(Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin).

Die Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala*.

Von

D. Tretjakoff.

Hierzu Tafel XXII—XXIV und 1 Textfigur.

Die Forscher der letzten Zeit, die sich mit dem Studium der Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala* befassten, richteten ihre besondere Aufmerksamkeit auf die Bildung der Chromosomen. Was die endgültige Umbildung der Spermatiden in die Spermatozoen anbetrifft, so bleibt die Mitteilung von van Beneden und Julin (1) bisher die einzige, wo diese Phase der Spermatogenese mit Hilfe von Methoden untersucht worden ist, die von den modernen nicht weit entfernt sind. In der Arbeit der belgischen Autoren findet man zu gleicher Zeit die ersten Angaben über die Veränderungen, die die Chromatinsubstanz während der Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala* erleidet.

Van Beneden und Julin unterscheiden in der Hodenröhre der *Ascaris* drei Abschnitte: région formative, région de maturation und région de multiplication.

In der région formative findet die Fortpflanzung der primären Geschlechtszellen auf dem Wege der Karyokinese statt. Von dieser unabhängig unterliegt gleichzeitig das Chromatin der ruhenden Zellen nacheinander folgenden Veränderungen. In den Anfangsteilen der région formative nimmt das Chromatinnetz nur die Peripherie des Kerns ein, in der Folge aber füllt sich der ganze innere Raum mit Chromatinkörnchen aus, die späterhin mit einander verschmelzen und einzelne Klümpchen bilden. Am Ende der région formative nimmt der Kern an Umfang ab, wobei er keine Spur eines Chromatinnetzes zeigt und stellt eine homogene Bildung dar, die in Carmin gleichmässig sich färbt.

Dieselben Autoren haben die karyokinetischen Figuren, die zuerst von Nussbaum (2) in der région formative beobachtet worden sind, mit grosser Ausführlichkeit beschrieben. Nach ihren Beobachtungen treten im Stadium der Äquatorialplatte zwei, drei oder vier Chromosomen auf. In der Reifegegend entwickelt sich auf Kosten der homogenen Chromatinmasse ein neues Netz, das sich von dem in der région formative befindlichen dadurch unter-

scheidet, dass der grösste Teil des Chromatins in der Gestalt eines exzentrisch gelagerten Klümpchens verbleibt. Die Chromatinteilchen die ein lockeres Netz in der Peripherie des Kernes bilden, vereinigen sich allmählich und verschmelzen mit demselben.

In demselben Moment beginnt das Anwachsen des Protoplasmas, sowie die Veränderung seiner Struktur. Es treten im Protoplasma glänzende Granula auf, die allmählich an Umfang und an Zahl zunehmen und die gänzlich den Körper der reifen Spermatogonie ausfüllen. Zu gleicher Zeit nimmt das Chromatin die Gestalt eines Körpers von veränderlicher Form an, das der Kernmembran anliegt und zwei helle Vakuolen enthält. Das Körperchen ist häufig bisquitartig eingeschnürt in der Mitte, wobei jede Hälfte eine der genannten Vakuolen einschliesst. In der Reifegegend wandelt sich das Chromatinkörperchen in ein gebogenes Stäbchen um, welches mit seinen Enden gegen die entgegengesetzten Kernpole sich stützt, alsdann streckt es sich allmählich aus und nimmt wegen der verdickten Enden und der Einschnürung in der Mitte die Form einer Sanduhr an. Endlich löst sich die Verbindung der beiden Hälften auf. Auf diese Weise entstehen zwei Chromatinelemente. Die darin verbliebenen Vakuolen vergrössern sich, rücken auf die Peripherie der Chromatinmasse zu, wobei beide Chromatinelemente sich in der Längsrichtung spalten. Durch zwei nacheinanderfolgende Teilungen bildet jede Spermatogonie vier Spermatiden (Spermatocyten nach van Beneden). Der Umstand, dass in den sich teilenden Zellen der Reifegegend nur zwei Mutterchromosomen enthalten sind, während in der Formationsregion ihre Zahl bis vier beträgt, gibt den belgischen Autoren Anlass zur Annahme, dass in der Reifezeit die Reduktion der Zahl der Chromosomen stattfindet.

Bekanntlich machen van Beneden und Julin ihre Forschungen ohne zu wissen, dass die *Ascaris megalocephala* zwei Abarten hat, die *bivalens* und die *univalens*. Brauer (4) nimmt an, dass die genannten Forscher bei der Untersuchung der Spermatogenese es mit der *Ascaris megalocephala bivalens* zu tun hatten.

Der Unterschied in der Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala univalens* zwischen der bei *Asc. meg. bivalens*, sowie das Bestehen einer völligen Ähnlichkeit zwischen der Ovo- und Spermatogenese beider Abarten sind erst durch die Untersuchung

O. Hertwigs (3) bekannt geworden. Genau so wie van Beneden und Julin unterscheidet auch O. Hertwig drei Zonen: Keimzone, Wachstumszone und Reife oder Teilzone.

In den karyokinetischen Figuren der Keimzone bei *Ascaris meg. univalens* zeigen sich zwei Mutterchromosomen in Form von gewundenen und an den Enden verdickten Fäden. In den früheren Stadien entdeckt man einen Faden, der durch Querteilung in zwei Teile zerfällt. Jedes Chromosom nimmt dann häufig die Gestalt eines Fragezeichens an. Dagegen weisen die Chromosomen derselben Zone bei *Asc. meg. bivalens* vier Fäden auf, die immer stark gewunden und mit dicken Enden versehen sind. Was nun die Angabe van Benedens und Julins, die in derselben Zone zwei, drei und vier Chromosomen beobachtet haben, anbetrifft, so nimmt O. Hertwig an, dass die belgischen Autoren es bald mit der *univalens*, bald mit der *bivalens* zu tun hatten. Der Befund von drei Chromosomen kann derselben Meinung nach, als Fehlgriff infolge mangelnder technischer Präparate betrachtet werden.

Die Produkte der Teilung der primären Geschlechtszellen verharren längere Zeit in Ruhe, während deren sie an Umfang zunehmen. Am Anfang der Wachstumszone zeichnen sich die Zellen durch dünnes körniges Protoplasma, sowie durch grosse Menge Chromatin aus, welches im membranlosen Kern ein engmaschiges Netz bildet. Ein kleines Kernkörperchen, das an der Grenze zwischen Chromatin und Protoplasma sich befindet, stellt gewöhnlich eine flache Bildung dar.

Im weiteren Verlaufe des Wachstums zeigen sich im Protoplasma Dotterkörnchen, deren Zahl rasch zunimmt. Nachdem sich der ganze Zellenkörper mit diesen Einschliessungen gefüllt hat, nehmen die Körnchen eine ovale Form an, wobei dieselben eng verbunden sind mit Stäbchen, die in der Längsaxe des Ovals zu liegen kommen. Mit dem Wachstum des Protoplasmas wächst auch zugleich der Umfang des Kerns, das Chromatin aber häuft sich zu einem Klümpchen zusammen, in dem noch einzelne Körnchen kenntlich sind. Ausserdem ziehen einzelne Lininfäden mit in denselben eingebetteten Chromatinkörnchen von dem erwähnten Klümpchen zur Peripherie des Kerns hin. In den ganz ausgewachsenen Spermatogonien (Samenmutterzellen O. Hertwigs) bleiben anstatt des Chromatinklümpchens lediglich

die Fäden, welche teils der Kernmembran anliegen, teils den inneren Raum des Kerns durchkreuzen. In derselben Zeit rückt das Kernkörperchen auf die Mitte des Kernraumes zu, nimmt verschiedene Formen an und verhält sich zur Färbung anders als das Chromatin. Auch begegnet man häufig zwei oder drei Kernkörperchen, bei gewisser Bearbeitung entdeckt man sogar mehrere noch kleinere Körnchen, die sich ebenso, wie der Nukleolus, färben. In der Wachstumszone der *Ascaris meg. univalens* sowie *Ascaris meg. bivalens* machen sich keine besonderen Verschiedenheiten bemerkbar, es sei denn im Umfange des Kerns.

Die vorhergehenden Stadien der ersten Teilung, die den Anfang der Reifezone bilden, werden bei der *Ascaris megalocephala univalens* von weiteren Veränderungen begleitet. Die Chromatinteilchen verbinden sich enger miteinander, es treten klarer und bestimmter die einzelnen Fäden hervor, deren verdickte Enden frei im inneren Raum des Kerns liegen. Die so erhaltene Bildung wird vom Autor mit einer Ophiure verglichen; dieselbe lagert sich im Kern exzentrisch an und hängt an den Lininfäden. Jede Ophiure besteht aus vier Chromatinfäden, deren Mittelstücke dicht aneinander liegen und deren verdickte Enden nach den Seiten hin gebogen sind. Es bleiben jedoch häufig zwei Chromatinfäden in ihrem ganzen Verlaufe parallel, wobei sie dicht aneinander liegen.

Die Ablenkung der Enden bleibt auch nach der erheblichen Verkürzung der Fäden bestehen. Als Resultat der Verkürzung sind vier dicke Stäbchen zu verzeichnen, die sichelförmig gebogen und deren konvexe Seiten gegeneinander gerichtet sind. Dabei verkleinert sich das Kernkörperchen und wandelt sich schliesslich in ein kleines Körnchen um. Zu gleicher Zeit treten im Kern noch zwei bis drei ebensolche Körnchen auf.

Die Centrosomen erscheinen im Protoplasma an der Peripherie des Kerns in der Gestalt von zwei Punkten, deren jeder von einer kleinen sternartigen Zone umgeben ist, die, nach der Meinung des Verfassers der Attraktionssphäre von Benedens und dem Archoplasma Boveris entspricht. Der Nukleolus und die ähnlichen im Kerne befindlichen Körnchen verschwinden. Damit sind die Vorstadien der Teilung in der Reifezone bei der *Ascaris meg. univalens* zu Ende.

Die entsprechenden Stadien der Reifezone bei der *Ascaris meg. bivalens* zeichnen sich lediglich durch ihr kompliziertes Aussehen der Chromatinbildungen aus. Während das Chromatin von der Membran absteht und Fäden bildet, bemerkt man häufig zwei dicht nebeneinander liegende Parallelfäden. Indessen fällt es schwer, infolge der Gewundenheit und der regellosen Form der Fäden ein Urteil über die Art und Weise, wie dieselben zustandekommen, zu fällen. Im weiteren Verlaufe des Vorganges lagern sich die Fäden in zwei Gruppen, deren jede, der Struktur und Wandlung nach, der betreffenden Gruppe der *Ascaris megalocephala univalens* entspricht. Bei der Verkürzung der Fäden verschwindet der Kern, der sich zu dieser Zeit erheblich verkleinert hat; dasselbe geschieht auch mit den übrigen kleineren Körnchen, die wahrscheinlich Derivate des Kernkörperchens sind. Beide Centrosomen erscheinen im Protoplasma neben der Kernmembran. Jede derselben hat eine ovale Form, liegt dicht der Kernmembran an und ist, ausser von einer kleinen Sternsphäre, noch von einem hellen Raum, der von Dotterkörnchen frei ist, umgeben.

Ebenso wie O. Hertwig, beschränkt sich auch A. Brauer in der Erforschung der Spermatogenese bei der *Ascaris megalocephala* (4) auf die Untersuchung der Chromosomenbildung sowie der Teilung der Spermatozyten, wobei auf die Spaltung der Chromosomen ein besonderes Gewicht gelegt wird. In der Keimzone bemerkt der Autor eine Längsspaltung schon in jenem Stadium der Karyokinese, wo noch ein Chromatinfaden vorhanden ist.

Nach den Beobachtungen desselben Forschers tritt die Bildung sowie die Spaltung der Chromosomen in der Wachstums- und Reifezone viel klarer bei der *Ascaris meg. bivalens* hervor. Im Anfangsteile der Wachstumszone enthalten die Zellen ruhende Kerne, die den ruhenden Kernen der Keimzone ähnlich sind. Das Chromatin liegt in den Lininfäden in Form der Körnchen von annähernd gleicher Grösse eingebettet. Es ist immer ein Kernkörperchen vorhanden, das eine geringere Affinität zur Färbung besitzt, als das Chromatin. Nach dieser Phase verändert sich das Bild des Kerns rasch. Die Chromatinkörnchen bilden an einer Stelle des Kerns ein Klümpchen, was schon von van Beneden, Julin und O. Hertwig beschrieben worden

ist. In den Fäden aber, die von dem exzentrisch gelagerten Klümpchen zur Peripherie des Kerns hinziehen, will Brauer eine Längsspaltung beobachtet haben, wobei jedes der Chromatinkörnchen, aus denen die Fäden zusammengesetzt sind, zweimal in derselben Richtung gespalten ist. Zwar ist zu Anfang, da die Fäden noch dünn sind, die Spaltung kaum bemerkbar; später jedoch, als die Chromatinkörnchen miteinander verschmelzen, tritt ihre Struktur mit besonderer Deutlichkeit hervor. Die Fäden, von einem Pole aus gesehen, oder die einzelnen Klümpchen der Chromatinkörner stellen vier Körner von gleicher Grösse dar, die in einer Fläche in den Winkeln eines Quadrats liegen und von einander durch eine kreuzförmige Spalte, die mit achromatischer Substanz gefüllt ist, getrennt sind. Die einzelnen Fäden und Körnerklümpchen bilden nach der Verschmelzung einen zweifach in der Längsaxe gespaltenen Chromatinfaden. Die Form des letzteren erinnert an die Ziffer 8, nur bleiben die beiden Enden offen und liegen meistens nebeneinander in der Mitte des Kerns. Die Chromatinkörner, aus denen der Faden besteht, haben die gleiche Grösse nur im Querschnitt desselben; dagegen sind die Enden des Fadens meistens verdickt. Im folgenden Stadium nimmt der Faden die Form eines Hufeisens an, spitzt sich dann später zu einem Winkel zu und zerfällt schliesslich durch Querteilung in der Winkelspitze in zwei Segmenten. Jedes Segment stellt ein vierseitiges Prisma mit abgerundeten Kanten dar. Die vier Chromatinstäbchen, die das Segment bilden und die an den Prismakanten lagern, sind untereinander durch achromatische Substanz verbunden, in der mitunter sich dunkel färbende Querschnitte kenntlich sind.

Nach Meinung Brauers bietet die *Ascaris megaloccephala univalens* kein günstiges Objekt für die Forschung der Chromatinbildungen. Es ist nämlich die Chromatinmenge in den Geschlechtszellen dieser Abart zu gering, um die Struktur derselben mit genügender Klarheit hervortreten zu lassen. Nichtsdestoweniger weisen die Chromatinfäden der Wachstumszone, die von exzentrisch gelagerten Klümpchen auf die Peripherie des Kerns zurücken, eine Längsspaltung auf. Zwar liefern die so erhaltenen Bilder keinen direkten Beweis, dass auch hier eine zweifache Längsspaltung vorliegt, allein letztere ist in hohem Grade wahrscheinlich, da die Fäden in allen möglichen Lagerungen eine

Längsspaltung aufweisen. Aus den Fäden und den Chromatinkörnern bildet sich ein Faden, der dann sehr deutlich, zweifach in der Längsaxe gespalten ist; derselbe verkürzt sich allmählich und nimmt die Gestalt eines Chromatinsegmentes an.

Die eigenen Untersuchungen.

Für meine Untersuchungen benutzte ich nach Möglichkeit frische Spülwürmer. Den Anweisungen Brauers gemäss, der sein Material aus derselben Quelle und unter denselben Bedingungen erwarb, als es mir möglich war, öffnete ich die Würmer, ohne dieselben vorher in physiologische Kochsalzlösung gelegt zu haben. Die Geschlechtszellen nebst einem Teil des Darmes wurden sofort in Fixierflüssigkeiten gebracht. Als solcher bediente ich mich hauptsächlich verschiedener Mischungen, aus Sublimatlösung, absolutem Alkohol und Essigsäure bestehend. Die besten Resultate erzielte ich bei Anwendung einer Mischung, die von Lenhossek (5) vorgeschlagen ist:

Sublimat conc. = 75 cm.

Alkohol absol. = 25 cm.

Eisessig = 5 cm.

Die Flüssigkeiten Zenkers und Hermanns erwiesen sich in manchen Beziehungen als sehr nützlich, aber keine derselben lieferte klare Bilder des Chromatins; Hermann'sche Flüssigkeit, sowie die Flemming'sche, auch Sublimatmischungen mit blosser Essigsäure verursachen häufig die Schrumpfung der Spermatogonienkerne.

Die Färbung geschah mittels Hämatoxylin und Eisenalaun nach der Methode M. Heidenhains; zur Vorfärbung diente Bordeaux.

Zur Bezeichnung einzelner Zonen bediene ich mich der Terminologie von O. Hertwig.

In der Keimzone der einen sowohl wie der anderen Abart vermochte ich nichts wesentlich neues im Vergleich zu den Beschreibungen der obengenannten Autoren sowie Fürsts (6) zu bemerken. Manche Einzelheiten der karyokinetischen Figuren werden weiter unten behandelt werden.

