

(Aus dem anatomischen Institut in Kiel).

Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*.

Von

Dr. **Friedrich Meves.**

Hierzu Tafel I—VIII und 30 Figuren im Text.

Die Spermien sind bekanntlich umgewandelte Zellen. Im allgemeinen gilt von ihnen der Satz, dass sie als solche alle Bestandteile von Zellen ganz, wenn auch in veränderter Form, in sich enthalten.

Von dieser Regel giebt es aber, wie ich zeigen werde, Ausnahmen, und zwar besonders bei solchen Tieren, bei denen zwei von einander verschiedene Formen von Spermien nebeneinander vorkommen.

Bis vor kurzem war ein Dimorphismus der Samenelemente nur bei *Paludina vivipara* und bei einer Anzahl verwandter Prosobranchier festgestellt.

Alle übrigen Angaben, welche bis dahin über das Vorkommen zweier verschiedener Formen von Spermien bei einem und demselben Tier gemacht waren, haben sich als irrtümlich erwiesen, nicht nur die ältern, welche man bei M. v. Brunn (84, S. 473) zusammengestellt findet, sondern auch neuere von v. Bardeleben (97), welche die Beuteltiere und den Menschen betreffen.¹⁾

¹⁾ Nils Holmgren (01) glaubt in einer kürzlich erschienenen Mitteilung bei einem Käfer, *Staphylinus*, die Existenz von zwei in Aussehen und Genese verschiedenen Spermatogonienarten (er bezeichnet sie als „Ur-spermatogonien I und II“) konstatiert zu haben. Die Spermien von *Staphylinus* gleichen zwar einander gänzlich, jedoch ist nach Holmgren anzunehmen, dass sie auf Grund ihrer Abstammung von zwei verschiedenen Spermatogonienarten, auch „morphologisch und physiologisch ungleichwertig“ sind.

Selbst wenn die Angabe Holmgrens von der Existenz zweier verschiedener Spermatogonienarten bei *Staphylinus* sich bestätigen sollte, was ich einstweilen noch stark bezweifle, so bleibt der Dimorphismus der Spermien doch bloss ein angenommener, so lange nicht zwei verschiedene Spermienformen wirklich nachgewiesen sind.

1900 habe ich dann einen weitem unzweifelhaften Fall von Dimorphismus der Spermien bei einem Schmetterling *Pygaera* aufgefunden, wovon ich bereits in demselben Jahr kurz Mitteilung gemacht habe.

In der vorliegenden Arbeit habe ich die Spermatogenese von *Paludina* vollständig, diejenige von *Pygaera* teilweise dargestellt.

Ich habe dabei folgende Einteilung zu Grunde gelegt.

A. *Paludina*.

I. Einleitung.

II. Untersuchungsmethode.

III. Ueber die Generationsfolge der Samenzellen

IV. Vermehrungsperiode.

V. Entwicklung der eupyrenen Spermien.

1. Wachstumsperiode.

2. Reifungsperiode.

a. Reifungsteilungen.

b. Zur Frage nach dem Vorkommen von sog. Reduktionsteilungen.

c. Histogenese der eupyrenen Spermien.

VI. Entwicklung der wurmförmigen Spermien.

1. Wachstumsperiode.

2. Reifungsperiode.

a. Reifungsteilungen.

b. Rückblick auf die Reifungsteilungen der oligopyrenen Spermien. Zur Nomenclatur der cellulären Centren und der sie umgebenden Hüllen.

c. Histogenese der oligopyrenen Spermien.

B. *Pygaera*.

I. Einleitung.

II. Untersuchungsmethode.

III. Ueber die Generationsfolge der Samenzellen.

IV. Entwicklung der apyrenen Spermien (vom Beginn der ersten Reifungsteilung an).

1. Reifungsteilungen.

2. Histogenese der apyrenen Spermien.

C. Zur Frage nach der physiologischen Bedeutung der oligopyrenen und apyrenen Spermien.

A. Paludina.

(Tafel I—V).

Einleitung.

Bei Paludina hat zuerst v. Siebold im Jahre 1837 konstatiert, dass hier zwei verschiedene Arten von Samenfäden vorkommen, welche er als haarförmige und wurmförmige unterschieden hat.

Beide Arten von Samenfäden sind an Gestalt und Grösse sehr von einander verschieden (in Fig. 55 habe ich eine haarförmige, in Fig. 120 eine wurmförmige Spermie von Paludina abgebildet). Derjenige Punkt aber, in welchem sie sich prinzipiell unterscheiden, ist folgender.

Die haarförmigen Samenfäden sind ganz nach dem gewöhnlichen Spermientypus gebaut; vor allem sind sie mit einem Kopf versehen, in welchen das sämtliche Chromatin des Spermatidenkerns übergegangen ist. Die wurmförmigen Samenfäden dagegen unterscheiden sich von den haarförmigen und den bei den übrigen Tieren in nur einer Form vorkommenden Spermien dadurch, dass sie nicht die sämtliche ihnen zukommende Kernsubstanz, sondern nur einen geringen Teil derselben besitzen.

Auf Grund dieser Differenz kann man die haarförmigen Samenfäden auch als eupyrene, d. h. mit „ordentlichem“ Kern versehene (von $\epsilon\upsilon$ und $\pi\upsilon\rho\eta$ Kern), die wurmförmigen dagegen als oligopyrene, mit wenig Kern versehene, bezeichnen.

Diese Ausdrücke, welche Herr Geh. Rat Waldeyer die Güte hatte, mir an Stelle von gleichsinnigen aber weniger wohlklingenden, die ich selbst gebildet hatte¹⁾, vorzuschlagen, sind den alten Namen „haarförmige“ und „wurförmige“ Samenfäden aus folgenden Gründen vorzuziehen. Erstens wird durch die neuen Bezeichnungen sofort auf denjenigen Punkt hingewiesen, welcher aller Wahrscheinlichkeit nach als der Hauptdifferenzpunkt zwischen beiden Arten von Spermien anzusehen ist. Die bisher gebräuchlichen Namen „haarförmige“ und „wurförmige“ Spermien besagen in dieser Hinsicht nichts. Zweitens haben die

¹⁾ Ich hatte gebildet: „karyoche“ (von $\kappa\alpha\rho\upsilon\sigma$ und $\epsilon\chi\omega$) und „oligo-karyoche“ Spermien; abgesehen davon, dass diese Bezeichnungen wenig wohlklingend sind, war an ihnen auszusetzen, dass $\kappa\alpha\rho\upsilon\sigma$ im Neugriechischen nicht Kern, sondern Nuss bedeutet.

oligopyrenen Spermien bei den Verwandten von *Paludina* derartige Formen, wie ein Blick auf die Abbildungen von Brock (87) und Koehler (88) zeigt, dass man sie wenigstens von vornherein nicht als „wurmformig“ bezeichnen würde (vergl. die Textfiguren Ia, b und c).

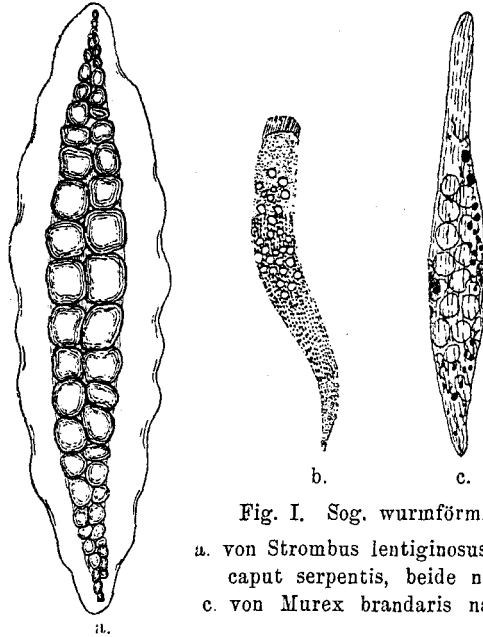


Fig. I. Sog. wurmförmige Spermien

a. von *Strombus lentiginosus*, b. von *Cypraca caput serpentis*, beide nach Brock;
c. von *Murex brandaris* nach Koehler.

Ich habe mich im Folgenden nicht darauf beschränkt, die Entwicklung der mich in erster Linie interessierenden oligopyrenen Samenfäden von *Paludina* zu schildern, sondern habe die gesamte Spermatogenese dieses Tieres im einzelnen dargestellt; erstens, weil es mir notwendig erschien, die von früheren Untersuchern begangenen Irrtümer zu berichtigen und die von ihnen gelassenen Lücken auszufüllen; sodann, weil ich zeigen wollte, dass die eupyrenen Spermien durchaus auf derselben Stufe stehen wie die nur in einer Form vorhandenen Samenfäden der übrigen Tiere.

