

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der anatomischen Gesellschaft.

Herausgegeben von

Prof. Dr. **Karl von Bardeleben** in Jena.

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Nummern von etwa 2 Druckbogen. Um ein rasches Erscheinen der eingesandten Beiträge zu ermöglichen, werden die Nummern ausgegeben, sobald der vorhandene Stoff es wünschenswert macht und event. erscheinen Doppelnummern. Der Umfang eines Bandes beträgt etwa 50 Druckbogen und der Preis desselben 16 Mark. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

XXI. Band.

✻ 22. April 1902. ✻

No. 5.

INHALT. Aufsätze. **J. A. Janssens**, Die Spermatogenese bei den Tritonen nebst einigen Bemerkungen über die Analogie zwischen chemischer und physikalischer Thätigkeit in der Zelle. Mit 15 Abbildungen. p. 129—138. — **Alfred Noll**, Ueber die Bedeutung der GIANUZZI'schen Halbmonde. p. 139—142. — **O. Charnock Bradley**, A Case of Left Anterior (Superior) Vena Cava in the Dog. With 1 Figure. p. 142—144.

Bücheranzeigen. **ARTHUR BOLLES LEE** et **L. FÉLIX HENNEGUY**, p. 144.

Anatomische Gesellschaft. p. 144.

Litteratur. p. 1—16.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

**Die Spermatogenese bei den Tritonen
nebst einigen Bemerkungen über die Analogie zwischen che-
mischer und physikalischer Thätigkeit in der Zelle.**

Von Dr. **J. A. JANSSENS**, Professor an der Universität in Löwen.

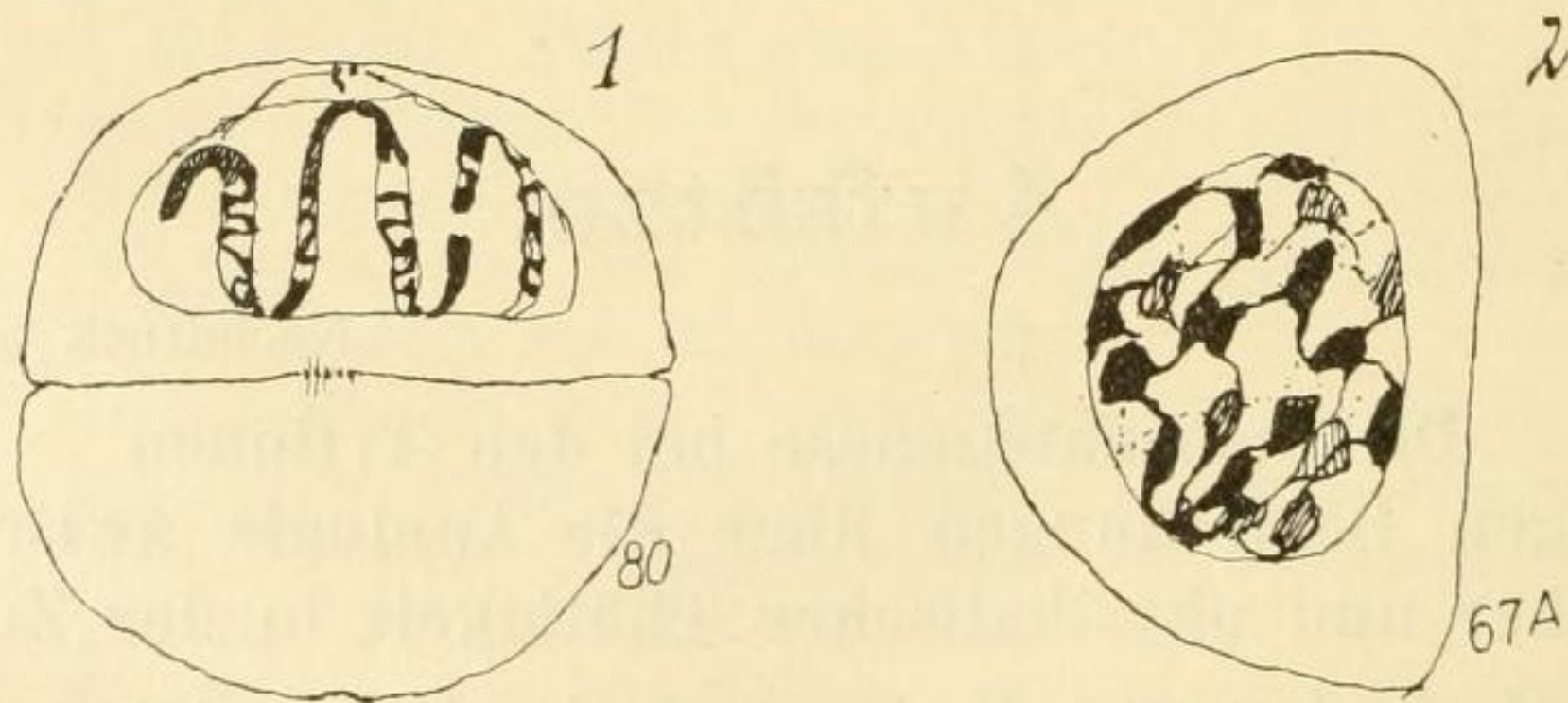
Mit 15 Abbildungen.