In der Endstrecke der Keimzone enthalten die Kerne ein peripherisches Chromatinnetz. Trotz der Angabe Brauers finde

ich, dass dasselbe sich in genügender Weise vom Chromatinnetz der Kerne jener Keimzonstrecke, in der karyokinetische Figuren vorhanden sind, unterscheidet. Es besteht nämlich das Netz in der Endstrecke der Keimzone aus Chromatinkörnern von äussert ungleicher Grösse (Fig. 77), dagegen verschmelzen nahezu am Ende der Keimzone die Chromatinkörnchen zu einzelnen Klümpchen, während im Kerne selbst eine grosse Anzahl von sich diffus färbenden kleinen Körnchen zutage tritt. Endlich beginnen die peripherischen Chromatinklümpchen, die fortwährend wachsen, sich von der Peripherie ablösen und auf die Kernmitte zurückzürücken; es ergibt sich dann als Resultat — eine sich diffus färbende, schwarze Chromatinklümpchen einschliessende Masse, die von einem hellen, kugeligen, den Umfang des früheren Kerns behaltenden Raum, umgeben ist. (Fig. 1, 2, 77, 78, 79). Eine besondere Hülle kann an dem hellen Raum nicht beobachtet werden, doch wird derselbe von achromatischen Balkchen, an denen meistens exzentrisch Chromatinmasse hängt, durchkreuzt. Das sich mit Hämatoxylin intensiv färbende Kernkörperchen lagert sich an der Peripherie des Chromatinklümpchens und enthält eine bis zwei Vakuolen. Zu bemerken ist, dass bei der *Ascaris univalens* an den achromatischen Balkchen hier und da Chromatinkörnchen hängen bleiben (Fig. 2), während bei der var. *bivalens* an der Kernperipherie das Chromatin gänzlich fehlt. Bei manchen Individuen zerfallen die grösseren Chromatinklümpchen in kleinere und diffus sich färbende Körner, so dass der ganze Haufen eine gleichmässige Färbung annimmt (Fig. 1, 79).

Zweifelloos ist es eben dieselbe Phase, in der der Kern, nach Beschreibung von van Beneden und Julin, homogen erscheint, und es ist somit die Beobachtung der belgischen Autoren hinsichtlich der Umwandlung des peripherischen Netzes in eine kompakte Chromatinmasse vollständig richtig, ausser der Behauptung, dass in dieser Phase der Kern einen minimalen Umfang annimmt. Anders jedoch wird der bezeichnete Chromatinzustand von O. Hertwig geschildert, nach welchem das Chromatin im membranfreien Kern ein engmaschiges Netz bildet, an dessen Peripherie sich ein flaches Kernkörperchen lagert. Soviel aus der Beschreibung und Zeichnung zu ersehen ist, glaube ich, dass es sich hier eben um jenes Stadium handelt, das von mir oben

beschrieben worden ist. Wie bei den belgischen Autoren, so vermisst man auch bei O. Hertwig die Erwähnung und Abbildung des von mir beobachteten, das Chromatinklumpchen umgebenden, hellen Raumes. Aus den Beschreibungen Brauers leuchtet nicht ein, ob derselbe eine ähnliche Phase beobachtet hat; denn wohl findet der Autor, dass am Anfang der Wachstumszone fast das gesamte Chromatin einen exzentrisch im Kern gelagerten Haufen bildet, von der zur Kernperipherie Chromatinfäden hinziehen, in welchen eine Längsspaltung zu erkennen sei, doch bezieht sich, wie weiter unten gezeigt werden soll, Brauers Bild auf die späteren Stadien der Wachstumszone. Nun teilen van Beneden und Julin, sowie O. Hertwig mit, dass gleich nach der erwähnten Phase die Kernstruktur sich ändert und dass das Chromatinnetz eine der soeben angeführten Beschreibung Brauers entsprechende Gestalt annimmt, doch verhält sich nach meinen Beobachtungen die Sache wesentlich anders. Sogar bei Individuen, bei denen der Chromatinhaufen ganz homogen gewesen ist, erscheinen am Ende des Stadiums grössere und intensiv sich färbende Klumpchen aufs neue, während die kleineren und diffus gefärbten Körner allmählich schwinden; die gesamte Bildung wird lockerer und wächst in der Richtung zur Kernperipherie an, den hellen Raum wiederum ausfüllend. Ausser der Klumpchen treten Chromatinfäden zutage, besonders ausgeprägt am Rande der gesamten Masse, wo sie meistens Bogen (Fig. 80) bilden, die mit ihren konvexen Seiten gegen die Kernperipherie gerichtet sind. Dabei zerfallen die grösseren Klumpchen in kleinere, sich intensiv färbende Körner, die nach Aneinanderreihung Fäden bilden, so dass, wenn das Chromatin die Kernfläche erreicht, keine Spur von grösseren Klumpchen und sich diffus färbenden Körnchen zu finden ist (Fig. 3, 82).

Die ganze Kernperipherie erscheint zuletzt mit perlen-schnurartigen Chromatinfäden, die aus Körnern von annähernd gleicher Grösse bestehen, ausgefüllt. Doch weist die Zahl, sowie die Form der Fäden keine Regelmässigkeit auf, denn bald findet man sie frei auf der Kernoberfläche enden, bald durchkreuzen sie den inneren Kernraum, bald bilden sie teilweise, wie bei der *Ascaris bivalens*, Ringe von verschiedener Form und verschiedenem Umfang, oder gar 8-artige Figuren usw. (Fig. 81, 82). Das Kernkörperchen folgt dem Wachstum des Chromatins, erreicht

dann die Kernperipherie, woselbst es bis zum Ende des Stadiums verbleibt. Merkwürdig ist es, dass trotzdem diese Phase eine ungefähr ebenso lange Hodenstrecke in Anspruch nimmt, wie die frühere, sie doch in den Beschreibungen und Abbildungen der Autoren fehlt. Die für diese Phase charakteristischen perlen-schnurartigen Fäden bedecken die Kernperipherie ziemlich gleichmässig. Die folgenden Veränderungen beginnen damit, dass die Fäden an irgend einer Stelle sich einander nähern und dicht aneinander legen. Von diesem Moment an treten im Verlaufe der Spermatogenese der einen, sowie der anderen Abart bedeutende Verschiedenheiten ein, während in den vorhergegangenen Stadien sich die Spermatogonien der var. univalens von denen der var. bivalens lediglich durch geringere Chromatinmenge, sowie durch geringeren Umfang des Kerns unterscheiden.

Ascaris megalocephala univalens.

Nicht alle Chromatinfäden treten auf einmal zusammen, denn an der Kernperipherie können längere Zeit nicht sehr zahlreiche, lange und zickzackartig gewundene Fäden beobachtet werden (Fig. 4, 5); mit der Zeit aber nähern sich auch diese dem gesamten Haufen, dessen Körner die Färbungsintensität zu verlieren anfangen. Dabei verschwindet, je mehr sich die Fäden immer dichter und dichter aneinanderlegen und eine regelmässige Sternfigur bilden, auch die körnige Struktur in denselben, während das Kernkörperchen im Zentrum der Sternmasse zu liegen kommt (Fig. 6, 7). Doch dauert die gleichmässige, schwache Färbung der letzteren nicht lange an, denn an den Enden der sich gegen die Kernmembran stützenden Fortsätze zeigen sich alsbald grosse schwarze Körner, die späterhin verschmelzen und kurze Stäbchen, meistens in der Form eines Kommas, bilden (Fig. 8). Die Stäbchen wachsen in der Richtung zum Zentrum und vereinigen sich mit anderen ähnlichen Stäbchen, wobei das Kernkörperchen gleichzeitig heranwächst und sich teilt, so dass schliesslich eine ganze Menge von kleinen Kernkörperchen sich bildet (Fig. 9, 10). Am Ende dieser Phase bleiben an Stelle der diffus gefärbten Masse wenige Chromatinbälkchen, die von einem bestimmten Punkte der Kernmitte aus zur Peripherie hinstrahlen. Die freien Enden derselben sind meistens verdickt und nicht selten verschmelzen einzelne Bälkchen miteinander zu

einem grossen Chromatinklumpchen, das der Kernmembran anliegt. Die Derivate des Kernkörperchens lagern sich dann in Gestalt eines Häufchens kleiner, mit Hämatoxylin intensiv sich färbender Körner in unmittelbarer Nachbarschaft der Bälkchen, an der Verbindungsstelle derselben (Fig. 10, 11) an. Gleichzeitig mit den soeben beschriebenen Veränderungen des Kernes wächst das Protoplasma der Spermatogonie, dessen Struktur feinkörnig ist. Die peripherischen Schichten desselben sind lockerer, als diejenigen, die dem Kerne näher gelegen sind, so dass jene von einem ganzen Netz heller Kanäle und Vakuolen bedeckt erscheinen, wobei der Kern an Umfang beträchtlich zunimmt.

Die folgenden Umwandlungen des Kernes beginnen damit, dass das Kernkörperhäufchen, welches allmählich die Empfänglichkeit für intensive Hämatoxylinfärbung verloren hat, von den Chromatinkälkchen sich trennt, wodurch die Struktur der letzteren auf ein beträchtliches dem Studium zugänglicher gemacht wird (Fig. 12). Wohl ist die Zahl, sowie die Form und Grösse der in einzelnen Kernen befindlichen Bälkchen äusserst verschieden, so dass die Verschiedenartigkeit der vorkommenden Bilder sich gar nicht beschreiben lässt, jedoch können alle diese Bildungen als Variationen einer Hauptform betrachtet werden, (Fig. 12, 13, 14), die durch vier aus einem Zentrum ausgehende Bälkchen von annähernd gleicher Länge und Dicke charakterisiert wird. Dabei ist jedes Bälkchen der Länge nach in zwei Fäden gespalten, die nicht selten am Ende desselben auseinandergehen, so dass eine Bildung mit vielen Ausläufern entsteht; aber noch öfter kommt es vor, dass die einzelnen Bälkchen paarweise mit einander verschmelzen und ein kompaktes Chromatinklumpchen bilden (Fig. 18). Wenn nur ein Paar (Fig. 15, 22, 26, 29) verschmilzt, so bleiben die übrigen zwei Bälkchen kenntlich, wenn aber auch die letzteren sich vereinigen, so bekommt die ganze Bildung das Aussehen einer Sanduhr (Fig. 25) oder die Gestalt eines ausgezogenen und in der Mitte dünneren Bandes.

Nicht minder bemerkenswert sind die Veränderungen an den Kernkörperchen, die nun sich zusammen tun und an Stelle eines Haufens von kleinen Körnchen eine geringere Menge grosser, meistens paariger Kernkörperchen abgeben. Dieselben färben sich wohl ziemlich stark mit Hämatoxylin, doch nehmen sie an Präparaten mit Bordeauxvorfärbung eine dunkelrote Schattierung

an, während das Chromatin seine echt schwarze Farbe behält. Für gewöhnlich bleibt in jedem Kern ein paariges Kernkörperchen und daneben ein eingängiges, aber man begegnet auch einer grösseren Anzahl von Gebilden der einen wie der anderen Art.

Die einzelnen Momente in der Entwicklung der Chromatinbälkchen sind von Brauer richtig und genau geschildert worden und nicht minder richtig ist die Angabe desselben Forschers, dass in direkter Weise die doppelte Längsspaltung nicht ans Tageslicht gebracht werden kann, dagegen ist nach meinen Beobachtungen jedes Bälkchen nur einmal in der Längsaxe gespalten, während nach Verschmelzung der Bälkchen sogar jede Spur einer Längsspaltung vollständig verschwindet.

Die protoplasmatischen Granulationen — granulations protoplasmiques van Benedens und Julins — treten in Form von kleinen, kugelrunden Körnern auf, die sich zu Anfang von Protoplasmamikrosomen durch ausgesprochenere Fähigkeit, Hämatoxylinfärbung zu behalten, unterscheiden. Der Umfang sowie die Menge der Granulationen steigt dabei allmählich, während die Spermatogonien jede Spur von einer Befestigung an der Rachis endgültig verlieren und regelmässiger Umriss gewinnen. Beim Erscheinen der Granulationen behalten die Chromatinbälkchen die oben geschilderte Form, verkürzen sich aber nach Mass der Anhäufung der Granulationen, vereinigen sich dann endgültig, um ein pyramidales oder prismatisches, der Kernmembran dicht anliegendes Körperchen zu bilden (Fig. 18, 31, 32). Nur in seltenen Fällen gelingt es die vier das Körperchen zusammensetzenden kurzen Stäbchen, die parallel nebeneinander verlaufen, ins Auge zu fassen, denn meistens bleibt dasselbe ununterbrochen und sogar seine Färbung erreicht die frühere Intensität nicht. Eisenalaun zieht leicht die Hämatoxylinfärbung von der Peripherie des Körperchens aus, sodass lediglich im Zentrum desselben die Färbung haften bleibt. Und nun, während für das Chromatin ein ziemlich lange andauerndes Ruhestadium eintritt, schlagen die Kernkörperchen ganz entgegengesetzte Wandlungen ein, denn erstens färben sich dieselben nun besonders intensiv mit Hämatoxylin und zweitens entwickeln sie am Ende des Stadiums Vakuolen in sich, die mit Bordeaux rosarot sich färben. Dank der Anwesenheit paariger Nukleolen sind

die Hodenschnitte dieser Strecke besonders charakteristisch für die Spermatogonienentwicklung bei der var. univalens.

Das Chromatinkörperchen mancher Individuen sendet Fortsätze aus und nimmt, mit Ausnahme des zentralen Teiles, eine vollständig diffuse Färbung an, dagegen treten die paarigen Nukleolen besonders scharf hervor. Die geschilderte Phase dauert nicht kürzer als die anderen. Bemerkt sei hier, dass A. Brauer nichts über diese Erscheinung berichtet; auch unterlässt er, ähnlich wie andere Autoren, die Kernkörperchenteilung und die Rückverschmelzung der kleinen Kernkörperchen in den früheren Stadien zu beschreiben.

Noch während des Granulationenwachstums zeichnen sich die Mikrosomen, die die Granulationen unmittelbar umgeben, von den übrigen durch ihre Grösse und Form aus. Nachdem sich das gesamte Spermatogonienplasma mit Granulationen ausgefüllt hat, nehmen die letzteren einen gleichmässigen Umfang an, obwohl früher einzelne Granulationen vorkommen, die weit die Grenzen ihrer endgültigen Grösse überschritten haben (Fig. 31). Das zwischen den Granulationen gelegene Protoplasmanetz besteht hauptsächlich aus den erwähnten grösseren Mikrosomen, die allmählich eine immer grössere Hämatoxylinfärbbarkeit gewinnen, während die ganz entwickelten Granulationen diese Fähigkeit verlieren und eine Rosafarbe annehmen (Fig. 32). Indessen, wenn die Protoplasamikrosomen zur endgültigen Entwicklung gelangen, nehmen die Granulationen wieder leicht die schwarze Farbe auf, doch verlieren diese Farbe sowohl jene wie diese unter Einwirkung von Eisenalaun schneller, als die Nukleolen und das Chromatin. Häufig kehrt die Hämatoxylinfärbbarkeit nicht bei allen Granulationen gleich wieder, sondern tritt erst in vereinzelter Körperstellen hervor (Fig. 33). Nebenbei verändern die Granulationen ihre Form, indem dieselben zum grössten Teil oval werden, zum kleineren Teile aber unregelmässige, aber immerhin rundliche Umrisse annehmen. Die intensiv gefärbten Protoplasamikrosomen verschmelzen miteinander zu länglichen, der Längsaxe der Ovale folgenden, Stäbchen (Fig. 34). Den grösseren Körnern mit unregelmässiger Form liegen zwei oder drei Stäbchen in verschiedenen Richtungen an, bis zu einem gewissen Grade in der Granulationensubstanz eingeschlossen und sind also nicht lediglich an der Oberfläche der letzteren gelegen.

Da in den späteren Stadien alle Granulationen eine ovale, in ihrer peripherischen Schicht ein Stäbchen einschliessende Gestalt annehmen, so darf als wahrscheinlich vermutet werden, dass die Körner von unregelmässigen Umrissen lediglich Übergangsformen zu den ovalen darbieten, und dass die letzteren, die doch an Umfang kleiner sind, Produkte der Teilung der ersteren darstellen. Die Lage der Granulationen im Verhältnis zum Zellkörper hat in diesem Stadium keine Regelmässigkeit aufzuweisen. Die Mikrosomen und die Stäbchen sind von O. Hertwig beschrieben und illustriert worden; dieselben haben weder vor noch nach ihm die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen.

Das Verhalten des Chromatins sowie der Nukleolen zur Färbung ändert sich sofort, nachdem das Protoplasma die geschilderte Struktur angenommen hat, denn die Kernkörperchen weisen jetzt wieder eine grosse Affinität zur Bordeauxfärbung auf, wobei die in denselben enthaltenen Vakuolen schwer kenntlich werden. Von allen anwesenden Kernkörperchen behalten nur eines, selten zwei ihre Grösse, während die übrigen allmählich degenerieren und wandeln sich in kleine schwarze Körnchen von häufig unregelmässiger Form um. Die achromatischen Teilchen häufen sich meistens neben solchen degenerierten Nukleolen an, sodass im übrigen Kernraum nur dünne achromatische Fäden bleiben. Das Chromatinkörperchen zerfällt in einzelne Körner und da die letzteren sich diffus mit Hämatoxylin färben und die grösseren Nukleolen, die meistens eine ähnliche Färbung aufweisen, dem Chromatin nahe zu liegen kommen (Fig. 35, 36), so ist die eingehende Analyse der gegenseitigen Verhältnisse jener zu diesen ein Ding der Unmöglichkeit. Allerdings macht die Erscheinung den Eindruck, als ob die Nukleolen auf die weitere Gestaltung des Chromatins einen Einfluss üben, die darin bestehen würde, dass die diffus gefärbten Körner eine echtere schwarze Farbe annehmen und, nach Vereinigung, zwei kurze Bänder bilden, die mit ihren Mitten nebeneinander lagern, dagegen an den Enden voneinander abweichen (Fig. 37, 38, 39). Jedes Band ist in der Längsaxe in zwei Parallelfäden gespalten. Das Kernkörperchen wird wiederum klar kenntlich, jetzt enthält es keine Vakuolen mehr und verkleinert sich allmählich. Die oben erwähnten — eins bis zwei — schwarzen Körnchen, die von einem Haufen von achromatischen Teilchen umgeben sind,

erhalten sich auch, wobei der Haufen eine regelmässige oder in einer Richtung ausgezogene Sternfigur bildet, von deren Fortsätzen nach allen Richtungen hin Lininfäden ausstrahlen (Fig. 37, 38). Die geschilderte Bildung liegt immer in einer gewissen Entfernung von der Kernmembran und erinnert sehr dem Aussehen nach an das später im Protoplasma erscheinende Centrosom, sodass sie eben als solches von A. Brauer anerkannt wurde.