II. Untersuchungsmethode.

Meine Untersuchung des *Paludinahodens* wurde hauptsächlich an Material angestellt, welches in Hermann'schem Gemisch

fixiert war. Zur Färbung benutzte ich vorwiegend Eisenhämatoxylin.¹⁾

Fast sämtliche Figuren der Tafeln I—V sind nach Präparaten gezeichnet, die auf diese Weise hergestellt sind.

Das Hermann'sche Gemisch leistet in Bezug auf die Erhaltung der chromatischen Strukturen bekanntlich nicht ganz so gutes, wie das Flemming'sche. Jedoch habe ich die Fixierung in Hermann'schem Gemisch in den meisten Fällen vorgezogen, weil man bei Anwendung des Flemming'schen und nachfolgender Tinktion mit Eisenhämatoxylin leicht die Mitochondrien mitgefärbt erhält. Letzteres suchte ich zu vermeiden, weil es mir bei der vorliegenden Arbeit besonders darauf ankam, die Centrialkörper in ihrem höchst interessanten Verhalten bei den Reifungsteilungen der oligopyrenen Spermien zu verfolgen, was durch eine Mitfärbung der Mitochondrien unmöglich gemacht worden wäre.

Von andern Fixierungsmitteln habe ich mit einigermassen gutem Erfolg Sublimat-Eisessig und Sublimat-Alkohol-Eisessig angewandt. Zur Tinktion der auf diese Weise vorbehandelten Präparate brauchte ich dieses Mal vorwiegend die Ehrlich-Biondische Dreifarbenmischung. Durch Eisenhämatoxylin erhält man auch nach diesen Fixierungen leicht Färbungen der Mitochondrien²⁾.

Als gänzlich ungeeignet für die Fixierung hat sich mir reines Sublimat erwiesen, welches Auerbach (96) für seine Untersuchung des Paludinahodens fast ausschliesslich angewandt hat.

Auerbach sah sich, erst nachdem er seine Untersuchung an Sublimatmaterial durchgeführt hatte, mit Rücksicht auf einige Angaben von Platner (89. 1) veranlasst, auch Flemming'sche Mischung anzuwenden. Er giebt an, dass diese letztere einen „gewissen Grad von Aufquellung der Zellen“ verursache, die jedoch, da sie nicht mit eingreifenden Strukturveränderungen verbunden sei, nichts schade, sondern eher die Untersuchung

¹⁾ Vor der Färbung wurden die Schnitte meistens mehrere (bis 24) Stunden in Terpentin aufgestellt.

²⁾ Die Präparate, welche meiner vor zwei Jahren veröffentlichten Arbeit über die Mitochondrien des Paludinahodens zu Grunde liegen, waren mit Sublimat-Eisessig fixiert und mit Eisenhämatoxylin (nach Bordeaux-Vorfärbung) tingiert.

erleichtere, freilich bei Messungen der Zellen in Rechnung zu ziehen sei.

Die Wahrheit ist, dass reines Sublimat auf die Zellen des Paludinahodens stark schrumpfend wirkt.

Auerbach giebt den Durchmesser der grössten hier vorkommenden Zellen nach Messung an Sublimatpräparaten auf 13—14 μ an. Thatsächlich aber beträgt ihre Grösse am frischen (gegen Druck geschützten) Präparat gemessen c. 30 μ . Genau die gleiche Grösse haben sie an Material, das in Flemmingschem oder Hermann'schem Gemisch fixiert ist.

Die durch Sublimat herbeigeführte Schrumpfung ist also eine ganz enorme; während die Osmiumgemische eine nachweisbare Aenderung der Zellengrösse nicht verursachen.

III. Ueber die Generationsfolge der Samenzellen.

Die Feststellung der Generationsfolge der Samenzellen bei Paludina wird durch die gleichzeitige Entwicklung der beiden Formen von Samenfäden in einen und denselben Hodenschläuchen ausserordentlich erschwert.

Man erleichtert sich seine Aufgabe erheblich, wenn man von dem ausgeht, was Van Beneden und O. Hertwig zuerst an einem sehr günstigen Objekt, der Hodenröhre von Ascaris, ermittelt haben.

Van Beneden und O. Hertwig fanden, dass die Entwicklung der Samenzellen in drei Perioden zerfällt. Die erste Periode ist die sog. Vermehrungsperiode, in welcher die aus den embryonalen Keimzellen hervorgegangenen Ursamenzellen sich durch häufig wiederholte Teilung vermehren. Auf diese Periode folgt eine zweite, die sog. Wachstumsperiode, in welcher keine Teilungen mehr stattfinden, sondern in welcher die durch die zahlreichen Teilungen der Vermehrungsperiode klein gewordenen Zellen wieder zu mehr oder minder beträchtlicher Grösse heranwachsen. Nach Ablauf der Wachstumsperiode treten die Zellen als sog. Spermatocyten in die dritte oder Reifungsperiode ein; hier machen sie zwei mitotische Teilungen durch, zwischen denen ein Ruhestadium des Kerns ausfällt. Nach Ablauf der zweiten Teilung (als sog. Spermatiden) erleiden sie komplizierte histologische Veränderungen, durch welche sie in Samenfäden umgewandelt werden.

Diese Einteilung, deren Allgemeingültigkeit schon durch viele Untersuchungen festgestellt wurde, findet auch auf Paludina Anwendung.

Und zwar ist bei Paludina die Vermehrungsperiode, während welcher die Ursamenzellen (Spermatogonien) sich durch wiederholte Teilung vermehren, den Ahnenzellen beider Arten von Samenfäden gemeinschaftlich.

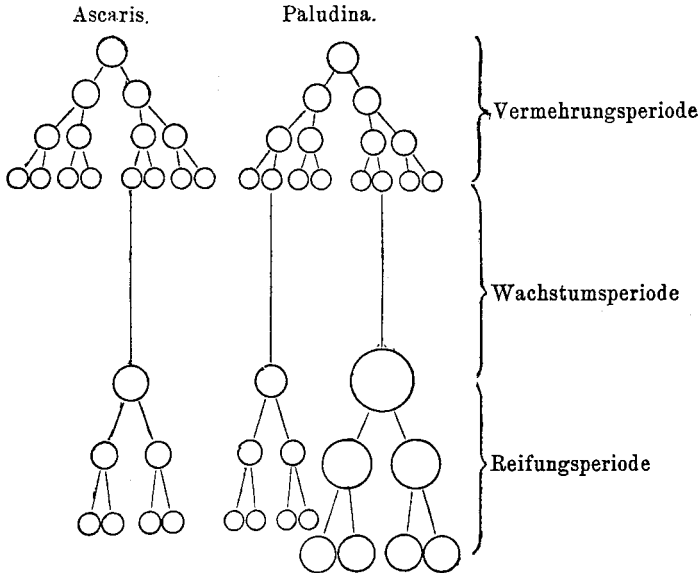


Fig. II.

Erst mit dem Eintritt in die zweite oder Wachstumsperiode geht die Entwicklung auseinander. Von den Ursamenzellen der letzten Generation erfahren die einen während der Wachstumsperiode eine verhältnismässig geringe, die andern dagegen eine ausserordentlich starke Grössenzunahme.

Die Zellen beider Reihen treten darauf (als Spermatocyten) in die Reifungsperiode ein und teilen sich zweimal hintereinander. Die Spermatiden der einen Reihe, die Enkel derjenigen Zellen, welche sich während der Wachstumsperiode verhältnismässig wenig vergrössert haben, wandeln sich in eupyrene Samenfäden um, während die Spermatiden der andern Reihe zu oligopyrenen Samenfäden werden.

Ich darf den Leser bitten, im Anschluss an obiges einen Blick auf die beigegebenen Tafeln zu werfen.

Fig. 1 (Taf. I) zeigt einen Hodenschlauch bei schwacher Vergrößerung; Fig. 2 und 3 sind Teile der Schlauchwandung; bei stärkerer Vergrößerung abgebildet.