Es giebt in der Zellbiologie eine Frage, welche diejenigen, welche sich mit der kinetischen Teilung beschäftigen, immer sehr intrigiert hat. Diese ist die Entstehung des Knäuels oder Spirems in den Prophasen dieser Naturerscheinung. Trotz der Fortschritte der mikroskopischen Technik und trotz der Forschungen, welche die Meister dieser Wissenschaft mit Geduld und Gewissenhaftigkeit gemacht haben, bewahrt diese Frage noch immer ihr Interesse, weil ihre Lösung noch

nicht klar bewiesen ist. In einer Arbeit, welche vor einigen Monaten erschienen ist, glauben wir dahin gelangt zu sein, dieses Problem in den Kinesen der Spermatogonien der Tritonen aufzuklären¹⁾.

Wir erlauben uns, hier auf diesen Gegenstand zurückzukommen, um die Uebereinstimmungen besser zu beleuchten, welche zwischen gewissen Naturerscheinungen des Reifens in dem Eierstock und in den Hoden infolge unserer Entdeckung bestehen sollen. Wir wollen kurz die Thatsachen darstellen:

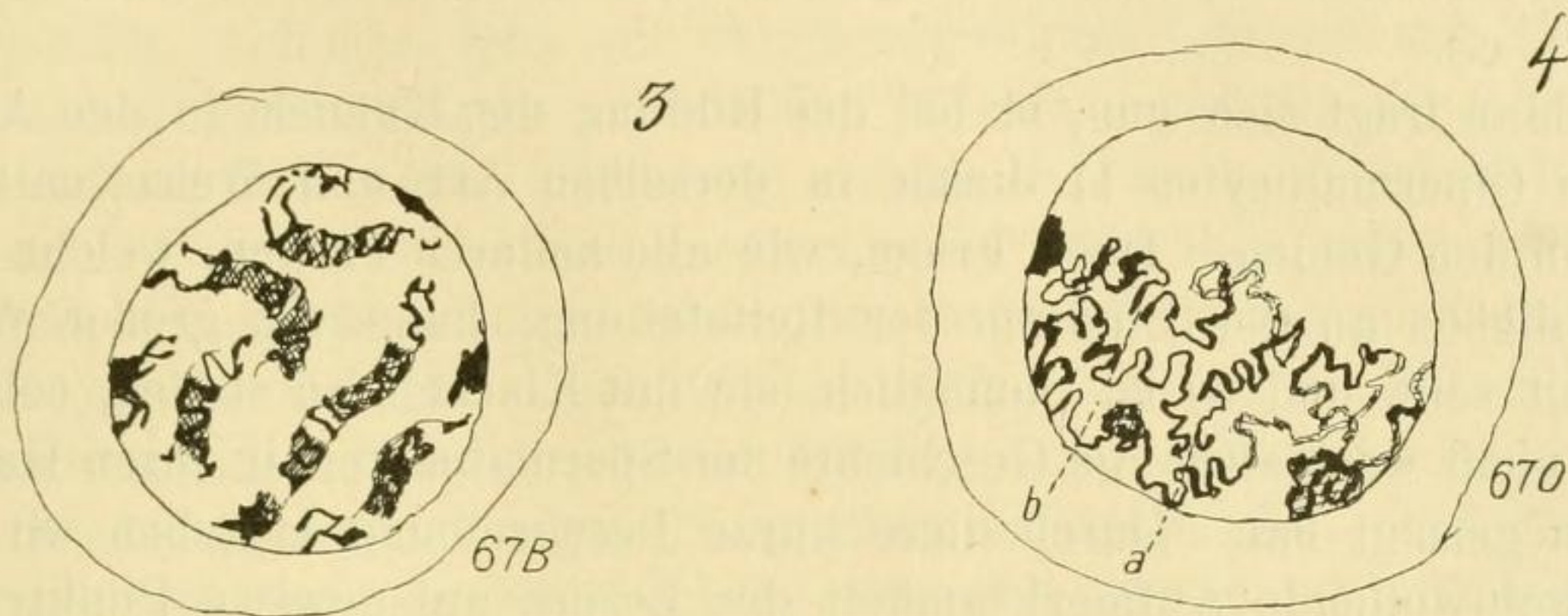
In den vorgerückten Telophasen der Kinese findet man in den rückgehenden V der Spermatogonien Einzelheiten, deren Wichtigkeit den Beobachtern bis heute entgangen ist. Man sieht sich in dem Innern der Scheide der Chromosomen eine sehr feine Faser bilden, welche viel länger ist als die Chromosomen selbst, und welche gezwungen ist, um eingeschlossen zu bleiben, gekrümmte Linien und launenhafte Zickzacke zu machen, welche in diesem Stadium den Anblick ergeben, den wir in unserer Figur 80 wiedergeben, wovon wir hier eine schematische Darstellung in Fig. 1 geben. Wir haben gezeigt, daß diese Fasern, die während des Stadiums der Ruhe, welche den ersten Telophasen der Teilung folgt, versteckt bleiben, in den allerersten Prophasen der folgenden Kinese wiedererscheinen. Die Nucleinstücke, welche man in dem Stadium der Ruhe findet, sind mit den Lininfasern, welche sie verbinden, die einzigen sichtbaren Teile des chromatischen Elements. Wir sind persönlich überzeugt,