Aber diejenigen Figuren, die der Teilung des in Brauers Beschreibungen gemutmassten Centrosom entsprechen, haben keine bisquitartigen Formen und wenn man im Kern zwei solchen Figuren begegnet, so erweisen sich ihre Zentralkörner sowie die Lininsphäre der Grösse nach als voneinander verschieden. Das spätere Schicksal der Bildung, sowie der ganze Verlauf der ersten Teilung der Spermatozyten liefern keine Anhaltspunkte für die Annahme, dass das Centrosom aus dem Kern hervorgehe. Was nun das geschilderte Gebilde betrifft, so verliert letzteres kurz darauf ihre Lininsphäre, während das schwarze Körnchen der Kernmembran anliegt, sowie es mit einem grossen Nukleolus der Fall ist, behält aber, ähnlich wie der letztere, auf der Oberfläche eine dünne Schicht von rosaroter Substanz. Zu Anfang der ersten Teilung verschwindet jedoch beides.

Nach Reduzierung der Lininsphäre bewahrt das Chromatin, wie früher, die Gestalt von zwei bandförmigen, an den Enden leicht verdickten und in der Länge gespaltenen, mit ihren Mittelstücken aneinander lagernden Chromosomen (Fig. 39). Endlich gehen die Enden der paarigen und parallel verlaufenden, die Chromosomen zusammensetzenden, Fäden auseinander, wobei die gesamte Gruppe sich später verkürzt, während jeder Faden sich verdickt. Der Querschnitt der Chromosomengruppe, die immer noch dicht der Kernmembran anliegt, stellt eine regelmässige Tetrade dar. Gleich nach dem Erscheinen des Centrosoms im Protoplasma, wandert die Chromosomengruppe allmählich zur Kernmitte. Nebenbei sei bemerkt, dass die Centrosomen im Protoplasma immer zu zwei erscheinen, sich unmittelbar an der Kernmembran lagern und dass dieselben nichts mit dem Kerninhalt zu tun haben.

In den frühen Stadien der Wachstumszone bemerkt man im Spermatogonienprotoplasma ein kleines schwarzes Körnchen.

Die Beharrlichkeit der topographischen Verhältnisse desselben — es lagert nämlich in den peripherischen Protoplasmaschichten — sowie seine Anwesenheit in der Zelle, berechtigt uns, in demselben ein Centrosom oder ein Centriol zu sehen, das sich nach Teilung in der Keimzone wiederfindet. Indessen erlauben die Granulationen sowie die Mikrosomen nicht, das Schicksal des bezeichneten Körnchens bis zum Auftreten der zweifellosen Centrosomen zu verfolgen.

Während O. Hertwig die Anfangsstadien der Chromosomenentwicklung nur in allgemeinen Zügen behandelt, da er das Hauptgewicht auf die vollständig entwickelten Chromosomen, als Resultat aller Veränderungen, legt, dabei jenem Stadium die Aufmerksamkeit schenkt, in dem die Enden der paarigen Fäden auseinanderweichen, widmet, im Gegenteil, A. Brauer seine besondere Aufmerksamkeit denjenigen Stadien, wo die Längsspaltung auf den Plan tritt und illustriert dieselben durch eine grosse Anzahl von entsprechenden Zeichnungen.

Ascaris megaloccephala bivalens.

Jenes Stadium der Wachstumszone der var. *bivalens*, das sich durch exzentrische Lagerung des Chromatinhaufens auszeichnet, ergibt sich ebensowohl als Resultat der Vereinigung der peripherischen perlenschnurartigen Fäden. Es verschmelzen nämlich früher oder später die Körnchen an der Stelle der gegenseitigen Berührung der Fäden zu einer kompakten Masse von unregelmässiger Form, oder sie legen sich dicht aneinander und bilden somit einen vollständig von den freien Fadenstücken isolierten Haufen (Fig. 83, 84, 85). Da die freien Fadenstücke für eine bestimmte Zeit ihre frühere Gestalt festhalten, so bekommt dieses Stadium eine Ähnlichkeit mit der Synapsis anderer Tiere. Späterhin nehmen die die Fäden zusammensetzenden Körnchen verschiedenen Umfang an, in anderen Fadenstücken wieder verschwinden sie gänzlich, so dass sie nur eine achromatische Grundlage hinterlassen. Da der Kern an Umfang zunimmt, so wächst auch die Entfernung zwischen dem exentrisch gelegenen Chromatinkörnerhaufen und der Kernmembran, doch bleiben jene wie diese miteinander vermittelt gerader achromatischer, mit Chromatinkörnchen ausgerüsteter Fäden verbunden (Fig. 86, 87, 88). Das Kernkörperchen, das in den früheren Stadien nur als

einziges vorkommt, tritt nunmehr in Gestalt eines paarigen oder gar dreiteiligen Körperchens, das mit Hämatoxylin schwach färbbar ist, auf.

Das Spermatogonienprotoplasma dieses Stadiums zeichnet sich ebenso wie bei der var. univalens durch eine grosse Anzahl in den peripherischen Schichten des Zelleibes gelegener, heller Kanälchen und Vakuolen aus. Schon in der Keimzone gelingt es wohl das Vorhandensein im Protoplasma eines (intensiv sich färbenden Körnchens nachzuweisen, in diesem Stadium aber erscheinen in den peripherischen Protoplasmaschichten noch 1-2 Körnchen; auch begegnet man gelegentlich solchen Gebilden in der Rachis. Doch ist es mir leider nicht gelungen, in das Verhältnis dieser Körnchen zu dem früheren einzigen, sowohl wie zu den später auftretenden Centrosomen Licht zu bringen. Bemerkt sei hier, dass das Auftreten von Granulationen, sowie von grösseren intensiv sich färbenden Mikrosomen hier in derselben Weise vor sich geht, wie es bei der var. univalens zu geschehen pflegt.

Nach dem Auftreten der Granulationen sendet das Chromatinklümppchen mehr oder weniger lange Fortsätze aus, die aus zwei Parallelfäden bestehen, in denen jedoch die Körnchen sehr unregelmässig verteilt sind (Fig. 88, 89). Der letztere Umstand spricht also gegen die Längsspaltung eines der Fäden, und für die einfache Aneinanderlagerung einzelner selbständiger Fäden überhaupt.

Die Spaltung tritt erst später ein und zwar in allen Chromatinkörnchen auf einmal, wobei (Fig. 20) auch jene vierteiligen Körner zur Beobachtung kommen, die schon A. Brauer aufgefallen sind und die ihn veranlassten, nicht nur in den Chromatinkörnern und -Fäden, sondern auch in der achromatischen Grundsubstanz sowohl jener wie dieser Längsspaltung zu mutmassen. Die Zahl dieser vierteiligen Körner ist nicht gross, meistens werden nur einfach geteilte Körner und Fäden gefunden.

Nach der Spaltung verschmelzen einzelne Körner mit einander zu grösseren Körnern, wobei deren Zahl desto mehr sinkt, je grösser deren Umfang wächst. Nachdem die Körner die maximale Grösse erreicht haben, zerfällt auch das exzentrisch gelegene Chromatinklümppchen in einzelne Körner, die Längs-

spaltung aufweisen, so dass der ganze innere Kernraum von einzelnen Chromatinkörnerhäufchen ausgefüllt ist, die durch schwach sich färbende Überbrückungen zu einem Ganzen verbunden sind.

Wie aus Fig. 31 zu ersehen ist, stellt das ganze Gebilde eine ununterbrochene Kette von Chromatinklumpchen vor, die doch niemals die Gestalt eines unversehrten Fadens aufweist, wie es A. Brauer in der Beschreibung des entsprechenden Stadiums schildert.

Im darauffolgenden Stadium sind die Chromatinklumpchen in zwei Gruppen verteilt (Fig. 32). Dann verschmelzen die Chromatinkörner in beiden dichter miteinander und immer mehr prägt sich die endgültige Chromosomenform aus. Aus jeder Gruppe entstehen ferner zwei Chromosomen, die, wie bei der var. univalens, Bänder mit verdickten Enden darstellen (Fig. 83). Anfänglich sind zwar auch deren Mittelstücke verdickt, mit denen die Bänder aneinander liegen, späterhin aber werden die Mittelstücke so dünn (Fig. 94, 95), dass sie nur noch Überbrückungen, die die Chromosomenenden verbinden, darstellen. Nachdem dieselben aber ihre Dicke wiedererlangt haben, so färben sie sich längere Zeit diffuser, als die Enden, so dass ihre Längsspaltung eher vermutet, als veranschaulicht werden kann (Fig. 96, 97). Indessen kommt bei manchen Individuen das Gegenteil zur Ausbildung — dann bleiben die Mittelstücke dick, während sich die Enden zuspitzen. Die Chromosomen solcher Gestalt erinnern sehr an ähnliche Gebilde in den Eiern der *Ascaris* in den frühen Stadien der Bildung des ersten Richtungskörperchens. Die Bänder weichen weniger nach den Seiten ab, als es bei den Chromosomen mit verdickten Enden der Fall ist, während die zugespitzten Fadenenden eines und desselben Paares nicht selten untereinander verbunden sind (Fig. 128). Die Verkürzung der Gruppen führt zu demselben Resultat, wie bei der var. univalens, d. h. es wandeln sich die Fäden in dicke und kurze, mit verdickten oder verschmälerten Enden versehene, Stäbchen um, die voneinander abweichen und nach verschiedenen Seiten gerichtet sind. Übrigens bleibt nicht selten die paarige Lagerung der Stäbchen ziemlich lange Zeit bestehen (Fig. 98). Durch starkes Ausziehen der Farbe gelingt es nachzuweisen, dass die Stäbchen keineswegs streng gleichartige Gebilde vor-

stellen, sondern dass sie aus fest zusammengefügtten Chromatinkörnchen bestehen, wodurch die Umrisse der Stäbchen ein zackiges Aussehen erhalten. Eine Halbmondform, wie sie O. Hertwig sehr richtig beschrieben, wie auch seine Beobachtung, dass die Centrosomen im Protoplasma in der Zahl von zwei, anfänglich dicht aneinander lagernd, auftreten, nicht zu bezweifeln ist (Fig. 99). Was nun aber seine ophiurenartigen Bildungen betrifft, so glaube ich annehmen zu müssen, dass dieselben von der Wirkung der Reagentien herrühren. Denn während bei der Benutzung der Lenhossek'schen Mischung alle Spermatogonienchromosomen gleichmässige Dicke behalten, weisen die mit Sublimat oder Sublimat-Essigsäure fixierten Präparate in den der Hodenwand anliegenden Zellen dünnere und gewundenere Chromosomen auf, die mit den von Hertwig gekennzeichneten Figuren auf das genaueste übereinstimmen, indessen sind die Chromosomen in den Zellen, die in der Hodenröhre eine Mittellage einnehmen, ebenso dick und ebenso intensiv färbbar, als die mit Lenhossek'scher Mischung fixierte Präparate. In den meisten Fällen sind die Chromosomengruppen untereinander mittelst achromatischer Brücken verbunden, in denen Chromatinkörnchen, Überreste der im früheren Stadium genannten Kette von gespaltenen Körnern eingebettet sind (Fig. 98, 99). Auch kommt es nicht selten vor, dass die beiden Chromosomengruppen mit Hilfe der erwähnten Chromatinkörnchen zu einer Stange verschmelzen. Diese Bedingungen eben sind es, die A. Brauer irrthümlich für den Faden der ersten mitotischen Figur, nur zweifach gespaltenen, gehalten hat. In Wirklichkeit aber bildet sich die Stange erst nach der endgültigen Differenzierung der beiden Gruppen, so dass die letzteren augenscheinlich kein Produkt der Stangenteilung sein können. Die Brauer'schen Zeichnungen, die sich auf diese Erscheinung beziehen, geben zwar die Wirklichkeit treu wieder, stellen aber eine künstliche und unrichtige Verallgemeinerung und Gegenüberstellung dar.

Zusammenfassung.

Schneider deutet in seinem Werke: „Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere“ die faktischen Brauer'schen Data ganz anders, als es Brauer selbst tut. Er betrachtet nämlich die durch exzentrische Chromatinlagerung gekennzeichnete

Phase als das Sinapsisstadium, während der die typischen Chromosomen miteinander zu doppelten Chromosomen verschmelzen, die paarweise aneinander lagern und noch eine Längsspaltung erfahren, so dass auf solche Weise ein heterotypisches Spirem in Gestalt einer dicken und kurzen, schon oben erwähnten, Stange entsteht. Durch Querspaltung der Stange bilden sich dann (bei der *bivalens*) zwei Gruppen, deren jede 8 Elementarchromosomen (besser somatische Chromosomen) enthält. Trotz dem aprioristischen Charakter der Schneider'schen Schlussfolgerungen, halte ich doch dieselben für vollständig richtig, ausgenommen das Erscheinen des Spirems in der Form einer Stange. Am Anfang der Wachstumszone finden sich im Kern der *Ascaris megalocephala*, wie es meine Untersuchungen gezeigt haben, vollständig differenzierte Chromatinfäden, was in der gewöhnlichen Karyokinese das dem Spirem vorausgehende Stadium kennzeichnet. Indessen kommt es bei der *Ascaris meg.* nicht zur Bildung eines Fadens, denn die vorhandenen einzelnen Fäden lagern sich aneinander und konzentrieren sich auf einer Stelle des Kernes, ganz ähnlich, wie es im Stadium der Synapsis bei anderen Tieren zu geschehen pflegt. Die Synapsis bei der *Ascaris* zeichnet sich nun durch besondere Beharrlichkeit aus, auch werden in diesem Stadium die Chromosomen gebildet. Dabei entstehen die Enden (resp. Hälften) der künftigen Chromosomen unabhängig voneinander, um später wieder zu verschmelzen; infolgedessen muss jedes Spermatocytenchromosom hier als doppelwertig anerkannt werden. Bei der *A. meg. bivalens* behalten die Chromosomen lange Zeit die Merkmale der Doppelwertigkeit, die besonders scharf ganz am Anfang der Differenzierung hervortreten, wo in der Mitte der Gruppe nur ein dünner Faden sich befindet, der Yartig auseinanderweichenden und in der Länge gespaltenen Chromosomenenden verbindet.

Nun behauptet wohl A. Brauer, dass in der Wachstumszone eine doppelte Längsfaltung der Chromatinkörnchen resp. Chromatinfäden zustande kommt. Den Hauptbeweis zu Gunsten seiner Anschauung will der Verfasser mit dem Erscheinen der vierfachen Körner während der Chromatinfaltung erbracht haben. Der doppelt in der Länge gespaltene Faden verkürze sich bei der *var. univalens* zu einem Chromosom, dagegen teile er sich bei der *var. bivalens* in zwei Chromosomen.

Ich habe schon in meiner Beschreibung auf die Lücken der Brauer'schen Beobachtungen aufmerksam gemacht, die natürlich seine Kompetenz in dieser Frage notwendigerweise beeinträchtigen mussten. Hier sei noch besonders hervorgehoben, dass der doppelt gespaltene Faden, aus dem nach des Verfassers Meinung die Chromatingruppen hervorgehen, doch nur eine sekundäre Bildung darbietet, die sich erst nach der weitvorgesrittenen Differenzierung der Gruppen herausbildet.

Indem wir annehmen, dass bei der Synapsis die Chromatinfäden paarweise nebeneinander liegen, um sich später in der Längsaxe einmal zu spalten, können wir mit Recht das Erscheinen der vierfachen Körner erwarten. Infolgedessen halte ich es nicht für möglich, den vierfachen Körnern die prinzipielle und ausschlaggebende Bedeutung beizulegen, die denselben von A. Brauer zugeschrieben worden ist.

Ganz unverständlich sind jedoch für mich die Teilung des Kernkörperchens, die nachfolgende Verschmelzung seiner Teilungsprodukte sowie schliesslich das Auftreten der Lininsphäre um die reduzierten Kernkörperchen herum, geblieben ¹⁾

Die Spermatozytenteilungen.

Die Teilungen der Spermatozyten stellen den leichtesten Teil der Spermatogeneseforschung bei der *Ascaris megalocephala* vor. Dieselben sind denn auch ausführlich und ohne besondere Widersprüche von anderen Autoren behandelt worden; ich darf mich denn wohl auf drei folgende Fragen beschränken und zwar sind es: die Spindelbildung, die Centrosomenstruktur und die Teilung des Centrosoms in den Spermatiden. Die letztere Erscheinung ist bisher noch von Niemand beobachtet worden, die

¹⁾ Die Veränderungen in der Färbung des Kernkörperchens, die schon vielfach oben erwähnt worden sind, kommen lediglich bei Behandlung mit dem Heidenhain'schen Hämatoxylin zum Vorschein. Bei Färbung mit Hämatoxylin von Boemer oder von Delafield nehmen die Kernkörperchen immer eine schwache blaue Farbe an. Um den Einfluss der verschiedenen gradigen Entfärbung aufzuheben, habe ich verschiedene Stückchen der Hodenröhre zu einem Bündel zusammengebunden und das Ganze nach Einbettung in Paraffin geschnitten. Durch dieses Verfahren fielen natürlich die von verschiedenen Stellen der Hodenröhre herrührenden Schnitte gleichmässig dick aus und wurden nachher unter vollkommen gleichen Bedingungen der Färbung und Entfärbung unterworfen.

erste Frage nahm das besondere Interesse Brauers in Anspruch, die zweite wieder gab sogar das Thema zu besonderen Arbeiten ab.

Da die mit Sublimatmischungen fixierten Präparate keine klaren Bilder von der achromatischen Substanz geben, so fehlt deswegen in Hertwigs Arbeit die Beschreibung der Spermatozytenspindel bei *Ascaris*. Nichtsdestoweniger hat der Autor zwischen den auseinandergehenden Chromosomen die Verbindungsfäden bemerkt, die, nach seiner Meinung, aus der Lininmasse herkommen, die die Chromosomen einschliessen. Die Fäden zerreißen dann nach der Teilung, um bald darauf zu verschwinden.

