muskelzellen verschwinden ebenso wie die sie von aussen bedeckende dünne, kutikulare Hülle. Es bleibt nur die Epithelschicht, deren Basalmembran sich verdickt. Nur an der Samentasche und an dem vulvären Vaginaabschnitt bleiben die Muskelschicht und die äussere kutikulare Hülle erhalten. Nach der Bildung des Spermidensackes an der uterovaginalen Grenze ist das Weibchen zur Begattung bereit. Das vaginale Epithel im muskellosen Gebiet verändert sich in die Netzsubstanz; dadurch wird der vaginale Raum bedeutend vergrössert.

Bei der Begattung finden die Spermiden schon den ganzen Apparat für ihre Beförderung nach der Samentasche ausgebildet.

Für die Ausstossung der Spermiden aus der Spermidenblase ist keine andere Vorrichtung vorhanden als die Geisseln der Zottenzellen, denn die Wand der Spermidenblase ist frei von Muskulatur. Es ist daher nicht auffallend, dass die weitere Beförderung der Spermiden sich ebenfalls durch die Wirkung der Geisseln vollzieht. Nun müssen aber die Spermiden von ihren glänzenden Granulationen befreit werden, was sich in der Vagina und im Spermidensack vollzieht. Dass die Geisseln der Zottenzellen der Spermidenblase beweglich sind, konnte ich mit eigenen Augen sehen und darf daher wohl mit vollem Recht die Vermutung aussprechen, dass bei der Begattung und bei dem Transport der Spermiden bis in die Samentasche die Geisseln wie Flimmerhaare wirken. Ich werde unten auch morphologische Beweise für die Flimmerbewegung der Geisseln nach Beobachtungen von Hamann (8) liefern.

Die Forscher, welche die Ausreifung der Spermien in der Spermidenblase des Männchens zulassen, müssten annehmen, dass die Spermien dank ihrer amöboiden Bewegung aus der Vagina in die Samentaschen den ganzen Uterus entlang durchwandern. Es ist wahr, dass mitunter alle Rinnen zwischen den Zotten im Uterus mit den Spermiden besetzt werden, aber nur im Uterus,

soviel ich beobachten konnte. Zwischen den Zotten des vaginalen Wandbelages sah ich die Spermien niemals und kein Autor hat bisher die Spermienansammlungen in der Vagina beschrieben. Nach meiner Erfahrung sind an der uterovaginalen Grenze immer nur am meisten veränderte und degenerierte Spermien vorhanden. Kein positiver Beweis der Bewegung der Spermien aus den unteren Abschnitten des Uterus bis in die Samentasche wurde bisher geliefert.

Ich denke also, dass die in den Rinnen des Uterusepithels vorkommenden Spermien ausschliesslich mit den Eiern aus der Samentasche mitgeschleppt worden sind, und da sie nicht zur Befruchtung gedient haben, degenerieren. Ich finde also auch in dieser Beziehung keine Beweise der Migration der Spermien aus der Vagina bis zur Samentasche hinauf. Der Strom der Flüssigkeit, welcher durch die Wirkung der Geisseln entsteht, ist wohl eine viel zweckmässigere Einrichtung für den Spermidentransport. Ich muss übrigens noch bemerken, dass die Fähigkeit der vollständig reifen Glanzkörperspermien zur amöboiden Bewegung streng genommen noch nicht in genügender Weise bewiesen worden ist.

Als ich die Stützfibrillen in den Geisseln der Spermidenblase und des Uterus wahrgenommen hatte, dachte ich erst wie Fauré-Fremier, dass sie in Anbetracht ihrer intensiven Färbung mit Eisenhämatoxylin Myofibrillen darstellen. Das war um so leichter anzunehmen, als die Myofibrillen bei Ascaris morphologisch sich bei dieser Färbungsmethode von den Stützfibrillen in keiner Weise unterscheiden lassen. Als ich aber den Zusammenhang der Geisselfibrillen mit den Stützfasern der Basalplatte feststellte, wurde mir klar, dass die Geisselfibrille lediglich eine Stützfibrille ist.

Die Stützfibrillen in den breiteren Geisseln sind mehrzählig, in den dünnen aber gibt es nur eine einzige, in den durch Sekretionstätigkeit stark beeinflussten Geisseln endlich fehlen die Fibrillen. Die Stützfibrille dient also der Elastizität der Geissel, sie ist vielleicht ein formgebendes Element im Koltzoffschen Sinn. Kontraktilität kommt nur dem Plasma des Achsenstranges zu, welches nach aussen in die Alveolarschicht übergeht.

Ich sehe in dem Bau der Geissel weitere Beweise für die Richtigkeit der Ansichten meines Landsmannes, Herrn Koltzoffs.

welcher bei der Untersuchung der Kontraktilität einer Vorticelle, Zootamnion alterans, die Bedeutung der gut bekannten Stielfasern als Myofibrillen sehr energisch ablehnt und ihnen nur die Funktion der Stützfibrillen zuschreibt (14).

Da ich nur Querschnitte des Uterus mit den Geisseln besitze, kann ich nicht sagen, ob die Stützfibrille immer nur an einer Seite des Achsenstranges verläuft. Ich bemerke aber sehr oft die andere Tatsache, dass der Achsenstrang mitunter um die Fibrille spiralig gedreht ist. Diese jedenfalls sehr leichte Drehung zeigt nach meiner Meinung die Fähigkeit des Achsenstranges, eine beliebige Stellung zur Fibrille einzunehmen. Dadurch wäre es verständlich, dass die Geisseln vor der Begattung die Eier aus dem Uterus heraustreiben können, und nach der Begattung in einer entgegengesetzten Richtung schlagen.

In der Struktur der Geisseln finde ich eine wesentliche Unterstützung der Ansichten von Koltzoff (14), welcher die Kontraktilitätslehre von seinem neuen Gesichtspunkt aus reformieren will. Im grossen und ganzen ist die Geissel dem Flimmerhaar homolog; jede Geissel kann man für ein riesiges Flimmerhaar halten, welches auch seine Wurzel in Gestalt der Stützfibrille hat. Nur das Basalkörperchen fehlt.

Bei den riesenhaften Dimensionen, welche bei Ascariden die zytologischen Elemente annehmen, ist es nicht wunderbar, dass die Flimmerhaare ebenfalls so kolossal sind. In dieser Beziehung ist sehr wichtig die Beobachtung von Hamann, welcher bei der Nematode Lecanophorus in der Spermidenblase statt der Geisseln die Haarbüschel an den basalen Platten gefunden hat. Merkwürdig ist, dass Hamann auf der entsprechenden Zeichnung (Fig. 23) keine Zellgrenzen angibt. Im Text (8) sagt er, dass er nur an Sublimatpräparaten deutlich die Zellgrenzen sehen konnte; auf tangentialen Schnitten konnte er nämlich Sublimatniederschläge entsprechend den Zellgrenzen wahrnehmen. Nach meiner Meinung sind jedoch diese Reihen von Sublimatpartikeln nur Niederschläge in den grossen Vakuolen der Basalplatten.

Was die Haarbüschel bei Lecanophorus anlangt, so bestehen sie aus feinen 0,01 mm langen Härchen. Aus dieser Beobachtung von Hamann folgt, dass die Geisseln der Ascariden wirklich den Flimmerhaaren sehr nahe stehen.

Aus dem Gesagten kann man schliessen, dass die Geisseln für die Theorie der Flimmerbewegung sehr wichtig sind und eine eingehendere Untersuchung verdienen. Ich halte aber die gegenwärtige Sachlage noch für zu wenig geklärt, um diese ihre Bedeutung vollständig zu begründen. Mir scheint nur, dass für die Bewegung der Geisseln die M. Heidenhainsche Theorie der kleinen Wellen nur in sehr beschränktem Maß anwendbar ist. Leuckart und andere hatten vielleicht recht, wenn sie die Bewegungen der Geisseln in der Samenblase der Ascariden amöboid nannten, da hier die Kontraktilität wahrscheinlich dem nicht räumlich strukturierten Plasma angehört. Dank der elastischen Stützfibrille wird aber diese Bewegung in die Flimmerbewegung verwandelt.

Die Vergleichbarkeit der Geisseln mit Flimmerhaaren wird durch ihre sekretorische Tätigkeit nicht gestört, da auch die Flimmerhaare eventuell der Sekretion Dienste leisten können; als Beispiel will ich die Epithelzellen im Nebenhoden erwähnen, welche nach den Beobachtungen von Gurwitsch (6) mit nicht flimmernden Härchen, welche Sekretbläschen erzeugen, versehen sind.

Auf Grund der Beziehungen zwischen den motorischen und sekretorischen Tätigkeiten der Zelle, welche in letzter Zeit besonders geschickt durch M. Heidenhain durchgeführt wurden, wird auch die Beziehung der Flimmerhaare zur Sekretion verständlich. Wenn im basalen Abschnitt der Nierenzelle das faserig differenzierte Protoplasma die Beförderung der Sekretstoffe bewirkt, warum soll man diese Fähigkeit den ebenfalls faserigen Gebilden der Zelloberfläche absprechen? Die Beförderung der Sekretmassen in den Geisseln und die Austreibung der Vakuolen aus dem Achsenstrang in die alveoläre Schicht lassen sich auch unter die Erscheinungen der motorischen Funktion des Protoplasmas einreihen.

Um eine völlige Vorstellung von der sekretorischen Tätigkeit der Geisseln zu gewinnen, muss man ihre Sekretion mit den Sekretionserscheinungen im Uterus während seines gewöhnlichen Zustandes vergleichen. Wenn die Sekretion, welche sich durch Bildung von Sekretkugeln äussert, auf den ersten Blick auch auffällig erscheinen mag, so mildert sich dieser Eindruck bei der Bekanntschaft mit literarischen Angaben über diese Art der Sekretion bei Ascaris.

Schon A. Schneider (25) richtete seine Aufmerksamkeit auf die Fähigkeit der dünnstieligen Zotten, im Uterus sich aus dem Verband mit den Basalplatten loszulösen. Eine ähnliche Erscheinung bemerkten Leuckart und Van Beneden, nur behauptet dieser, dass die Loslösung wahrscheinlich eine artifizielle ist, und versichert, dass er niemals diese Erscheinung an Präparaten von dem fixierten Material bemerken konnte.

In letzter Zeit aber haben jüngere Forscher wieder die Loslösung von Zottenteilen bemerkt und sie als Sekretionsvorgänge gedeutet. So hat Domaschko in der Reifezone des Gonadenrohres die Abschnürung der kugeligen Plasmateile von den Zotten beschrieben. Er spricht die Fähigkeit der Absonderung von Plasmakugeln überhaupt dem ganzen Zottenepithel des Uterus zu und behauptet, dass die Sekretkugeln in eine sulzige Masse zerfliessen, das Gleiten der Eier erleichtern und sogar die Nährsubstanzen für die sich furchenden Eier liefern.

Scheben (24) berichtet über diese Art der Sekretion nichts; er beschreibt jedoch besondere Drüsenzellen, welche das Sekret in ihrem Inneren bereiten und es ins Lumen des Uterus entleeren. Romieu (24) betrachtet die Zottenzellen der Samentasche als merokrine sekretorische Zellen. Von ihren Enden schnüren sich die Kugeln, welche wie die Zotten selber mit einer Sekretschicht bedeckt und im Inneren mit den durch Eisenhämatoxylin intensiv färbbaren Körnchen gefüllt sind: „Il est probable qu'il s'agit là de sécrétions qui jouent un rôle dans la formation de la membrane de l'œuf". Ähnliche Sekretkugeln fand jedoch Romieu auch bei Männchen in der Samenblase und dem Ductus deferens.

Gegen die Beobachtung von Scheben nimmt Romieu an, dass die vermutlichen Drüsenzellen nur die Entwicklungs- oder Umformungsstufen der gewöhnlichen Zottenzellen sind. Nach der Auffassung von Romieu stossen die Zotten erstens die Plasmakugeln ab, um die Flüssigkeit der Gonadenröhre zu produzieren, und nachher wandeln sie sich in die Drüsen um, welche das Material für die Eischalen liefern.

Romieu hat wahrscheinlich nur den ersten Vorgang wirklich beobachtet, da er berichtet, wie das periphere Ende der Uteruszellen wegen der Resorption der Umwandlungsprodukte der Spermien innerhalb der Spermienhaufen zu einem kolbigen Körper anschwillt, welcher reich an Lipoiden und Glykogen sein soll. Wenn das Ende eine bestimmte Grösse erlangt hat, schnürt es sich von der Zotte ab, um schliesslich zwischen die Eier zu dringen und hier einer Verflüssigung zu unterliegen. Über die Drüsenzellen von Scheben verliert Romieu weiter kein Wort.

Wenn man die Schebenschen Zeichnungen (Textfig. 1 und 2 seiner Arbeit) ansieht, erkennt man sogleich, dass die auf diesen Abbildungen wiedergegebenen Zellen nicht dem Gebiet der Samentasche, sondern nur dem oberen Teil des Uterus angehören. In diesem Gebiet finde ich besonders bei Ascaris megalocephala wirklich die Zellen, die den Schebenschen Drüsenzellen sehr ähnlich sind. Diese Zellen sind aber nach meinen vorläufigen

Untersuchungen so eigenartig gestaltet, dass sie eine spezielle Untersuchung verdienen. Zwischen den Zotten der Samentasche habe ich niemals die Schebenschen Drüsenzellen gesehen.

Ich kann dazu bemerken, dass der Gang der Abschnürung der Plasmamassen von den Zotten erstens in etwas anderer Weise geschieht, als es von Romieu beschrieben ist, zweitens nicht nur in der Samentasche, sondern überall, wo die Zottenzellen bei Ascaris vorhanden sind, vorkommt.

Im gewöhnlichen Zustand des Uterus kann man in seinem unteren Abschnitt die kleinen gestielten Bläschen an den Zotten bemerken, welche meistens mit einem körnigen oder homogenen Sekret gefüllt sind. Sie schnüren sich mitunter von den Zotten ab und zerfliessen im Hohlraum des Uterus zwischen den Eiern.

In der Samentasche finde ich in ihrem gewöhnlichen Zustand nur solche kleine Sekretbläschen, die ebenfalls gestielt sind. Niemals konnte ich dagegen die Abtrennung der Zotte selber oder ihrer Kuppe wahrnehmen. Eine Täuschung aber kann in dieser Beziehung sehr leicht vorkommen, wenn man am Präparat nur die angeschnittene Kuppe sieht.

Aus meinen Beobachtungen über die Sekretionserscheinungen im Uterus in seinem gewöhnlichen Zustand geht hervor, dass die auffallenden Vorgänge der Sekretkugelbildung beim begatteten Weibchen ihre Homologa schon überhaupt Beziehungen zu der Struktur und Tätigkeit der Zottenzellen des Uterus darbieten. Obgleich die Sekretionsvorgänge beim soeben begatteten Weibchen sehr intensiv, mannigfaltig und variabel sind, spricht sich in ihnen nur die gesteigerte normale Tätigkeit der Zottenzellen aus.

Diese Tätigkeit ist aber im physiologischen Sinne bis jetzt noch sehr rätselhaft. Sie erhält nur in letzter Zeit eine neue Beleuchtung durch die Untersuchung von Kemnitz über die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Ich finde es sehr zweckmässig, hier die Bedeutung der Untersuchung von v. Kemnitz besonders zu betonen, um den Weg der künftigen Untersuchungen über Ascarisgonaden zu zeigen.

Die glückliche Idee, die Ergebnisse der physiologischen Untersuchungen von Weinland durch die mikroskopische Analyse der Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris zu vervollständigen, lieferte eine ganze Fülle wichtiger Beobachtungen, welche manche dunklen Stellen in der zytologischen Struktur der Zotten be-

seitigen können. Ascaris gewinnt nach Weinland die für ihren Haushalt notwendige Energie nicht durch Oxydation wie die aeroben Organismen, sondern durch Spaltung. Die Quelle der Energie der Lebenserscheinungen liegt bei Ascaris im Glykogen, und die Glykogenumwandlungen bedingen, wie v. Kemnitz feststellen konnte, sicher viele Eigentümlichkeiten in der Struktur der Ascariszellen. Aber ich muss hier bemerken, dass der sonst verdienstvolle Verfasser schon zu weit gegangen ist, wenn er alles unter dem Zeichen des Glykogens betrachtet und die mustergültigen Untersuchungen über das Nervensystem der Ascaris, welche Deineka (4) neulich veröffentlicht hatte, dadurch zu entkräften versucht, dass er in den eigentümlichen Sinneszellenendigungen in den Hautpapillen von Ascaris die Glykogenkörnchen beschreibt. v. Kemnitz spricht dadurch diesen Sinneszellen ihre nervöse Natur ab. Wenn v. Kemnitz bedauert, dass K. C. Schneider in seinem „Histologischen Praktikum" auf die Deinekasche Auffassung der Nervenelemente von Ascaris eingeht, kann es der unparteiische Leser nicht für gerechtfertigt halten.