obgleich dieses nicht bewiesen ist, daß die anderen Teile hier bestehen, auch wenn man sie nicht sichtbar machen kann. Uebrigens bilden in vielen Fällen die Stücke mit den Fasern eine ununterbrochene Kette, wovon man außerordentliche Längen verfolgen kann, Fig. 2, [l. c. 67A]. Jedenfalls erscheint in den Vorstufen der Teilung

1) F. A. JANSSENS, La Spermatogenèse dans les Tritons. La Cellule, T. 19.

der Spermatogonien in diesen Stücken eine Faser mehr oder weniger auf sich selbst gewickelt. In diesem Augenblick erscheint sehr oft wieder in voller Klarheit die Scheide der V der letzten Kinesen, aber diese Erscheinung ist vorübergehend, Fig. 3 (l. c. 67 B). Die neue Faser befreit sich von ihrem Schlauch, und der Knäuel ist gebildet, Fig. 4 (l. c. 67 B).



Man kann in diesem Augenblick die Endpunkte der zukünftigen Chromosomen schon unterscheiden. Unsere schematischen Figuren 4 und 5 (67 C und 49 in unserer früheren Arbeit l. c.) zeigen sie in *a*, *b* und *c*. Wie in dem Schema von RABL sind die Biegungen der Chromosomen gegen den Pol der Zelle gewendet. Es ist indessen weit davon, daß diese Biegungen sich immer auf der Mitte eines Stäbchens befinden. Das ist der Grund, daß bei der Metakinese die Stäbchen so verschieden durch die achromatischen Fasern gehalten sind. Sie sind zuweilen in der Mitte gehalten: man kann sagen, daß es selten der Fall ist. Sehr oft ist die Berührung mit der Spindel excentrisch und kann selbst beinahe auf das Ende fallen.

Wir haben niemals in den Tritonen eine vollständig terminale Anhäufung der Chromosomen gefunden, weder in den Spermatogonien, noch in den Spermatocyten.

Die Bildung des Knäuels, wie wir sie soeben kurz angedeutet haben, ist nie beschrieben worden, weder in den Tieren, noch in den Pflanzen. REINKE¹⁾ hat einmal eine Erscheinung gesehen, welche sich ein wenig unserem Schema 1 nähert; aber er hat sie erklärt als eine sehr frühzeitige longitudinale Teilung. Wir haben gezeigt, daß diese Erklärung nicht Stand halten kann vor den Thatsachen. Die zwei Hauptargumente, welche wir gelten ließen, sind:

1) Die Faser, welche erscheint, macht Zickzacke und bildet Formen wie Z, S, C etc., welche unvereinbar sind mit der Hypothese einer longitudinalen Teilung.

1) REINKE, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 44.

2) Die longitudinale Teilung kommt sehr spät in den Spermato- gonien des Triton vor. Man sieht keine Spuren davon während der verschiedenen Stufen der Entwicklung des Knäuels; und die Stäbchen in der Aequatorkrone sind noch ungeteilt. Diese letztere Thatsache ist bewiesen durch die Nichtteilung von PFITZNER's Granula, welche wir auf solchen Stäbchen beobachten konnten (Fig. 68 in unserer Arbeit l. c.).

Man fragt sich nun, ob bei der Bildung des Knäuels in den Auxocyten (Spermatocyten I) dieser in derselben Art und Weise entsteht wie in den Gonien. Diese Frage, wie alle anderen Fragen, welche sich anschließen an das Studium der Reifeteilung, kann von großer Wichtigkeit sein, und es ist unmöglich, sie mit Klarheit zu stellen, solange man nicht wenigstens die Geschichte der Spermatocyten in ihren Hauptlinien gezeigt hat. Durch diese kurze Beschreibung erlauben wir uns die wohlwollende Aufmerksamkeit des Lesers auf gewisse Punkte unserer Arbeit zu lenken.

Zwischen den zwei auf einander folgenden sexuellen Teilungen, von denen nach der Arbeit von MEVES¹⁾ über den Salamander die erste nach dem Schema der Heterotypen und die zweite nach demjenigen der Homöotypen von FLEMMING erfolgt, sind wir nicht dahin gelangt, die Bildung einer neuen Faser im Inneren des Chromosoms zu finden, wie es in den Telophasen der Spermato- gonien der Fall ist. Es ist daraus zu schließen, daß es keine Neubildung der Nucleinfaser giebt und daß die Chromosomen in dem Kern als solche so bleiben.