Brauer, der zum Studium der achromatischen Strukturen der Fixierung mit Hermann'scher Flüssigkeit sich bediente, findet, wie schon oben erwähnt worden ist, dass das Centrosom der Spermatozyten bei der *Ascaris meg. univalens* innerhalb des Kernes liegt. Dasselbe ist von einer Lininsphäre umgeben und teilt sich immer noch im Kern in zwei Centrosomen, zwischen denen die Lininfäden eine primäre Spindel bilden. Während die Centrosomen sich von einander entfernen, verlängert sich der Kern; nachdem aber jene sich den zugespitzten Enden des ausgezogenen Kernes genähert haben, verschwindet die Kernmembran in den bezeichneten Stellen und die Centrosomen laufen dann in das Protoplasma aus. Ebenso verschwindet auch die Primärspindel, an deren Stelle zwischen dem Centrosomen eine neue, endgültige Spindel aus Lininfäden entsteht. Jedes der Centrosomen umgibt sich mit einer von Protoplasma granulationen freien Zone; die Granulationen ordnen sich radial an, aber ohne in irgend einer Beziehung den kurzen aus dem Centrosom auslaufenden Strahlen zu folgen. Erst nachdem die Centrosomen eine bestimmte Lage im Protoplasma an den entgegengesetzten Kernpolen eingenommen haben, verlässt die Chromatingruppe ihre bisher neben der Kernmembran innegehabte Stellung, um sich in die Äquatorialebene zu begeben. Nach der Annahme des Autors sind die Spindelfäden anfänglich an irgend einer Stelle der Chromatingruppe befestigt, und erst nacher tritt die endgültige Lagerung ein. Ganz anders spielt sich derselbe Prozess bei der *Asc. bivalens* ab. In den frühesten Stadien der Mitose kann man ein Centrosom ausserhalb des Kernes bemerken, die mit einem Zentralkern versehen ist und kurze Ausläufer in den

dieselbe umgebenden, von Granulationen freien Raum aussendet. Der Kern zeigt an der Stelle, wo das Centrosom liegt, eine schwache Einkerbung. In den späteren Stadien vergrößert sich das Centrosom und teilt sich entzwei, doch hat Brauer die einzelnen Teilungsstadien nicht beobachtet. Die Primärspindel, die beide Centrosomen untereinander verbindet, verschwindet in dem Maße, als die letzteren mehr und mehr auseinandergehen, worauf die neue Spindel sich teils aus den Lininfäden im Kern selbst, teils aus dem das Centrosom umgebenden Protoplasma bildet. Während die Centrosomen die entgegengesetzten Kernpole erreichen und der Kern noch seine Membran nicht verloren hat, lagern sich die Lininfäden innerhalb der letzteren in genau derselben Richtung, in der auch die Fäden der endgültig sich bildenden Spindel sich legen. Nach Auflösung der Membran vereinigen sich jene wie diese Fadensysteme, die Chromatingruppen nehmen in der Äquatorialebene eine Stellung ein, worauf an den Seiten der Stäbchen, die dem Centrosom zugewandt sind, Zacken entstehen, an denen die Spindelfäden befestigt sind. Es ist wahrscheinlich, dass das Hervortreten der ersteren durch die Wirkung der letzteren bedingt ist. Bei der Beobachtung der Stäbchen von ihren Enden aus sieht man die Zacken sich einander decken und zu einem oder zwei grossen Zacken verschmelzen. Nach den Beobachtungen Brauers sind die Tochterplatten untereinander durch zahlreiche Fäden verbunden, also nicht nur durch 4, wie es O. Hertwig angibt. Zwischen der ersten und zweiten Spermatozytenteilung beobachtete der Autor eine partielle Wiederherstellung der Membran, sowie des hellen Raumes um das Chromatin herum.

Um wenigstens Andeutungen über das Vorhandensein eines Centrosoms im Kern zu finden, widmete ich meine besondere Aufmerksamkeit den Spermatozytenteilungen bei der var. univalens. Nach Vergleich verschiedener Flüssigkeiten stellte sich die Lenhossek'sche Mischung als ein für diese Stadien zuverlässigeres Fixiermittel, als die Flüssigkeit von Hermann heraus, denn die letztere ruft sehr leicht eine Kernschrumpfung während des Auftretens der Centrosomen hervor und verhindert eine scharfe und klare Chromatinfärbung. Das Chromatin ist nun aber hier gerade sehr lehrreich, weil dasselbe bei der Spindelbildung merkwürdige Veränderungen erleidet.

Die Centrosomen treten immer in der Zahl von zwei auf und zwar im Protoplasma an einem Kernpole und so, dass sie nebeneinander zu liegen kommen. Ihre Gestalt entspricht der Beschreibung O. Hertwigs. Indem sie sich nun in der Richtung zu den entgegengesetzten Kernpolen bewegen (Fig. 40), bildet jede Sphäre einen flachen Kegel, der mit seiner konkaven Basis dicht der Kernmembran anliegt und an der Spitze ein intensiv sich färbendes Centrosom einschliesst.

An ihren Stellen angelangt, wandeln sich die Centrosomen in sphärische Körper um. Um dieselben herum lagern sich dann konzentrisch und radial die Granulationen, die (teilweise) Stäbchen in sich bergen. Ausser den Stäbchen, die, wie geschildert, den Granulationen angehören, kann man auch längliche, keilförmige Stäbchen (Fig. 41) beobachten, die meistens die Granulationsstäbchen weit an Grösse überragen und die auch die Hämatoxylinfärbung länger festhalten als jene. Doch bleiben die keilförmigen Stäbchen sehr kurz bestehen, um in dem Moment zu verschwinden, wo der Kern an Umfang abzunehmen beginnt. Die Centrosomen aber halten noch immer die frühere Entfernung von der Kernmembran inne, so dass bei der Umfangabnahme des Kernes auch der Abstand derselben sich verkürzt. Die Chromatingruppe, die ein aus vier Parallelstäbchen bestehendes Bündel darstellt, rückt nun, nachdem sie ihre, bis zu diesem Moment innegehabte, exzentrische Lage aufgegeben hat, in die Äquatorialebene ein. Die Kernmembran bewahrt zu dieser Zeit ihre Kontinuirlichkeit.

Späterhin verkürzt sich jedes Stäbchen der Gruppe zu einem kugeligen, oder kubischen Körnchen, aus dessen Leibe zwei Zacken, die nicht selten an den Spitzen verdickt sind, in der Richtung zum entsprechenden Centrosom herauswachsen (Fig. 42).

Nachdem der Kern einen minimalen Umfang eingenommen hat, ziehen sich die Chromosomen in der Richtung zu den Polen aus, wobei die Zacken von innen die Kernmembran an der Stelle berühren (Fig. 43), wo von aussen sich gegen dieselbe die Sphärenstrahlen stützen. Es ist nun natürlich, dass nach der Auflösung der Kernmembran die Sphärenstrahlen in unmittelbarer Verbindung mit den Chromatinzacken stehen, deren Basen dabei (Fig. 44) beträchtlich in die Länge wachsen. Die Lininfäden spielen bei der Spindelbildung keine selbständige Rolle und stellen eigentlich

nur Bahnen dar, in die das Herauswachsen der Chromatinzacken geleitet wird. Letztere werden im Moment, wo die Tochterplatten auseinanderzugehen anfangen (Fig. 45), reduziert.

Die Tochterplatten sind untereinander durch zwei in der Mitte verdickte Chromatinfäden verbunden, die beide mitsamt den Verdickungen noch vor Beginn der Zellkörperteilung verschwinden, nur in seltenen Fällen bleiben sie jedoch für eine bestimmte Zeit in der Form eines Zwischenkörperchens weiter bestehen (Fig. 46).

Bei der var. bivalens verkürzt sich jedes Chromatinstäbchen der Gruppe zu einem kubischen Kernchen, was schon O. Hertwig beschrieben hat; deshalb kann ich es durchaus nicht begreifen, wie es kommt, dass Brauer im Stadium der Äquatorialplatte nicht Körner, sondern vielzackige Stäbchen, die untereinander vielfach durch Zwischenfäden verbunden sind, sieht. Bei ganz normalem Verlaufe der Spermatogenese bilden die kubischen Körner je zwei Zacken ebenso wie bei der var. univalens, noch vor der Auflösung der Kernmembran. Doch erreichen hier die Zacken nicht denselben Umfang, wie es bei der var. univalens der Fall ist, und auch die Befestigung der Chromosomen an den Spindelfäden kommt etwas anders zustande, nämlich noch dadurch, dass beide Gruppen sich in einem Winkel zur Äquatorialplatte lagern (Fig. 100). Infolgedessen bleibt nach Auflösung der Membran jede Gruppe mit den Fäden des derselben nächstgelegenen Centrosoms verbunden. Späterhin, wenn beide Gruppen sich in der Äquatorialfläche finden, erreichen die Zacken ihre Maximalgrösse, in welchem Stadium sie schon von O. Hertwig beobachtet und beschrieben worden sind. Bemerkt sei, dass sich schon bei Brauer der Hinweis auf die schiefe Lagerung der Gruppen vorfindet, jedoch ohne Erklärung dieser Erscheinung.

Ebenso wie bei der Biegung und Verkürzung in den früheren Stadien, weisen auch während der Zackenbildung die Chromosomenpaare individuelle Besonderheiten auf. Zwischen den auseinanderweichenden Tochterplatten verlaufen vier Fäden, die sehr selten ebenso intensiv sich mit Hämatoxylin färben, wie bei univalens und die nur in Ausnahmefällen mit Verdickungen in der Mitte versehen sind. Manchmal verbleiben diese Fäden bis zur zweiten Teilung der Spermatozyten, wie aus der Zeichnung 130 zu ersehen ist, an der noch folgende Eigentümlichkeit.

auffällig erscheint. Man findet nämlich in der linken der sich teilenden Zellen, anstatt vier Chromatinstäbchen der Spermatozyten zweiter Ordnung, fünf solche Stäbchen. Nun könnte man meinen, dass dies das Messer verschuldet hat, jedoch ist dieser Verdacht ungerechtfertigt, da in unserem Falle selbst die zarte Struktur der Zwischenfäden aufrecht erhalten bleibt. Augenscheinlich hat sich also eine der Chromosomen in zwei Hälften quer geteilt, was sehr wahrscheinlich wird, wenn man die Bildung der Chromosomen in Betracht zieht.

Ehe ich zur Schilderung der Besonderheiten der zweiten Spermatozytenteilung übergehe, halte ich es für nötig, mit einigen Worten auf die Frage der Centrosomstruktur einzugehen, die das Thema zu speziellen Arbeiten geliefert hat, wie es z. B. die von Fürst (6) eine ist und die auch vielfach zur Erörterung in vielen anderen Arbeiten herangezogen worden ist.

Folgendermaßen beschreiben van Beneden und Julin das erste Auftreten der Centrosomen in den Spermatozyten der *Ascaris megalocephala*: „Bien avant que la membrane nucléaire ait perdu de sa netteté, l'on voit apparaître en deux points opposés du noyau, au contact immédiat du noyau, mais en dehors de la membrane nucléaire deux espaces hémisphériques claires, au centre de chacun desquels apparaît une petite masse nettement colorée en rosé.“ Die Struktur der Spermatozytencentrosomen hält van Beneden für identisch mit der Struktur derselben in den Eiern der *Ascaris megalocephala*, worüber er an anderer Stelle eine ausführliche Beschreibung folgen lässt (8); nach dieser Beschreibung besteht das Centrosoma aus einer Sphäre und einem Zentralkörperchen; die Sphäre teilt sich wieder ihrerseits in eine Cortical- und Medullarzone, die Sphärenstrahlen reichen bis zum Zentralkörperchen heran.

Eine andere Darstellung des Centrosomas in den Spermatozyten und Eiern der *Ascaris* gibt Boveri, denn derselbe unterscheidet im zentralen oder polaren Körperchen noch eine weitere Struktur und zwar: ein kleines Zentralkörnchen — das Centriol und einen dasselbe umgebenden Raum — das Centrosom.

Inbezug auf die Eier der *Ascaris* sei hervorgehoben, dass K. Kostanecki und M. Siedlecki den Namen Centrosomen nur für die Centriolen gelten lassen wollen; auch leugnen sie die homogene Beschaffenheit des Centrosoms von Boveri, die si

vielmehr für die Medullarzone der Sphäre halten und behaupten, dass die Strahlen der letzteren bis zum Centriol reichen (9). O. Hertwigs Beschreibung entspricht der Lehre van Benedens; der Autor unterscheidet denn auch ein Zentralkörperchen, das von einer Sternsphäre umgeben ist, um die herum eine von Granulationen freie Protoplasmazone gelegen ist.

Brauer wiederholt die Boveri'schen Angaben: er findet nämlich ein Centriol wie auch ein homogenes Centrosom, das unmittelbar von einer von Granulationen freien Protoplasmazone umgeben ist; von der Centrosomenoberfläche gehen angeblich kurze Strahlen aus, die nicht über die Grenzen der letzteren Zone hinausgreifen.

Im wesentlichen sind die Zeichnungen Brauers und Hertwigs einander ähnlich. Sowohl der eine, wie der andere bilden ein intensiv färbbares Zentralkörnchen nebst einer schwächer gefärbten Zone ab. O. Hertwig hält die erstere für ein Zentralkörperchen, die letztere aber — für eine Attraktions-sphäre im Sinne van Benedens. Brauer dagegen sieht in der ersteren ein Centriol, in der zweiten hinwieder ein Centrosom im Sinne von Boveri. Fürst, der die Centrosomen der *Ascaris*-spermatozyten speziell studierte, schliesst sich ganz den Anschauungen Brauers an.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass Boveri, der die angeführten Meinungen nun wiederum seinerseits der Kritik unterzogen hat, auf seiner Deutung besteht und die Richtigkeit sowie die Triftigkeit seiner Gründe zu verteidigen bemüht ist (10).

Demgegenüber macht er darauf aufmerksam, dass, wenn man die mit Heidenhains Hämatoxylin gefärbten Präparate mit Eisenalaun behandelt, man dadurch die Farbe nur konzentrisch auszieht und zwar von den Rändern des Schnittes ab zum Zentrum desselben hin; infolgedessen kann jedes kuglige Gebilde bis auf das Zentralstück entfärbt werden, was eben von Kostanecki und Siedlecki gemacht worden ist. In manchen Fällen aber wäscht sich die Färbung mit einmal aus dem ganzen Centrosom (Boveri) aus; das letztere, sowie das Centriol bleiben zwar gefärbt, doch das Centrosom viel schwächer als das Centriol. Solches Präparat hatte eben Boveri auf den Händen und auf Grund desselben baute er seine Ansichten über das Centrosom und das Centriol auf.

Hingegen habe ich in meinen Präparaten fast ausschliesslich konzentrische Abfärbung der Spermatozytencentrosomen beobachten können. Schon bei schwacher Abfärbung tritt die äussere, helle Zone der Attraktionssphäre von kurzen, von derselben ausgehenden Strahlen durchkreuzt, hervor. Nun kann man zwar durch weitere Färbung ein Zentralkörnchen von beliebiger Grösse herausbekommen, doch bleibt dessen Oberfläche stets zackig. Ist aber, wie Boveri glaubt, das Centriol von einem homogenen Centrosom umgeben, so müsste der Rand des sich abfärbenden Zentralkörnchens, namentlich, wenn die Abfärbung das Centrosom erreicht hat, vollständig glatt sein. In Wirklichkeit aber gibt es in den Spermatozyten der *Ascaris* kein ähnlich homogenes Centrosom, sondern es reichen die Sphärenstrahlen bis zum Centriol heran, wodurch die ganze Radialstreifung der das Centriol unmittelbar umgebenden Zone bewirkt wird.

Aus diesen Gründen halte ich den Begriff vom Centrosom, wie er von van Beneden und O. Hertwig geschaffen worden ist, für den den gewöhnlichen Bedingungen gerechter werdenden. Nach meiner Meinung, haben wir, ausgenommen den Fall, wo das Zentralkörnchen bei der Abfärbung eine minimale Grösse annimmt, im Zentralkörnchen ein Centriol, sowie den Medullarteil der Sphäre. Der übrige Teil der Sphäre bleibt in der Gestalt einer dünn gestreiften, zum Unterschied von der hellen peripherischen Schicht, mit Bordeaux färbbaren Zone bestehen. Nur für derartig zusammengesetzte Zentralkörnchen behalte ich die Benennung Centrosom bei, denn in Wirklichkeit hat man es immer mit einem solchen zu tun und will man dasselbe bis zur Grösse eines Centriols entfärben, so muss die Färbung der protoplasmatischen Einschlüsse sowie der Chromosomen preisgegeben werden.