Gestützt auf Untersuchungen der Gonaden von Ascaris behauptet v. Kemnitz, dass die Wandungszellen des Uterus ebenso wie die Spermiden von Glykogen frei sind. Die Geisseln der Spermidenblase sind aber sehr reich an Glykogen; die Geissel beschreibt der Verfasser als ein plasmatisches Rohr, dessen innerer Hohlraum mit Glykogenkörnchen angefüllt wird. Morphologisch betrachtet, ist solche Behauptung, nach meinen Untersuchungen, nicht ganz korrekt, doch ist die Feststellung des Glykogens im Achsenstrang der Geissel jedenfalls wichtig. Da die Geisseln des Uterus denjenigen der Spermienblase ganz gleichen, kann man sich vorstellen, dass auch in den Uterusgeisseln eine grosse Menge Glykogen aufgestapelt wird.

Wenn die Spermiden in der Spermidenblase mit den Kohlenhydraten versorgt werden sollen, brauchen sie sicher dieselben Kohlenhydrate auch im Uterus. Die Vakuolisation der Uteruszotten, die Bläschensekretion und die Differenzierung der alveolären Schicht an den Geisseln werden jetzt verständlich, da sie sich durch Umwandlung der Glykogenvorräte in andere Kohlenhydrate erklären lassen. Die Energie der Bewegung der Geisseln muss man auch mit der Glykogenspaltung in Zusammenhang bringen.

Eine ganz andere Bedeutung möchte ich den Sekretkugeln mit dem homogenen oder dem feinkörnigen Inhalt geben. Sie könnten die Eiweißstoffe der Sekretflüssigkeit des Uterus liefern. Sie wandeln sich nur sehr langsam um, indem sie ihre morphologische Individualität lange Zeit behalten, was gerade den eiweißstoffhaltigen Gebilden eigen ist. In der Samentasche haften die Spermien an Sekretkugeln ebenso wie an den Zotten, was für die dickflüssige und klebrige Natur der Sekretkugeln spricht. Für das Zurückbleiben der Spermien und Spermiden in der Samentasche ist solche zähflüssige Substanz gerade sehr notwendig.

Vom Standpunkt des Glykogenumsatzes wird auch die Atrophie der Muskelzellen des Uterus beim soeben begatteten Weibchen verständlich dadurch, dass ausser der Nutzlosigkeit der Muskelzellen auch die günstigeren Verhältnisse für die Osmose der Nährsäfte aus der Flüssigkeit der Leibeshöhle in die Zotten und Geisseln der Uteruswandung stattfinden. Im gewöhnlichen Zustand des Tieres muss ein Teil solcher Stoffe erst in den Muskelzellen verbraucht werden. Durch die Untersuchungen von v. Kemnitz wird teilweise auch die Bedeutung des Glanzkörpers des Spermiums in ein neues Licht gerückt. Nach der Behauptung von v. Kemnitz ist im reifen Ei eine grosse Glykogenmenge aufgespeichert, welche nur nach dem Eindringen des Spermiums ins Ei verbraucht werden kann. Dabei lässt sich die Verminderung des Glykogens erst in unmittelbarer Umgebung des Glanzkörperrestes bemerken. Der Glanzkörper hat nach der Auffassung des Verfassers eine glykogenspaltende Wirkung.

Da ich die Granulationen in den primären Spermiden chemisch dem Glanzkörper nahe verwandt halte, glaube ich, dass man ihnen die glykogenspaltende Wirkung ebenfalls zuschreiben kann. In diesem Fall erklärt sich die Ausstossung der primären Granulationen aus den Spermiden in der Vagina des begatteten Weibchens. Sie werden in die Netzsubstanz und in die Uterusgeisseln aufgenommen, wo sie auch ihre glykogenspaltende Wirkung ausüben können. Wir sahen oben, dass der Glanzkörper für die Befruchtung nicht unbedingt notwendig ist. Die Glykogenresorption kann also auch ohne den Glanzkörper statthaben. Ich glaube deswegen, dass die glykogenspaltenden Eigenschaften dem Glanzkörper nur dadurch zukommen können, dass er — (ebenso wie die Granulationen der primären Sper-

miden) — von den mitochondrialen Körnchen stammt und dass den Mitochondrien die Hauptrolle bei der Glykogenspaltung im Ei zufällt. Hier liegt jedenfalls noch eine offene Frage vor, welche durch künftige Untersuchungen aufgeklärt werden muss. Im Verlauf der Spermiogenese bei Ascaris kommt es zweimal vor, dass die Bestandteile der männlichen Geschlechtszellen in die Wandungszellen gelangen. Es sind erstens die sogenannten Cytophoren (29), welche sich von den Spermidenvierlingen abtrennend von den Wandungszellen „gefressen" werden. In der Vagina des begatteten Weibchens werden die ausgestossenen primären Granulationen von den vaginalen Zellen eingenommen. Es scheinen in diesen Bestandteilen die Substanzen, welche die Tätigkeit der Wandungszellen stimulieren, eingeschlossen zu sein.

Bei der Eibefruchtung gelangen die männlichen Mitochondrien ins Ei und bleiben hier nach den Angaben von Meves (18) lange von den Eimitochondrien gut unterscheidbar. Nach der Analogie mit den Cytophoren und den Granulationen möchte ich vermuten, dass sie im Ei den Stoffwechsel stimulieren; ob sie die Erbmasse, wie es Meves behauptet, darstellen, lasse ich dahingestellt. Ganz unangemessen scheint mir aber die Kritik von v. Kemnitz, welche dieser Verfasser gegen die Untersuchung von Meves erhebt.

v. Kemnitz wiederholt dabei die Angaben von Gebr. Zoia und von A. Mayer, nach welchen der Glanzkörper im Ei in die stark sich färbenden Körnchen zerfällt. Am Schluss des Artikels spricht er die Vermutung aus, dass die „Plastochondrien" von Meves Produkte des Glanzkörpers sind, lässt jedoch zu, dass ein Teil dieser Plastochondrien schon im Spermium als Mitochondrien vorhanden ist: „Ein anderer Teil aber dürfte sich dennoch vom Glanzkörper ableiten", fährt der Verfasser eindringlich weiter fort: „da wie Meves selbst angibt, bei der von ihm angewandten Altmannschen Methode der Glanzkörper sich ebenso wie die Plastochondrien intensiv rot, aber vielfach in einer etwas anderen Nuance tingiert. Wer will also da entscheiden, was Plastochondrien und was Glanzkörperzerfallsprodukte sind?"

Nun hat schon Romeis bemerkt, dass diese Frage bei hinreichender Technik und Erfahrung gar nicht so schwer zu lösen ist. Ich kann auch hinzufügen, dass ich die Umwandlungen des Glanzkörpers im Ei auf vielen Präparaten nach verschiedenen

Fixations- und Färbungsmethoden verfolgte und die Richtigkeit der Mevesschen Beobachtungen nur bestätigen kann. Dass auch Meves das Eindringen der Spermien ohne Glanzkörper ins Ei zulässt, schliesse ich aus seinen Worten (Seite 696): „Wenn ein Glanzkörper vorhanden ist“ etc.

Meves schildert die allmähliche Abrundung, Verkleinerung und Verschwinden des Glanzkörpers im Ei. Ich beobachtete immer nur dieselbe Reihe der Umwandlung des Glanzkörpers und konnte niemals den Zerfall des Körpers in die Granula wahrnehmen. Sehr häufig verwandelt er sich nach seiner Abrundung in ein vakuolenähnliches Gebilde, welches dann restlos resorbiert wird. Ich halte also weiter daran fest, dass die Mevesschen Spermiumplastochondrien ausschliesslich die erst von mir als Mitochondrien gedeuteten Körnchen darstellen.

Die Tropfen- oder Bläschensekretion, die an den Uteruszotten bei Ascaris schon von so vielen Forschern festgestellt worden ist, gehört zu den am wenigsten aufgeklärten zytologischen Tatsachen. So spricht M. Heidenhain in seinem Buch „Plasma und Zelle“ ganz bestimmt: „Aus dem vorstehenden ist ersichtlich, dass wir die Sekretion unter dem Bilde eines molekulären Flüssigkeitsstromes auffassen, deren Richtung etc. durch eine motorische Leistung der Zelle bestimmt wird: der Flüssigkeitsstrom würde dann während des Durchtritts durch den Zellkörper mit den harnhaltigen Substanzen geschwängert werden. Dass unter Umständen sich Vakuolen in das Lumen der Harnkanälchen ergiessen können, wollen wir nicht ableugnen; dagegen müssen wir die sogenannte Theorie der bläschenförmigen Sekretion, bei welcher mit einer Abstossung von Zelltrümmern gerechnet wird, von unserem Standpunkt aus ablehnen“ (Bd. II, S. 1037).

Obgleich hier speziell über die Harnabsonderung die Rede ist, findet man sonst im Heidenhainschen Buch keine weitere Berücksichtigung der Tropfensekretion; man kann daher schliessen, dass Verfasser diese Sekretionsart überhaupt nicht anerkennen will. Ich möchte aber bei dieser Gelegenheit auf die Zusammenstellung der diesbezüglichen literarischen Mitteilungen hinweisen, welche ich in meiner (27) Arbeit über die langgestreckten Kerne im Samenblasenepithel des Grasfrosches lieferte. Unter den Ver-

fassern, welche die Tropfensekretion beobachtet haben, findet sich gerade auch M. Heidenhain, welcher diese Erscheinung bei den Epithelzellen des Uterus beobachtet hatte (9).

Was speziell die Nematoden anbelangt, so hat Hamann (8) bei den Darmzellen von Lecanocephalus die Bläschensekretion wahrgenommen. Ich persönlich hatte mehrmals die Gelegenheit, die Bläschensekretion der Darmzellen von Ascaris megalocephala zu bemerken; auf den tadellos fixierten Präparaten wurden die Sekrettropfen von der Zelle durch den Stäbchensaum ausgepresst und haften am letzteren während einiger Zeit in der Form des gestielten Bläschens.

Gegenwärtig kann ich, nach der Feststellung der intensiven Tropfensekretion im Uterus von Ascaris lumbricoides, den Gang der Sekretion in folgender Weise zusammenfassen. Die Sekretion ist an das Vorhandensein bestimmter protoplasmatischer Körnchen gebunden. Die Sekretvakuolen entstehen unter dem Einfluss dieser Körnchen oder aus den Körnchen selber. Die vakuolisierte äussere Schicht der Basalplatte beweist wahrscheinlich, dass der Transport der Nährstoffe aus der Leibeshöhle in die Zotte hinein stattfindet, aber nicht durch Wanderung dieser Vakuolen, sondern auf osmotischem Wege. In den Papillen und den Geisseln findet der Umsatz der aufgenommenen Produkte und ihre Verwandlung in die Sekretbläschen und die Sekretkugeln statt. Die Plasmakörnchen erhalten sich meistens in den Sekretbläschen und lassen sich färberisch von den in den Zotten vorhandenen nicht unterscheiden; deswegen kann man denken, dass in den Sekretbläschen auch nach ihrer Abtrennung von den Zotten die chemischen Umwandlungen sich noch weiter fortsetzen.

Mislawsky (19) hat die bläschenförmige Sekretion in letzter Zeit einwandfrei im Hautdrüsenkomplex der Glandula mandibularis superficialis des Kaninchens wahrgenommen und mit sorgfältiger Technik studiert. In seinem Artikel sind auch andere literarische Beweise derselben Erscheinung gesammelt.

Mislawsky beobachtete, dass die von Zellen produzierten und als Sekret zur Abstossung bestimmten Stoffe sich in dem der Lichtung der Drüse zugewendeten Teile der Zelle anhäufen, wobei sie ein Auswachsen der Zelle in vertikaler Richtung und eine kapselförmige Anschwellung der freien Zellenden bewirken. Der sekrethaltige Teil der Zelle verwandelt sich dann in einen

gestielten Tropfen, um schliesslich in der Richtung des Drüsenkanälchens abzufallen. Der Verfasser hat weiter hervorgehoben, dass über das Wesen der Bläschensekretion zwei Meinungen in der Literatur schon ausgesprochen worden sind. Einerseits fasste Nicolas (20), welcher diese Art der Sekretion am Urnierenepithel beobachtet hatte, den ganzen Vorgang der Abtrennung des Sekrettropfens in rein mechanischem Sinne auf. Die Sekretbläschen werden, nach seiner Meinung, nach der freien Oberfläche der Zelle durch den Widerstand der Nachbarzellen und der Basalmembran gedrängt. Im einfachsten Falle platzt die dünne Wand der Sekretvakuole und ihr Inhalt ergiesst sich in den Hohlraum des Organs. In anderen Fällen erfolgt die Abschnürung der Zellkuppe einfach durch die Wirkung ihrer Schwere.

Van Gehuchten (7) glaubt dagegen, dass Bläschensekretion der Reihe der Metabolismuserscheinungen angehört, und dass der Zelle dabei die aktive Rolle zufällt.

Ich meinerseits bin auch der Meinung, dass die Bläschensekretion mit der motorischen Tätigkeit des Protoplasmas zusammenhängt. Ich möchte die Aufmerksamkeit auf die Tatsache lenken, dass die Uteruszelle von Ascaris ganz genau die Vakuolen- und Bläschenbildung regulieren und beherrschen kann. Die alveoläre Schicht der Geisseln ist auch eine Art von Bläschensekretion, die Bläschen bleiben aber als ein integrierender Teil im Zusammenhang mit den Geisseln. Sie bilden sogar die spezifische Struktur der Geissel. Dass die Bläschenbildung auf demselben Querschnitt nicht überall, sondern nur an bestimmten Stellen zu sehen ist, habe ich schon oben hervorgehoben. Sie sind also keine rein mechanisch erklärbaren Gebilde.

Man kann unter diesen Verhältnissen in keiner Weise die aktiven und regulatorischen Einflüsse der Zelle in Abrede stellen. Ist das richtig, dann erscheint der Vorgang der Bläschensekretion als eine unzweifelhafte motorische Tätigkeit der Zelle. Ich halte also das Bedenken, welches M. Heidenhain über die Tropfensekretion äussert, nicht für berechtigt.

Ich bin sehr weit davon entfernt, zu behaupten, dass die Frage über die Begattung und die intrauterine Entwicklung der Spermien bei Ascaris durch diese meine Untersuchung endgültig gelöst worden ist. Ich gebe sogar gern zu, dass ich den von mir beobachteten Tatsachen in manchen Beziehungen eine falsche

Deutung gegeben haben kann. Mein Zweck ist, wie bei der Publikation meiner ersten Arbeiten über Ascaris, zu zeigen, dass die Akten über diese Fragen noch nicht geschlossen sind. Es ist aber, nach meiner Meinung, nicht zu hoffen, dass die vollständige Beleuchtung aller Geheimnisse des Geschlechtslebens der Ascariden durch die Untersuchungen nur eines Forschers möglich sein wird. Wegen der äussersten Seltenheit des Begattungsaktes sind hier die planmässigen und vorurteilslosen Untersuchungen möglichst vieler Forscher an getrennten Orten erforderlich.

Literaturverzeichnis.

1. Van Beneden, E.: Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. Arch. de Biol., Vol. IV, 1883.
2. Derselbe: L'appareil sexuel femelle de l'Ascaride mégalocephale. Arch. de Biol., Vol. IV, 1883.
3. Boveri, Th.: Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala. Jena 1888.
4. Domaschko, A.: Die Wandung der Gonade von Ascaris megalocephala. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. XV, H. 3, 1905.
5. Fauré-Fremier, E.: Le cycle germinatif chez l'Ascaris megalocephala. Archives d'anatomie microscop., T. XV, fasc. IV, 1913.
6. Gurwitsch, A.: Der Haarbüschel der Epithelzellen im Ductus epididymis des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 59, 1901.
7. Van Gehuchten: Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychodera contaminata. La Cellule, T. VI, 1890.
8. Hamann, O.: Die Nemathelminthen, II. Heft, 1895, Jena.
9. Heidenhain, M.: Über eine eigentümliche Art protoplasmatischer Knospung an Epithelzellen und ihre Beziehung zum Mikrozentrum. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54, 1899.
10. Derselbe: Plasma und Zelle, Bd. II, 1911, Jena.
11. Henschen: Zur Kenntnis der blasenförmigen Sekretion. Anat. Hefte, Bd. 26, 1904.
12. Hirschler, J.: Über die Plasmastrukturen (Mitochondrien, Golgischer Apparat u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden. Arch. f. Zellforsch. Bd. IX, 1913.
13. v. Kemnitz, G.: Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellforsch., Bd. VII, 1912.

14. Koltzoff, N.: Studien über die Gestalt der Zelle. III. Untersuchungen über die Kontraktilität des Vorticellinenstieles. Arch. f. Zellforsch., Bd. VII, 1912.

15. Leuckart: Die menschlichen Parasiten, 1879—1886.

16. Marcus, H.: Ei und Samenreife bei Ascaris canis. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 68, 1906.

17. Mayer, A.: Zur Kenntnis der Samenbildung bei Ascaris megalocephala. Zool. Jahrb., Bd. 25, Abt. f. Anat., 1908.

18. Meves, Fr.: Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76, 1911.

19. Mislawsky: Zur Lehre von der sogenannten blasenförmigen Sekretion. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73, 1909.