Bei den Tritonen beobachtet man manchmal ein Stadium der Ruhe zwischen den zwei sexuellen Teilungen, besonders in den Hoden des Frühjahrs, aber sehr oft fällt dieses Stadium der Ruhe fast vollständig aus, und dieses ist besonders in den Monaten Juni, Juli und August der Fall. Alsdann ist es sehr leicht zu sehen, daß die Stäbchen der letzten Telophasen der Heterotypie nicht die Aenderung erleiden, welche man bei den Telophasen der gonialen Kinesen findet. Hier besonders ist eine untadelhafte Fixirung des Materials erforderlich. Sehr oft in der That haben die Stäbchen der heterotypischen Anaphasen eine Neigung, sich zusammenzuschmelzen. [Siehe die Arbeit von MEVES, von EISEN²⁾ etc.] Während der „Ruhe“, welche

1) MEVES, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 48.

2) EISEN, Spermatogenesis of *Batrachoseps*. Journ. of Morphol., 1899.

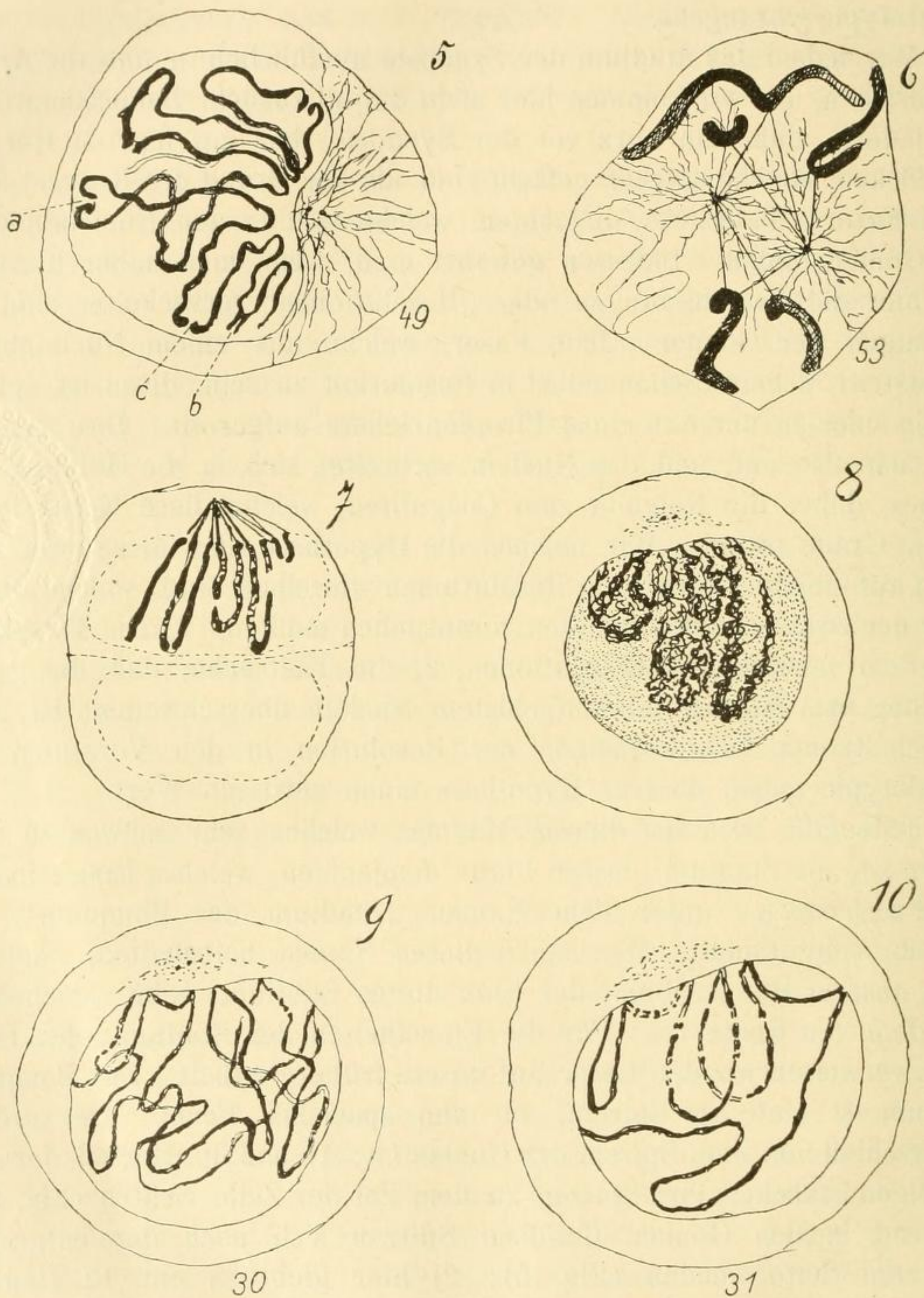
folgt, würde man glauben, in den weniger gut fixirten Hoden ein ähnliches Stadium wie die Synapsis von MOORE¹⁾ vor sich zu haben. Man weiss, daß die letztere in allen bis jetzt bekannten Fällen der Heterotypie vorangeht.