Dasselbe bringt auch Brauer in seinen Zeichnungen zum Ausdruck, aber er bemerkt die radiale Streifung der das Zentralkörnchen unmittelbar umgebenden Zone nicht und ist bestrebt seine Bilder im Sinne Boveris zu deuten. Allerdings befanden sich in Brauers Händen viel in technischer Hinsicht vollkommenere Präparate, als die, welche O. Hertwig hatte. Beispielsweise bekam ich solch unregelmässige Sternsphären mit einer geringen Anzahl von Strahlen, wie sie O. Hertwig zeichnet, lediglich in den Fällen, wo das Protoplasma durch Einwirkung

von Reagentien geschrumpft war. Indessen schon der Umfang der von Brauer gezeichneten Bildungen selbst zu gross erscheint im Vergleich zum Centriol sowie zum Centrosom Boveris, was übrigens schon von anderen Autoren betont worden ist. Ausnahmsweise habe ich wohl ab und zu wirklich Individuen gefunden, bei denen im Zentrum der Sphäre ein homogenes Centrosom lag; bei weiterer, sehr lange dauernder Abfärbung verliert das bezeichnete Centrosom ihre Färbung nicht konzentrisch von der Peripherie ab, sondern umgekehrt, es wird nämlich im Zentrum heller, indem es von Bordeaux eine Rosafarbe annimmt. Dabei geht das Centriol infolge langer Abfärbung verloren, während das Centrosom die Gestalt eines hohlen sphärischen Körperchens (Fig. 129) annimmt, in dem von irgend einer Streifung nichts zu merken ist. Die Wand des Körperchens bleibt in genügender Weise mit Hämatoxylin intensiv gefärbt. Es ist durchaus wahrscheinlich, dass ähnliche Centrosomen bei anderer Art Fixierung eine hellere Mitte nicht aufweisen und jene Bilder liefern, die Boveri zum Ausgangspunkt für seine Betrachtungen dienten. Aber eine andere Frage ist es, inwiefern ähnlichen Erscheinungen prinzipielle Bedeutung beigemessen werden kann. In meinem Falle war die Anormalität der hohlen Centrosomen von abnormer Struktur der Chromatingruppen begleitet. Letztere stellten zwei kompakte Chromatinklumpchen dar, in denen die einzelnen dieselben zusammensetzenden Chromosomen schwer wahrnehmbar waren. Ähnlich wie das Centrosom färbte sich auch das Zentrum des Klumpchens mit Bordeaux und nur die Peripherie war es, die schwarz blieb. Die protoplasmatischen Granulationen waren im grössten Teile der Spermatozyten erster Ordnung vollständig normal, in manchen dagegen, behielten dieselben eine sphärische Form und hatten keine Stäbchen in sich, blieben also auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe zurück. Die Mikrosomen verschmolzen in der peripherischen Protoplasmaschicht zu grösseren Körnern. In solchen Zellen war das hohle Centrosom noch ein wenig grösser, als in den soeben beschriebenen; die Sphäre selbst fehlte ganz und gar; kurze, dicke und intensiv gefärbte Strahlen gingen von der Centrosomfläche aus, sowie Spindelfäden, die in solchen Zellen, trotz der Fixierung mittelst Lenhossek'scher Mischung doch mit besonderer Schärfe hervortraten.

Die Schwankungen, in denen sich die Grösse der Centrosomen bewegt, und die eingehend von Fürst beschrieben worden sind (6), beziehen sich eigentlich auf die Sphäre, indessen verkleinert sich auch entsprechend das zusammen mit dem Centriol färbbare Stück der Sphäre, welches von mir mit dem Namen Centrosom benannt wird. Nach dem Auseinanderweichen der Chromosomen im Zentrum der Sphäre bemerkt man ein äusserst geringes Körnchen. In dieser Hinsicht bieten ein besonderes Interesse die vorhin schon von mir erwähnten hohlen Centrosomen die die maximale Grösse an den Enden der Spindel erster Teilung erreichen, um dann allmählich an Umfang abzunehmen. Am Ende der zweiten Teilung stellen sie auch ein kleines Körnchen dar, in dem von einer Höhle nichts mehr zu merken ist und welches, wie es seine spätere Teilung beweist, nichts anderes ist, als ein Centriol, dem der Medullarteil der Sphäre abhanden gekommen ist.

Die Teilung des Centriols in den Spermatiden der *Ascaris megalocephala* ist bisher nicht beschrieben worden und, meines Erachtens, liegt es daran, dass im gegebenen Falle ein Centriol sich ohne Beteiligung der Sphäre teilt; es ist daher wohl begreiflich, dass die Teilung eines so winzigen Körperchens, wie es das Centriol ist, leicht der Aufmerksamkeit der Beobachter entgehen konnte.

Am Ende der zweiten Spermatocytenteilung ändert die Sphäre ihre Gestalt überhaupt. An Stelle des granulationsfreien Protoplasmas zeigt sich eine Zone kleiner, roter Mikrosomen, während der zentrale oder medullare Teil der Sphäre, wie schon oben hingewiesen worden, sich mit Hämatoxylin zu färben aufhört und selbst Bordeaux erwirkt die Färbung nicht; die ganze Sphäre bleibt vollständig homogen, wobei ihre Strahlen verschwinden. Das gefärbt gebliebene Centriol streckt sich dann in die Länge aus und teilt sich in zwei Hälften, deren jede eine regelmässige sphärische Form, ohne jede Zacken an der Peripherie, annimmt (Fig. 47, 48).

Das einzige Chromatinstäbchen, das die Spermatide der der *Ascaris meg. var. univalens* erhält, zieht sich in den Raum der früheren Sphäre zurück und nimmt daselbst die Stelle ein, die früher das Centriol inne hatte. Da aber der bezeichnete Raum sich dabei mit Mikrosomen der äusseren Zone, die noch dazu die Hämatoxylinfärbbarkeit gewinnen, ausfüllt, so ist es

unmöglich, das Schicksal der Centriolen zu verfolgen. In dieser Hinsicht haben sich viel günstiger die Spermatiden der *Asc. meg. bivalens* erwiesen, in denen die Centriolen auseinander wandern, wobei eines derselben in der Nähe des Kerns bleibt, das zweite dagegen zur Zellperipherie sich begibt (Fig. 101, 102, 103).

Die Bildung der Spermatozoiden.

Die einzelnen Phasen der Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoiden sind von Munk (11) beschrieben worden, der sich nicht mit der Untersuchung des Hodenröhreninhalts begnügte, sondern auch das Schicksal der Spermatozoiden im Uterus des Weibchens selbst, wo die eigentliche Entwicklung derselben bei *Ascaris* vor sich geht, verfolgte. Er beobachtete, dass vier Spermatiden, die nach der Teilung einer Spermatogonie entstehen, für eine bestimmte Zeit zusammengeklebt bleiben, wobei jede derselben eine besondere klebrige Substanz sezerniert, die sich im Zentrum der Vierspermatidengruppe anhäuft, woselbst sie vier Kegel, die kreuzförmig angeordnet und miteinander an den Spitzen verbunden sind, bilden. Die Basen der Kegel stehen in Verbindung mit den entsprechenden Spermatiden, späterhin aber fallen die Spermatiden von der klebrigen Substanz ab, die schliesslich auch verschwindet.

Nach Beobachtungen van Benedens und Julins (1) ist die die vier Spermatiden verbindende Substanz anfänglich durchweg homogen und zeigt keine Affinität zur Färbung. In den Spermatiden dagegen können noch die Spuren der die Kerne bei der Teilung verbindenden Fäden unterschieden werden, wobei besonders durchsichtig der von den Fäden umgrenzte Sektor des Zellkörpers erscheint. Dem bezeichneten Sektor entsprechend zeigt sich auf der Oberfläche der Zelle ein Streifen, der sich intensiv mit Karmin färbt, doch nicht scharf vom übrigen Protoplasma absticht: „c'est la substance interfibrillaire qui est repoussée à l'extérieur.“ Dieser Streifen nimmt rasch an Dicke zu, um sich in eine flache Scheibe umzuwandeln. Vier Scheiben untereinander verbunden bilden im Zentrum der aus den vier Spermatiden bestehenden Gruppe ein Cytophor. Im *canalis deferens* entbinden sich die Spermatiden von den Cytophoren, die von den Epithelzellen aufgenommen werden.

Die Spermatiden behalten eine annähernd kuglige Form, während die dieselben ausfüllenden Granulationen an Umfang zunehmen. Der Kern selbst wird von einer hellen Zone umgeben, nach der eine feinkörnige Protoplasmaschicht folgt, die durch die Granulationen von der Zelloberfläche getrennt ist; nur an der Stelle, wo der kuglige Körper der Spermatide ein wenig abgeplattet ist, fehlen die Granulationen ganz, so dass das körnige Protoplasma an die Zelloberfläche stösst. Dieselbe Struktur besitzen auch die Spermatiden in der *vesicula seminalis*.

In seiner anderen Arbeit unterscheidet van Beneden (8) im Uterus der *Ascaris* vier Arten von Spermatozoiden: *type sphéroidal*, *type pyriforme*, *type campanuliforme*, *type conoïde*. Zwischen diesen Typen gibt es wohl Übergangsformen und die Typen selbst bilden freilich nur einzelne Stadien der Spermatozoidenentwicklung. Spermatiden (oder Spermatozoiden nach der Terminologie des Autors) mit Granulationen hat van Beneden niemals beim Weibchen gefunden, doch hält er es für durchaus wahrscheinlich, dass die in den Uterus geratenen Spermatiden ihre Granulationen verlieren; sie gestalten sich dann zu Spermatozoiden *type sphéroidal*, um nacheinander die *type pyriforme*, *campanuliforme* und *conoïde* durchzumachen. Die vollständig entwickelten Spermatozoiden (*type conoïde*) zeichnen sich durch einen länglichen Körper aus, an dessen einem erweiterten Ende ein Kappchen sitzt: *calotte hémisphérique*. Im Mittelstück des Körpers lagert ein kleiner, regelmässig kugliger Kern, während im übrigen Raume — *papille caudale* — ein stark lichtbrechender Kegel zu liegen kommt, der sich nach der Ansicht van Benedens auf Kosten des Protoplasmas der *papille caudale* entwickelt und nichts mit den Granulationen zu tun hat, was seiner Zeit schon von Nussbaum ausgesprochen wurde (2).

O. Hertwig (3), der das Schicksal der Spermatiden in der Hodenröhre auch verfolgte, fand, dass der Kern anfänglich gezackte Ränder hat und nur allmählich sich zur regelmässigen Kugelform abschleift; im übrigen konnte er die Beschreibungen van Benedens bestätigen. Desferneren hat R. v. Erlanger den Versuch unternommen, in der endgültigen Spermatozoidenentwicklung der *Ascaris* die gemeinsamen Züge der Spermatozoidenentwicklung bei anderen Tieren zu entdecken; nach seiner Meinung nun ent-

steht das Cytophor aus den extracellulären Resten der Spindel oder der die Tochterplatten nach deren Auseinanderweichen verbindenden Fäden. Der im Spermatozoidschwanz befindliche glänzende Kegel muss, auf Grund theoretischer Betrachtungen, notwendigerweise als ein echter Nebenkern, d. h. als Spindelrest der letzten Teilung angesehen werden. Zwischen dem Nebenkern einerseits und dem Kern selbst ist eine dunkle Querlinie sichtbar, in deren Mitte ein noch grösseres schwarzes Körnchen — das Centrosom — wahrzunehmen ist.

Meine eigenen Beobachtungen betreffend die Entwicklung der Spermatozoiden beziehen sich hauptsächlich auf die var. univalens; die Ergebnisse werden im folgendem dargelegt werden.

Nach Abschluss der zweiten Teilung der Spermatozyten behalten die Spermatiden ihre regelmässige Kugelform; der Kern nimmt die Mitte der Sphäre ein und ist von einer Zone körnigen Protoplasmas, das der Grösse und der Lage nach der früheren Attraktionssphäre entspricht, umgeben; die Granulationen sind konzentrisch und radial angeordnet. Die vier Spermatozyten liegen nebeneinander mit ihren Flächen. In vivo kann zwischen denselben eine homogene, durchsichtige und klebende Substanz, die an den Präparaten sich von dem Absatz der die Hodenröhre füllenden Flüssigkeit nicht unterscheidet, beobachtet werden. Spindelüberresten begegnet man nur ausnahmsweise; ausserzellige Spindelreste fehlen ganz und gar. Ebenso wenig habe ich in den Präparaten den von van Beneden und Julin erwähnten durchsichtigeren Sektor gefunden.

Das zur Bildung des Cytophors dienende Sekret tritt in Gestalt eines sichelartigen Streifens an der Oberfläche der Zelle auf und besteht aus einer homogenen, mit Hämatoxylin dunkelgelb sich färbenden Masse. Die dickste Stelle des Streifens entspricht dem Berührungsort von zwei benachbarten Spermatiden oder aber, was noch häufiger, es ist dieselbe gegen das Zentrum der Gruppe gerichtet. Die letztere Lagerung, sowie der Umstand, dass der Streifen auf einmal in der ganzen Länge, die weit den Querschnitt der Kernspindel übertrifft, zutage tritt, deutet allerdings keineswegs darauf hin, dass das Cytophor aus den vermeintlichen Spindelüberresten entstanden wäre. Viel an- und der Wirklichkeit entsprechender ist die Annahme von Benedens, der zufolge das Cytophor eine Art von Sekret ausscheidet und

aus der interfibrillären Protoplasmasubstanz herstamme. Diese Annahme gewinnt für mich umsomehr Wahrscheinlichkeit, als meine Beobachtungen ergaben, dass während der erwähnten Sekretion die Spermatiden Veränderungen in der äusseren Form eingehen: es streckt sich nämlich der mit Sekret bedeckter Sektor in einen breiten Zacken aus oder gar umgekehrt: es stülpt sich der genannte Teil ein, so dass die Spermatide im Querschnitt nierenförmig wird (Fig. 49, 50). Endlich kann man im Sekretstreifen ganz deutlich die von den anliegenden Granulationen bewirkten Einkerbungen erkennen. All dieses berechtigt uns zur Annahme, dass die Cytophorschubstanz ein Produkt der Sekretion und der Veränderung der peripherischen Protoplasmaschicht sei, in der zu gleicher Zeit mit besonderer Klarheit die radiale und konzentrische Lagerung der Granulationen in die Erscheinung tritt (Fig. 51).

Die körnige Protoplasmazone sendet der Richtung der Granulationen und der äusseren Form der Spermatide entsprechende Fortsätze aus (Fig. 51). Dasselbe Bild wiederholt sich beim Kern, dessen Zentralteil sich mit Hämatoxylin weniger intensive färbt, als die Peripherie. Auf solche Weise wirkt der Sekretionsvorgang auf alle Bestandteile des Spermatidenkörpers ein.

Nachdem die Cytophorschubstanz einen dichteren Bau angenommen und zu einem die besondere Cytophorschleibe darstellenden Tropfen sich zusammengezogen hat, nimmt die Spermatide eine mehr oder weniger richtige Kugelform aufs neue an. Hingegen bleibt die radiale Lagerung der Granulationen sowie die Sternform des Kerns noch so lange bestehen, als die Spermatide an dem Cytophor haften bleibt; nach der Trennung des Cytophors aber treten Umwandlungen der Granulationen ein, wobei sechs nacheinanderfolgende Stadien unterschieden werden können.

1. Die Granulationen werden kugelig; die in denselben befindlichen Stäbchen bleiben sowohl, wie ihre strahlige Lagerung bestehen, dagegen verschwindet die Erscheinung der konzentrischen Kreise. Der Kern bleibt zackig und um denselben herum beginnt eine kleine helle Zone sichtbar zu werden. An der Peripherie der Zelle treten in verschiedener Menge breite, halbrunde Fortsätze auf, die mit Bordeaux sich intensiv färben und keine weitere Struktur aufweisen (Fig. 52).

2. Die Stäbchen werden weniger kenntlich, das Protoplasma zieht ihre Fortsätze ein, während der Kern eine kugelige oder ellipsoide Form annimmt; die denselben umzingelnde helle Zone nimmt an Umfang zu (Fig. 53).
3. Die Granulationen nehmen die Hämatoxylinfärbung sehr schwach auf, die Stäbchen verschwinden. Das um den Kern herum gelagerte körnige Protoplasma sendet Fortsätze aus, die weit zwischen die Granulationen eindringen. An der Zellperipherie treten dünne sichelförmige Streifen ans Tageslicht, ebenso scharf vom Zellkörper getrennt und ebenso intensiv mit Bordeaux färbbar, wie die breiten Fortsätze des ersten Stadiums (Fig. 54).
4. Die Granulationen gewinnen wiederum ihre immer mehr und mehr wachsende Hämatoxylinfärbbarkeit; einzelne derselben beginnen an Umfang zuzunehmen; dasselbe Bild wiederholt sich bei den Körnern des Zentralprotoplasmas. Die peripherischen Streifen des vorhergegangenen Stadiums verschmelzen und verdicken sich und bilden somit die Kopfanlage des Spermatozoids, die *calotte hémisphérique* van Benedens. Doch ausser dem einen dicken Streifen bewahren sich noch dünnere auf der übrigen Zellfläche (Fig. 55).
5. Alle Granulationen nehmen an Umfang zu, dagegen an Zahl ab, was auf Verschmelzung hindeutet. Ferner zeigen sich sogar zwischen den peripherischen Granulationen mit Hämatoxylin sich intensiv färbende Körner, die solchen des Zentralprotoplasmas ähnlich sind (Fig. 56). Die Kopfanlage des Spermatozoids tritt mit noch grösserer Schärfe zutage (Fig. 57).
6. Die den Maximalumfang erreichende Granulationen färben sich äusserst intensiv mit Hämatoxylin und bilden eine Schicht an der Fläche der Spermatide, deren ganzer Zentralraum, mit Ausnahme der um den Kern gelegenen hellen Zone, mit körnigem Protoplasma ausgefüllt ist. Die Kopfanlage hebt sich in der Gestalt eines breiten Fortsatzes ab, in welchem schwarze unregelmässige Klümpchen, die leichter als das Chromatin entfärbbar sind, auftreten (Fig. 58, 59, 60).

Dabei bleibt der Zentralteil des Kerns während der geschilderten Stadien immer weniger mit Hämatoxylin gefärbt, als die Peripherie desselben. In den Spermatiden eines Spulwurmes, der mit einer Mischung von gleichen Teilen von Sublimatlösung und konzentrierter Essigsäure fixiert wurde, fanden sich sogar Kerne, die kleine helle Vakuolen einschlossen.

Die zur Übertragung in den Uterus fertigen Spermatiden zeichnen sich durch ihre birnförmige Körpergestalt, deren verschmälertes Ende den Kopf und namentlich die *calotte hémisphérique* abgibt, aus. Der Kern lagert meistens an der Grenze zwischen dem Kopf und dem übrigen Körper. Die gröberen Granulationen sind miteinander, in der peripherischen Protoplasmaschicht gelagert, durch Überbrückungen von ebensolcher Substanz verbunden und verschmelzen nicht selten zu breiten und flachen Schildchen. Dieser Granulationenpanzer hat eine breite Öffnung, mittelst deren das Kopfprotoplasma mit dem körnigen Zentralprotoplasma kommuniziert. Im Kopfe selbst kommen chromatoide Klümpchen von verschiedensten Formen in Sicht (Fig. 61).