20. Nicolas, A.: Contribution à l'étude des cellules glandulaires. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. VIII, 1891.

21. Romeis, B.: Beobachtungen über Degenerationserscheinungen von Chondriosomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, 1912.

22. Derselbe: Über Plastosomen und andere Zellstrukturen in dem Uterus, Darm und Urgeschlechtszellen von Ascaris megalocephala. Anat. Anz., Bd. XLIV, 1913.

23. Romieu, M.: La réduction plasmatique dans la spermatogenèse de l'ascaris megalocephala. C. R. Acad. Sc., Paris 1911.

24. Derselbe: La spermatogenèse chez l'ascaris megalocephala. Arch. f. Zellforsch., Bd. VI, 1911.

25. Scheben, L.: Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von Ascaris megalocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXIX, 1905.

26. Schneider, A.: Monographie der Nematoden. Berlin 1866.

27. Schneider, K. C.: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1912.

28. Tretjakoff, D.: Langgestreckte Kerne im Samenblasenepithel des Grasfrosches. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. XX, 1903.

29. Derselbe: Die Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXV, 1905.

30. Zacharias, O.: Über den feineren Bau der Eiröhren von Ascaris megalocephala, insbesondere über zwei ausgedehnte Nervengeflechte in demselben. Anat. Anz., Bd. 43, 1913.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI, XII und XIII.

Tafel XI.

Fig. 1. Querschnitt der Vagina von Ascaris lumbricoides. C = Basalmembran; d = netzförmige Wandschicht; sd = Spermiden; m = Sekretansammlung. Vergr. 120 mal.

Fig. 2. Teil desselben Querschnittes. c = Basalmembran; g = primäre Granulationen in der netzförmigen Wandschicht; l = Leisten der Basalmembran; d = netzförmige Wandschicht. Vergr. 400 mal.

Fig. 3. Querschnitt, welcher der uterovaginalen Grenze entspricht; links ist die vaginale, rechts die uterine Wand getroffen. c = Basalmembran; f = Stützfasern; i = innere Schicht des Spermidensackes; k = Kern der uterinen Zotte; p = quergeschnittene Zotte des Uterus; sd = primäre Spermide. Vergr. 120 mal.

Fig. 4. Querschnitt der Wand des Spermidensackes. i = innere Faserschicht; k = Kern der äusseren Zottenzelle; z = äussere Zottenschicht, Vergr. 400 mal.

Fig. 5. Querschnitt des unpaaren Teiles des Uterus. c = Basalmembran; g = Geisseln; k = Kern der Zottenzelle; f = Stützfasern; p = Zotte; s = Sekretkugeln; Sd = sekundäre Spermide; t = Spermidensack. Vergr. 120 mal.

Fig. 6. Tangentieller Schnitt der Basalplatten der Uteruszotten. f = Stützfasern; k = Kern. Vergr. 600 mal.

Fig. 7. Spermide (primäre) aus der Vagina. k = Kern; g = primäre Granulationen. Vergr. 1500 mal.

Tafel XII.

Fig. 8. Spermide aus der Vagina. g = noch nicht ausgestossene primäre Granulationen; k = Kern; m = Mitochondrien. Vergr. 1500 mal.

Fig. 9. Spermide aus der Vagina. g = noch nicht ausgestossene primäre Granulationen; k = Kern; m = Mitochondrien. Vergr. 1500 mal.

Fig. 10. Spermide, aus der Vagina. g = primäre Granulationen, welche sich an einem Pol der Spermide angesammelt haben und teilweise schon ausgestossen werden; k = Kern; m = Mitochondrien. Vergr. 1500 mal.

Fig. 11. Zwei vereinigte Spermiden aus der Vagina. g = primäre Granulationen; gs = sekundäre Granulationen; k = Kern; m = Mitochondrien. Vergr. 1500 mal.

Fig. 12. Gruppe von drei zusammenhängenden Spermiden aus der Vagina. g = primäre Granulationen; gs = sekundäre Granulationen; k = Kern. Vergr. 1500 mal.

Fig. 13. Sekundäre Spermide aus dem Spermidensack. g = sekundäre Granulationen; k = Kern; m = Mitochondrienkörper. Vergr. 1500 mal.

Fig. 14. Querschnitt des unteren paarigen Uterusteiles. c = Basalmembran; f = Stützfasern; g = Geisseln; k = Kern der Zottenzelle; m = Sekretkugeln; p = Zotte; r = Sekretgerinnsel; Sd = sekundäre Spermiden. Vergr. 120 mal.

Fig. 15. Querschnitt des oberen Uterusteiles. c = Basalmembran; f = Stützfasern; g = Geisseln; k = Kern der Zottenzelle; m = Sekretkugeln; p = Zotten; r = Sekretgerinnsel; Sd = Spermiden. Vergr. 120 mal.

Tafel XIII.

Fig. 16. Wandbelag des Uterus. c = Basalmembran; f = Stützfasern; g = Geisseln; k = Kern der Zottenzelle; Sd = sekundäre Spermiden. Vergr. 400 mal.

Fig. 17. Wandbelag des Uterus. a = Alveolarschicht; c = Basalmembran; f = Stützfaser in der Geissel; g = Geissel; k = Kern der Zottenzelle; s = Stützfaser der Basalplatte. Die Zotte ist stark vakuolisiert. Vergr. 700 mal.

Fig. 18. Wandbelag des Uterus im Zustand intensiver Sekretion. c = Basalmembran; f = Stützfasern; g = Geissel; k = Kern der Zottenzelle; Sb = Sekretbläschen; V = Sekretvakuolen der Zotte. Vergr. 400 mal

Fig. 19. Geissel aus dem unteren Gebiet des Uterus. g = Glänzendes Körperchen; V = Vakuole. Vergr. 700 mal.

Fig. 20. Abschnitt der Geissel aus dem mittleren Gebiet des Uterus. Die hellen Vakuolen sind noch teilweise im Achsenstrang eingeschlossen. a = Alveolarschicht; b = Achsenstrang. Vergr. 700 mal.

Fig. 21. Sekretkugel mit körnigem Inhalt. g = Geissel mit der Vakuole (V) im Achsenstrang. Vergr. 700 mal.

Fig. 22. Sekretkugel mit homogenem Inhalt und mit den körnigen Plasmafädchen. g = Geissel; p = Plasmafädchen. Vergr. 700 mal.

Fig. 23. Sekretkugeln an den Seitenästchen der Geissel (g). V = Vakuole des Achsenstranges. Vergr. 700 mal.

Fig. 24. Zottenzelle bei der Bildung der Sekretkugel. Homogene Beschaffenheit der Geissel (g). h = homogene Plasmaschicht um den Kern; c = Basalmembran; o = Sekretkugel; k = Kern der Zottenzelle; z = Zotte. Vergr. 700 mal.

Fig. 25 Querschnitt der Samentasche. ac = äussere Membran; m = Muskelschicht (der Strich ist zu weit geführt); o = Sekretkugeln; s = birnförmige Spermien; z = Zottenzelle des Wandbelages. Vergr. 120 mal. Keine Eizelle ist im Querschnitt vorhanden.

Fig. 26. Querschnitt der Wand der Samentasche. b = Basalplatte der Zottenzelle; ac = äussere Membran; f = Stützfasern der Basalplatte; i = intermediäres System der Stützfasern; k = Kern der Zottenzelle; l = klebriges Sekret der Zotte; m = Muskelzellen; s = birnförmige Spermien; z = Zotte. Vergr. 700 mal.

Fig. 27. Spermide aus der Samentasche mit dem exzentrisch liegenden Kern. g = sekundäre Granulationen; k = Kern; m = Mitochondrien. Vergr. 1500 mal.

Fig. 28. Verwandlung der Spermide ins Spermium. g = sekundäre Granulationen; k = Kern; m = Mitochondrien. Vergr. 1500 mal.

Fig. 29. Spermium mit den Resten der sekundären Granulationen (g). k = Kern; m = Mitochondrien. Vergr. 1500 mal.

Fig. 30. Spermium mit den Resten der sekundären Granulationen (g). k = Kern; m = Mitochondrien. Vergr. 1500 mal.

Fig. 31. Von den Granulationen ganz freies Spermium. Die dichte Mitochondrienzone im Kopfteil des Spermiums. k = Kern; m = Mitochondrien. Vergr. 1500 mal.

Aus dem Anatomisch-Biologischen Institut a. d. Berliner Universität.

Über die Restitutions- und Involutionsvorgänge bei operierten Exemplaren von Ciona intestinalis Flem. (Teil I) nebst Bemerkungen über den Wert des Negativen für das Potenzproblem.

Von

Prof. Dr. Jan Hirschler (Universität Lemberg).

Hierzu 6 Textfiguren.

Spezielles.

Das Restitutionsvermögen der Ascidien, inwiefern es bis jetzt aus der Literatur bekannt ist, erwies sich bei einigen Spezies als so aussergewöhnlich gross, wie wir es nur selten bei erwachsenen Individuen anderer Tiergruppen finden und wie es gewöhnlich nur ganz jungen Embryonen in vielen Fällen zukommt. Für einige Spezies (Morchellium: Giard,[1]) Circilianum: Caullery,[2]) Clavellina: Driesch[3])) wurde der Beweis erbracht, dass sie, um Drieschs Bezeichnung zu gebrauchen, äquipotentielle Systeme sind, deren isolierte Hauptabschnitte des Körpers, Kiemenkorb, Eingeweidesack und Stolo, jeder für sich, das Ganze normal zu restituieren imstande ist.

In unserem Versuchsobjekte, welches Ciona intestinalis ist, haben wir dagegen, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, einen anderen Restitutionstypus der Ascidien vor uns; einen Typus, der wohl der Möglichkeit nach auch vielleicht ein äquipotentielles System ist, in der Wirklichkeit sich aber als ein inäquipotentielles System manifestiert. Das Restitutionsvermögen

[1]) Giard, A.: Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. Arch. Zoolog. experim., T. 1, 1872.

[2]) Caullery, M.: Contributions à l'etude des Ascidies composées. Bulletin scient. de la France et de la Belgique, T. XXVII, 1895.

[3]) Driesch, H.: Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. VI. Die Restitution der Clavellina lepadiformis. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 14, 1902.

Derselbe: Über Änderungen der Regulationsfähigkeiten im Verlauf der Entwicklung bei Ascidien. Ebenda, Bd. 17, 1908.

dieser Ascidie wurde schon teilweise von einigen Forschern (Mingazzini,[1]) J. Loeb,[2]) O. Schultze[3])) untersucht, die festgestellt haben, dass abgetrennte Siphone samt Intersiphonalregion, oder der intersiphonal gelegene ausgeschnittene Gangliendrüsenkomplex, von neuem regeneriert werden kann. Auch Driesch[4]) hat einige Versuche an dieser Spezies angestellt, die wir hernach noch genau berücksichtigen werden.

Meine eigenen Untersuchungen waren darauf gerichtet, nicht durch wenige Operationseingriffe diesen oder jenen Restitutionsvorgang auszulösen, sondern ich machte es mir zur Aufgabe, durch sehr vielerlei Schnittführungen das Restitutionsvermögen dieses Tieres womöglich erschöpfend kennen zu lernen. Es wurden also durch verschiedene Quer-, Längs- und Schrägschnitte die Tiere in zwei oder drei Teile zerlegt und hernach ihre Lebens- resp. Restitutionsfähigkeit geprüft. Der grösste Teil meiner Experimente betrifft junge 2—3 cm lange Tiere; einige Versuche wurden an noch jüngeren, 1 cm langen Exemplaren ausgeführt. Die operierten Tiere waren stets in geräumigen, gut durchlüfteten Aquarien untergebracht, so dass ihre äusseren Lebensbedingungen den normalen, natürlichen wohl gleich zu kommen schienen. In gewissen, aufeinander folgenden Zeitintervallen wurden die operierten Tiere den Aquarien entnommen, narkotisiert, unter das Mikroskop gebracht und mit dem Zeichenapparat skizziert. In den folgenden Zeilen berichte ich über die Ergebnisse meiner Untersuchungen nur insofern sie sich an den Tieren in toto feststellen liessen. Die histogenetischen und histonekrotischen Vorgänge, über die uns nur Schnittserien sicheren Aufschluss geben können, werde ich in einer besonderen Arbeit behandeln.

[1]) Mingazzini, P.: Sulla rigenerationе nei Tunicati. Bolletino della Soc. di Natural. Napoli, Vol. V, 1891.

[2]) Loeb, J.: Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. I. Über Heteromorphose. Würzburg 1891.

[3]) Schultze, O.: Die Regeneration des Ganglions von Ciona intestinalis und über das Verhältnis der Regeneration und Knospung zur Keimblätterlehre. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 33, 1900.

[4]) Driesch, H.: Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. VI. Die Restitution der Clavellina lepadiformis. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 14, 1902.

Derselbe: Über Änderungen der Regulationsfähigkeiten im Verlauf der Entwicklung bei Ascidien. Ebenda, Bd. 17, 1908.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden in Berlin ausgeführt. Ich nehme mir an dieser Stelle die Freiheit, der Hochlöblichen Akademie der Wissenschaften in Krakau für die Verleihung eines Stipendiums für Forschungsstudien im

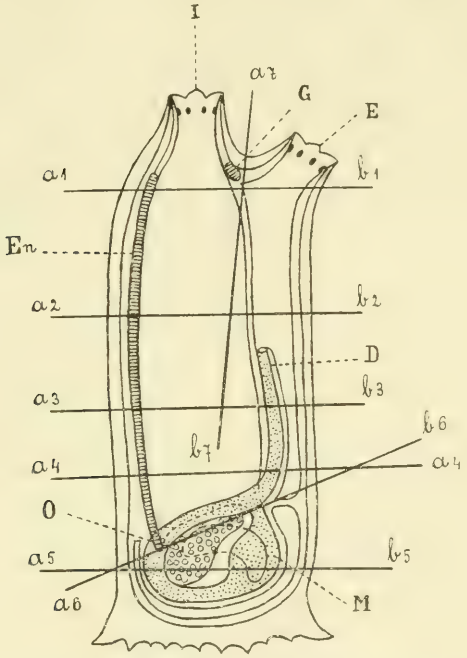


Fig. 1. Ciona intestinalis, schematisch (in Seitenansicht), zur Erläuterung der Schnittführungen, dargestellt. I = Ingestionsipho; E = Egestionsipho; G = Ganglion; En = Endostyl; D = Darm; M = Magen; O = Ovarium.

Auslande, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Die Operationen der Versuchstiere und ihre Züchtung wurde in den Räumen des Aquariums am Zoologischen Garten in Berlin unternommen, ihre Untersuchung unter dem Mikroskop im Anatomisch-Biologischen Institut der Berliner Universität. Ich erlaube mir, dem Direktor dieses Instituts, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Oskar Hertwig, für die Verleihung eines wohl eingerichteten Arbeitsraumes und den Herren Prof. Dr. Heinrich Poll und Privatdozent Dr. Richard Weissenberg für ihr freundliches Entgegenkommen, meinen besten Dank abzustatten. Ebenfalls bin ich dem Direktor des Zoologischen Gartens, Herrn Prof. Dr. Ludwik

Heck und dem Kustos dieser Anstalt, Herrn Dr. Oskar Heinroth, für das Material und die Einrichtungen, die sie mir zur Verfügung stellten, zu vielem Danke verpflichtet.

Ich gehe zur Darstellung des Versuchsresultats über:

Versuch 1. Querschnitt auf Fig. 1 durch die Linie a_2 b_2 angemerkt. Durch diesen Querschnitt wird das Tier in zwei Stücke zerlegt, von denen das vordere beide Siphone, den intersiphonalen Organkomplex (Ganglion, Subneuraldrüse, Flimmergrube) und einen grossen Teil des Kiemenkorbes und der Kloakalhöhle besitzt, dem hinteren dagegen der ganze Eingeweidesack, samt Darm, Ovarium, Hoden, Herz, Niere, Perivisceralhöhlen, und ein grosser Teil des Kiemenkorbes zukommt. Resultat: Das Vorderstück ist nicht imstande, das Verlorengegangene zu restituieren, es unterliegt einer allmählichen Involution und stirbt am 8.—10. Tage nach der Operation ab. Das Hinterstück restituiert in 12—15 Tagen das ganze Tier, welches bei weiterem Züchten, allmählich die Form eines Normaltieres gewinnt. Es wird also in diesem Falle ein grosser Teil des Kiemenkorbes samt Endostyl, beide Siphone und der intersiphonale Organkomplex neugebildet. Das Hinterstück manifestiert die prospektive Potenz für alle diese Organe.