Wir haben das Stadium der Synapsis ausführlich in unserer Arbeit beschrieben, und wir kommen hier nicht darauf zurück. Bemerken wollen wir jedoch, daß man kurz vor der Synapsis, bei gut fixirten Kernen, in Blöcken, welche stärker gefärbt sind als der Grund des Kernes, ähnliche Fasern findet wie diejenigen, welche sich in den Nucleinblöcken der Gonien bilden. Indessen gewahrt man, wenn man näher hinsieht, daß hier die Faserbildungen oder „Resolutionen“ verwickelter sind als diejenigen der Gonien. Jede Faser, welche aus einem Nucleinblock heraustritt, scheint schon selbst in Resolution zu sein, diese ist spiralförmig oder in der Art eines Pfropfziehers aufgerollt. Ihre Scheide löst sich also auf, und das Nuclein verbreitet sich in die Höhlung des Kernes, daher die Neigung zum Coaguliren, welche diese Kerne in so hohem Grade zeigen. Wir machen die Hypothese, daß diese zwei sehr rasch auf einander folgenden Resolutionen dieselben sind, welche direct jeder der zwei sexuellen Kinesen vorausgehen mußten. 1) Die Thatsache dieser so verwickelten Resolutionen, 2) die Thatsache, daß die ganze Höhlung des Kernes mit aufgelöstem Nuclein überschwemmt ist, und endlich 3) das Nichterscheinen der Resolution in den Vorstufen der Homöotypie geben unserer Hypothese einen gewissen Wert.

Jedenfalls tritt aus diesem Magma, welches sehr schwer zu entziffern ist, ein Stadium, dessen Figur demjenigen, welches EISEN in den *Batrachoseps* unter dem Namen „Stadium des Bouquets“ beschrieb, sehr ähnelt. Wir haben diesen Namen beibehalten, obgleich nach unserer Beschreibung der Sinn dieses Stadiums sehr verschieden von dem von EISEN ist. Für die Einzelheiten des Stadiums des Bouquets verweisen wir den Leser auf unsere frühere Arbeit. Das Bouquetstadium ist eine Art Spirem, nur von specieller Form. Der größte Unterschied von dem Spirem der Gonien ist: 1) daß die Henkel der zukünftigen Stäbchen ihre Spitzen zu dem Pol der Zelle richten (Fig. 10), während in den Gonien dieselben Spitzen sich nach der entgegengesetzten Seite wenden (Fig. 5); 2) hier giebt es nur 12 Henkel, während es in den Gonien 24 giebt. Aus diesen zwei Thatsachen folgt, daß in den Spermatocyten 24 Fasern von der Tiefe des Kernes zum Pol wandern, und nicht 12, wie EISEN behauptet.

1) MOORE, On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of Microsc. Science, Vol. 38.

Diese zwei Besonderheiten der Auxocyten würden sich sehr leicht erklären, wenn man mit MONTGOMERY¹⁾ annähme, daß bei den letzten