Es bedeutet:

- spg.* = Spermatogonien;
- p i. T.* = Spermatogonien in Teilung;
- spc. I. e.* = Spermatocyten erster Generation, aus der Entwicklungsreihe der eupyrenen Spermien;
- spc. II. e* = solche zweiter Generation;
- spt. e* = Spermatiden eupyrener Spermien;
- e. sp.* = eupyrene Spermien;
- spt.e.i. E.* = Spermatiden eupyrener Spermien in Entwicklung;
- aux. o* = Auxocyten (d. h. Zellen der Wachstumsperiode) aus der Entwicklungsreihe der oligopyrenen Spermien;
- spc. I. o.* = Spermatocyten erster Generation aus der Entwicklungsreihe der oligopyrenen Spermien;
- spc. II. o.* = solche zweiter Generation;
- spt. o.* = Spermatiden oligopyrener Spermien;
- spt.o.i. E.* = Spermatiden oligopyrener Spermien in Entwicklung
- o. sp.* = oligopyrene Spermien;
- k. bz.* = Basalzellenkern.

In Fig. 4—15 ist die Vermehrungsperiode, in Fig. 16—55 die Entwicklung der eupyrenen Spermien, in Fig. 56—120 diejenige der oligopyrenen Spermien darstellt.

Den frühern Untersuchern des Prosobranchierhodens, Max v. Brunn,¹⁾ Koehler und Auerbach, ist es nicht gelungen, über die Aufeinanderfolge der Zellgenerationen auch nur annähernd ins Klare zu kommen.

v. Brunn darf man dieses um so weniger verübeln, als er noch zu einer Zeit (1884) gearbeitet hat, wo die Generationsfolge bei *Ascaris* noch nicht festgestellt war.

Die Arbeiten von Koehler (88) und Auerbach (96) stellen gegenüber derjenigen v. Brunns kaum in irgend eine Beziehung einen Fortschritt dar.

Auerbach hat seine Abhandlung erst im Jahre 1896 veröffentlicht. Trotzdem hat er es unterlassen, sich die Frage vorzulegen, ob und in welcher Weise die von Van Beneden und O. Hertwig bei *Ascaris* gewonnene Erkenntnis für die Spermatogenese von *Paludina* verwertet werden könnte. Für sich selbst

1) Die ältere Litteratur von v. Siebold bis Duval ist in der vorliegenden Arbeit unberücksichtigt geblieben; sie findet sich bei M. v. Brunn in vortrefflicher Weise zusammengestellt und besprochen.

aber hat er ebenso wenig wie v. Brunn und Koehler vermocht zu einem auch nur einigermaßen richtigen Resultat zu kommen.

Die genannten drei Autoren, v. Brunn, Koehler, Auerbach, beschreiben übereinstimmend als Ausgangsstadium der Entwicklung freie, im Cytoplasma der sog. Basalzellen gelegene Kerne, über deren Herkunft sie in unten zu besprechender Weise differieren.

Diese Kerne wandern, nach v. Brunn, nachdem sie sich einmal oder zweimal geteilt haben, nach Koehler und Auerbach ohne vorherige Teilung, aus dem Cytoplasma der Basalzellen aus, wobei sie sich mit einem Mantel von Zellsubstanz umgeben¹⁾.

Nach ihrer Entstehung sollen die Zellen sich nun folgendermaßen weiter entwickeln.

Die einen Zellen teilen sich nach v. Brunn noch einmal, nach Koehler wiederholt, nach Auerbach viermal, und werden dann zu eupyrenen Samenfäden.

Die andern Zellen dagegen wandeln sich direkt zu oligopyrenen Spermien um. Nach Auerbach wird diese Umwandlung eingeleitet durch eine Mitose, die aber nicht zur Zellteilung führt, sondern kurz vor dem Dispiremstadium zum Stillstand kommt.

Auerbach sucht seine Meinung, dass diejenigen Samenzellen, welche zur Entwicklungsreihe der eupyrenen Spermien gehören, bis zum Spermatidenstadium vier mitotische Teilungen durchmachen, durch Messungen der Samenzellen zu begründen. Er fand an seinen Sublimatpräparaten einschliesslich der Spermatogonien fünf Grössenstufen von folgenden Durchmessern: 1) 13—14 μ 2) 10—11 μ 3) 8—9 μ 4) 6—7 μ 5) 5—6 μ . Berechnet man die Volumina, so ergibt sich nach Auerbach, dass das Volumen jeder Tochterzelle der Hälfte des Volumens ihrer Mutterzelle gleich ist; wodurch sich die Annahme der fünf Zellgenerationen vollends bewähren soll.

Es braucht wohl kaum gesagt zu werden, dass die Meinung Auerbachs, man könne durch Grössenmessung die Zahl der Zellgenerationen von der Spermatogonie bis zur Spermatide bestimmen, durchaus irrtümlich ist. Im Hoden keines einzigen

¹⁾ Näheres hierüber im nächsten Kapitel (Vermehrungsperiode).

Tieres liegt eine kontinuierliche Grössenabnahme vor; was damit zusammenhängt, dass zwischen dem Spermatogonien- und dem Spermatocytenstudium die Wachstumsperiode eingeschaltet ist. Die Spermatocyten sind daher stets grösser als die letzte Generation der Spermatogonien; dagegen sind sie bei einem Tier grösser, bei einem andern kleiner als die ersten Generationen derselben Zellen. Deshalb muss man bei Bestimmung der Generationsfolge vor allem die morphologischen Charaktere der Zellen berücksichtigen.

Hinsichtlich der übrigen Angaben der Autoren beschränke ich mich darauf, auf meine oben gegebene Darstellung zu verweisen.

IV. Vermehrungsperiode.

Der Hoden von *Paludina* setzt sich aus einer grossen Anzahl von Blindschläuchen zusammen.

Die zarte Bindegewebswand dieser Blindschläuche ist bedeckt von abgeplatteten riesigen Zellen, welche anscheinend ein Syncytium bilden.

Diese Zellen sind die „Basalzellen“ von Platner, welche den Sertoli'schen oder Stützzellen des Säugetierhodens homolog sind.

Entsprechend der Zellengrösse sind auch die Kerne sehr gross und dabei reich an Chromatin; häufig sind sie eingeschnürt, sodass sie ein lappiges Aussehen haben.

Das Cytoplasma enthält zahlreiche, im frischen Zustand stark gelbe Kügelchen, welche durch Osmiumsäure geschwärzt werden.

Ausserdem finden sich in dem Cytoplasma der Basalzellen andere Zellen eingebettet, grössere mehr vereinzelt und kleinere in verschiedenen grossen Nestern zusammengelagert.

Diese Zellen sind die Ursamenzellen oder Spermatogonien.

Die vereinzelt liegenden grössten Zellen gehören der ersten Generation der Spermatogonien an. Sie liegen mit Vorliebe in der Nähe des Kerns einer Basalzelle. Häufig sind sie ihm so dicht angelagert, dass sie einen Eindruck an ihm verursachen. Zuweilen findet man sie auch unter den Basalzellenkern, zwischen ihm und die Bindegewebswand des Hodenschlauchs, hineingeschoben.

Diese Zellen der ersten Generation teilen sich nun zu wiederholten Malen auf dem Wege der Mitose. Sie gelangen dabei entweder aus dem Cytoplasma der Basalzelle heraus oder aber bleiben innerhalb desselben liegen.

Im ersten Fall teilen sie sich an der mit den Basalzellen belegten Innenwand des Hodenschlauchs weiter und bilden hier einen Zellhaufen. Im zweiten Fall entstehen im Cytoplasma der Basalzelle die vorhin erwähnten Nester, deren Zellen um so zahlreicher und zugleich kleiner sind, je häufiger sie sich durch Teilung vermehrt haben. Die Nester drängen sich schliesslich ebenfalls nach innen aus dem Basalzellenplasma über die innere Peripherie desselben heraus.

Das Cytoplasma der Spermatogonien ist nur sehr spärlich vorhanden, sodass man von den in den Basalzellen eingebetteten Spermatogonien, zumal bei schwächerer Vergrösserung, glauben kann, es handle sich um freie Kerne.

Die Kerne sind bei den spätern Spermatogoniengenerationen meistens länglich und etwas eingeschnürt, bei den frühern dagegen weisen sie stark zerklüftete Formen (Maulbeerformen) auf.

Dieses zerklüftete Aussehen darf nicht auf Amitose bezogen werden; denn man findet nichts davon, kann im Gegenteil leicht konstatieren, dass die Spermatogonien auch der frühern Generationen sich durch Mitose teilen.

Ebensowenig aber steht die Maulbeerform der Kerne zur Mitose in irgend einer Beziehung¹⁾.