Versuch 2. Querschnitt auf Fig. 1 durch die Linie a_3 b_3 bezeichnet. Das Vorderstück besitzt alle Organe, die auch im Versuch 1 in ihm enthalten waren, nur ist vom Kiemenkorb hier mehr vorhanden und auch ein Stück des Enddarmes, des Vas deferens und des Oviduktes kommt ihm zu. Das Hinterstück besitzt den ganzen Eingeweidesack, nur fehlen ihm die Endstücke der drei vorher genannten Organe. Das Resultat kommt demjenigen in Versuch 1 gleich. Die Lebensfähigkeit des Vorderstückes ist dennoch grösser, indem es erst am 13. bis 16. Tage abstirbt. Das Hinterstück regeneriert in 2 Wochen das Verlorengegangene. Die Anwesenheit eines Teiles des Enddarmes, Vas deferens und des Oviduktes im Vorderstück und das Fehlen dieser Organteile im Hinterstück ist für den Reaktionseffekt eines jeden von ihnen gleichgültig.

Versuch 3. Schrägschnitt auf Fig. 1 durch die Linie a_6, b_6 angedeutet. Durch diesen Schnitt wird der ganze Kiemenkorb

samt Enddarm vom Eingeweidesack abgetrennt. Das Resultat ist in diesem Falle verschieden und hängt vom Alter des Versuchstieres ab. Wird diese Operation an 3 cm langen Tieren ausgeführt, so geht das Hinterstück in 4—5 Tagen ein und auch das Vorderstück, welches jetzt den intakten Kiemenkorb besitzt, folgt ihm, obwohl viel langsamer (in 14—16 Tagen). Da im Versuch 1 und 2, welche sich auch teilweise auf 3 cm lange Tiere beziehen, das Vorderstück ebenfalls in Degeneration verfällt, konnte man vermuten, dass dies vielleicht davon kommt, dass dort, sogar im Versuch 2, das eventuell regenerationsfähige Kiemenkorbminimum nicht vorhanden war, denn die Abwesenheit oder Anwesenheit des Enddarmes ist, wie wir sahen, für den Effekt bedeutungslos. Versuch 3 gibt uns darauf eine sichere Antwort, indem er beweist, dass die Möglichkeit eines nicht eingehaltenen, regenerationsfähigen Kiemenkorbminimums auszuschliessen ist, denn auch der ganze, intakte Kiemenkorb erweist sich als restitutionsunfähig. Dieses Resultat wird noch durch andere Experimente, die an 1 cm langen Tieren ausgeführt wurden, bestärkt, indem auch bei ihnen das den ganzen Kiemenkorb enthaltende Vorderstück ebenfalls kein Restitutionsvermögen manifestiert. Ganz ähnlich sollen sich nach Driesch auch die isolierten Kiemenkörbe noch jüngerer Exemplare (Länge 4—6 mm) verhalten. Nun aber, wie reagiert der isolierte Eingeweidesack der jüngeren 1 cm langen Tiere? Sein Verhalten ist von demjenigen älterer Tiere insofern verschieden, dass er in einigen Fällen (3 auf 17 negative) das ganze Tier in 12—15 Tagen zu restituieren imstande war. Das Positive ist hier, wie überhaupt in Regenerationsversuchen, das ausschlaggebende. Es beweist, dass der Kiemenkorb nicht nur aus Kiemenkorbteilen, wie bei älteren Tieren, sondern auch aus fremden Organen (Darmtraktus) entwickelt werden kann. Daraus resultiert weiter, dass das regenerationsfähige Minimum der jüngeren Tiere ein anderes ist wie bei den älteren.

Versuch 4. Querschnitt durch die Linie a_4 a_4. Da durch die geschilderten Versuche bewiesen wurde, dass Hinterstücke älterer 3 cm langer Tiere nur dann das Ganze restituieren, wenn sie den Eingeweidesack und ein Stück des Kiemenkorbes besassen, wollte ich mich näher über das Quantum des zum Stattfinden der Regeneration nötigen Kiemenkorbteiles orientieren und führte

Querschnitte durch, die etwa der Linie a_1 a_1 entsprechen. Durch solche Querschnitte bleiben an den Eingeweidesäcken Kiemenkorbteile erhalten, an denen noch sechs bis zehn Spirakulareihen zu zählen sind und solche Hinterstücke sind eben noch imstande, das Ganze aus sich zu entwickeln. Wird der Schnitt etwas weiter nach hinten durchgeführt, so bleibt die Regeneration aus. Wir haben nun auf diese Weise das eben noch regenerationsfähige Minimum kennen gelernt. Es kann auch nicht daran gezweifelt werden, dass durch verschiedenerlei Schrägschnitte, deren Zahl doch ins unendliche steigen kann, sich sehr viele restitutionsfähige Fragmente isolieren liessen, die ihrem Volumen nach unserem Minimum gleichkommen und somit auch alle Regenerationsminima sein würden. Denken wir uns sie alle in ein Tier projeziert, so werden sie sich gegenseitig durchgreifen. Ein jedes von ihnen wird einen anderen Teil des Kiemenkorbes besitzen, ihnen allen wird aber eine gemeinsame Zone zukommen müssen — nämlich der Eingeweidesack. Wir erkennen nun im Eingeweidesack einen Körperteil, der in jedem minimalen Regulanten, wenn sich dieser als solcher manifestieren soll und somit auch in jedem anderen Körperfragmente, wenn es die Fähigkeit haben soll, das Ganze zu regenerieren, vorhanden sein muss; sein Vorhandensein im Körperfragmente ist für die Regeneration eine conditio sine qua non.

Weitere Versuche. In unseren Schlüssen sind wir etwas den Tatsachen vorangeeilt. Wir holen sie nun jetzt nach. Würden wir unsere Begrenzung des restitutionsfähigen Minimums nur auf Grund der angeführten Versuche durchgeführt haben, so bliebe sie noch immer sehr unexakt. Wir haben nun ausserdem noch andere Versuche an 3 cm langen Tieren ausgeführt, die die Exaktheit unserer Begrenzung heben. Man könnte nämlich im voraus nichts Bestimmteres über das Restitutionsvermögen grosser isolierter Mittelstücke (aus einem grossen Teil des Kiemenkorbes und einem Teil des Eingeweidesackes bestehend) oder sonst intakter Tiere, denen nur ein Teil des Eingeweidesackes entnommen wurde, vermuten. Beide Versuche, denen der Wert von Kontrollversuchen zukommt, wurden nun auch vorgenommen. Wurde den Tieren ein Teil des Eingeweidesackes durch einen Schnitt, wie ihn Linie a_5 b_5 (Fig. 1) angibt, weggenommen, so

gingen sie binnen 18—20 Tagen ein, ohne das Fehlende zu restituieren. Ganz auf dieselbe Weise verhielten sich grosse, durch zwei Querschnitte den Tieren entnommene und durch die Linien a_1, b_1 und a_5 b_5 begrenzte Mittelstücke, deren Lebensfähigkeit sogar geringer war, denn sie starben gewöhnlich schon nach 2 Wochen ab. Die zwei Kontrollversuche beweisen nun auch die Richtigkeit des vorher Gesagten, dass nur dann ein Körperfragment regenerationsfähig ist, wenn es den intakten Eingeweidesack besitzt. Es braucht nun kaum noch erwähnt zu werden, dass hintere Teile der Eingeweidesäcke die durch Schnitte: Linie a_5 b_5 von den Tieren abgetrennt werden, ebenfalls in ganz kurzer Zeit (2 – 3 Tage) eingehen. Wir hoffen nun durch alle diese Versuche den minimalen Regulanten genügend exakt begrenzt zu haben.

Der Versuch mit den früher genannten Mittelstücken scheint uns aber noch etwas anderes von Interesse zu zeigen: Angesichts dessen, dass ihre Involution sehr allmählich fortschreitet und im ganzen ca. 2 Wochen dauert, die Siphone aber, nach anderen Versuchen (Versuch 1 und 2), schon manchmal am 4.—5. Tage als kleine Erhebungen, wie sie auf Fig. 2 zu sehen sind, erscheinen, konnte in diesem Falle wenigstens ein Beginn der Siphonenregeneration, mit folgender Involution, erwartet werden. An meinen Versuchstieren habe ich aber nichts davon bemerkt, was wiederum beweist, wie innig die Regenerationsfähigkeit eines Körperfragmentes an die Anwesenheit des Eingeweidesackes gebunden ist.

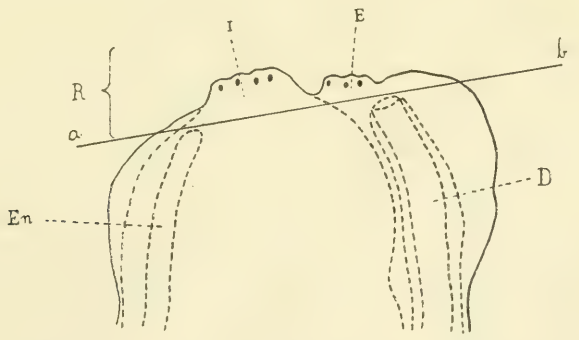


Fig. 2. 7 Tage altes Regenerat am Hinterstück. Operation: Versuch 2. ab = Schnittfläche; R = Regenerat. Andere Bezeichnungen vide Fig. 1. (Camera lucida.)

Sämtliche Längsschnitte, da sie auch den Eingeweidesack treffen, liefern nur Negatives. Nichts Bestimmtes kann ich einstweilen über Tiere berichten, deren Vorderende durch einen tiefen

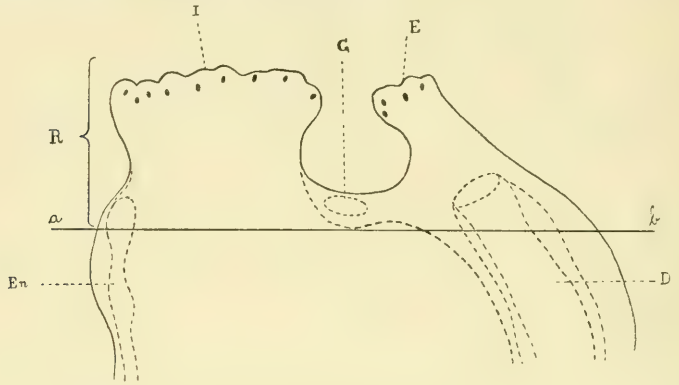


Fig. 3. 15 Tage altes Regenerat am Hinterstück. Operation: Versuch 2. Der Ingestionsipho ist viel grösser wie der Egestionsipho. Andere Bezeichnungen vide Fig. 1 und 2. (Camera lucida.)

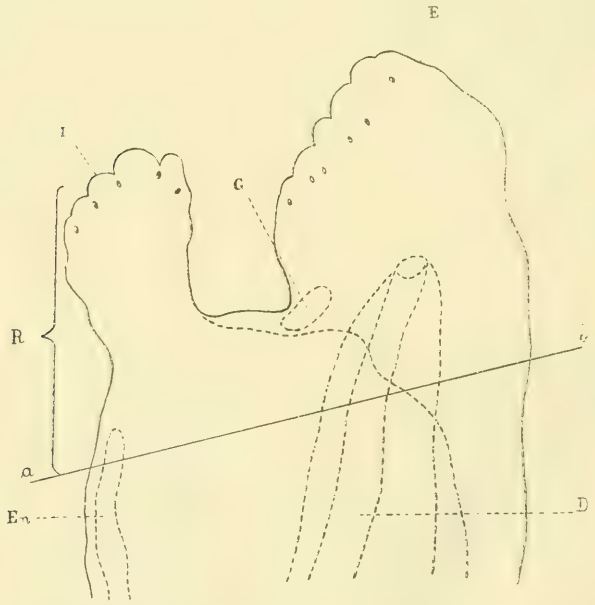


Fig. 4. 15 Tage altes Regenerat am Hinterstück. Der Egestionsipho ist grösser wie der Ingestionsipho. Andere Bezeichnungen vide Fig. 1 und 2. (Camera lucida.)

Einschnitt (Fig. 1, Linie a_7 b_7), der aber den Eingeweidesack intakt gelassen hat, in zwei Teile gespalten wurde. Nach 3 Wochen waren sie noch vollkommen am Leben und die Wundränder schienen teilweise verwachsen zu sein; leider erlaubte die Mantelschicht, die längs des Einschnittes stark gefaltet und verwachsen ist, kein sicheres Urteil über die eventuell stattgefundenen Regulationen (Superregenerate würden hier zu erwarten sein) abzugeben. Eine sichere Antwort werden uns erst die Schnittserien geben.

Aus allen meinen Versuchen geht es aufs klarste hervor, dass die Anwesenheit des Eingeweidesackes in einem Körperfragmente für seine Regenerationsfähigkeit ausschlaggebend ist. Es muss also zwischen ihm und den anderen Partien des Organismus eine Korrelation bestehen, deren Erhaltung zur Auslösung des Regenerationsvorganges unbedingt nötig ist. Worauf sie beruht, ist sowohl in unserem Falle, wie auch in so vielen anderen, schwer zu sagen. Der Eingeweidesack besitzt eine Reihe von Organen (Ovarium, Testes, Herz), die der Kiemenkorbregion vollkommen fehlen, in ihnen würde also die auslösende Ursache zu suchen sein. Die Höhlen des Eingeweidesackes können hier kaum in Betracht kommen, denn seine primäre Leibeshöhle ist nur eine Fortsetzung der Leibeshöhle in der Kiemenkorbregion und die Perivisceralhöhlen kommunizieren unmittelbar mit dem Lumen des Kiemendarmes und mittelbar durch die Spirakula mit den Peribranchialräumen und mit der Kloakalhöhle. Alle vier zuletzt genannten Höhlen werden, wie bekannt, durch das Seewasser erfüllt.

Nachdem wir nun kurz über den Endeffekt, der nach verschiedenen Operationen zu erzielen ist, berichtet haben, möchten wir noch etwas auf den Verlauf der Restitutionsvorgänge eingehen, soweit es die Beobachtung der Tiere in toto erlaubt. Über den Wundverschluss, in Fällen, wo Regeneration stattfindet, kann uns diese Methode keine sichere Auskunft geben. Hier werden die histologischen Untersuchungen eingreifen müssen. Auch bezüglich der ersten Anlage der Siphone könnte man leicht einen Irrtum begehen, sie kann auch nur sicher an Hand von Schnittserien geprüft werden. Wir beginnen nun mit einem Stadium, welches auf Fig. 2 zu sehen ist. Das Regenerat ist hier 7 Tage alt, die Operation wurde wie im Versuch 2 ausgeführt. Wir finden hier die zwei kleinen Siphonenanlagen, deren

gegenseitiges Grössenverhältnis dem normalen ähnlich ist, indem der Ingestionsipho den Egestionsipho an Grösse übertrifft. Dieses Regenerat würde dafür sprechen, dass die Anlage beider Siphone ziemlich gleichzeitig stattgefunden hat. Dies würde wohl der häufigste Fall sein. Neben solchen Regeneraten beobachtete ich aber auch andere, gleichen Alters, an denen der Ingestionsipho etwas stärker, wie auf Figur 2, entwickelt, während vom Egestionsipho noch gar nichts zu sehen ist. Beobachten wir solche Tiere nach 3 Tagen, so finden wir den Egestionsipho auch schon als ein kleines schlauchartiges Gebilde angelegt, während der Ingestionsipho noch weiter ausgewachsen erscheint. In diesen Fällen geht also der Ingestionsipho in seiner Entwicklung dem Egestionsipho voraus. Werden solche Tiere nach 15 Tagen untersucht, so zeigen sie uns Verhältnisse, wie sie auf Fig. 3 zu finden sind. Der Ingestionsipho übertrifft hier an Grösse viel mehr den Egestionsipho als bei normalen Tieren. Zwischen 15 Tage alten Regeneraten (Versuch 2) konnte ich aber auch ganz entgegengesetzte Verhältnisse feststellen. Auf Fig. 4 sehen wir ein Regenerat, an welchem der Egestionsipho fast ums zweifache an Grösse den Ingestionsipho übertrifft, was schon vollkommen von den normalen Verhältnissen verschieden ist. So ausgebildete Regenerate kommen, wie ich vermute, auf die Weise zustande, dass der Egestionsipho in seiner Anlage und Wachstum dem Ingestionsipho voraneilt. Es ist nun sehr möglich, dass jeder von diesen Varianten durch den Wundverschluss bedingt wird, über welchen ich in meiner nächsten Arbeit berichten werde.

Ziemlich interessante Verhältnisse ergeben sich aus den 15 Tage alten Regeneraten (Versuch 2), auch in bezug auf die Zahl der Ocelli, die an den Siphonen gelegen sind. Das Normaltier besitzt ihrer am Ingestionsipho 8, am Egestionsipho 6 (Seeliger). Dieses Zahlenverhältnis wird an den Siphonen der Regenerate in den meisten Fällen nicht eingehalten. Ich entnehme dieser Versuchsserie einige Beispiele, die dafür sprechen: An Regeneraten, wo die Ingestionsiphonen die Egestionsiphonen mehr oder weniger an Grösse übertreffen, konnte ich an ersteren 9, 12, 13 Ocelli zählen, während an den letzteren 4, 5, 6 Ocelli vorhanden waren. An dem Ingestionsipho fand hier also eine Superregeneration in bezug auf die Ocellenzahl statt, während an dem Egestionsipho in zwei Fällen die Normalzahl der Ocelli

noch nicht erreicht ist. Umgekehrt gestalten sich die Verhältnisse an Regeneraten, wo der Egestionsipho grösser als der Ingestionsipho ist, wie z. B. auf Fig. 4. Hier hat der Egestionsipho die Normalzahl der Ocellen (6) erreicht, während am Ingestionsipho nur 5 Ocellen zu zählen sind.