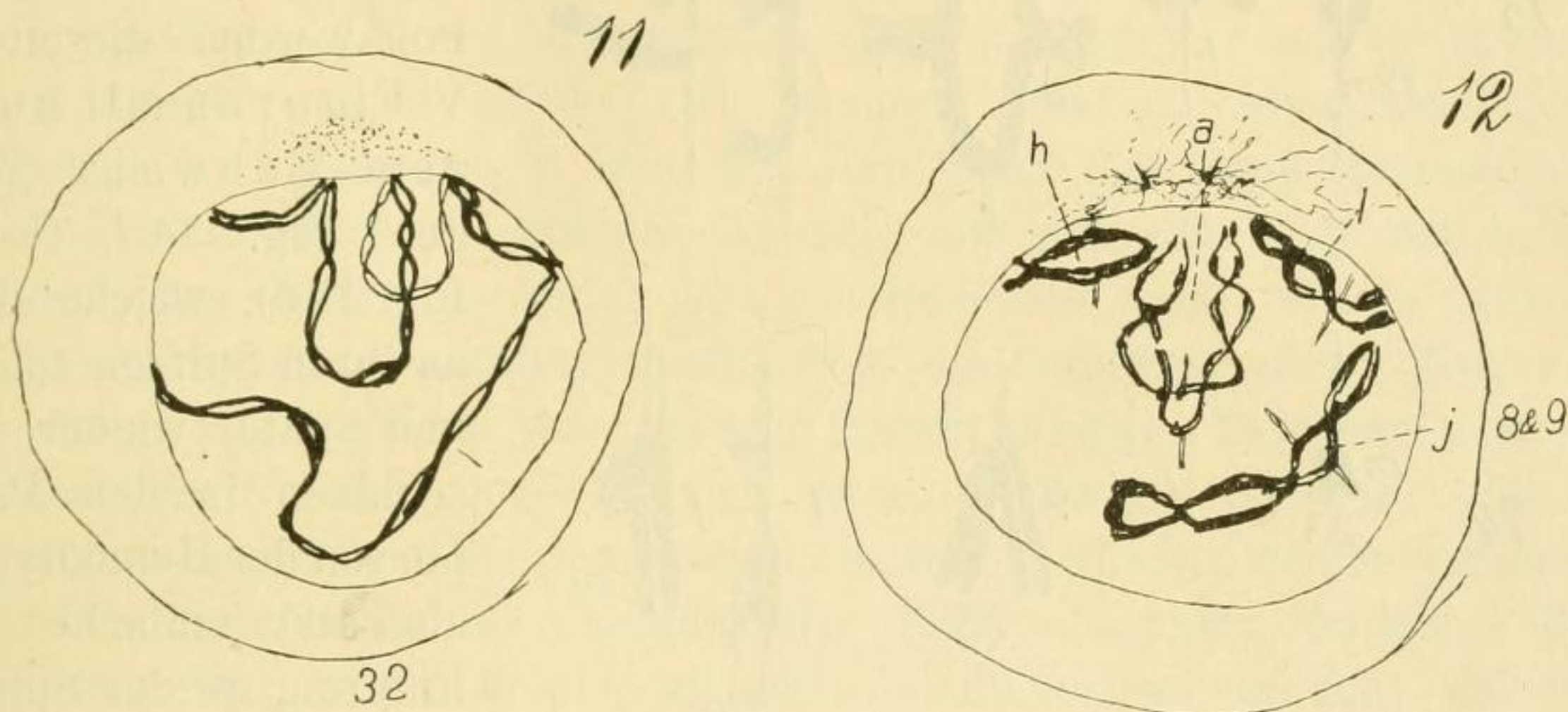


Anaphasen der Spermatogonien die Anheftung der Stäbchen überall und gleichmäßig eine terminale war; und zweitens, daß die zwei

1) MONTGOMERY, THOS. H. jun., Spermatogenesis of *Peripatus* (*Peripatopsis*) *Balfouri* up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrbücher, Dec. 1900.

freien Enden von zwei neben einander stehenden Stäbchen sich verbunden haben. (Siehe die schematische Fig. 7.) Leider zeigten sich uns die Anaphasen der letzten Spermatogonien bis jetzt den übrigen ganz ähnlich, und wir sahen hier nicht mehr terminale Anheftungen wie in den anderen Spermatogonien.

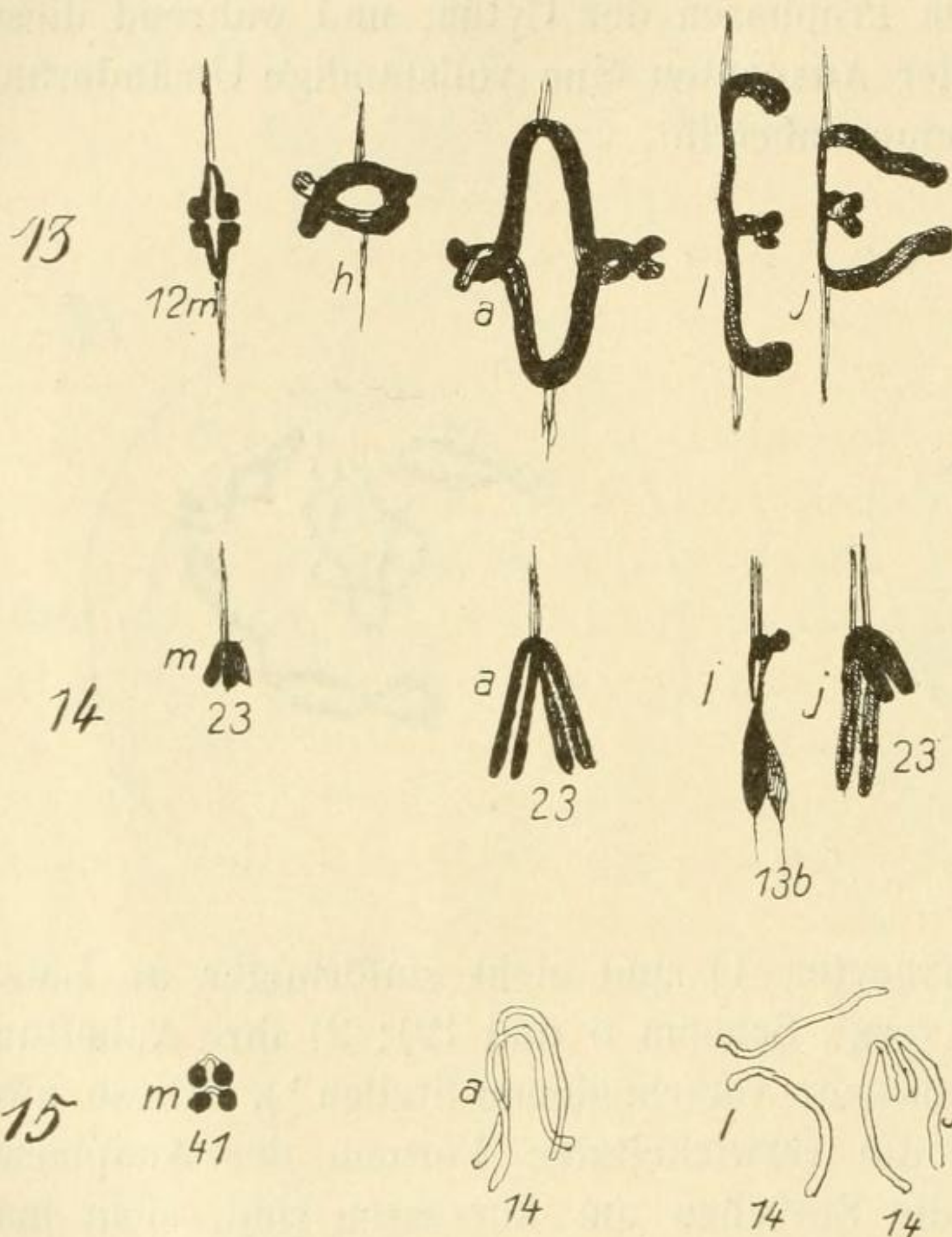
Welches auch die Erklärung sei für die Zahlverminderung, auf alle Fälle vergeht eine sehr lange Zeit zwischen den letzten Anaphasen der Gonien und den ersten Prophasen der Cyten, und während dieser Zeit erfahren die Kerne der Auxocyten eine vollständige Umänderung, wenigstens was ihre Nucleine anbetrifft.