Ähnlich wie van Beneden und Julin habe auch ich niemals im Uterus der *Ascaris* Spermatiden mit einer soeben geschilderten Struktur zu Gesichte bekommen.

In demjenigen Uterusteile der *Ascaris megalocephala univalens*, in welchem die Eierbefruchtung sich vollzieht, weist das Wandungsepithel keine Furchen, wie sie R. v. Erlanger beschreibt, auf. Nach meinen Beobachtungen besteht nämlich dieses Epithel aus platten rhombischen ein oder zwei Kerne enthaltenden Zellen. Von der Innenfläche jeder Zelle ragt in die Höhe des Uterus ein langer Fortsatz, dessen Spitze mehr oder weniger erweitert ist, hinein (Fig. 63). Derartige Zellen stellen ebensolche Nahrungsmittel für die Spermatozoiden dar, wie etwa die Sertoli'schen Zellen in den Hoden der Säugetiere. Der Zellfortsatz ist dicht mit Spermatozoiden, grösstenteils von *type pyriforme* besetzt¹⁾, wobei jedes Spermatozoid an die Fläche des Zellfortsatzes sich mit dem Kopf anschmiegt, in

¹⁾ Ganz ähnliche „keulenförmige Zotten“ hat Leuckart im Eileiter vom menschlichen Spulwurm gefunden. Die menschlichen Parasiten, zweiter Band, p. 202, 1878.

welchem chromatische Klümpchen, die sich öfters in feinere Körner auflösen, kenntlich sind.

Die Form der Spermatozoiden hängt hauptsächlich von ihrem gegenseitigen Druck ab, aber in den meisten Fällen (Fig. 64, 65) ist das Mittelstück doch der breiteste und klar sich vom schmaleren Schwanzfortsatze abhebende Teil des Körpers. Das Mittelstück ist vom Kern in Anspruch genommen, dessen ihn umgebende helle Zone jetzt wenig bemerkbar wird, sowie vom körnigen Protoplasma, das sich bis in den Schwanz hinein fortsetzt (Fig. 64). Der Kopf bleibt immer von den groben Mikrosomen des körnigen Protoplasmas frei.

Alsdann tritt ein glänzender Kegelkörper, ein Merkmal vollständig gereifter Spermatozoiden, in Gestalt eines kugelrunden Körnchens hinter dem Kern auf (Fig. 66). Das Körnchen reckt sich sodann in die Länge aus, dagegen erweitert es sich am vorderen Ende und bildet somit ein Dreieck (Fig. 67). Bei weiterem Wachstum nimmt die Hämatoxylinfärbbarkeit desselben ab, die Winkel erleiden eine Abrundung (Fig. 68, 69, 70, 71). Das ursprüngliche Körnchen erscheint stets im körnigen Protoplasma, später verdrängt der glänzende Kegel, indem er sich auswächst, die ihn umgebenden Mikrosomen nach der Peripherie des Schwanzfortsatzes zu. Indem sich nun die Protoplasma-mikrosomen zwischen der Schwanzfläche und dem Kegel lagern, machen sie jene Schicht aus, in der R. von Erlanger eine Alveolarstruktur findet.

Der glänzende Kegel erreicht seine Maximalgrösse oft erst nachdem das Spermatozoid sich von der Nährzelle getrennt hat, was schliesslich mit allen Spermatozoiden geschieht. Der ursprünglich unregelmässige Kopf (Fig. 74) des reifen Spermatozoons rundet sich alsdann ab, während die chromatoiden Klümpchen verschwinden. In der Mitte der Kopfbasis lagert ein Kern (Fig. 75, 76), von körnigem Protoplasma umgeben; das letztere bildet K. Schneider (7) in seinem Buche ab und erwähnt in demselben „Körnchen von unbestimmter Bedeutung“. Zu bemerken ist noch, dass die Kopf und Kegelgrösse bei verschiedenen Spermatozoen variieren und dass nicht selten anstatt einer regelmässigen Kegelform Bildungen vorkommen, die Fig. 71, 72, 73 zum Ausdruck bringt.

Einen ähnlichen Entwicklungszyklus gehen auch die Spermatozoiden der *Ascaris megalocephala bivalens* ein, Abweichungen kommen nur in einzelnen Stadien vor. Während die Cytophorbildung ist die strahlige Lagerung der protoplasmatischen Stäbchen bei der var. *bivalens* noch schärfer ausgesprochen, als bei der var. *univalens* und auch die Stäbchen selbst erreichen eine grössere Länge sogar im Vergleich zu früheren Stadien bei der var. *bivalens* (Fig. 104). Die Spermatiden der letzten Abschnitte des ductus deferens und der vesicula seminalis besitzen denselben Panzer, als die var. *univalens*, hingegen kommen die zu breiten Schildchen verschmolzenen Granulationen bei der var. *bivalens* seltener vor (Fig. 105, 106, 107, 108). Fügt man noch zu dem vorhergesagten den grösseren Umfang der Kerne hinzu, so sind damit alle wesentlichen Besonderheiten der Umwandlung der Spermatiden in die Spermatozoiden bei der var. *bivalens* erschöpft. Schliesslich sei darauf hingewiesen, dass ich den schwarzen Streifen mit einem Centrosom in der Mitte, wie ihn R. von Erlanger beschrieb, weder bei der einen, noch bei der anderen Abart zu finden vermochte.

Theoretisches.

Die vergleichend-anatomische Forschung der Spermatogenese bei den Wirbellosen ist, trotz der beträchtlichen Werke, die dieses Gebiet behandeln, noch weit entfernt von dem Grade der Entwicklung, die es uns ermöglichte, weitgehende Analogien zu entwerfen und allgemeine Schlussfolgerungen zu ziehen. Die diesbezüglichen Betrachtungen von R. von Erlangers mögen als Beispiel dafür dienen, wie leicht eine Verwirrung der Begriffe zustande gebracht werden kann, wenn man in den Untersuchungsobjekten das sieht, was man hineinsehen will. Nichtsdestoweniger halte ich es für unentbehrlich, wenn ferner reale Probleme aufgestellt werden sollen, einige theoretische Betrachtungen anzustellen und vorrauszuschicken.

Vor allem möchte ich eine Frage aufwerfen: was bedeuten die „granulations protoplasmiques“? O. Hertwig nennt dieselben „Dotterkörner“, Erlanger wieder drückt sich folgendermaßen aus: „das Cytoplasma der Spermatide enthält zahlreiche, rundliche ziemlich ansehnliche Körner, welche jedenfalls Deutoplasma sind und gewissermassen ein Homologon der Dotterkugeln

des Eies bilden.“ Am vorsichtigsten fasst diese Frage van Beneden an, indem er die Körner ganz neutral „granulations protoplasmiques“ heisst.

Meiner Meinung nach haben die Granulationen nichts mit dem Dotter zu tun und sind jedenfalls nicht dem Eierdotter homolog. Der Dotter stellt ein mehr oder weniger inertes Material dar, während die Granulationen in unserem Falle beständig Veränderungen sowohl der Form und Grösse, wie der Färbungsintensität, erleiden. Nachdem sie nämlich in den Spermatogonien einen beträchtlichen Umfang erreicht haben, zerfallen sie späterhin in feinere Ovale, die in den Spermatozyten II. Ordnung sich noch mehr verfeinern. In den Spermatiden nehmen die Granulationen wiederum eine Kugelform an und immer mehr wachsend, verschmelzen sie miteinander, stehen untereinander in Verbindung durch Überbrückungen und bilden vollends einen festen Panzer für den Spermatidenkörper.

Im Uterus müssen die Spermatiden einen bedeutend langen Weg durchlaufen, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen und deswegen ist der Panzer eine sehr zweckmässige Schutz Einrichtung gegen äussere Einflüsse, ganz ähnlich, wie es die von Koltzow beschriebenen elastischen Fasern eine solche ist, indem sie die äussere Form der Spermatozoen von Dekapoda vor schädlichen Einflüssen schützen (14). Freilich bleibt bis auf weiteres der Charakter der mechanischen Wirkungen noch unbekannt, da die Einzelheiten der biologischen Kopulationsbedingungen der *Ascaris* bisher noch in Dunkel gehüllt sind. Allein schon heute kann gesagt werden: das frühe Erscheinen der Granulationen in den Spermatogonien, ihre strahlige Lagerung während der Teilung der Spermatozyten sprechen lediglich zu Gunsten ihrer mechanischen, nicht aber nutritiven Bedeutung.

Die den Granulationen anliegenden protoplasmatischen Stäbchen stellen zwar Bildungen sui generis dar, doch ist ihre Bedeutung und Herkunft viel klarer, als die der Granulationen. Ich erinnere an das Vorbereitungsstadium zur ersten Teilung, wo ausser den Granulationsstäbchen noch einzelne keilförmige Stäbchen auf den Plan treten und, obschon die letzteren sich bedeutend intensiver als die ersteren färben, so gibt es doch darunter auch Übergangsformen, die keinen Zweifel über den gemeinsamen Ursprung sowohl jener wie dieser zulassen. Die Keilstäbchen

entsprechen der Grösse und Richtung nach den organischen Radian der Kernteilungsfiguren, so dass die Granulationsstäbchen nur modifizierte Bezirke der organischen Radian darbieten. Nur indem wir uns vorstellen, dass die Stäbchen in die organischen Radian eingeschlossen sind, wird uns auch die strahlige Lagerung der ersteren erklärlich.

Die organischen Radian der Spermatozyten, die aus den einander abwechselnden schwarzen und ungefärbten Bezirken bestehen, gewinnen eine Ähnlichkeit mit den Fibrillen der quergestreiften Muskeln. Es war van Beneden, der bekanntlich die Theorie aufstellte, der zufolge die organischen Radian kontraktile Fähigkeiten in sich bergen und dass, dank dieser Eigenschaft, sich Spannkkräfte entwickelten, die bei der Mitose tätig wären. Von diesem Gesichtspunkte aus gewinnt der Vergleich der organischen Radian der Spermatozyten von *Ascaris* eine viel grössere Bedeutung, die denn auch von M. Heidenhain gewürdigt worden ist (13). Es ist hier nicht der Ort, auf die Einzelheiten der Ansichten des letzteren Forschers des näheren einzugehen, nur eins möchte ich hervorheben, nämlich, dass die van Beneden'sche Erscheinung „der konzentrischen Kreisfiguren“ in den Betrachtungen M. Heidenhains eine bedeutende Rolle spielt. Soviel ich indessen auf Grund meiner Beobachtungen folgern kann, spielen die Kontraktilkräfte der organischen Radian keinerlei Rolle in den Mitosen der Spermatozyten. Wie schon oben gezeigt, sind es nicht die Sphärenstrahlen, die das Chromosom aufsuchen und demselben sich anschmiegen, sondern es ist das Chromosom selbst, das noch im Kern mit unversehrter Membran Fortsätze in der Richtung zu den Sphärastrahlen hin aussendet und, indem es sich den letzteren nach Auflösung der Kernmembran anhaftet, in die unmittelbare Nachbarschaft der Sphäre übergeht. Auf ähnliche Weise verfahren auch die Amöben, die mit ihren Pseudopodien sich irgendwo ansetzen und alsdann den ganzen Körper in der Richtung zum Ansatzpunkte fortbewegen. Die Sphärenstrahlen, an denen sich die Chromosomzacken befestigen, verdicken sich infolge des Reizes und bilden somit das, was Brauer die Spermatozytenspindel nennt. Noch schärfer ist die selbständige Chromosombewegung ausgesprochen nach der Teilung der Spermatozyten II. Ordnung. Indem es in Verbindung mit den Sphärenstrahlen bleibt, erreicht das Chromosom die Zone der

Mikrosomen. Wenn aber die rote Sphäre samt ihren Strahlen schwindet, bleibt im gleichmässigen hellen Raume lediglich das Centriol, das sich später entzwei teilt, während die Chromosomen (resp. das Chromosom) sich zum Zentrum hin bewegen zur Zeit, wo die Centriolen auseinandergehen ohne Strahlenbildung hervorzurufen.

Die die Tochterplatten verbindenden Zwischenfäden können unmöglich differenzierte organische Strahlen darstellen, denn dieselben sind oft knieartig in der Mitte gebogen. Dabei bestehen sie bei der var. *bivalens* zweifellos aus Chromatin und es ist durchaus wahrscheinlich, dass sie zum Auseinanderschieben der Tochterplatten bestimmt sind. Das Vorhandensein solcher Fäden lediglich zum Zweck der Verbindung der Platten würde mechanisch überflüssig und daher auch unverständlich sein.

Bei der var. *univalens* sind die zur Sphäre hinziehenden Chromosomenfortsätze dünn, während die Zwischenfäden stark und ausgesprochen differenziert sind; hingegen bei der var. *bivalens* liegen die Verhältnisse umgekehrt. Betrachtet man aber die Verbindungsfäden als Organe zum Auseinanderschieben der Chromosomen, so werden sofort auch die Verdickungen in der Mitte als notwendige Stützpunkte füglich aufgefasst werden können. Dagegen haben die erwähnten Verdickungen nichts mit der Bildung einer neuen Zellenwand an der Stelle der endgültigen Protoplastateilung zu tun und folglich sind sie von den Zellenplatten der pflanzlichen Objekte physiologisch betrachtet grundverschieden.

Ausser während der Dauer der Teilungen bleibt die strahlige Lagerung der Stäbchen auch nach der Cytophorbildung bestehen. In dieser Hinsicht reihen sich die Ascarisspermatiden den Riesenzellen des Knochenmarks, die M. Heidenhain (13) studierte, ziemlich nahe an. Bei den letzteren zerfällt die äussere Protoplastazone ab und zu in Stücke, so dass die Bildung einer neuen Zellmembran nötig wird, nebenher tritt im Körper der Riesenzellen eine strahlige Lagerung der Mikrosomen ein und eine neue Membran wird durch das Verschmelzen der letzteren in der entsprechenden krummen Fläche zusammengezimmert. Sowohl in den Spermatiden der *Ascaris* während und nach der Ausscheidung der Cytophorsubstanz wie in den Riesenzellen des Knochenmarks nach Zerfall der äusseren Zone müssen regenerative Erscheinungen

eintreten und dieselben sind es, die von einer strahligen Lagerung der Protoplasmateilchen begleitet werden.

Dass eine solche Erscheinung einen tiefen biologischen Sinn hat, beweisen die Versuche von Gurwitsch mit zentrifugierten Amphibieneiern (Verh. d. Anat. Ges., Jena 1904). Es trat nämlich in dem vom Zentrifugieren gestörten Protoplasma eine Regeneration ein, wobei Strahlungen der Protoplasmateilchen zustande gekommen waren. Was nun die Spermatiden anbetrifft, so bieten sie noch in der Hinsicht Interesse, als das Zentrum der Strahlung nicht vom Centrosom, sondern vom Kern eingenommen wird. Infolge der erwähnten Ursachen ist es mir nicht gelungen, das endgültige Schicksal der Centriolen zu verfolgen. Von allen möglichen Annahmen scheint mir doch diejenige die am meisten zutreffende zu sein, dass das Centriol des daneben bleibenden Kernes mit dem letzteren verschmilzt oder gar in denselben dringt; indessen ist nicht ausgeschlossen, dass die Centriolen die intensive Hämatoxylinfärbbarkeit verlieren und im Protoplasma liegen bleiben. Indessen, es sei dem wie es wolle: die Tatsache bleibt bestehen, dass der Kern mechanisch das Centriol sowie die Sphäre ersetzt. Die Teilung des Centriols in den Spermatiden bringt die Spermatozoiden der *Ascaris* so nahe als möglich den Spermatozoiden anderer Tiere, die für gewöhnlich mit zwei in die eine oder andere Art von Organellen sich umgestaltenden Centriolen versehen sind.

Mit Hilfe von Analogien und Vergleichen kann man bis zu einem gewissen Grade den glänzenden Kegel der *Ascaris*spermatozoiden, als ein Derivat eines vom Kern am weitesten abstehenden Centriols betrachten. Die mechanische Bedeutung des Kegels leuchtet mehr ein, als die morphologische. Ein vollständig entwickelter Kegel zeichnet sich durch eine ebenso stark ausgesprochene lichtbrechende Tätigkeit sowie Hämatoxylinfärbbarkeit aus, wie die vollständig zur Entwicklung gelangten Spermatidengranulationen am Ende des *canalis deferens*, weshalb eine gleiche chemische Zusammensetzung, sowie eine gleichwertige Dichte dieser Bildungen füglich gemutmasst werden kann. Schliesslich sei bemerkt, dass der glänzende Kegel den Kopf des Spermatozoons vor Zerquetschung und Missgestaltung seitens der Eier schützt.

Karl Cam. Schneider nennt das körnige Protoplasma „Körnchen von unbestimmter Bedeutung“: dieser Bezeichnung kann ich mich nur anschliessen. Jedoch, in Anbetracht weiterer Forschungen, ist es angebracht, hier die hauptsächlichsten charakteristischen Merkmale dieser Körnchen noch einmal zu schildern. Dieselben erscheinen im letzten Stadium der zweiten Teilung der Spermatozyten, wobei sie die Stelle der früheren hellen Zone in unmittelbarer Nachbarschaft der Sphäre einnehmen. Die maximale Grösse sowie den Grad der Färbungsintensität erreichen sie schon nach dem Verschwinden der protoplasmatischen Stäbchen. In den Spermatozoiden umgibt das körnige Protoplasma stets den Kern, ragt teilweise in den Schwanz hinein, während es im Kopfe nur die Basis des letzteren in Anspruch nimmt. Ihren topographischen Eigenschaften nach entsprechen die Körnchen am meisten den Mitochondria Bendas (15).

Die abweichenden Formen der Spermatogenese bei *Ascaris*.