¹⁾ Ich erwähne dieses nur deswegen, weil Nussbaum (02) kürzlich die Behauptung aufgestellt hat, dass die maulbeerförmigen Kerne bei Amphibien in den Anfang einer Mitose hineingehören.

Nussbaum stützt sich dabei auf Beobachtungen, die er am lebenden Ei von *Rhabditis nigrovenosa* gemacht hat. Er will hier direkt wahrgenommen haben, dass die Kerne bei der Vorbereitung zur Mitose ein maulbeerförmiges Stadium durchlaufen.

Was zunächst diese letztere Angabe anlangt, so möchte ich sie entschieden für irrtümlich halten. Die gelappten Kernformen, welche in den Furchungszellen von *Rhabditis* zu beobachten sind, stehen nicht am Anfang, sondern am Ende einer Mitose und gehören demnach in dieselbe Kategorie wie die maulbeerförmigen Kerne, welche in sich furchenden Eiern von Wirbellosen und Wirbeltieren vielfach beschrieben worden sind. Die ältere Litteratur dieses Gegenstandes bis 1896 findet sich bei Henneguy (*Leçons sur la cellule*, Paris 1896, S. 317 u. folg.) zusammengestellt.

Soviel aber ist sicher: Die zerklüfteten Kerne der Furchungszellen sind wenigstens noch „in die Reihe der mitotischen Prozesse“ einzubeziehen. Von denjenigen der Spermatogonien dagegen kann dieses nicht gelten; sie haben zur Mitose absolut keine Beziehung.

Im Salamanderhoden beginnen, wie auch Nussbaum bekannt sein

Der Verlauf der Mitose bei den Spermatogonien zeigt durchaus keine Besonderheiten. Die Anzahl der Chromosomen beträgt 14. Die Zahl der auftretenden Generationen von Spermatogonien lässt sich hier wie anderswo höchstens abschätzen. Möglicherweise ist sie überhaupt keine bestimmte. Jedenfalls treten nicht nur zwei oder drei, sondern häufig wiederholte Teilungen auf.

Die bisherigen Untersucher des Prosobranchierhodens haben von den im Wandungsplasma liegenden Spermatogonien nur die Kerne gesehen.

Die Kerne sollen ihrerseits nach v. Brunn nicht durch Teilung von ihresgleichen entstehen, sondern von den Basalzellenkernen abstammen.

Die Basalzellenkerne sollen durch direkte, multiple Teilung eine Anzahl Tochterkerne liefern, und zwar dadurch, dass sich Teile des Kerns einfach abschnüren, nachdem sie sich ein wenig vorgewölbt haben. Die abgeschnürten Tochterkerne von der Struktur ihres Mutterkerns, doch ihm gegenüber nur klein und rund, liegen in dessen Umgebung in das Protoplasma eingebettet.

Die Kerne erfahren darauf innerhalb des Wandungsplasmas eine mitotischen Teilung, der sich wahrscheinlich noch eine zweite anschliesst, und ergänzen sich dann zu vollständigen Zellen, indem sie über die innere Peripherie des Basalzellenplasmas hinausdrängen, welches sich jedem Kern in Gestalt eines Mantels anlegt.

Von diesem Stadium an entwickeln sie sich nach v. Brunn in der im vorigen Kapitel referierten Weise weiter.

muss, die grossen Spermatogonien mit maulbeerförmigen Kernen reichlich erst im Herbst, also nach der Periode der Zellvermehrung, aufzutreten. In den Winterhoden mit vollständiger Teilungsruhe haben fast alle grossen Spermatogonien maulbeerförmige Kerne. Im Frühjahr findet dann, vor Eintritt der Reproduktionsperiode, wieder eine Ausrundung der Kerne statt. Erst nachdem diese Ausrundung sich vollzogen hat, fangen die grossen Spermatogonien an sich zu teilen; ganz ausnahmsweise mag auch einmal eine Zelle mit noch nicht vollständig ausgerundetem Kern in Mitose treten.

In den Spermatogonien des Salamanders hat demnach die Maulbeerform mit der Mitose nichts zu thun; sie kennzeichnet vielmehr einen exquisiten Ruhezustand der Kerne.

Gegen eine amitotische Teilung der Basalzellenkerne hat sich dann Platner (85) auf Grund seiner Beobachtungen bei Lungenschnecken (*Arion* und *Helix*) ausgesprochen.

Auch Koehler hat bei *Murex* nichts davon finden können. Er beschreibt unregelmässig im Basalzellenplasma verstreute Kerne, welche dann auswandern, wobei sie einen Teil des Basalzellenplasmas mit sich nehmen.

Auerbach trägt dagegen kein Bedenken, sich v. Brunn in der Annahme einer amitotischen Proliferation der Basalzellenkerne anzuschliessen. Er hat ebenso wie v. Brunn „öfters tiefe und scharfe Einschnürungen gefunden, durch die der Kern ein gelapptes Aussehen erhält, ferner dicht an einen solchen anschliessend einen kleinen runden Kern von sonst ähnlicher Beschaffenheit, was ganz den Eindruck machte, als sei er ein abgeschnürter Teil des grössern. Ferner kam es vor, dass eine Kette von drei bis vier ähnlichen Kernen von mittlerer Grösse die Stelle eines grossen vertrat“.

Im Gegensatz zu v. Brunn behauptet Auerbach, dass an den Kernen, solange sie im Basalzellenplasma liegen, keine Mitosen vorkommen.

Zur Kritik der eben referierten Darstellungen bemerke ich folgendes.

Zunächst liegen die sog. freien Kerne, die v. Brunn, Koehler und Auerbach beschreiben, nicht thatsächlich frei im Basalzellenplasma, sondern sind von einer zu ihnen gehörigen Zellsubstanz umgeben, die allerdings so schmal ist, dass sie mit schwächern Vergrösserungen schwer wahrzunehmen ist.

Dass die Kerne dieser Zellen, wie v. Brunn und Auerbach annehmen, durch Amitose aus den Basalzellenkernen entstehen sollten, halte ich für ausgeschlossen. Allerdings muss zugegeben werden, dass die Bilder, welche man bei *Paludina* findet, auf den ersten Blick eine solche Auffassung nahe legen. Man findet die Spermatogonien ältester Generation, wie ich oben geschildert habe, an die Kerne der Basalzellen fest angelagert oder sich unter diese hineinschiebend. Bei genauerm Zusehen aber sind für eine Amitose der Basalzellenkerne keine Beweise beizubringen.

Auch die Spermatogonien selbst teilen sich, wie gesagt, nicht durch Amitose, sondern durch Mitose.

Mitosen der Spermatogonien dürften bisher höchstens von Koehler bei *Murex* gesehen worden sein; bei *Paludina* dagegen sind sie, wie ich glauben möchte, noch nicht beobachtet.

v. Brunn giebt zwar an, dass die frei im Wandungsplasma liegenden Kerne sich auf mitotischem Wege teilen; was er aber als Mitosen dieser Kerne abbildet (die mit c bezeichneten Gruppen von Kernknäueln auf seiner Taf. XXII, Fig. 11—14), sind anscheinend Knäuelstadien von Spermatocyten erster Ordnung, welche zur Entwicklungsreihe der eupyrenen Spermien gehören.

Auerbach lässt diejenigen Zellen, welche sich zu eupyrenen Spermien umwandeln, vorher noch vier Teilungen durchmachen. Die erste dieser Teilungen bezeichnet er als Spermatogonienteilung und giebt von ihr die folgende von Anfang bis zu Ende irrthümliche Beschreibung.

Im Beginn der Spermatogonienteilung soll sich nach Auerbach ein „Nebenkern“ (Fig. III, a, b) bilden, welcher dem Kern anfangs sichelförmig angelagert ist. Später zieht er sich unter fortwährender Verdichtung zu einem rundlichen Gebilde zusammen, welches frei in der Zellsubstanz liegt (III c). Sobald seine Bildung beendet ist, beginnt die eigentliche Mitose mit einer mächtigen Anschwellung des Kernbläschens. Hierdurch wird der Nebenkern mehr und mehr peripheriwärts verdrängt, bis er schliesslich die Zellmembran berührt (III d). Weiterhin wird er sogar unter wachsendem Druck seitens des anschwellenden Kerns in eine andere Form gepresst, nämlich in diejenige eines plankonvexen oder konkavkonvexen Meniscus, der im optischen Querschnitt sichelförmig erscheint und zwischen Kerngrenze und Zellmembran eingezwängt ist (III e—g). Dieser Meniscus erfährt dann später in der Zeit zwischen dem Schleifen- und dem Spindelstadium eine Teilung in zwei gleiche Portionen, die sich nach zwei gegenüberliegenden Polen der Zelle hinbegeben, von wo aus sie durch Ausstrahlungen ihrer Substanzen gemeinsam die Faserspindel formieren (III h).