Die Stäbchen der Auxocyten 1) sind nicht einförmiger an Länge als dieselben der Gonien (vergl. Schema 6 und 12); 2) ihre Anheftung an die Spindel geschieht an sehr verschiedenen Stellen¹⁾. Diese zwei Thatsachen erklären uns die verwickeltsten Formen der Anaphasen der Heterotypie. Wenn die Stäbchen am kürzesten sind, sieht man Figuren wie 13 *m*, wenn zur selben Zeit die Anheftung in die Mitte fällt. Die zwei Enden dieser Chromosomen sind fester zusammengeklebt und widerstehen einige Zeit der Gewalt der ziehenden Fasern. Daher kommen die Gebilde, welche nur den Anschein von Vierergruppen haben. Derselbe Anschein wiederholt sich übrigens bei den Metaphasen der Spermatocyten II, Fig. 13 *m* (Fig. 41 l. c.). Wenn die Stäbchen groß sind, wird die Anheftung auf der Mitte die zwei Dyaden so scheiden, daß sich die Ringe bilden, welche in den Figuren

1) Wir glauben, daß BR. FARMER und G. MOORE die ersten sind (On the essential Similarities existing between the Heterotype nuclear divisions in Animals and Plants), die diesen besonderen Umstand benutzt haben, um die verschiedensten Formen der Anaphasen in den Spermatocyten der Tritonen und der Lilien aufzuklären.

der Salamander so häufig sind (FLEMMING, MEVES). (Fig. 13 *a*.) Bei den Anaphasen wird man hier typische Doppel-V finden, Fig. 14 *a*, und bei den Prophasen der Spermatocyten II werden diese Gruppen sich noch sehr leicht erkennen lassen, Fig. 15 *a*. Wenn die Stäbchen ziemlich lang sind und ihre Anheftung excentrisch ist, bekommen wir die E-Figuren mit langen Armen (*j* derselben Figuren). Schließlich,



wenn die Anheftungsstelle eine fast terminale ist, haben wir bei den Anaphasen E-Figuren mit kurzen Armen. Am Pol werden dieselben V-Figuren mit kurzem Schwanz bilden Fig. 14 *l* (l. c. Fig. 13 *b*), welche sich an ihren Spitzen teilen und später wieder erscheinen in den Prophasen der Homöotypie als fast einfache V-Figuren, an der Spitze durchschnitten, Fig. 15 *l* (l. c. Fig. 14). Die letzten Figuren findet man sehr häufig bei den Tieren. Einige Figuren findet man schon in der

Abhandlung von FLEMMING. Zwei oder drei derselben begegnet man immer in jeder heterotypischen Metaphase bei den Tritonen.

Absolut terminale Anheftungen, wie es bei den Pflanzen giebt¹⁾, und wie sie auch DE SINETY²⁾ beschreibt bei den Insecten, finden wir nie bei den Amphibien.

Wir bringen nichts Neues für unsere Leser bei, wenn wir sagen, daß es hier zwei auf einander folgende longitudinale Teilungen giebt, die mit den WEISMANN'schen Auffassungen nicht in Uebereinstimmung gebracht werden können.

1) GUIGNARD, Archives d'Anatomie microscopique, 1899. GRÉGOIRE, La Cellule, 1899. STRASBURGER, Histologische Beiträge, 1899.

2) DE SINETY, La Cellule, T. 19.

Das Neueste unserer Arbeit in diesem Teil ist: 1) die Bildung der Henkel im Stadium des Bouquets; 2) die frühzeitige Teilung der Faser des Spirems, sogar bevor diese Henkel erscheinen; 3) das Erscheinen einer zweiten longitudinalen Teilung (Vierergruppen), zugleich die Henkel individualisiert sind im Stadium des Schemas 12; 4) der besondere Mechanismus der Teilung des Spirems in Chromosomen; 5) das Wiedererscheinen der zweiten longitudinalen Teilung bei den ersten Anaphasen, Fig. 13 *l* und *j*, und schließlich 6) die Erhaltung der Telophasen der Auxocyten während des „Ruhestadiums“ bis zu den Prophasen der Spermatocyten II.