Bei allen von mir untersuchten Individuen der *Ascaris megalocephala* var. *univalens* verlief die Spermatogenese ganz gleichartigerweise. Eine einzige und äusserst seltene Abweichung von der Norm bildet die vorzeitige Entwicklung der Granulationen, wobei die letzteren schon während der zweiten Spermatozytentheilung ihre Stäbchen verloren und zu jenen intensiv mit Hämatoxylin sich färbenden Kugeln sich auswuchsen, die den Panzer der Spermatischen am Ende des ductus deferens zusammensetzen. Umgekehrt zeichnet sich die Spermatogenese bei der var. *bivalens* durch die ungewöhnliche Veränderlichkeit des Vorgangsverlaufes aus; die Kernteilungsvorrichtung ihrer Geschlechtszellen funktioniert mit viel geringerer Pünktlichkeit im Vergleich zu der var. *univalens*. Bei einer Hälfte der Individuen nehmen die Granulationen eine ovale Form an, während deren strahlige Lagerung erst nach dem Auseinanderweichen der Tochterchromosomen der Spermatozyten erster Ordnung hervortritt. Ich habe schon oben eines Falles gedacht, wo die Spermatozyten erster Ordnung mit der Hämatoxylinfärbung versagenden Granulationen, sowie mit Mikrosomen, welche noch nicht zu Stäbchen verschmolzen, ausgefüllt waren; doch

bieten ein viel grösseres Interesse die in dem Bau der Chromatengruppen zutage tretenden Abweichungen dar.

Eine vom Typus abweichende Chromosomenform habe ich schon beschrieben; es sind nämlich die Chromosomen mit zugespitzten Enden. Ihrem Aussehen, sowie ihrem gegenseitigen Verhältnisse nach entsprechen sie vollständig den von mir in einer anderen Mitteilung beschriebenen Chromosomen der Richtungskörper in den Eiern der *Ascaris megalocephala* var. bivalens, während sie sich von den letzteren, ganz ähnlich wie die Chromosomen mit verdickten Enden, durch die Abwesenheit der queren Verbindungsbrücken unterscheiden. Während in den Eiern der *Ascaris* die Chromosomen erst verhältnismässig später an den Enden sich verdicken, vollzieht sich in den männlichen Geschlechtszellen die Chromatinkonzentration an den Chromosomenenden schon in den frühesten Stadien der Chromosomendifferenzierung.

Ferner hat auch die Querspaltung einzelner Chromosomen oben im Text Erwähnung gefunden (Fig. 130), indessen sei hinzugefügt, dass ich diese Erscheinung erst nach dem Auseinanderücken der Tochterplatten der Spermatozyten erster Ordnung, sowie in der Äquatorialplatte der Spermatozyten zweiter Ordnung beobachtet habe.

Auf eine noch bedeutendere Abweichung vom normalen Verlaufe der Samenbildung stiess ich ganz am Anfang der Untersuchungen und dieser Umstand war es, der mir hauptsächlich den Anlass gab, die *Ascaris*spermatogenese eingehender zu erforschen. Es kommt nämlich auffälligerweise vor, dass die Spermatozytenteilungen erster sowie zweiter Ordnung zuweilen ohne Bildung von Chromatengruppen vor sich gehen, wobei der Unterschied im Vergleich zur normalen Samenbildung erst von dem Stadium an beginnt, in dem die Chromatinkörner die Spaltung erleiden. Die exzentrisch gelagerte Chromatinanhäufung zerfällt dabei in einzelne, teils frei im Kernbinnenraum liegende, teils wieder zu Fäden sich verbindende Körner; im letzteren Falle tritt die Längsspaltung mit besonderer Deutlichkeit in die Erscheinung. In diesem Stadium stellt das Kernkörperchen ein ziemlich grosses Gebilde von unregelmässiger Form dar, das sich mit Hämatoxylin ebenso intensiv färbt, wie das Chromatin (Fig. 109). Während die Körner immer mehr und mehr verschmelzen, ziehen vier einzelne Fäden die besondere Aufmerksamkeit auf sich. Dieselben sind

nämlich einfach (nicht zweifach) in der Länge gespalten, ihre Enden sind gewöhnlich von den grössten Körnern in Beschlag genommen, mit anderen Worten, sie erscheinen an den Enden verdickt. Viel schwieriger, ja oft sogar unmöglich ist es in den vereinzelt liegenden Körnern, die noch dazu kaum von dem Kernkörperchen unterscheidbar sind, die Längsspaltung wahrzunehmen (Fig. 110). Dagegen kann man in den Fäden ganz deutlich die dieselben zusammensetzenden Körnchen ins Auge fassen, wie es auch möglich ist die Zahl der letzteren, die in den einzelnen Fäden verschieden ist, zu bestimmen (Fig. 111).

Die Chromatinfäden verkürzen und verdicken sich gerade so, wie bei der normalen Samenbildung, während die dieselben zusammensetzenden Körnchen völlig miteinander verschmelzen. In diesem Stadium sind am meisten die zwei Endformen des Kerns charakteristisch. In manchen Fällen bleibt das Chromatin in Gestalt von zahlreichen Körnern verschiedener Grösse bestehen, deren grösste Exemplare eine Längsspaltung aufweisen (Fig. 113); in anderen Fällen wieder findet man nur vier dicke Chromosomen, die meistens in der Mitte verdickt, zuweilen aber auch geknickt sind, wobei beide Hälften selten einen gleichen Umfang behalten (Fig. 112). Die Übergangsformen zeichnen sich durch eine kleinere Anzahl von differenzierten Chromosomen, sowie durch eine entsprechende grössere Menge einzelner Körner aus.

Dieselben Kernformen bleiben während des Auftretens des Centrosoms bestehen, das in diesem abweichenden Typus der Samenbildung stets die Mitte des Zellkörpers einnimmt, während der Kern exzentrisch zu liegen kommt und nicht selten sogar bis an die Randfläche des Kerns verdrängt erscheint. Das Centrosom tritt dann im Protoplasma als einziges auf, während die Kernmembran an der entsprechenden Stelle eine Einstülpung zeigt, die nicht selten recht bedeutend ist. Dabei gelingt es mit ungewöhnlicher Deutlichkeit alle Stadien der Centrosomenteilung (Fig. 114), sowie die Verbindung der Tochtercentrosomen untereinander mit Hilfe der Primärspindel in Augenschein zu nehmen.

Wenn die Centrosomen die entgegengesetzten Kernpole erreichen, so lagern sich die Chromosomen, sowie die Körner so im Binnenraum des Kerns an, dass die Spaltungsflächen senkrecht zur Achse, die die beiden Centrosomen verbindet (Fig. 115), zu

liegen kommen. Während der Ruckes nach den Polen zu entspricht jedem Chromosom an der Kernmembran eine Delle an der Berührungsstelle, während der Kern selbst allmählich in der Zelle die zentrale Lage gewinnt. Der Kernumfang nimmt dabei ab, während das Kernkörperchen resorbiert wird; die Chromatinfaltungen legen sich enger aneinander. Die Chromosomen weisen keine Zacken auf, nach Auflösung der Kernmembran aber sieht man das Chromatin ohne jede Ordnung in der Mittelgegend der Zelle zerstreut hier und da liegen (Fig. 116).

Die Desorganisation der Äquatorialplatte ist bei verschiedenen Individuen, ja sogar in den Zellen eines und desselben Spulwurmes in verschiedenem Grade ausgesprochen; infolgedessen können denn auch alle Übergangsformen zur normalen Äquatorialplatte mit zwei Chromatingruppen, den Tetraden der Boveri'schen Terminologie, gefunden werden. Auch begegnet man Spermatozyten erster Ordnung, in denen eine Chromatingruppe vollständig oder annähernd richtig gebildet erscheint, während die Chromosomen der anderen Gruppe nicht zur endgültigen Verkürzung zu einem kubischen Körnchen gelangen, sondern die paarige Anordnung behalten (Fig. 117), oder aber in einzelne Teilchen von verschiedener Grösse zerfallen, die, seitwärts von der Äquatorialplatte geschlagen, nunmehr abseits von derselben zerstreut liegen (Fig. 118). Doch kommt es öfter vor, dass auch die erste Gruppe in feinere Teilchen zerfällt (Fig. 119).

Die Chromatinteilchen der völlig deformierten Äquatorialplatte liegen nur annähernd in einer Ebene und lagern sich entweder symmetrisch zu beiden Seiten der Spindel an, oder sie sind alle nach irgend einer Richtung hin verschoben, wobei in den gröberen Teilchen stets eine Längsspaltung beobachtet werden kann (Fig. 119). Die Spindel nimmt dann eine bestimmtere Gestalt erst vor Beginn der Teilung an, wo alle zerstreute Teilchen im Mittelpunkt der Äquatorialplatte sich anhäufen und zugespitzte Fortsätze bilden, die gegen das Centrosom gerichtet sind, wobei die Hälften der gespaltenen Teilchen sich nach beiden Seiten der Äquatorialplatte ganz gleichmässig ausziehen (Fig. 120).

In den auseinanderrückenden Tochterplatten verschmelzen die Chromatinteilchen noch enger miteinander, während zwischen den Platten selbst anfänglich mehr oder weniger dicke Chromatinbrücken überbleiben (Fig. 121).

Nach der ersten Spermatozytenteilung zerfällt das Chromatin wiederum in einzelne Teilchen (Fig. 122), die für gewöhnlich ihre zugespitzten Zacken, mit welchen sie sich an den Spindelfäden befestigen, noch bis auf weiteres beibehalten. Indem sie nicht selten an der Zellperipherie bis zum Beginn der Einschnürung der Zelle verbleiben und ihre Verbindung mit den Spindelfäden verlieren, zerfallen die Teilchen in noch viel feinere Körner, die miteinander verschmelzen und paarige Parallelfäden, sowie Stäbchen bilden (Fig. 123). Wenn nun das Chromatin aufs neue die Äquatorialfläche der Spindel erreicht, verkürzen sich die Fäden sowie die Stäbchen, indem sie wiederum mehr oder weniger grosse Teilchen bilden, die in gleichen Mengen zu beiden Seiten der Äquatorialfläche verteilt sind. Übrigens können die Teilchen, die die Tochterplatten der Spermatozyten erster Ordnung zusammensetzen ohne weitere Veränderungen die letztere Anordnung erfahren. Während des Auseinanderrückens der Tochterplatten der Spermatozyten zweiter Ordnung bilden zwar die Chromatinteilchen wiederum zugespitzte, gegen das Centrosom gerichtete Fortsätze, doch können solch paarige und symmetrische Teilchen, wie sie in den Spermatozyten zweiter Ordnung zu finden sind, nicht beobachtet werden (Fig. 124). Nach oder sogar während des Auseinanderrückens verschmelzen einzelne Teilchen aufs neue miteinander, während die Tochterplatten längere Zeit miteinander durch Chromatinbrücken verbunden bleiben (Fig. 125, 126), deren abgeschnürte Hälften noch nach der Teilung des Zellkörpers bestehen bleiben. Sowohl das Centrosom wie die Sphäre werden in den Spermatiden reduziert, das Centriol färbt sich gewöhnlich nicht, eine Zone roter Mikrosomen umgibt den hellen Raum der reduzierten Sphäre, deren Mittelpunkt in der Folge vom Kern in Anspruch genommen wird. Letzterer bewahrt selten eine richtige Kugel- oder Ellipsoidform, sogar in den Spermatiden mit vollständig ausgerüstetem Panzer besitzt er unregelmässige Umrisse oder er zeigt sich in zwei bis drei Teile von verschiedener Grösse geteilt. Ja, mir gelang es Spermatozoiden mit ähnlichen Kernen im Uterus selbst zu finden, wo die Befruchtung von statten ging und die Eier entwickelten sich in den folgenden Uterusstrecken völlig normal. Folglich bewahrt, trotz dem unregelmässigen Verlaufe der Samenbildung, die Chromatinkonstitution ihre spezifischen Eigenschaften. Endlich sei bemerkt, dass die Spermatogonien

in einem der Spulwürmer mit abnormer Samenbildung längere Zeit den Rachisrest behielten (Fig. 113, 114).

Die Fragmentierung der Chromosomen in den Zellen der *Ascaris* stellt keine eigentlich unerwartete Neuigkeit dar. Denn in den somatischen Zellen des *Ascaris*embryo fallen, nach den Beschreibungen Boveris, die verdickten Enden der Chromosomen ab und werden im Protoplasma resorbiert, während die mittleren Bezirke in kleinere Körnchen, die die Rolle echter Chromosomen spielen, zerfallen. Die Beobachtungen Boveris sind von einer ganzen Reihe anderer Autoren bestätigt worden und somit kann mit Fug und Recht diese Erscheinung als eine völlig normale erachtet werden. Luigi Sala gelang es sogar experimentell die Fragmentierung der Chromosomen der ersten Richtungsteilung der *Ascariseier* der var. *bivalens* dadurch hervorzurufen, dass er dieselben der Abkältung unterworfen hatte (21). Schon im Keimbläschen zerfällt das Chromatin unter Einwirkung der Kälte in mehr oder weniger grosse Teilchen, die sich an irgend einer Stelle dortselbst anhäufen und, wenn das Keimbläschen sich in die Spindel erster Teilung umwandelt, in demselben eine Äquatorialplatte bilden und die Rolle der Chromosomen auf sich übernehmen. Manche Teilchen behalten die längliche Form, andere wieder stellen Körner von unregelmässigen Umrissen dar.

Zieht man die Beobachtungen Boveris, Salas und die von mir gemachten in Betracht, so darf festgestellt werden, dass die Chromosomen der *Ascaris megalocephala* eine besondere Neigung, in kleinere Teilchen unter Einwirkung äusserer Einflüsse zu zerfallen, kraft der Veränderungen, die im Protoplasma selbst ihre Quelle haben, oder unter völlig normalen Bedingungen, besitzen.

In dem von mir beschriebenen abnormen Verlaufe der Samenbildung ist das Fehlen der Chromatingruppen von besonderer Wichtigkeit. Die Kerne, die lediglich vier einfach längsgespaltene Fäden enthalten, können meines Erachtens mit vollem Recht als ein Wink dienen, der von der Natur selbst zur Beantwortung der Frage, wieviel Chromosomen in den *Ascaris*geschlechtszellen enthalten sind und was denn eigentlich die Chromatingruppen zu bedeuten haben, gegeben worden ist. Die bezeichneten Fäden, die in der Folge zu Stäbchen sich verkürzen, entsprechen den Vierergruppen der *Copepoda* und *Insecta*, d. h. sie sind nicht mehr und nicht weniger als die längsgespaltenen doppel-

wertigen Chromosomen. Diese Annahme wird nicht im mindesten etwa dadurch in Frage gestellt, dass die Chromosomen der *Ascaris* in noch feinere Teilchen zerfallen. Im Gegenteil, darin besteht ja die bis auf das äusserste ausgesprochene Ähnlichkeit jener wie dieser, da bei den Copepoden ja ebenso deformierte Chromosomen (16) vorkommen. Bei *Cyclops strenuus* vollzieht sich die Deformation der Vierergruppen auf zweierlei Weise. In den einen Fällen zeichneten sich nämlich alle Teilungsfiguren dadurch aus, dass die Chromosomen, die in normaler Menge auftraten, noch von einem Kranz kleiner Chromatinkörnchen, die auch in der Äquatorialebene sich lagerten, umgeben waren. In anderen Fällen wieder war ein Teil von Chromatinkörnchen seitwärts von der Äquatorialplatte verschoben. Jenes wie dieses wird bei der *Ascaris* meg. var. *bivalens* ebenfalls beobachtet.

Äquatorialplatten in den Zellen der Keimzone.

Nachdem alle zahlreichen Merkmale, die auf die Doppelwertigkeit der Chromosomen in den Geschlechtszellen der *Ascaris* hinweisen, und die eigentlich den Inhalt der vorliegenden Mitteilung ausmachen, erörtert worden sind, möchte ich noch im Anschluss an dieselbe auf die Form der Chromosomen in den Äquatorialplatten der Keimzone aufmerksam machen. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bilden die Grundform der Chromosomen von der Keimzone zwei an einem Ende verbundene Halbbögen (Fig. im Text). Da die einfachen Chromosomen der somatischen Zellen überhaupt die Form eines Halbbogens haben, so kommt folglich die Doppelwertigkeit der Chromosomen in den Geschlechtszellen von *Ascaris*, sogar in deren äusserer Form noch in der Keimzone zum Ausdruck.

Die Chromosomenfragmentierung in dieser Zone der Hodenröhre wurde von Wasilewsky beschrieben, der den Zerfall der chromatischen Bänder in 8 bis 10 Elemente niedriger Ordnung beobachtete, welche Teilchen von kubischer Form darstellen (17).

Die Samenbildung der Wirbeltiere war bis in die letztere Zeit hinein der Grund für die Lehre von der doppelten Längsspaltung des Chromatinfadens, aber auch auf diesem Gebiete bilden die Arbeiten von Montgomery (18), ferner von A. und K. E. Schreiner (19), wie es scheint, einen Wendepunkt in den Untersuchungen, die nunmehr die Aufmerksamkeit der Forscher nicht nur auf die endgültige Chromosomenstruktur, sondern auch auf die Genese derselben, insbesondere aber auf die überaus wichtige Phase der Synapsis, lenken werden.