Im Innern des Kernbläschens wandelt sich das vorhandene Gerüstwerk im Beginn der Mitose in einen Knäuel um, der anscheinend aus einem „einzigen, ansehnlichen und durchweg gleichmässig dicken Faden“ besteht. Auf einem weiteren Stadium enthält der Kern vier hufeisenförmig gekrümmte Fadenstücke oder Schleifen, die mit ihren freien Enden an der Gegenpolseite,

an welcher der Nebenkern liegt, auf der Kernmembran fassen (III e, Phase der geordneten Schleifen). Die Schleifen lösen sich alsbald von dem Boden, dem sie aufsassen, ab und nehmen andere Arten von Krümmungen und andere, sehr unregelmässige Lagen an (III f, Phase der abgelösten und verlagerten Schleifen). Sie spalten sich nun nicht der Länge nach, sondern zerfallen jede in vier, im ganzen also in sechszehn Stücke, die sich zu Kügelchen abrunden (III g). Diese sechszehn Kügelchen rücken in einer äquatorischen Zone zusammen und verschmelzen wieder zu vier grösseren Körpern, „Karyosomen“ (III h, i). Die vier Karyosomen spalten sich schliesslich der Länge nach; die Tochterkaryosomen rücken nach den beiden Polen auseinander.¹⁾

Ich habe schon in einer früheren Arbeit gesagt, dass Auerbach zu diesem Bilde seiner „Spermatogonienteilung“ die Teilungsstadien der verschiedensten Zellgenerationen des Paludinahodens vereinigt hat; nur ist leider nicht ein einziges Teilungsstadium einer wirklichen Spermatogonie dabei.

Die Figuren a—e von Auerbach (Textfig. III a—c hier) stellen Auxocyten d. h. Zellen der Wachstumsperiode (nach einem von Bolles Lee (97) vorgeschlagenen Terminus) aus der Entwicklungsreihe der wurmförmigen Spermien dar. Die Spermato-

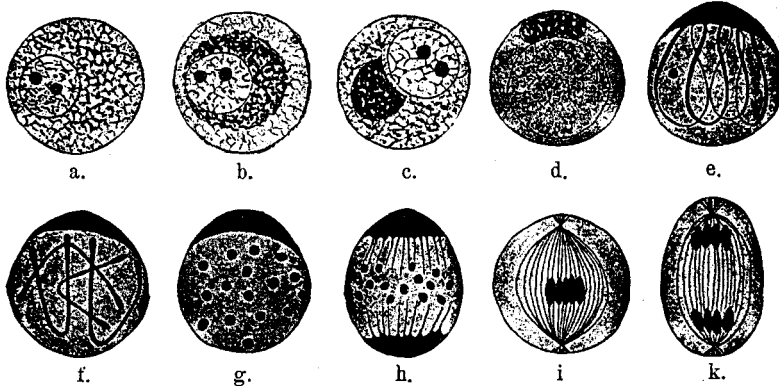


Fig. III.

a—k = Spermatogonienteilung von *Paludina* nach Auerbach (96, Taf. XXI.

¹⁾ Durch diese Folge von Vorgängen soll nach Auerbach Gelegenheit gegeben sein, „dass Teilstücke aus mehreren Fäden zu einem neuen Karyosom zusammentreten; und im günstigsten Fall werden von den vier zu einer Einheit verschmelzenden auch nicht zwei aus einem und demselben Faden herkommen, sondern jedes aus einem andern, sodass der resultierende

gonien von *Paludina* haben überhaupt kein so reichliches Cytoplasma und kein Idiozom („Nebenkern“ Auerbach). Fig. g—i von Auerbach (Textfig. III e und f) sind wahrscheinlich Knäuelstadien der ersten Reifungsteilung der haarförmigen Spermien; Fig. k und l (III g und h) scheinen Stadien der zweiten Reifungsteilung der wurmförmigen Spermien zu sein, was ich aus den in grösserer Zahl vorhandenen kugelförmigen Chromosomen schliessen möchte. Fig. m—q (III i und k) halte ich für Schlussstadien der ersten Reifungsteilung haarförmiger Spermien.

Thatsächlich lässt die Teilung der Spermatogonien irgendwelche Besonderheiten nicht erkennen, nicht bei *Paludina* und, wie ich hinzusetzen möchte, auch nicht bei *Helix*.

Von der Kernteilung der Spermatogonien von *Helix* hat Lee 1898 eine Beschreibung gegeben, nach welcher diese von einer gewöhnlichen Mitose sehr verschieden sein soll.

Nach Lee bilden sich im Beginn der Teilung eine Anzahl (c. 6—12) verschieden langer Chromatinfäden, welche zunächst keine bestimmte Anordnung haben (IVa). Diese segmentieren sich, bis 24 Stücke von annähernd gleicher Länge vorhanden sind.

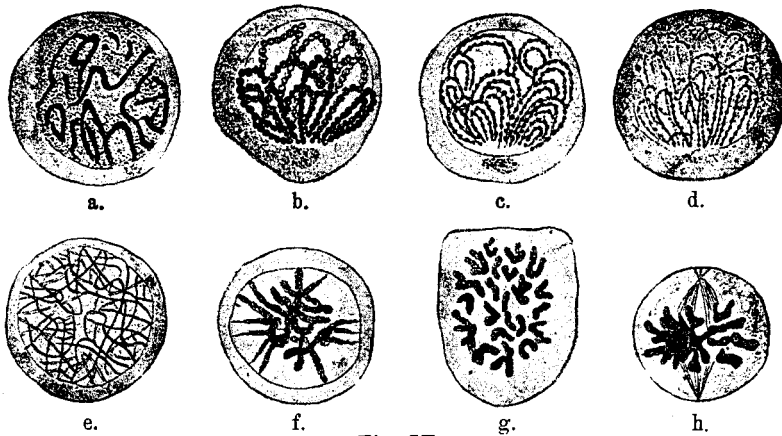


Fig. IV.

a—h = Erste Teilungsstadien der Spermatogonien von *Helix* nach Bolles Lee (97, Pl. I, Fig. 6, 8, 10, 11, 14, 16, 19).

Körper Substanz aus allen vier Fäden in sich zusammenfasst. Darin wäre, indem bei der Verschmelzung die feinsten Teilchen der Einzelstücke durcheinander gemischt werden, ein Mittel gegeben, die Uebertragung etwaiger feinerer substanzieller Verschiedenheiten der vier Fäden auf die Karyosomen des Spindelstadiums zu verhindern, also diese qualitativ gleich zu machen.“

Die 24 Fäden nehmen die Form von Schleifen an, deren freie Enden sämtlich gegen ein und dasselbe Feld der Kernoberfläche gerichtet sind (IV b). Darauf spalten sie sich der Länge nach (IV c). Die Spalthälften bleiben nicht parallel neben einander liegen, sondern trennen sich vollständig von einander (IV d) und verstreuen sich im Innern des Kernes (phase de l'éparpillement des segments secondaires); dabei geben sie ihre Polfeldanordnung auf und „öffnen sich“, sodass sie mehr oder weniger gradlinig werden (IV e). Die „geöffneten“ Schleifen beginnen nunmehr an ihren Enden, welche an die Kernmembran anstossen, sich zu verdünnen, während die Schleifenmitten dicker werden. Auf diese Weise entstehen schliesslich Bilder wie dasjenige der Fig. IV f; von hier bis zu den fertigen Chromosomen (IV g) ist nur noch ein Schritt.

Nach der Art und Weise, wie die Bildung der Chromosomen sich vollzieht, sollte man erwarten, auf diesem letzteren Stadium, welches demjenigen der Aequatorialplatte vorangeht, 48 Chromosomen zählen zu können.

Lee konnte aber nur „augenscheinlich viel mehr als 24 Chromosomen“ konstatieren. Aus dieser Thatsache kann man nach Lee keinen anderen Schluss ziehen als den, dass die 48 Chromosomen, die auf einem frühern Stadium (phase de l'éparpillement) vorhanden waren, sich wieder zu je zweien vereinigen. Es erscheint ausgeschlossen, dass dabei die zu einander gehörigen Spalthälften, welche sich während der Verstreuphase getrennt hatten, wieder zusammenkommen; die Doppelchromosomen der Aequatorialplatte müssen sich vielmehr, wenigstens zum Teil, aus „heterogenen“ Elementen zusammensetzen.