Wir möchten hier zurückkommen auf eine Bemerkung, welche wir am Ende unserer Abhandlung gemacht haben, um sie genauer darzustellen und ihren Wert zu betonen. Unsere Leser wissen, daß CARNOY und LEBRUN in den Arbeiten über das Amphibienei¹⁾ die Meinung ausdrücken, daß der Knäuel, der sich am Ende der letzten Kinese der Ovogonien bildet, sich in Nucleolen teilt. Diese zwei Gelehrten studierten nachdem ausführlich das Schicksal dieser Nucleolen in den Eiern während ihrer ganzen Entwicklung. Zwischen den verschiedenen Veränderungen, welche diese Nucleolen erleiden, giebt es Resolutionen, deren Figur durchaus derjenigen ähnelt, welche wir selbst in den Prophasen der Teilung der Spermatogonien finden. Diese Figuren sind in den beiden sexuellen Elementen so ähnlich, daß derjenige, der die Resolutionen der Nucleolen in den Eiern, welche von den Ovogonien herrühren, sieht, einen Vergleich machen muß zwischen diesen sexuellen Elementen und den Spermatogonien, wo absolut dieselben Figuren sich zeigen (vergl. Fig. 67 B unserer Abhandlung und die Fig. 53 und 55 von CARNOY und LEBRUN, 1897). Die Fasern, welche zu gewissen Zeiten, aus den Eiernucleolen stammend, erscheinen, verschwinden vollständig, und ihre Substanz dient zur Ernährung des Eies. In den Spermatogonien dagegen bilden diese Fasern den Knäuel am Anfang einer Zellteilung. Allerdings besteht eine anatomische Homologie zwischen den Erscheinungen, welche einerseits in den Eiern oder Ovocyten, welche nur in Ausbildung begriffene und an Umfang gewinnende Ovogonien sind, und andererseits in den Spermatogonien, die sich weiter teilen, vorkommen.

Jeder muß mit uns anerkennen, daß die jährlich producirte Zahl der Spermatozoiden für ein Männchen viel bedeutender ist als die Zahl der durch die Weibchen vorgebrachten Eier. Demnach giebt es

1) CARNOY et LEBRUN, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule, T. 12, 14 et 15.

im Männchen eine große Anzahl Teilungen der Spermatogonien, welche ihre absolute Homologie im Weibchen nicht finden. Diese Teilungen könnten sie nicht die Vertreter der Nucleolenresolutionen sein, welche die Größe und nicht die Zahl der Eier im Eierstock erhöht?

Trotz des Unterschiedes der morphologischen Bedeutung, welcher besteht zwischen den Zellen, die wir primitive Mutterzellen des Männchens und andere Autoren männliche Eier genannt haben, und den aus der letzten Teilung der Ovogonien hervorgegangenen Zellen, ist es sicher, daß diese Elemente Phänomene, welche man vergleichen muß, bieten. Die durch uns beschriebenen Teilungen der Spermatogonien finden ihre absoluten Homologien nicht in den Eiern. Sind sie nicht vielleicht vertreten im Ei durch die auf einander folgenden Resolutionen der Nucleolen? Dies ist die Frage, die wir stellen. Wir behaupten nicht, sie in dieser Arbeit vollständig zu lösen, aber es scheint uns nützlich, sie klar und deutlich zu stellen.

Diese Resolutionen vermehren bedeutend das Nucleinelement im Eierstock wie im Hoden; aber da im Ei die so begonnene Teilung nicht weiterschreitet, so bleibt die ganze Nucleinmasse im Ei und vergrößert dadurch seinen Umfang. Der Anabolismus hat hier nicht als natürliche Folge die Teilung der Zelle, sondern hilft einfach zur Vermehrung der Masse einer einzelnen Zelle. Man könnte auch sagen, daß in den Ovogonien die kinetischen Teilungen sich weiter zeigen, während der Wachstumsperiode des Eies, wo dieses eigentlich das Homologe der männlichen Auxocyten ist; aber sie beschränken sich auf das Stadium des Knäuels, während die anderen Veränderungen im Nucleinelement wie im Protoplasma diesem ersten Anfang der kinetischen Teilung nicht folgen.

Diese letzte Bemerkung soll zeigen, daß der erste Teil, der sich bei der kinetischen Teilung in Bewegung setzt, weder das Protoplasma, noch einer seiner Teile (Sphäre oder Centrosom) ist, wohl aber das Nucleinelement, welches in dem Kern eingeschlossen ist. Die ganze Arbeit zeigt im Uebrigen, daß die intimsten Beziehungen bestehen zwischen den chemischen Vorgängen des Metabolismus und der Ernährung einesteils und den physikalischen Vorgängen der Zellteilung andererseits. Es giebt nur eine vitale Thätigkeit, und allein die Notwendigkeit, unsere wissenschaftlichen Beobachtungen methodisch darzustellen, zwingt uns, mehr oder weniger unabhängige Thätigkeiten zu unterscheiden (l. c. p. 94).

Löwen, 30. Januar 1902.