Wenn wir eine grössere Zahl von älteren und jüngeren Regeneraten betrachten, so können wir auch leicht die Entwicklung und den Schwund der überzähligen Ocellen beobachten. In vielen Fällen hatten wir Gelegenheit, in der Nähe der Siphonenränder mehr oder weniger dichte Anhäufung von mit Pigment beladenen Mesenchymzellen zu sehen, die uns entweder Entwicklungs- oder Schwundstadien der Ocellen darstellen. Durch das Zusammentreten dieser Pigmentzellen wird ein orangeroter ovaler Körper gebildet, der uns den mesenchymatischen Pigmentpolster des Ocellus darstellt. Durch das Auseinandertreten der Pigmentzellen wird dieser Pigmentkörper allmählich aufgelöst. Durch derartige Regulationen wird nun die normale Zahl der Ocellen bei weiter fortschreitender Regeneration der Siphone hergestellt. Aus unseren Beobachtungen scheint es hervorzugehen, dass die Zahl der Ocellen von der Länge des freien Siphonenrandes abhängt. Wird ein breit angelegter Ingestionsipho hernach immer schlanker, dem normalen immer ähnlicher und sein freier Rand immer kürzer, so werden die überzähligen Ocellen allmählich aufgelöst, hat dagegen ein junger Sipho seinen Normalumfang noch nicht erreicht, so werden während seines Wachstums immer noch neue Ocellen gebildet.

Dieselben Varianten, die an Regeneraten die Ocellenzahl aufweist, zeigt uns auch die Zahl der Lobi, die am freien Rande der Siphone gelegen sind. Wir brauchen nun, wie mir scheint, nicht näher darauf einzugehen.

Ich möchte nur noch einiges über die Involutions- und Degenerationsvorgänge berichten, die an abgetrennten Kiemenkörben und Kiemenkorbfragmenten stattfinden. Da diese Degeneration ziemlich langsam und allmählich fortschreitet, kann man sie in ihren Etappen gut an unseren Objekten verfolgen. Wir beschränken uns hier ebenfalls nur auf diejenigen Vorgänge, die sich „in toto“ sicher feststellen lassen. Wenn wir nun einen Teil des Kiemenkorbes durch einen Schnitt: Linie a_3 b_3, abtrennen, so erscheint er am 3.—4. Tage in der Nähe der Wundfläche

rötlich gefärbt (die Reaktion ist bei verschiedenen Fragmenten verschieden stark), was wohl davon kommt, dass sich hier viele rötliche Pigmentzellen angesammelt haben, deren Lage (in welcher Körperschicht) leider nicht genau bestimmt werden kann. Sie scheinen vorwiegend in der Mantelschicht zu liegen, fehlen aber wahrscheinlich auch an anderen Organen nicht. Bei weiter fortgeschrittener Degeneration (6—7 Tage) wird der rötlich gefärbte Bezirk immer grösser und erstreckt sich allmählich fast über den ganzen Kiemenkorb. Nachdem er den ganzen Kiemenkorb (8—10 Tage) umgriffen hat, dehnt er sich auch etwas auf den Egestionsipho aus. Ein solches Stadium haben wir eben auf Fig. 5 wiedergegeben. Fast gleichzeitig damit ergreift die Degeneration auch die Ocellen: Die Pigmentzellen treten auseinander, die Ocellen werden aufgelöst. An der Stelle, wo ein Ocellus war, finden wir Ansammlungen von Pigmentzellen. Gewöhnlich schwinden zuerst

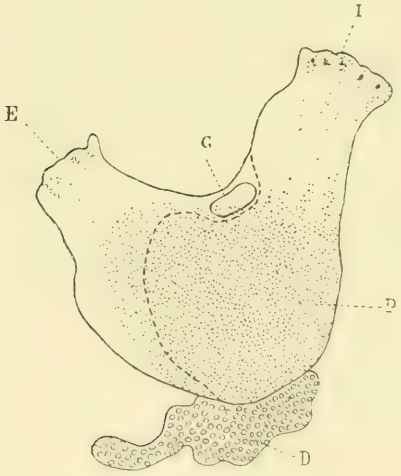


Fig. 5.
Degenerierendes Vorderstück 8 Tage nach der Operation. Operation: Versuch 2. P = Pigmentzellen (Pigmentbezirk); D = abgestorbene, ausgestossene Zellenmassen. Andere Bezeichnungen vide Fig. 1. (Camera lucida.)

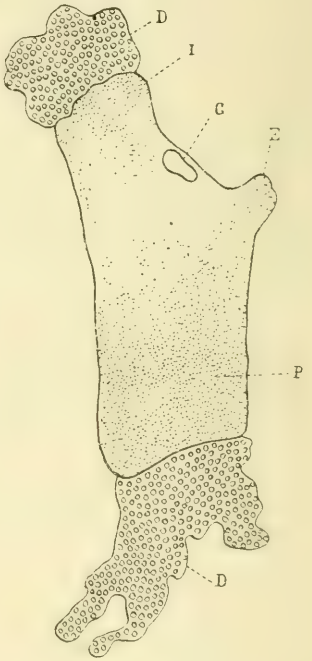


Fig. 6.
Degenerierendes Vorderstück 12 Tage nach der Operation. Operation: Versuch 2. Andere Bezeichnungen vide Fig. 1 und 5. (Camera lucida.)

die Ocellen am Egestionsipho (wie auf Fig. 5), diesen folgte die Auflösung der Ocellen am Ingestionsipho. Zwischen dem rötlichen Pigmentbezirk und den in Auflösung geratenen Ocellen bemerkt man Züge von Pigmentzellen, die den Eindruck machen, als ob sie gegen den Pigmentbezirk wanderten. An solchen Stadien ragt aus dem Lumen des Kiemenkorbes eine bräunliche Masse (Fig. 5, D) heraus, die uns abgestorbenes Zellenmaterial darstellt, welches nach aussen durch den nach hinten offen stehenden Kiemenkorb ausgeschieden wird. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass das Ganglion (Fig. 5, G), wenigstens in toto gesehen, keine Degenerationsmerkmale zeigt und seine Form und Konturen unverändert behält. Ein stärker degeneriertes Stadium sehen wir auf Fig. 6 (10—13 Tage nach der Operation wie im Versuch 2). Die Ocellen sind hier an beiden Siphonen vollkommen geschwunden, an ihrer Stelle finden wir nur Haufen von Pigmentzellen; der Egestionsipho erscheint stark reduziert, Siphonallobi sind auch schon keine zu bemerken, durch den Ingestionsipho und nach hinten durch die Kiemenkorböffnung werden grosse Mengen degenerierten Zellenmaterials ausgestossen. Auf Reize reagiert das Körperfragment durch ganz schwache Zuckungen, ein Beweis, dass das Muskelgewebe noch teilweise vorhanden ist. Das Gehirn ist dagegen noch immer ganz unverändert in seiner Form erhalten. Es zeigt eine Resistenz, wie sie uns aus Inanitionsversuchen (Schultz E.: Planaria; Nusbaum J. und Oxner M.: Lineus) bekannt ist. Bei weiter fortgeschrittener Degeneration werden die Siphone vollkommen eingezogen, das Körperfragment rundet sich ab und wird undurchsichtig, so dass man das weitere Verhalten des Gehirns nicht mehr verfolgen kann. Hernach tritt in kurzer Zeit der Tod ein, indem das Körperfragment seinen Turgor verliert. Eine „Auffrischung" der schon teilweise in Degeneration verfallenen Körperfragmente, wie bei Clavellina (Driesch), findet unserer Erfahrung nach, bei Ciona nie statt.

Die Entwicklung eines grossen Pigmentbezirkes an der Wundfläche würde als Schutzvorrichtung zu deuten sein, deren Ziel es ist, den verstümmelten Organismus womöglich lange am Leben zu erhalten. Die Pigmentzellen wie auch überhaupt die Mesenchymzellen der Ascidien besitzen das Vermögen, eine phagozytäre Funktion auszuüben: durch ihre reiche Ansammlung an der Wundfläche wird nun der Organismus vor Infektion, die die

Degeneration anderer Gewebe begünstigt, geschützt. Ich vermute auch, dass diesen Pigmentzellen noch eine andere Rolle zukommt: ich habe sie mehrere Male in den ausgeschiedenen, degenerierten Zellenmassen angetroffen, wo sie den Eindruck gesunder und lebensfrischer Zellen machten. Es ist nun sehr möglich, dass sie das degenerierte Zellenmaterial noch vor seiner Ausscheidung schon teilweise in sich aufnehmen und somit auch auf diese Weise den eintretenden Fäulnisprozessen entgegenwirken.

Zuletzt sei noch auf eine Parallele hingewiesen, die bei den Ascidien zwischen dem Regenerationsvermögen und der Fähigkeit, sich auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospung zu vermehren, zu bestehen scheint. Wir sehen nämlich, dass Formen (Clavellina, Circilianum), denen eine Knospungsvermehrung zukommt, auch ein viel grösseres Restitutionsvermögen manifestieren, als Ciona,[1]) welcher die Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege fehlt. Beide Fähigkeiten müssen also gewissermassen durch dieselben Ursachen bedingt sein, und zwar wahrscheinlich von dem Grade der Integration, die der gegebenen Form zukommt, abhängen.

Allgemeines.

Die positive Reaktion eines verstümmelten Organismus oder eines vom Ganzen losgetrennten Körperfragmentes ist für jedermann klar und bedarf keiner näheren Erläuterung. Wenn ein verstümmelter Organismus das Verlorengegangene zu restituieren imstande ist, oder wenn ein grösseres oder kleineres Körperfragment das Ganze normale aus sich entwickelt, so ist dies ein Beweis dafür, dass sowohl ersterer, wie auch letzteres die entsprechende Bildungspotenz besitzt. Ob diese auch beim Ausbleiben des Isolationseingriffes vorhanden und auf irgend eine Weise lokalisiert ist, obwohl man ihr „latentes" Bestehen erst nach ihrer „Auslösung" feststellen kann, oder ob jeder Entwicklungs- und somit auch jeder Restitutionsvorgang als echte Neubildung (Epigenese) aufzufassen ist, darüber könnte man natürlich noch weiter diskutieren. Die positive Reaktion des Organismus beweist jedenfalls sein Restitutionsvermögen, welches als festgestellte Tatsache keinem Zweifel unterliegen kann.

[1]) Auf frühen Entwicklungsstadien (Bechergastrula) ist Ciona auch ein äquipotentielles System (Driesch).

Viel schwieriger wird uns die Deutung aller jener Fälle, in denen der verstümmelte Organismus nicht imstande ist, den losgetrennten Körperteil zu ersetzen und sich, wie man sagen könnte, negativ verhält. Deswegen wurde auch die Frage nach der Verwertung des Negativen in der Restitutionslehre, verschiedenerseits sehr verschieden beantwortet und eine Reihe von Zitaten, die ich den Schriften einiger Theoretiker auf dem Gebiete der Restitutionsforschung entnehme, mögen die Meinungsdifferenzen zur Genüge illustrieren. O. Hertwigs[1]) Stellung zum genannten Probleme ist folgende: „. . . das Regenerationsvermögen (ist) bei den Pflanzen und den am niedrigsten organisierten Tieren am grössten . . ., beginnt dagegen mit steigender Organisation im allgemeinen abzunehmen und schwindet schliesslich scheinbar fast ganz. . . . Ich sage scheinbar schwindet. Denn nach meiner Ansicht ist auch hier an den verletzten Stellen Anlagesubstanz, wie in anderen Fällen, wo Regeneration stattfindet, vorhanden; nur kann sie nicht in Wirksamkeit treten, weil im gegebenen Fall nicht alle hierzu erforderlichen Bedingungen erfüllt oder irgendwelche Hemmungen vorhanden sind." Sehr ähnlich ist W. Rouxs[2]) Stellung zu unserem Problem und ich würde vielleicht das Richtige getroffen haben, wenn ich sie durch das folgende Zitat wiedergebe: „Auf experimentellen Wege hatte . . . Crampton . . . an einer Schnecke (Ilyanassa) ermittelt erstens, dass jede der beiden ersten Furchungszellen nach ihrer Isolation sich eine Strecke weit als Halbgebilde . . . zu entwickeln vermag und zweitens, dass nach Abtrennung des nur an einer von ihnen beiden haftenden sogenannten Dotterlappens die Mesoblastbildung unterbleibt (. . .) . . . es (ist) bei diesem Ergebnis noch unermittelt . . ., ob in dem entfernten Dotterlappen bloss das Mesodermmaterial vorliegt, oder ob . . . die Differenzierungsursachen zur Mesodermbildung in ihm enthalten sind." Und einige Zeilen weiter lesen wir folgendes: „. . . Bildungsmaterial eines Organs braucht keineswegs eo ipso auch das Vermögen zu dieser Bildung zu besitzen."

[1]) Hertwig, O.: Allgemeine Biologie. (Jena 1909.)

[2]) Roux, W.: Über die Verschiedenheiten der Leistungen der deskriptiven und der experimentellen Forschungsmethoden. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 23, 1907.

Auch R. Semons[1]) Ansicht würde mit den vorher angeführten gut übereinstimmen, wenn er sagt: „Definieren wir . . . den Regenerations- oder Regulationsvorgang als eine Summe von plastischen Reaktionen, die den Ausgleich einer Inkongruenz bei einer mnemischen Homophonie bewirken, so kann offenbar das völlige Ausbleiben oder die unvollkommene Vollendung eines solchen Regenerationsvorganges ebensowohl dadurch bedingt sein, dass die plastischen Reaktionen in irgend einer Weise gehemmt oder unmöglich gemacht sind, als dadurch, dass die mnemische Homophonie infolge eines Mankos der entsprechenden Entwicklungskomplexe nicht vorhanden ist." E. Korschelts und R. Heiders[2]) Stellung in ihrem bekannten Lehrbuche ist vielleicht in bezug auf unser Problem nicht so ganz einheitlich, wie der drei vorher genannten Forscher, denn an einer Stelle begegnen wir einer folgenden Äusserung: „Die prospektive Potenz der Zellen . . . erleidet . . im Verlauf der Ontogenese eine Einschränkung. Die prospektive Potenz einer Zelle des ausgebildeten Zustandes . . . ist eine sehr eingeengte; ja sie kann z. B. bei den verhornten Epidermiszellen = 0 werden", und an einer anderen, einer Anschauung die der eben zitierten widerspricht: „Mangelndes Regulationsvermögen beweist noch nicht mit Sicherheit die bestimmte Lokalisation der einzelnen Anlagen im Ei und eine hieraus resultierende Spezifikation der Furchungszellen für ein bestimmtes Schicksal und nichts anders. Es wäre auch der Fall denkbar, dass die Blastomeren ihrer prospektiven Potenz nach noch untereinander vertauschbar wären, dass aber die Vorbedingungen hierzu fehlen . . ." H. Drieschs[3]) Standpunkt würde vielleicht auch auf Grund seiner verschiedenen Äusserungen nicht leicht zu präzisieren sein, obwohl er vorwiegend der Stellung Rouxs und Hertwigs entspricht. Dies ergibt sich z. B. aus folgendem: „Gewisse Fundamentalbestimmungen des Lebens überhaupt oder der gerade vorliegenden spezifischen Form scheinen

[1]) Semon, R.: Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. (Leipzig 1904.)

[2]) Korschelt, E. und Heider, K.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. (Jena 1902).

[3]) Driesch, H.: Über ein neues harmonisch-äquipotentielles System und über solche Systeme überhaupt. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 14, 1902.

Derselbe: Neue Ergänzungen zur Entwicklungsphysiologie des Echinidenkeimes (ebenda).

es also zu sein, die auf alle Fälle bei der Differenzierung gewahrt werden müssen. Können sie nicht gewahrt werden, so nützt den Systemen ihre Äquipotentialität nichts." In einer von seinen Clavellina-Arbeiten wird dagegen von einer beschränkten prospektiven Potenz gesprochen: „. . . (es) dürfte . . . nicht unwahrscheinlich sein, dass die drei Bestandteile des Stolo, Hautepithel, Septum, Mesenchym . . . gesonderte Rollen im Entwicklungsgetriebe spielen. . . . Es wäre dann eben jedes einzelne Primitivorgan in sich ein harmonisch-äquipotentielles System und wir hätten deren drei oder . . . zwei, je von gesonderter, beschränkter prospektiven Potenz." Zuletzt sei noch die Ansicht E. Schultz[1]) angeführt, die derjenigen Hertwigs und Roux vollkommen widerspricht: „. . . es (ist) leicht, den Gegenständen Potenzen zuzuschreiben, wenn diese sich nicht zu offenbaren brauchen; doch hat eine solche Methode gar keinen Wert, ja schadet im Gegenteil, da sie von weiteren Experimenten und Analysen abhält. Hier haben wir eine . . . Anwendung der unglücklichen Aristotelischen Lehre von Möglichkeit und Wirklichkeit. Einige Zeilen weiter: „. . . in jedem einzelnen Falle (müssen) die Grenzen der Potenz genau durch das Experiment festgestellt werden (. . .). Nur auf den ersten Entwicklungsstadien sind die Zellen äquipotenziell, nachher werden ihre Potenzen immer enger und halten sich, wie es scheint, immer in den Grenzen der Keimblätter." Der Standpunkt von E. Schultz wird noch von ziemlich vielen Restitutionsforschern geteilt, auf deren Aufzählung ich hier verzichten kann. Es ist nämlich nicht meine Absicht, ein ausführliches Verzeichnis derjenigen Forscher zu geben, die überhaupt zu unserem Problem Stellung nahmen. Wir haben hier nur diejenigen Anschauungen berücksichtigt, die das Problem des Negativen originell oder verschieden auffassen. Alle übrigen Äusserungen würde man leicht unter einer von den erwähnten unterbringen können.