Auf diese Weise soll nach Lee die Möglichkeit einer „qualitativen Reduktion“ im Sinne von Weissmann gegeben sein.

Ich kann nicht umhin, zu erklären, dass ich — auf Grund eigener Kenntnis des Objekts — diese ganze Darstellung für irrtümlich halte.

Ich bin der Ansicht, dass diejenigen Bilder, welche Lee als seiner Verstreuphase angehörig betrachtet, weiter nichts als Stadien des feinfädigen Knäuels sind, dessen Bildung hier wie anderswo der des dickfädigen vorangeht. Lee hat diese Stadien irrtümlicher Weise hinter den dickfädigen Knäuel, bezw. hinter die im Anschluss an den dickfädigen Knäuel erfolgende Längsspaltung eingereiht, während sie thatsächlich an den Anfang der Mitose zu setzen sind. Nach der Längsspaltung tritt

in den Spermatogonien von *Helix* genau wie bei jeder anderen Zellart eine Verkürzung und Verdickung der Spalthälften ein; diese werden erst auf dem Stadium der Metakinese von einander getrennt.

V. Entwicklung der eupyrenen Spermien.

1. Wachstumsperiode.

Diejenigen Spermatogonien, deren Einzelzellen bestimmt sind, sich in eupyrene Samenfäden umzuwandeln, erfahren, wie gesagt, in der Wachstumsperiode eine verhältnissmässig nur geringe Grössenzunahme.

Der Kern nimmt von Beginn dieser Periode an eine excentrische Lage in der Zelle ein. In seinem Innern schwinden die größern Chromatinbrocken, um einem aus zahlreichen dünnen Bälkchen gebildeten Gerüstwerk Platz zu machen.

In dem vom Kern freien Teil des Cytoplasmas sind zwei winzige Centrankörper nachweisbar.

In ihrer Umgebung grenzt sich, allmählich immer deutlicher, eine aus spezifischer Substanz gebildete Hülle aus, für welche ich in frühern Arbeiten die Bezeichnung „Idiozom“ angewandt habe. In den Spermatogonien ist eine derartige „Eigenhülle“ der Centrankörper nicht vorhanden, jedenfalls nicht in den Zellen der späteren, aber anscheinend auch nicht in denen der frühern Generationen.¹⁾

2. Reifungsperiode.

a. Die Reifungsteilungen.

Die Zellen haben noch lange nicht zu wachsen aufgehört, wenn sie schon, wie die Veränderungen am Kern erkennen lassen, in die erste Reifungsteilung eintreten.

Während sie noch weiter an Grösse zunehmen, entsteht im Kern zunächst ein enger, feinfädiger Knäuel, welcher sich immer mehr auflockert und schliesslich in einen dickfädigen übergeht

¹⁾ Dass ein „Idiozom“ in den Samenzellen erst mit dem Beginn der Wachstumsperiode auftritt, ist zuerst von Moore (95) bei Selachiern beobachtet worden. Ich selbst habe bei *Salamandra* gefunden, dass hier ein deutlich abgegrenztes Idiozom wohl bei den ersten, aber (wenigstens in Sommerhoden) nicht bei den späteren Generationen der Spermatogonien vorhanden ist. Erst beim Uebertritt der Samenzellen in die Wachstumsperiode bildet sich in ihnen wieder eine scharf konturierte Eigenhülle um die Centrankörper aus.

Darauf tritt eine Längsspaltung der Knäueifäden ein. Die Spalthälften werden durch einen verhältnismässig grossen Zwischenraum von einander getrennt.

Auf einem weitem Stadium vermag man zuerst zu konstatieren, dass getrennte Segmente vorhanden sind; und zwar sind es sieben, die jedes aus einem Doppelfaden bestehen, dessen Spalthälften häufig Ueberkreuzungen und Verschlingungen zeigen.

Die Spalthälften verkleben nun an den Enden und erfahren dann eine immer weiter gehende Verkürzung und gleichzeitige Verdickung. Dabei weichen die Mitten der Spalthälften häufig mehr oder weniger weit auseinander, sodass Ringbildungen entstehen.

Weiterhin verkleinert sich das Lumen der Ringe, meistens bis zum völligen Verschwinden. Schliesslich entstehen Chromatinblöcke von mehr oder weniger irregulärer Form, welche die definitiven Chromosomen darstellen.

Diese kommen nun nach Schwund der Kernmembran frei in der Zellsubstanz zu liegen.

Auf einem darauffolgenden Stadium haben sie sich im Aequator einer Spindelfigur angeordnet. Die Chromosomenfiguren, die dabei beobachtet werden, erinnern ausserordentlich an diejenigen, welche bei der ersten Spermatocyteilung von Salamandra auftreten; sodass ich mich für berechtigt halte anzunehmen, dass auch bei Paludina die durch die Längsspaltung entstandenen beiden Schwesterfäden auf die Pole verteilt werden.

Die zweite Reifungsteilung schliesst hier, wie überall, an die erste fast unmittelbar an, ohne dass ein Ruhestadium durchlaufen würde.

Dass auch diese zweite Teilung eine „Aequationsteilung“ ist, kann nicht im geringsten bezweifelt werden; denn man kann mit Sicherheit konstatieren, dass in den Prophasen eine Längsspaltung der Chromosomen erfolgt, und dass die Spalthälften an die beiden Pole auseinanderweichen. Eine vorübergehende Verschmelzung der Chromosomenenden, wie bei der ersten Reifungsteilung, findet dabei nicht statt. Die zweite Reifungsteilung stimmt darin (sowie in ihrem ganzen Habitus) in überraschender Weise mit der zweiten „homoeotypisch“ verlaufenden Reifungsteilung des Salamanders überein, bei welcher ebenfalls zusammenhängende Chromatinschleifen bez. Reifen nicht gebildet werden.

Die Beobachtungen, welche über die beiden Reifungsteilungen der eupyrenen Spermien in der Litteratur vorliegen, sind nur sehr lückenhaft.

v. Brunn giebt an, dass diejenigen Samenzellen, welche bestimmt sind, sich in eupyrene Spermien umzuwandeln, vorher noch eine Teilung durchmachen, von welcher er jedoch nur die ersten und letzten Phasen gesehen habe. Nach seinen Figuren (Taf. XXI, Fig. 3 α) handelt es sich um Stadien der zweiten Reifungsteilung.

Nach Koehler sollen die Samenzellen von Murex sich nach ihrer Entstehung noch wiederholt teilen, bevor sie sich in eupyrene Samenfäden umwandeln. In den diesbezüglichen Abbildungen vermag ich Spermatocytenteilungen nicht zu erkennen.

Auerbach lässt auf die oben referierte sog. Spermatogonienteilung noch drei Spermatocytenteilungen folgen, von denen die erste und letzte ebenso verlaufen sollen wie die Spermatogonienteilung. Die vorletzte dagegen soll folgende Abweichung zeigen. Es soll dabei zur Bildung eines sog. Viererstadiums kommen, indem jedes der vier „Karyosomen“ an der Spindel, statt wie sonst in zwei, dieses Mal in vier Teilstücke zerfällt, sodass acht Körperchen nach jedem Pol hinwandern.

Ich für meinen Teil kann nur versichern, dass diese Angaben Auerbachs den Thatsachen ebensowenig entsprechen wie diejenigen bezüglich der „Spermatogonienteilung“.

b. Zur Frage nach dem Vorkommen von sog.
Reduktionsteilungen.

Gemäss der Beschreibung, welche ich selbst von den beiden Reifungsteilungen gegeben habe, existiert die von Weissmann postulierte Reduktionsteilung bei Paludina ebensowenig wie beim Salamander. Dadurch, dass sie nicht allgemein vorkommt, verliert sie aber, wie schon Moore mit Recht betont hat, jede theoretische Bedeutung.

Zugegeben dass bei diesem oder jenem Tier eine sog. Reduktionsteilung, d. h. eine Teilung mit Quertrennung der Chromosomen, wirklich vorkommt, so ist dadurch für die Reduktionslehre durchaus garnichts gewonnen. Wir würden nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse nicht berechtigt sein, anzu-

nehmen, dass durch die Quertrennung etwas wesentlich anderes bezweckt wird als durch die gewöhnlich vorkommende Längsspaltung; die Begriffe Aequationsteilung bez. Reduktionsteilung sind den beiden Teilungsmodis mit Längsspaltung bez. Quertrennung der Chromosomen bloss auf Grund einer Hypothese, die sich als falsch erwiesen hat, angehängt.