Bei der *Ascaris* geht in diesem Stadium, wie von mir beschrieben, ein paarweise sich vollziehendes Aneinanderlegen der Chromatinfäden vor sich, wodurch die Bildung der Chromatingroupen zustande kommt. Dieselbe Erscheinung und in demselben Stadium wird auch von A. und K. E. Schreiner bei *Spinax niger*, sowie bei *Myxine glutinosa* beobachtet, wobei die Autoren die Lagerung der Chromatinfäden im Stadium der Synapsis dem Einflusse der Centriolen zuschreiben. Bei der *Ascaris* vermochte ich einen Einfluss der Centriolen nicht zu beobachten. Noch Sala spricht sich auf Grund der durch künstliche Bedingungen hervorgerufenen unregelmässigen Formen der Richtungskörperspindel zu Gunsten der Selbständigkeit der Chromosomenbewegungen aus. Meiner Meinung nach kann die Bildung der Zacken an den Chromosomen noch innerhalb des Kernes und insbesondere das Treiben der Chromatinteilchen bei abweichendem Verlaufe der Samenbildung lediglich dadurch erklärt werden, dass das Chromatin der *Ascaris*geschlechtzellen die Fähigkeit zu selbständiger Bewegung besitzen. Freilich vollzieht sich das Wachstum der Zacken sowohl wie die Bewegungen der Chromosomen nach dem Auseinandergehen derselben in der Richtung zu den Centrosomen hin, indessen sind die Centrosomen sowie der Kern bis zu einem gewissen Grade als voneinander unabhängige Systeme aufzufassen. Gibt es doch Fälle, wo (Fig. 127) die Centrosomen ihre üblichen Stellen in der sich einzuschnüren beginnenden Zelle einnehmen, während der Kern nicht etwa in der

Äquatorialebene, sondern irgendwo hinter einem der Centrosomen seinen Platz einnimmt. Dabei ist von Spindelfäden nichts zu merken. Da auch unter normalen Bedingungen die einzelnen Strahlen der Sphäre sich in Spindelfäden erst nach Auflösung der Membran, sowie nach der Befestigung der Chromatinzacken an diesen Strahlen umgestalten, so halte ich es für durchaus wahrscheinlich, dass die Spindelfäden sich erst unter dem Einfluss des Reizes, die die Befestigung der Chromosomen ausübt, herausbilden. Von den Epithelzellen kann man eine beliebige Anzahl von Beispielen anführen, wo das Protoplasma unter dem Einfluss der Befestigung an das Substrat sich in Fäden umbildet, in eine Art „Basalfilamente“ der Drüsenzellen. Deswegen meine ich auch, dass die sich öfters wiederholende Betrachtungen über die Frage, von welcher Seite sich die Spindelfäden an die Chromosomen befestigen, ganz unwesentlich sind, wenn es gilt, die Mechanik der Mitose zu erfassen. Ja selbst Boveri, der doch mit vollem Ernste diese Frage auseinandersetzt (20), ist, wie es scheint, bereit, einen beträchtlicheren Teil von Selbständigkeit der Chromatinbewegungen anzuerkennen, indem er die Verbindung der einfachen Chromosomen zu doppelwertigen mit der Kopulation der Protozoen vergleicht.

Ferner beschreibt Schreiner als wesentlichen Beweis für die parallele Verschmelzung der Fäden abnorme Zellen, in denen diese Verschmelzung gar nicht, oder nur teilweise vorkommt. Dasselbe Bild bietet der abweichende Verlauf der Samenbildung der var. *bivalens*, von mir oben beschrieben. Die Ähnlichkeit der abweichenden Formen muss als der wichtigste und ausschlaggebende Moment betrachtet werden. Denn in den abweichenden Formen kommt ohne weiteres zum Ausdruck, in welchem Verhältnis die Chromatingruppen der *Ascaris*, sowie die Chromosomen der *Spinax* und der *Mixine* zu den „Vierergruppen“ der *Copepoda* stehen und dieser Umstand enthebt uns der Mühe die normalen Erscheinungen untereinander zu vergleichen, was eine kleinliche und die Gefahr der Willkürlichkeit in sich bergende Arbeit ist. Indessen auch unter den normalen Erscheinungen gibt es solche, in denen mit aller Deutlichkeit die paarweise sich vollziehende Verbindung der doppelwertigen Chromosomen zum Vorschein kommt; so z. B. bei der var. *bivalens* das Stadium der vier Balken, die aus einem Mittelpunkt hervor-

gehen (Fig. 12, 13, 14, 19, 20, 24), bei der var. *bivalens* der Anfang der Synapsis (Fig. 83, 84).

Im Gegensatz zu den Behauptungen Schreiners, dass nämlich bei der *Mixine* sowie dem *Spinax niger* die erste Teilung der Spermatozyten eine Reduktions-, die zweite dagegen eine Äquationsteilung sei, ist bei der *Ascaris*, meinen Beobachtungen zufolge, die erste Teilung eine Äquations-, während die zweite eine Reduktionsteilung darstellt. Bei völlig normal entwickelten Chromatingruppen fällt es begreiflicherweise schwer, sich darüber klar zu werden, mit was für einer Teilung man es zu tun hat, ob nämlich die Chromatingruppe so angeordnet ist, dass verschiedene Chromosomenpaare voneinander abrücken, oder ob es nur die homologischen Spalthälften sind. Hier geben uns wiederum die abweichenden Formen der Samenbildung bei der *Ascaris meg.* var. *bivalens* entsprechenden Aufschluss, denn es lagern sich im Stadium der Äquatorialplatte der Spermatozyten erster Ordnung die einzelnen gespaltenen Stäbchen und Körner dergestalt, dass die Spalthälften sich voneinander trennen.

Dem Obigen zufolge lauten die Schlussfolgerungen, die ich zusammenfassend aus allen oben dargelegten Tatsachen und Betrachtungen ziehe, folgendermaßen: in den Kernen der Spermatozyten erster Ordnung der *Ascaris megalocephala* ergeben sich vier bzw. zwei doppelwertige und längsgespaltene Mutterchromosomen.

Zum Schluss erachte ich es für meine angenehme Pflicht, an dieser Stelle der liebenswürdigen Umgebung zu gedenken, die ich während der drei Semester, die zwecks Ausführung vorliegender Arbeit in Anspruch genommen werden mussten, im anatomisch-biologischen Institut zu Berlin fand, und insbesondere sei mir gestattet, meinen tiefen und herzlichen Dank dem Herrn Geheimrat Professor Dr. O. Hertwig auszusprechen, der meinen Untersuchungen stets ein lebhaftes Interesse entgegenbrachte und es auch an nützlichem Rat nicht fehlen liess.

Literaturverzeichnis.

1. Van Beneden et Charles Julin: La spermatogénèse chez l'*Ascaride mégalocéphale*. Bull. de l'Académie de Belgique. Année 53, ser. 3, t. 7.
2. M. Nussbaum: Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 23, 1884.

3. O. Hertwig: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für zelluläre Streitfragen. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 36, 1890.
 4. A. Brauer: Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 42, 1893.
 5. Mich. v. Lenhossek: Untersuchungen über Spermatogenese. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 51, 1898.
 6. E. Fürst: Über Centrosomen bei *Ascaris megalocephala*. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 52, 1898.
 7. Schneider: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Fischer, Jena, 1900.
 8. Van Beneden: Recherches sur la fécondation. Archives de biologie, vol. IV, fasc. II et III.
 9. K. Kostanecki und M. Siedlecki: Über das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 48, 1897.
 10. Th. Boveri: Zellenstudien. Hefte I, II, III, IV.
 11. Munc k: Über Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 9, 1858.
 12. R. v. Erlanger: Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 49, 1897.
 13. M. Heidenhain: Neue Untersuchungen über die Zentralkörper etc. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 43, 1894.
 14. K o t z o f f: Untersuchungen über Spermien und Spermatogenese bei Decapoda. Anat. Anzeig. 1904.
 15. Benda: Die Mitochondria. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 12, 1902.
 16. V. Häcker: Über generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kernteilungsbilder. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 43, 1894.
 17. Von Wasilewsky: Die Keimzone in den Genitalschläuchen von *Ascaris megalocephala*. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 41, 1893.
 18. Montgomery: The heterotypic Maturation of Mitosis in Amphibia and its general Significance. Biol. Bull. Bd. IV, 1903.
 19. A. und K. E. Schreiner: Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anzeiger, Bd. 24, No. 22, 1904.
 20. Th. Boveri: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena, Fischer, 1904.
 21. Luigi Sala: Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Ascaris megalocephala*. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 44, 1895.
-

Erklärung der Figuren auf Tafel XXII bis XXIV.

Fig. 8. (ausgeführt nach einem Celloidinpräparat) Leitz $\frac{1}{12}$, Öl-Immersion, tub. 160 mm, Zeichenapparat von Leitz. Alle übrigen Zeichnungen sind mit Hilfe desselben Apparates, derselben Linse, aber bei ganz ausgezogenem Tubus ausgeführt worden.

Ascaris megaloccephala var. *univalens*.

- Fig. 1. Ein homogenes Chromatinklumpchen am Anfang der Wachstumszone.
- Fig. 2. Übergang zum folgenden Stadium. In den drei rechts gelegenen Zellen bilden sich perlenschnurartige Fäden.
- Fig. 3. Drei Zellen, in deren Kernen das gesamte Chromatin perlenschnurartige Fäden bildet.
- Fig. 4. Drei Zellen, in denen die perlenschnurartigen Fäden sich aneinander zu legen beginnen.
- Fig. 5. Drei Zellen am Ende des Stadiums der Zusammenschmelzung der Fäden.
- Fig. 6. In beiden Zellen bildet das Chromatin eine sternförmige Masse, in der einzelne Fäden nicht unterscheidbar sind.
- Fig. 7. Auftreten von grösseren und intensiv sich färbenden Körnern an den Enden der Fortsätze der sternförmigen Masse.
- Fig. 8. Stadium der Bildung von Chromosomenenden.
- Fig. 9. Zwei Zellen desselben Stadiums. Teilung des Kernkörperchens.
- Fig. 10. Drei Zellen des folgenden Stadiums. In den zwei Zellen rechts hat sich das Kernkörperchen in einen Haufen kleinerer Kernkörperchen umgebildet, die sich noch intensiv mit Heidenhain'schem Hämatoxylin färben und unmittelbar am Chromatinbalken lagern.
- Fig. 11. Ein Haufen von weniger intensiv sich mit Heidenhain'schem Hämatoxylin färbenden Kernkörperchen, der sich in der Zelle rechts vom Chromatinbalken trennt.
- Fig. 12. bis 24. Verschiedene Formen von Chromatinbalken sowie Haufen von Kernkörperchen.
- Fig. 25 bis 30. Spermatogonien am Beginn des Auftretens von Granulationen.
- Fig. 31. Spermatogonie mit nicht vollständig entwickelten Granulationen und mit verkürztem Chromatinbalken.
- Fig. 32. Spermatogonie, deren Körper vollständig mit Granulationen ausgefüllt ist. Im Protoplasma treten grössere Mikrosomen auf.
- Fig. 33. Weitere Entwicklung der grösseren Mikrosomen.
- Fig. 34. Beginn der Bildung von ovalen Granulationen und protoplasmatischen Stäbchen.
- Fig. 35. 36, 37. Nacheinanderfolgende Veränderungen des Chromatinkörperchens vor der Ausbildung endgültiger Chromosomen.
- Fig. 38. Beide Chromosomen stellen zwei in der Länge gespaltene Bänder, mit ihren Mittelstücken verbunden und an den Enden voneinander abweichend. Ausser dem Kernkörperchen noch eine Lininsphäre im Kerne zu sehen.
- Fig. 39. Chromosomen am Beginn der Verkürzung, die Lininsphäre reduziert, aber im Protoplasma noch keine Spur von Centrosomen zu finden.
- Fig. 40. Auseinanderweichen der Centrosomen.

- Fig. 41. Die Centrosomen erreichen die Pole, die Sphären nehmen eine kugelige Form an. Ausser den in den Granulationen eingeschlossenen Stäbchen, im Protoplasma noch zwei keilförmige Stäbchen zu sehen.
- Fig. 42. und 43. Bildung von Zacken an den Chromosomen sowie Verengerung des Kernumfanges.
- Fig. 44. Chromosomenzacken nach Auflösung der Kernmembran.
- Fig. 45. Verdickungen in der Mitte der Verbindungsfäden, Spermatozytenteilung I. Ordnung.
- Fig. 46. Zwischenkörperchen.
- Fig. 47. Teilung der Spermatozyten II. Ordnung. Auftreten von mit Bordeaux gefärbten Körnern in den peripherischen Schichten der Sphäre; Centriol.
- Fig. 48. Teilung des Spermatidencentriols.
- Fig. 49. und 50. Zwei Cytophorschubstanz ausscheidende Spermatiden.
- Fig. 51. Zwei Spermatiden der Vierergruppe mit derselben zugehörigen Cytophorschubstanz.
- Fig. 52. Erstes Stadium der Veränderung der Granulationen.
- Fig. 53. Zweites Stadium der Granulationenveränderung.
- Fig. 54. Drittes Stadium der Granulationenveränderung.
- Fig. 55. Viertes Stadium derselben Erscheinung.
- Fig. 56, 57. Fünftes Stadium derselben Erscheinung. Fig. 56. wiedergegeben nach einem Präparat, in dem aus den Granulationen die Färbung vollständig ausgewaschen wurde, um die Verteilung des körnigen Protoplasmas sichtbarer hervortreten zu lassen.
- Fig. 58, 59. Endgültige Umwandlung der Granulationen in grössere Kugeln, in einer Schicht an der Oberfläche des Zellkörpers gelegen.
- Fig. 60. *a, b, c.* *a* und *c* = Spermatiden, zur Übertragung in den Uterus fertig. *b* = Kopffortsatz. Anblick von oben; in der Tiefe lagert ein Kern, an der Peripherie des Kopffortsatzes haben die Chromatoidbildungen die Gestalt eines Netzes.
- Fig. 61. und 62. Panzer der Spermatiden.
- Fig. 63. Nahrungsepithelzellen im Uterus des Weibchens.
- Fig. 64. und 65. Spermatozoidentypen vor dem Auftreten des glänzenden Kegels.
- Fig. 66—69. Beginn der Ausbildung des glänzenden Kegels.
- Fig. 70—73. Verschiedene Formen desselben.
- Fig. 74. Reifes Spermatozoid, das soeben seine Verbindung mit dem Ausläufer der Nahrungszelle eingebüsst hat.
- Fig. 75. und 76. Vollkommen reife und endgültig ausgebildete Spermatozoiden.

Ascaris megal. var. bivalens.

- Fig. 77. Zellen am Anfang der Wachstumszone. In drei Zellen hat sich die Struktur des ruhenden Kernes erhalten, in den anderen drei bildet das Chromatin einen Haufen, der von einem hellen Raume umgeben ist.
- Fig. 78. und 79. Verschiedene Formen von Chromatinklumpchen.
- Fig. 80. Bildung perlenschnurartiger Fäden. Die drei abgebildeten Zellen stellen nacheinanderfolgende Stufen dieses Stadiums dar.

- Fig. 81 und 82. Vollkommen entwickelte perlenschnurartige Fäden. Fig. 81 gibt die Gestalt einer Hälfte der Kernoberfläche wieder. Fig. 82, alle fünf Kerne sind perspektivisch abgebildet.
- Fig. 83. Aneinanderlegen der Fäden, paarweise.
- Fig. 84. Auftreten von exzentrisch gelagertem Häufchen von Chromatinkörnchen.
- Fig. 85—89. Nacheinanderfolgende Umwandlungen dieses Häufchens. In Fig. 82 und 89 — doppelte Kernkörperchen.
- Fig. 90. Spaltung der Chromatinkörner.
- Fig. 91. Stadium der Kette, aus gespaltenen Chromatinkörnern bestehend.
- Fig. 92. Differenzierung der Körner in zwei Gruppen.
- Fig. 93—98. Nacheinanderfolgende Umwandlungen der Chromatingruppen.
- Fig. 99. Auftreten von Centrosomen.
- Fig. 100. Bildung von Chromosomenzacken noch innerhalb des Kernes.
- Fig. 101. Teilung des Spermatidencentriols.
- Fig. 102 und 103. Auseinandergehen der Centriolen.
- Fig. 104. Spermatide, Cytophosphorsubstanz ausscheidend.
- Fig. 105. Vollkommen entwickelte Spermatide mit zentralem körnigem Protoplasma sowie mit chromatoiden Bildungen im Kopffortsatze.
- Fig. 106, 107, 108. Verschiedene Formen von Spermatidenpanzern.

Abweichende Formen von Samenbildung bei *Asc. meg.* var. *bivalens*.

- Fig. 109—126. Spermatogenese ohne Bildung von Chromatingruppen.
- Fig. 109. Längsspaltung der Chromatinfäden und -Körner. Das grosse Körperchen im Zentrum ein Kernkörperchen.
- Fig. 110, 111. Differenzierung von vier einzelnen längsgespaltenen Fäden.
- Fig. 112, 113. Endformen von Kernen vor Erscheinen des Centrosomas.
- Fig. 114. Teilung des Centrosoms.
- Fig. 115. Verteilung der Chromatinteilchen, nachdem die Centrosomen die entgegengesetzten Kernpole erreicht haben.
- Fig. 116—119. Deformation der Äquatorialplatte der Spermatozyten I. Ordnung.
- Fig. 120. Auseinandergehen der Tochterplatten der Spermatozyten I. Ordnung.
- Fig. 121. Chromatinfäden zwischen den auseinandergerückten Tochterplatten.
- Fig. 122. Nachträgliche Fragmentation der Chromosomen nach der Teilung der Spermatozyten I. Ordnung.
- Fig. 123. Verschmelzung der Chromatinkörner in den Spermatozyten II. Ordnung zu paarigen Fäden.
- Fig. 124, 125. Zwei nacheinanderfolgende Phasen des Auseinanderrückens der Tochterplatten in den Spermatozyten II. Ordnung.
- Fig. 126. Zwei nebeneinander liegende Spermatiden.
- Fig. 127. Abnorme Kernlagerung in den Spermatozyten I. Ordnung.
- Fig. 128. Chromosomen mit verdünnten und paarweise verbundenen Enden.
- Fig. 129. Hohle Centrosomen.
- Fig. 130. Zwei in der Teilung begriffene Spermatozyten II. Ordnung. Die Lage der Zellen sowie der Centrosomen entspricht den Winkeln eines Tetaräders, die Zeichnung zeigt die optischen Schnittflächen auf der Höhe der Centrosomen.