Und sogar unter diesen sind nicht alle voneinander verschieden. Streng genommen, könnte man die Zahl der angeführten Anschauungen auf zwei reduzieren, die sich schroff einander gegenüber stehen und gegenseitig ausschliessen. Die eine

[1]) Schultz, E: Über die umkehrbaren Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für die Theorie der Vererbung. Vorträge und Aufsätze über die Entw.-Mech. d. Org., Heft 4, 1908.

(Roux, Hertwig, Semon), nach welcher die Reaktion des verstümmelten Organismus kein Mass für seine Bildungspotenz ist und die zweite (Schultz u. a.), nach welcher sie es ist. Oder anders gesagt, die eine, nach welcher die teilweise oder gänzlich negative Reaktion eines Organismus kein Beweis für die Beschränktheit, resp. für das Fehlen von Bildungspotenz in ihm ist und die andere, nach der eine unvollkommene Restitution oder ihr gänzliches Ausbleiben die beschränkte Bildungspotenz, resp. die Apotenz eines Organismus beweist. Die erste von diesen zwei Ansichten ist kritischer und operiert mit Vermutungen, die eines Beweises harren, indem sie beim Ausbleiben der Restitution zwei Möglichkeiten annimmt, deren Wahrscheinlichkeitsgrad wohl in den meisten Fällen gleich ist: entweder Hemmung der Bildungspotenz durch gewisse innere Faktoren, oder Fehlen der Bildungspotenz; welche von diesen zwei Möglichkeiten Wirklichkeit ist, soll in einem jeden einzelnen Falle bewiesen werden. Für die zweite Ansicht ist durch diese oder jene Reaktion des Organismus alles bewiesen; die Reaktion des Organismus stellt uns die Wirklichkeit in bezug auf seinen Potenzgehalt dar. Und noch gibt es zwischen diesen zwei Ansichten Differenzen, auf die hinzuweisen, mir interessant erscheint: Nach der ersten würden wir erst recht seicht in das Potenzproblem eingedrungen sein, wir würden nach neuen Methoden zu suchen haben, die uns eine sichere Entscheidung, welche von diesen zwei hypothetischen Möglichkeiten tatsächlich besteht, ermöglichen würden, nach der zweiten haben wir schon jetzt eine genügend exakte Methode in der Hand, mittelst welcher „die Grenzen der Potenz genau . . . festgestellt werden müssen“ und somit auch können.

Die Entwicklung und Ausgestaltung einer Theorie oder einer Hypothese, und eine solche ist, wie wir es sehen werden, jede von den genannten zwei Ansichten, wird, wie bekannt, einerseits durch das Tatsachenmaterial, dem sie entsprungen ist und andererseits, in den meisten Fällen, durch andere Theorien und Hypothesen bedingt und beeinflusst. In unserem Falle waren gewiss beide Faktoren im Spiel. Der zweite schon deswegen, weil jeder Restitutionsvorgang — Entwicklung ist und somit alles, was auf dem Gebiete der Embryologie über Entwicklung theo-

retisiert wurde, auch auf die Restitutionslehre einen Einfluss haben musste und tatsächlich hatte.

Schauen wir uns zuerst die Tatsachen an. Also vor allem die ausgewachsene, befruchtungsfähige Eizelle, welcher, wie in den meisten Fällen, das Vermögen, zu leben und sich parthenogenetisch zu entwickeln, abkommt. Über den Potenzgehalt so einer Eizelle konnte man bis vor kurzem verschiedenerlei theoretisieren und vermuten. Man konnte ihr Totipotenz zuschreiben, welche durch den Befruchtungsakt ausgelöst wird, man konnte sie für apotent halten und ihr nur die Rolle eines Auslösungsfaktors der im Sperma enthaltenen Potenz beimessen, man konnte im Befruchtungsakte an eine gegenseitige Ergänzung und einseitige oder beiderseitige Auslösung der Potenz denken. Man konnte, kurz gesagt, sehr Verschiedenes vermuten, aber nur vermuten, sogar das grosse und wertvolle Tatsachenmaterial der deskriptiven Morphologie konnte für unsere Frage nur weitgehende Wahrscheinlichkeit schaffen, aber keine sichere Entscheidung liefern. Aus diesem Labyrinth der Vermutungen hat uns erst ein experimenteller Eingriff etwas herausgeholfen. Durch die Methode der experimentellen Parthenogenese (Delage, J. Loeb) wurde gezeigt, dass ein kleiner Bruchteil eines Organismus — eine Eizelle, — welche lebensunfähig ist und vollkommen wie apotent erscheint — dennoch in gewissen Bedingungen totipotent sein kann, indem sie den ganzen Organismus aus sich zu entwickeln imstande ist. Beweist uns nun diese Tatsache, dass eine solche Eizelle auch vor dem experimentellen Eingriffe totipotent war? Die Antwort verschieben wir auf später — sie hängt von anderen, allgemeineren Theorien ab. Kehren wir einstweilen noch zu den Tatsachen zurück. Eine solche, für unser Problem, wie mir scheint, ziemlich interessante Tatsache ergibt sich aus dem Restitutionsvermögen einer Planarie (Doendrocoelum lactum), an der ich vor einem Jahre mehrere Restitutionsversuche anstellte. Wenn wir ausgewachsenen Tieren, die in einem Aquarium mit Nahrung untergebracht sind, durch einen Querschnitt vor der Pharyngealtasche das Vorderende abtrennen, so regenerieren sie den Kopf in 7—9 Tagen und nach 3 Wochen ist das Regenerat schon so ausgewachsen, dass man ein operiertes Tier von einem normalen nicht mehr unterscheiden kann. Wird ein junges Regenerat (7 Tage) durch einen Querschnitt, der demjenigen bei der ersten Operation entspricht, von dem Hinterende

entfernt, so bedeckt sich in den meisten Fällen die Wundfläche des Hinterendes mit Hautepithel, eine Regeneration des Kopfendes bleibt aber vollkommen aus; wird dagegen durch denselben Querschnitt ein altes Regenerat (18—20 Tage) vom Hinterende abgetrennt, so ist letzteres fast in allen Fällen imstande, das Kopfende zum zweiten Male zu regenerieren. Es ergibt sich nun daraus, dass ganz dieselben Körperfragmente abhängig davon, ob ihnen junge oder ältere Regenerate abgetrennt wurden, im letzteren Falle die Köpfe zum zweiten Male regenerieren, im ersteren aber nicht. Wir stehen hier also wiederum vor einem Falle, wo ein Körperfragment sich entweder als potent oder als apotent manifestiert. Ist es nun wirklich im ersten Falle apotent oder wird nur seine Potenz durch irgend einen inneren Faktor gehemmt, wofür der Kontrollversuch mit den älteren Regeneraten sprechen würde? Betrachten wir noch ein weiteres Beispiel, welches sich nicht auf eine Zelle und auch nicht auf ein stark heterogen gebautes Körperfragment, sondern auf ein Gewebe, auf eine besondere Zellenart bezieht. Ich meine das sehr interessante Verhalten der Mesenchymzellen während der Restitution einer Nemertine (Lineus ruber), wie es uns aus den Arbeiten J. Nusbaums und M. Oxners[1]) bekannt ist. Durch einen Querschnitt, der vor der ziemlich weit bei diesem Tiere nach hinten verschobenen Mundöffnung durchgeführt wird, kann man ein Vorderstück isolieren, welches vollkommen jeder Entodermzellen (Darmzellen) entbehrt. So ein Vorderstück ist imstande, das ganze Tier, samt Darmtraktus, der aus Mesenchymzellen aufgebaut wird, zu regenerieren. Die Mesenchymzellen manifestieren hier also ganz unzweideutig ihre Entodermpotenz. Wird dagegen durch zwei Querschnitte ein kleines Körperfragment, welches einen Teil des Darmtraktus enthält, aus der mittleren oder hinteren Region des Körpers ausgeschnitten, so restituiert es das Ganze ebenfalls, aber am Aufbaue des Darmes sind jetzt schon nur ausschliesslich die in diesem Fragment enthaltenen Entodermzellen und gar nicht die hier vorhandenen Mesenchymelemente beteiligt. Sie erscheinen uns im letzten Falle als wie apotent in bezug auf Entoderm-

[1]) Nusbaum J. und Oxner, M.: Studien über die Regeneration der Nemertinen. I. Regeneration des Lineus ruber (Müll.). Teil I—III. Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Org., Bd. 30, 1910.

Dieselben: Idem, Teil IV—V; ebenda, Bd. 32, 1911.

bildung. Die ausnahmsweise günstige Topographie des Darmtraktus bei diesem Tiere ermöglichte den Forschern, die Entodermpotenz des Mesenchyms zu entdecken, würde der Darmtraktus bis knapp an das Vorderende, wie bei den meisten Würmern, reichen, so dass durch Querschnitte immer nur darmenthaltende Körperfragmente isoliert werden könnten, so würde man von der Entodermpotenz der Mesenchymzellen keine Ahnung haben, man würde sie auch nicht einmal vermuten können, man würde vielleicht eher ihre Apotenz in bezug auf Entodermbildung für wahrscheinlicher halten. Wir stehen hier also wiederum vor einer Tatsache, die uns lehrt, dass ein Gewebe bei gewissen Bedingungen eine unerwartete Potenz äussern kann, die sehr wahrscheinlich demselben Gewebe auch bei anderen Würmern zukommt, deren Auslösung aber durch die Unmöglichkeit, lebensfähige und darmfreie Körperfragmente zu isolieren, ausbleibt. Und nun verlassen wir das Experimentalgebiet, um noch der deskriptiven Embryologie ein Beispiel für unser Problem zu entnehmen. Wie bekannt, entwickeln sich bei den Ascidien (Clavellina) während der Ontogenese die Peribranchialsäcke aus dem Hautektoderm (Seeliger,[1]) Kowalewsky[2])) und somit ist auch das ganze Kloakalepithel, welches aus den Wänden der Peribranchialsäcke hervorgeht, ebenfalls ektodermaler Herkunft. Während der Knospung entstehen dagegen die Peribranchialsäcke und ihr Derivat — das Kloakalepithel —, aus dem Entoderm, wobei das Ektoderm gar keinen Anteil an ihrer Entwicklung hat. Wir sehen nun hier, wie während der Ontogenese das Entodermepithel seine Apotenz in bezug auf Peribranchialsackbildung und während der Knospung umgekehrt das Ektodermepithel dieselbe Apotenz vortäuscht. Oder ist wirklich ersteres in der genannten Richtung während der Embryonalentwicklung und letzteres während der Knospung apotent? Wir stehen nun wiederum vor unserem ungelösten Problem.

Was ergibt sich nun aus den Tatsachen, deren Zahl sich noch bedeutend vergrössern liesse? Alles nur Wahrscheinlichkeiten, keine Sicherheit. Tatsachen, wie eben die angeführten, machen

[1]) Seeliger, O.: Zur Entwicklung der Ascidien. Eibildung und Knospung von Clavellina lepadiformis. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 85, 1882.

[2]) Kowalewsky, A.: Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 7, 1871.

es für manche wahrscheinlich, dass das Ausbleiben eines gewissen Entwicklungsvorganges, oder der Entwicklung, resp. Restitution überhaupt, nicht auf den Potenzmangel, sondern auf das Fehlen der die betreffende Potenz auslösenden Bedingungen (Faktoren) zurückzuführen ist, für die anderen ist das Ausbleiben der Restitution ein Beweis (wie wir sehen werden, auch nur ein scheinbarer) für Potenzmangel. Für die ersteren ist die ausgewachsene Eizelle auch vor dem chemisch-physikalischen Eingriff latent, totipotent, für die letzteren ist sie totipotent erst nach dem Eingriffe, vor ihm ist sie apotent. Sie gewinnt also die Totipotenz von neuem. Für die ersteren besitzt das Hinterende unserer Planarie nicht nur nach der ersten Operation die Kopfpotenz, sondern auch nach der zweiten, obwohl latent, wofür die Kontrollversuche mit alten Regeneraten zu sprechen scheinen; für die letzteren besitzt das Hinterende dieser Planarie nach der ersten Operation eine Kopfpotenz, nach der zweiten (Entfernung junger Regenerate) verliert es sie. Nun, wie würden aber damit die Kontrollversuche mit den alten Regeneraten in Übereinstimmung zu bringen sein. Konsequenterweise müssten sie annehmen, wie das Driesch für den Ascidienembryo angenommen hat, dass das Hinterende der Planarie zuerst nach der Operation Kopfpotenz besitzt, hernach sie verliert und zuletzt sie wiederum von neuem gewinnt.

Ich hoffe, dass aus dem oben Gesagten schon zur Genüge hervorgeht, dass die Deutung, die ein Forscher dem Negativen gibt und der Wert, welchen er dem Negativen für das Potenzproblem beimisst, davon abhängt, wie er überhaupt die Entwicklung auffasst. Wir sehen ganz unzweideutig den Einfluss anderer, allgemeinerer Theorien, nämlich der Theorie der Epigenese und der Theorie der Präformation, resp. Evolution. Abhängig davon, ob unser Problem durch die eine oder durch die andere Theorie beeinflusst und beherrscht wird, resultiert die eine oder die andere von den zwei Deutungen des Negativen. Neigt der Forscher mehr der Präformationstheorie zu, so bewegt er sich auch im Deuten des Negativen im Gedankenkreise dieser Theorie, indem er die Anwesenheit latenter Potenzen auch dort noch vermutet, wo sie sich gar nicht manifestieren. Latent heisst soviel, wie auf irgend eine Weise prädisponiert, präformiert. Die positive Reaktion ist für ihn nur eine Entfaltung des Vorhandenen, welches sich bei ungünstigen Bedingungen nicht entfalten kann. Für den Epigenetiker, für welchen Entwicklung Neubildung des Nichtvorhandenen ist, ist die positive Reaktion des Organismus eine Äusserung einer neugeschaffenen Potenz, sein negatives Verhalten ein „Beweis“ für Potenzmangel. Unser Problem ist also nur ein Teil des grossen Entwicklungsproblems, welches, wie bekannt, selbst seiner

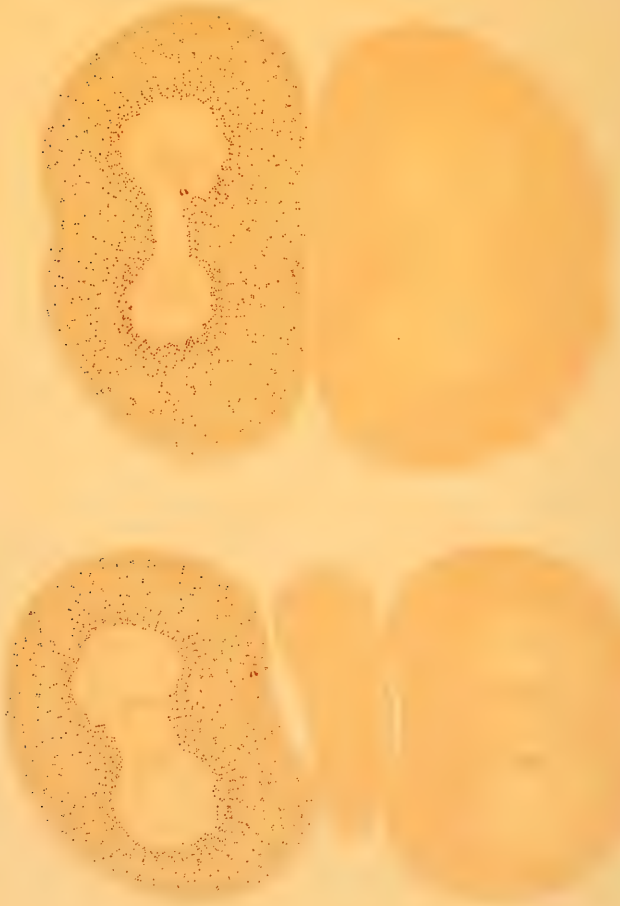
Lösung harrt. Angenommen, dass die Entwicklung eine Kombination von Epigenese und Evolution ist (W. Roux), wofür manche Tatsachen zu sprechen scheinen, werden wir das Entwicklungsproblem als für noch viel schwieriger zu lösen ansehen müssen.