Ich für meine Person halte es aber, heute mehr als je, für gerechtfertigt, das Vorkommen sogenannter Reduktionsteilungen überhaupt zu bezweifeln.

Haecker hat 1899 im achten Band der *Merkel-Bonnet*-schen Ergebnisse einen zusammenfassenden Bericht über die Reifungserscheinungen geliefert, in welchem er die Existenz eines *Weissmann'schen* Reduktionsmodus als erwiesen annimmt. Seine diesbezügliche Besprechung leitet er folgendermassen ein: „Nach den Ermittlungen von *vom Rath*, *Rückert* u. d. Ref. vollzieht sich bei verschiedenen Arthropoden (*Gryllotalpa*, *Copepoden*), nach *vom Rath* auch bei Amphibien (*Rana*, *Salamandra*) die Reduktion der Chromosomenzahl in folgender, dem bekannten *Weissmann'schen* Postulat im grossen Ganzen entsprechender Weise.“ Es folgt die Auseinandersetzung des Schemas.

Haecker erlaubt sich demnach noch 1899 unter den für die Reduktionsteilung grundlegenden Schriften die wertlose, mit stark schematisierten Figuren ausgestattete Amphibienabhandlung seines früheren Arbeitskollegen *vom Rath* (93) anzuführen. Er verschweigt seinen Lesern völlig, dass diese Arbeit schon 1896¹⁾ die vollständigste Widerlegung erfahren hat. Man darf darin wohl den Beweis erblicken, dass es Haecker selbst um die von ihm verteidigte Reduktionslehre bange geworden ist.

Eine Thatsache, welche die zahlreichen Arbeiten über Reduktionsteilung festgestellt haben, ist meines Erachtens die, dass bei der ersten Reifungsteilung sog. Vierergruppen auftreten können. Hinsichtlich der Deutung derselben stimme ich mit *vom Rath*, Haecker und *Rückert* überein²⁾.

¹⁾ Der Band des Archivs für mikroskopische Anatomie, welcher meine Arbeit „Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*“ enthält, trägt die Jahreszahl 1897.

²⁾ Die genannten Autoren stellen sich die Genese der Vierergruppen folgendermassen vor: Der einmal längsgespaltene Chromatinfaden des Knäuelstadiums wird vor der Reifung durch Querteilung in nur halbsoviel Segmente

Dass aber eine Verteilung der Einzelstücke dieser Vierergruppen in den beiden Reifungsteilungen stattfände, kann ich für keinen Fall als bewiesen anerkennen.

Dass die erste Teilung eine sog. Aequationsteilung ist, erlaube ich mir auf Grund eigener Kenntnis zahlreicher Objekte auch für diejenigen Fälle anzunehmen, in denen widersprechende Angaben von Autoren vorliegen. Dass auch bei der zweiten Teilung eine Längsspaltung stattfindet, wird sich, wie ich glaube, trotz vieler anderslautenden Angaben in allen Fällen nachweisen lassen, in denen die Objekte nicht allzu kleinkernig sind und durch die Reagentien nicht allzu stark verklumpt werden. Man wolle bedenken, dass die meisten Beschreibungen von Reduktionsteilungen von Autoren stammen, die niemals vorher auf dem Gebiet cellularer Forschung thätig gewesen sind, welche die Reagentienwirkung nicht zu beurteilen verstanden und ihre weitgehenden Schlüsse aus mangelhaft konservierten und verklumpten Chromatinfiguren kleinkerniger und daher ungeeigneter Objekte gezogen haben.

Carnoy (85) ist bekanntlich einer der ersten gewesen, welcher bei Samenzellen von Arthropoden eine Teilung mit Quertrennung der Chromosomen angenommen hat; und daneben eine zweite Teilung (so recht nach dem Herzen der Reduktionsforscher), bei welcher die Chromosomen der Aequatorialplatte ohne Spaltung oder sonstige Teilung in zwei Gruppen gegen die Pole auseinander gehen sollten.

Diesen Angaben von Carnoy hat Flemming 1887 eine längere Kritik angedeihen lassen, welche heute womöglich noch beachtenswerter ist als damals, weil sie auch auf fast sämtliche neuern Befunde von Reduktionsteilung Anwendung findet.

Flemming findet den Gedanken sehr nahe liegend, dass alle die Eigentümlichkeiten, die Carnoy als fundamental abweichende Formen der Mitose im allgemeinen aufgefasst hat, nichts anderes seien als dieselben speziellen Eigentümlichkeiten der Mitose bei

zerlegt als sonst. Dadurch entstehen Doppelfäden oder -stäbe, deren jeder sich aus je zweien, in der Kette hintereinander gelegenen Chromosomen zusammensetzt. Die Vierergruppe entsteht nun dadurch, dass jeder solcher Doppelfaden vor der Reifung durch eine Querteilung (die als eine verspätete Segmentierung aufzufassen ist) wieder in die ursprünglichen zwei Chromosomen zerfällt.

den Spermatocyten von *Salamandra*, welche er selbst beschrieben und von denen er gezeigt habe, dass sie keineswegs fundamental vom sonstigen Typus abweichen.

Flemming erklärt, er habe einstweilen kein Recht, diesen Gedanken als bestimmte Behauptung hinzustellen, da es ihm in der Zeit, die seit dem Erscheinen von Carnoys Buch vergangen wäre, nicht möglich gewesen wäre, Objekte von Arthropoden genau nachzuprüfen; jedoch habe er seine Vermutungen schon jetzt besonders aus folgendem Grunde äussern wollen. „Es ist sehr die Frage“, sagt Flemming, „ob überhaupt eine genaue Untersuchung von Carnoys Objekten über den wesentlichen Punkt Aufschluss wird geben können; denn diese Objekte sind eben relativ kleinkernig, und sind ferner gewiss ebenso sehr, vielleicht noch mehr als die von Amphibien, der Entstellung durch Reagentien ausgesetzt, wofür jeder Kenner der Kernteilung in Carnoys Abbildungen mannigfache Belege finden kann. Die Längsspaltung ist schon bei der zweiten Generation der Spermatocyten von *Salamandra* nur bei ausgesucht guter Fixierung und schärfster Tinktion deutlich zu sehen; wie viel schwerer muss dies bei den meisten, vielleicht allen Arthropoden zu sehen sein. Denn Carnoy selbst sagt wörtlich: „Das Studium der Karyokinese bei den Arthropoden ist mühsam und hat grosse Schwierigkeiten. Die Hodenzellen sind dort allgemein von kleinen Dimensionen. Die der Panorpen, Chilopoden etc. sind zwar gross, aber, unglücklicherweise, ausgenommen die der Scolopendren, arm an Chromatin etc.“ Ist es aber dann vom Standpunkt eines Naturforschers richtig, solche Objekte zu benutzen und zu Grunde zu legen, um so sehr weitgehende Schlüsse aufzubauen, wie es Carnoy jetzt gethan hat? Ich hielt es doch für nützlich, als bald darauf hinzuweisen, wie wenig gesichert diese Schlüsse sind.“

Carnoy ist bekanntlich später aus einem Saulus ein Paulus geworden; und Carnoys Schule ist am Werk, die Richtigkeit der Flemming'schen Kritik auch für neuere Reduktionsbefunde zu erweisen.

c) Histogenese der eupyrenen Spermien.

Fig. 36 zeigt eine Spermatide kurz nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung. Sämtliches Chromatin des Kerns ist unter der Membran angehäuft. An der Zellperipherie liegen an einer

Stelle zwei rundliche Centralkörper. Von dem mehr peripher gelegenen, „distalen“, ist bereits ein feines Fädchen als erste Anlage des Schwanzes ausgewachsen.

Fig. 37—39. Der Umwandlungsprozess der Spermatide in den Samenfäden beginnt nun damit, dass der bis dahin runde Kern sich etwas in die Länge streckt, und dass das Chromatin sich von dem einen, später hintern (in den Figuren oben) Pol desselben zurückzieht. An dem übrigen Teil der Kernoberfläche beginnt es eine gleichmässig dicke Schicht zu bilden, welche nach hinten zu plötzlich mit scharf abgestutztem Rand aufhört.