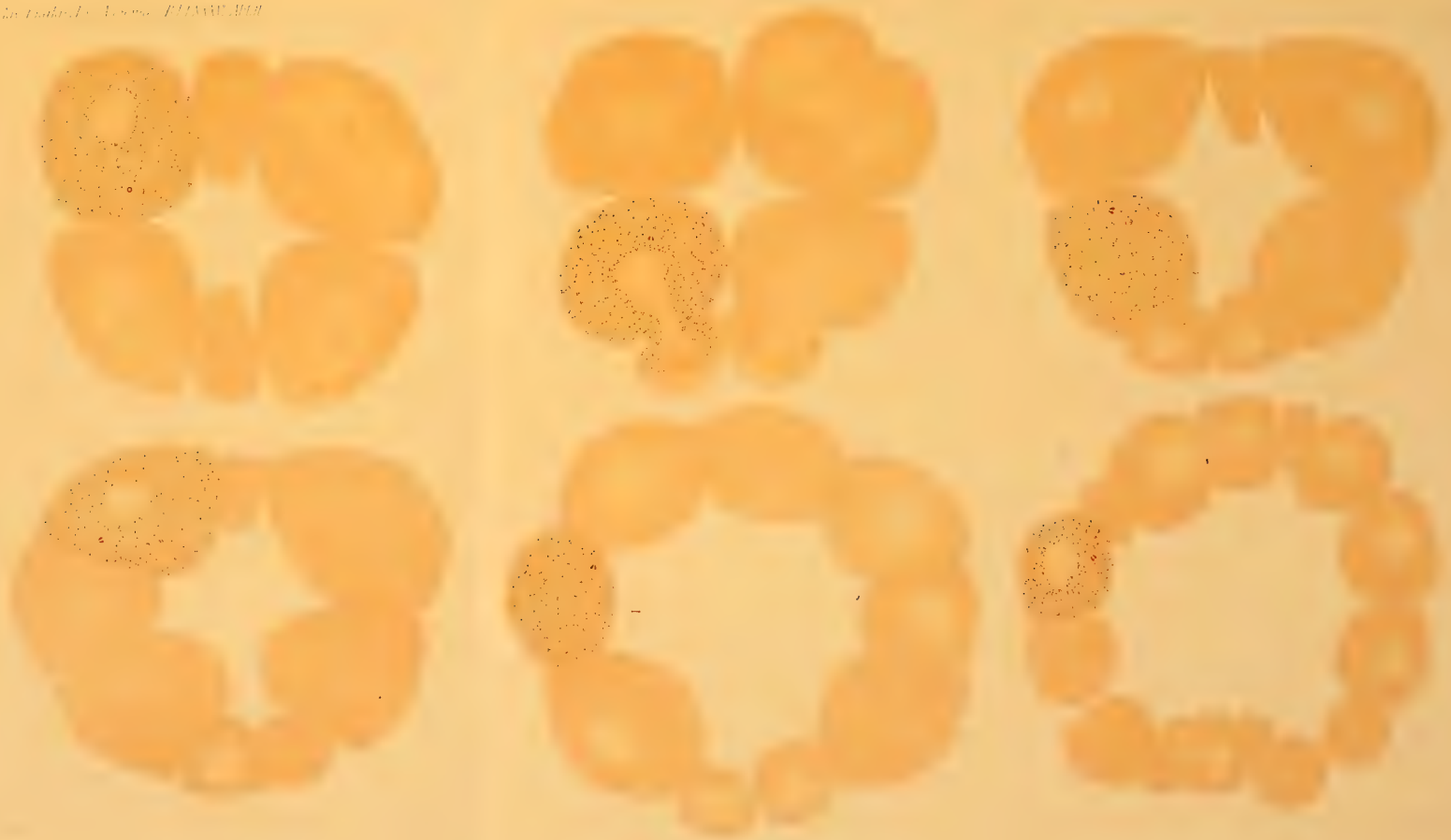
Fussen nun beide Deutungen des Negativen auf einem ungelösten Probleme, so ist diejenige, wie mir scheint, vorzuziehen, die beim negativen Verhalten eines verstümmelten Organismus immer mit der Möglichkeit einer Potenzhemmung[1]) rechnet, andererseits aber auch die Möglichkeit eines Potenzmangels nicht ausschliesst. Denn diese ist sich ihrer hypothetischen Basis bewusst, sie operiert nur mit Vermutungen und fordert Beweise, sie ist kritischer und besagt nichts im voraus. Wenn dagegen die andere Deutung des Negativen Beweise zu liefern meint und die negative Reaktion eines Körperfragmentes = seine Apotenz stellt, so vergisst sie, dass ihre Beweise auf Vermutungen (Theorien) basieren, selbst also auch nur Vermutungen sein können.

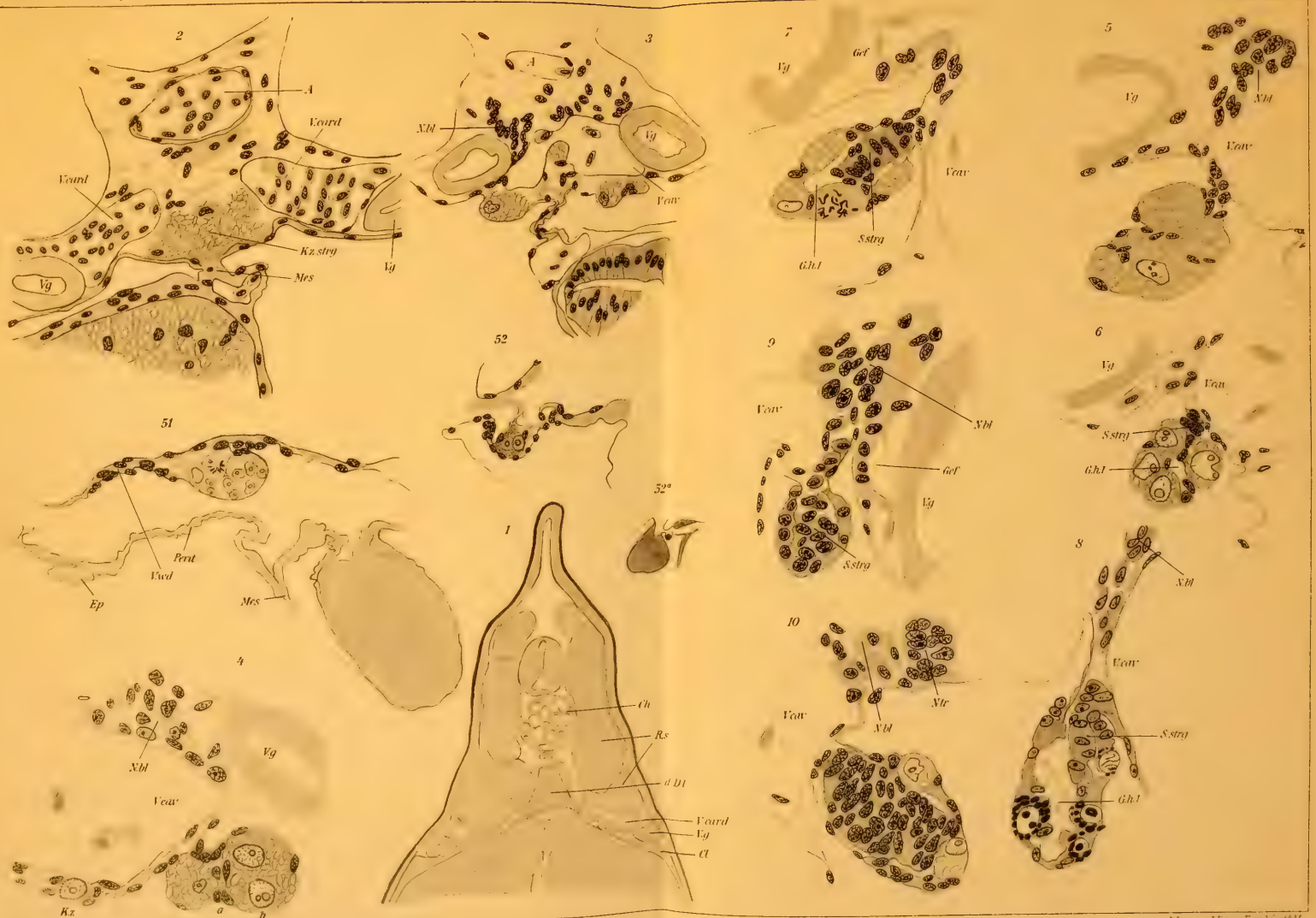
Wir sind am Ende unserer Erwägungen angekommen, unser Resultat ist negativ. Es war eben unsere Absicht, zu zeigen, welche Ansicht wohl nicht alle zu teilen pflegen, dass das Negative sich nicht sicher und eindeutig für das Potenzproblem verwerten lässt. Es beweist nichts, weder Potenzmangel, noch Potenzhemmung. Eben in der Frage nach dem Werte des Negativen für das Potenzproblem, wurde in der Restitutionsliteratur sehr oft Vermutung mit Beweisführung verwechselt.

Paris, im Mai 1914.

[1]) Für das Bestehen latenter Potenzen würden sehr wohl manche Bastardierungsversuche sprechen. Das Verhalten rezessiver Merkmale in Generation F und ihr Auftreten in Generation F_1 würde vielleicht die Anwesenheit latenter Potenzen (Erbmerkmale) beweisen. Doch lassen wir hier diese Tatsachen unberücksichtigt und beschränken uns nur auf das Restitutionsgebiet.





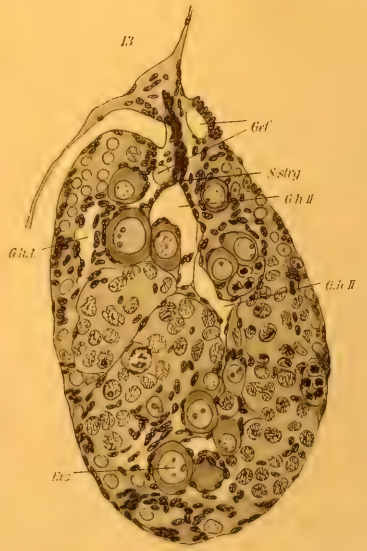


E. Witschi del.

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

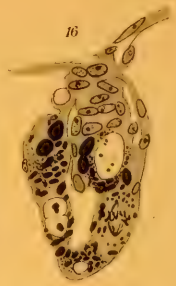
12

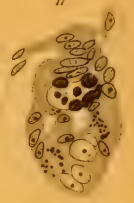
11
F
Gh.II
Em


13
Gef
S.strg
Gh.II
Gh.I
Gh.II
Ez

14

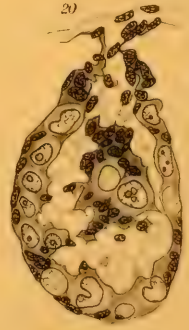
15
Em
Ez
H.kan
Gh.II


16

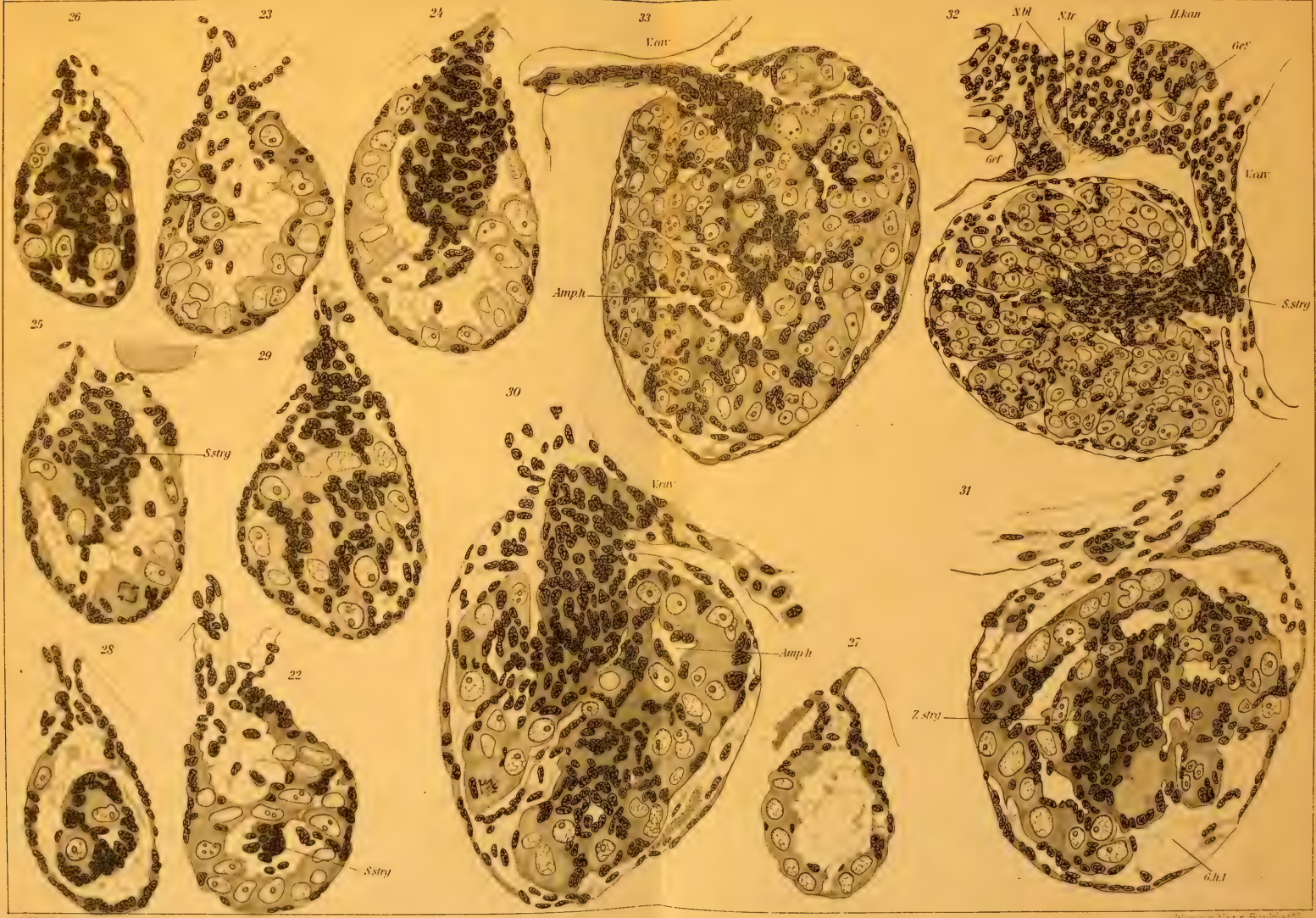

17

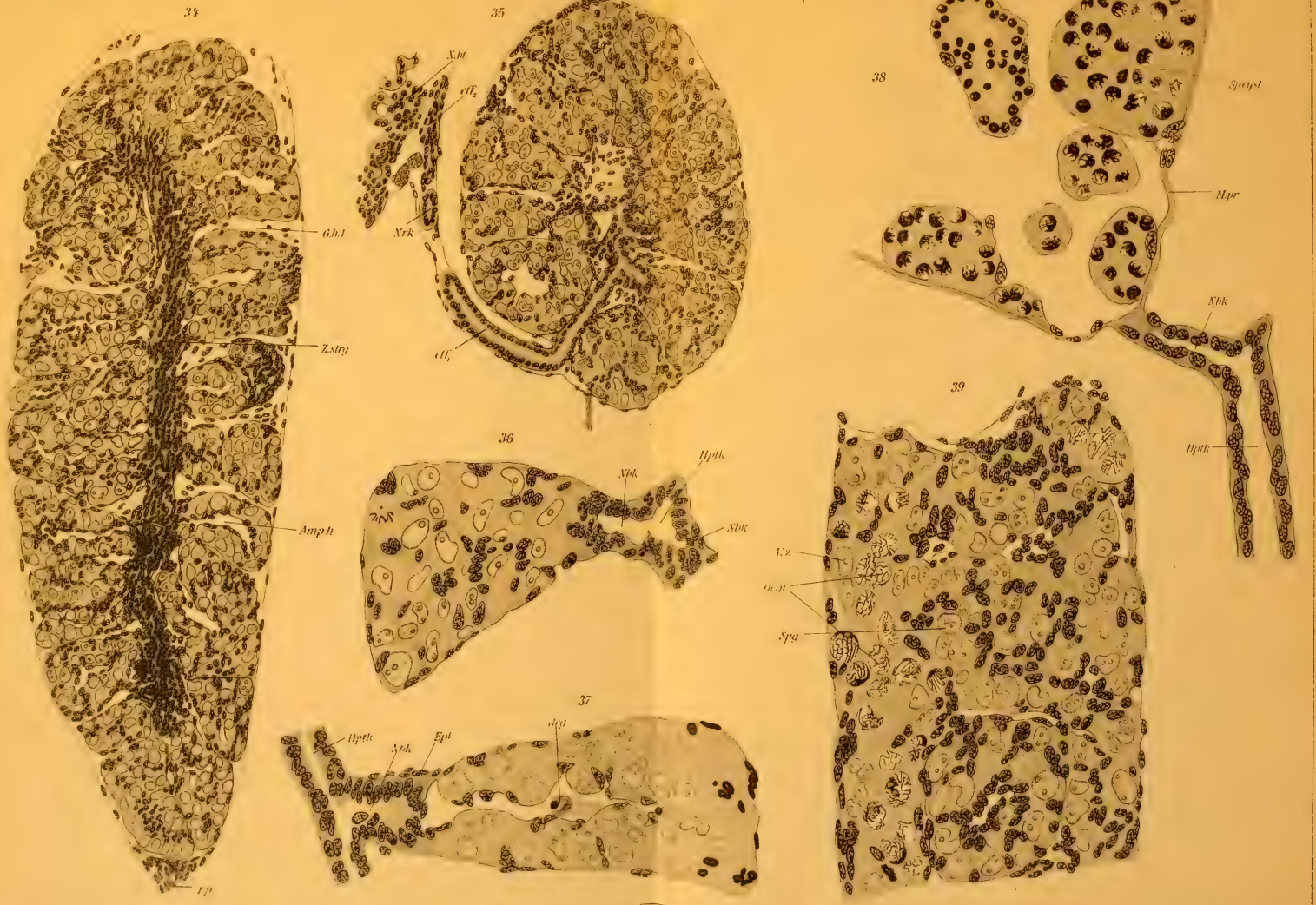
18

19
a

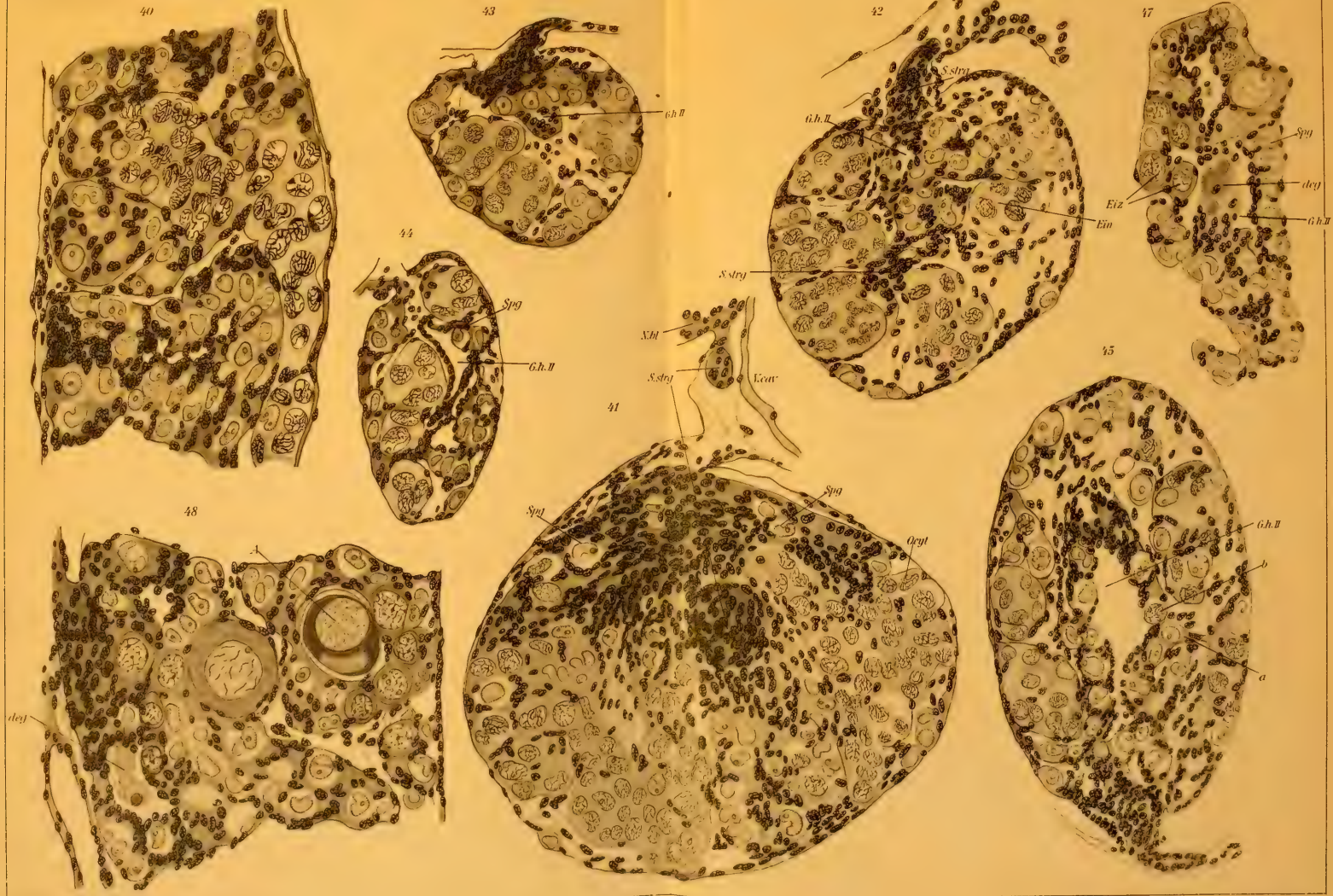

20

21

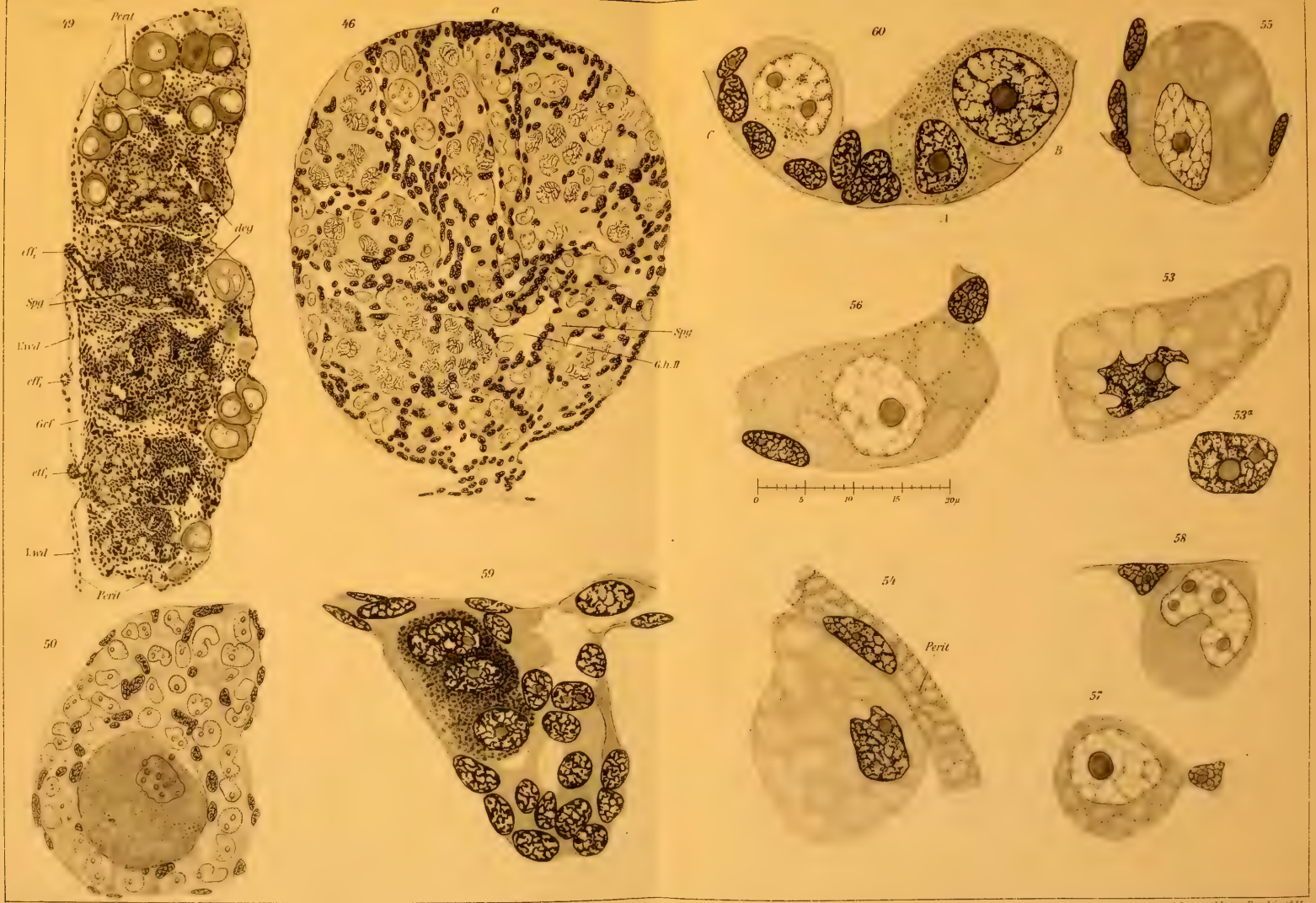

26
23
24
33
V.cav
32
N.bl
N.tr
H.kan
Ger
Gef
V.cav
Amph
S.strg
25
29
30
S.strg
V.cav
31
Amph
27
28
22
Z.strg
S.strg
G.h.l



Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

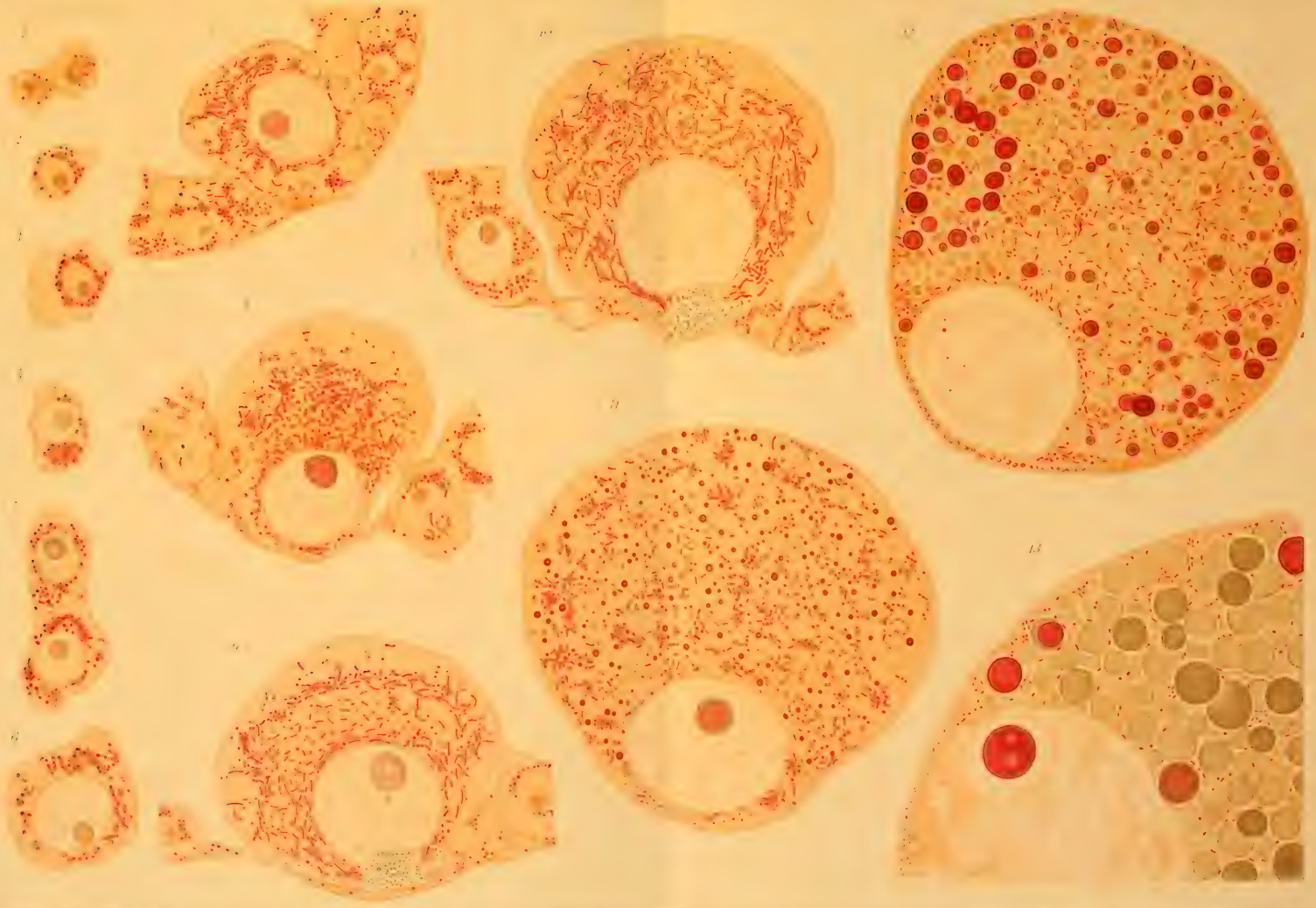


Werner u. Winter, Frankfurt/M.



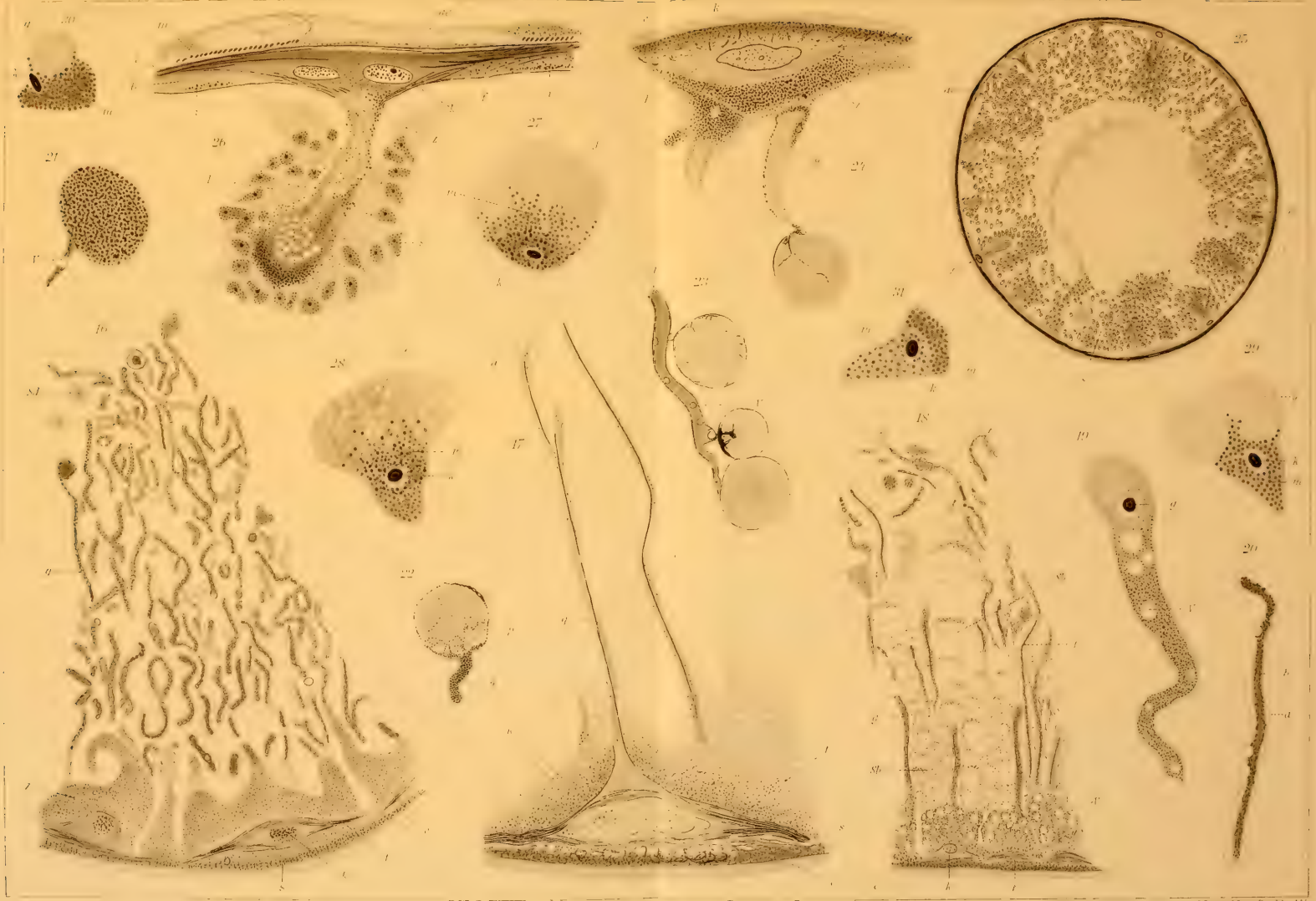
F. Kirchhoff del.

Werner u. Winter, Frankfurt a/M.



F. Levy, Anna Keibel gez.

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



Verlag v. Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen) in Bonn.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02658

69