Gleichzeitig wandern die Centralkörper von der Zell-peripherie auf den Kern zu. Der proximale bewegt sich dabei gewöhnlich etwas schneller und erreicht den Kern zuerst, dessen hinterem Pol er sich anlagert, während der distale Centralkörper, von welchem der junge Schwanzfaden ausgeht, häufig etwas zurückbleibt.

Die grau gefärbten Ballen, welche in den Figuren 37—39 in der Umgebung der Centralkörper am hintern Kernpol liegen, sind „Mitochondrienbläschen“; die Genese derselben habe ich in einer früheren Arbeit beschrieben.

Fig. 40—42. Nach dem Stadium der Fig. 39 beginnt zunächst der Kern sich unter Verdichtung (oder Ausstossung?) des Kernsaftes zu verkleinern. Die hintern Ränder der Chromatinblase kommen dabei einander immer näher, sodass sie eine immer kleinere Oeffnung umfassen. Vollständig schliesst sich diese Oeffnung aber niemals, sondern es bleibt stets ein Loch bestehen, welches zwischen den Rändern der Chromatinblase durch die Kernmembran hindurch aus der Zellsubstanz in die Kernhöhle hineinführt.

Während diese Veränderungen mit dem Kern vor sich gehen, beginnt der distale Centralkörper nach hinten in der Richtung des Schwanzfadens in einen Stab auszuwachsen. Dieser Stab wird umlagert von den Mitochondrienbläschen, deren Zahl sich mittlerweile auf vier reduziert hat.

Der proximale Centralkörper dagegen plattet sich zunächst noch stärker an dem hintern Kernpol ab; dann aber wächst er, zwischen den Stadien der Figuren 41 und 42, unter plötzlicher Umformung seiner Masse in die Oeffnung hinein, welche von den inzwischen einander stark genäherten Rändern der Chromatin-

blase umschlossen wird. Er erscheint nunmehr als eine einfache Fortsetzung des von dem distalen Centralkörper gebildeten Stabes; meistens ist er von diesem sogar überhaupt nicht abzugrenzen.

Fig. 43–45. Auf den weiteren Stadien gehen zunächst mit dem, inzwischen wieder rund gewordenen, Kern folgende Veränderungen vor sich. Die gleichmässig dicke Chromatinschicht unter der Kernmembran lockert sich allmählich auf. Dadurch werden die Wände der Kernblase mehr und mehr verdickt, der Kerninnenraum mehr und mehr verkleinert.

Infolge dieser Verdickung der Wände wird die vorhin erwähnte Oeffnung am hintern Kernpol zu einem Kanal verlängert.

Der aus dem proximalen Centralkörper hervorgegangene Teil des Centralkörperstabes, welcher in dieser Oeffnung gelegen ist, wird dabei um so viel länger, dass er stets bis an die centrale Kernhöhle heranreicht.

Gleichzeitig wächst auch der hintere Centralkörper stärker nach hinten aus.

Die vier Mitochondrienbläschen schliessen sich ihm auf seiner ganzen Länge eng an, wobei sie sich mit ihren Wänden an einander legen und verschmelzen.

Fig. 46. Vom Stadium der Fig. 46 an nimmt der ganze Kern eine gleichmässig diffuse Färbung an. Einzelne Chromatinbrocken sind nun nicht mehr nachweisbar; augenscheinlich hat eine Lösung des Chromatins im Kernsaft stattgefunden.

Zu diesem Zeitpunkt tritt am vordern Kernpol mit besonderer Deutlichkeit ein kleines Knöpfchen hervor, in dessen Nähe im Cytoplasma ein homogen aussehender Ballen von Idiozomsubstanz gelegen ist. Auf Grund der bei anderen Tieren gemachten Feststellungen möchte ich glauben, dass das Knöpfchen diesem Idiozom seine Entstehung verdankt. Dadurch würde es sich dann auch erklären, dass das Idiozom auf den Stadien der Figuren 44–46 stets in der Nähe des vordern Kernpols gefunden wird.

Fig. 47–49. Im weitem Verlauf wird der auf dem Stadium der Fig. 46 runde Kopf zunächst eiförmig (Fig. 47) und zieht sich dann immer mehr in die Länge (Fig. 48, 49). Auch die im Innern des Kopfes gelegene Höhle erfährt eine

Längsstreckung (Fig. 48), um bald darauf (Fig. 49) zu verschwinden.

Der vom Chromatin umschlossene vordere Teil des Centralkörperstabes bleibt ziemlich unverändert. Der hintere Teil dagegen, welcher aus dem distalen Centralkörper hervorgegangen ist, entfaltet nach dem Stadium der Fig. 46 ein kolossales Wachstum. In Fig. 47 ist er bereits mehr als dreimal, in Fig. 48 ungefähr siebenmal so lang als in Fig. 46. Auf dem Stadium der Fig. 49 hat er schon annähernd seine definitive Länge erreicht. Von diesem Stadium an beginnt er seine Färbbarkeit zu verlieren (in Fig. 49 ist nur noch das hinterste Ende gefärbt).

Er bildet die Achse des von v. Brunn sogenannten Mittelstücks der Spermie.

Die Mitochondrienbläschen strecken sich mit dem Wachstum des Centralkörperstabes in gleichem Mass wie dieser zu immer dünner werdenden Röhren in die Länge. Diese Röhren lassen anfangs noch kurz vor dem hintern Ende eine Auftreibung erkennen, welche jedoch mehr und mehr verstreicht, je stärker der Centralkörperstab in die Länge wächst. Schliesslich sind die vier Bläschen in eine cylindrische, auf dem Querschnitt viergeteilte Umhüllung des Centralkörperstabes umgewandelt.

Auf dem Stadium der Fig. 48 sieht man dem hintern stumpfen Pol des Kopfes einen mit Eisenhaematoxylin schwarz färbbaren Ring aufliegen, der offenbar ein Centralkörperderivat darstellt. Derselbe präsentiert sich in Fig. 48 in Seitenansicht.¹⁾ Ueber seine Entstehung habe ich nichts ermitteln können: sie muss zwischen den Stadien der Figuren 47 und 48 liegen.

Fig. 50—52. An das Stadium der Fig. 49 schliessen sich nun folgende weitere Veränderungen an.

Der Kopf wächst zu einem spitz ausgezogenen Stäbchen aus. (Fig. 50, 51.) Auf dem Stadium der Fig. 50 zeigt er konstant eine mehr oder weniger starke Schlängelung; gleich darauf streckt er sich wieder gerade. Genau ebenso verhält sich auch das Mittelstück. In der Fig. 50 ist die Schlängelung beider verhältnissmässig wenig ausgesprochen. — Es ist mir unklar geblieben, was diese Erscheinung zu bedeuten hat.

¹⁾ Fig. 53 u 55 zeigen ihn im optischen Querschnitt.

Der in der Achse des Mittelstücks liegende Teil des Centralkörperstabes hat, wie ich schon oben angab, vom Stadium der Fig. 49 an seine Färbbarkeit verloren.

Der vordere vom Chromatin des Kopfes umschlossene Teil dagegen lässt sich nach wie vor tingieren; jedoch ist dieses in den Präparaten, welche den Figuren 50 und 51 zu Grunde liegen, nicht gelungen. Auf dem Stadium der Fig. 52 erkennt man, dass er sich zu einem kleinen Kügelchen abgerundet hat.

Der dem hintern Kopfpol aufliegende Ring ist in allen drei Figuren 50, 51 und 52 in Seitenansicht zu sehen.

Die Zellsubstanz hat sich in Fig 50 über den Kopf nach hinten zurückgezogen und sich am vordern Ende des Mittelstücks angehäuft. In Fig. 51 bildet sie eine grössere Ansammlung am vordern und eine kleinere am hintern Ende des Mittelstücks. Auf einem weiteren Stadium findet man ausschliesslich an letzterer Stelle einen kugeligen Cytoplasmaballen, in dessen Innerm „tingierbare Körnchen“ aufgetreten sind.

Auf diesem letztern Stadium (Fig. 52) konstatiert man ferner am vordern Kopfende das Auftreten eines vorn offenen, röhrenförmigen Aufsatzes, welcher sich noch kurz vor Beendigung des Reifungsprozesses in eigentümlicher Weise weiter entwickelt.

Fig. 53—55. Der Kopf beginnt nunmehr seine definitive Korkzieherform anzunehmen, indem er sich, zuerst in seiner vordern Hälfte, spiralg aufdreht.

Auf dem Stadium der Fig. 53 steckt er in einer vorn offenen Röhre, die ich mir in der Weise entstanden denke, dass der Hohlspieß der Fig. 52 mit seiner Insertion von der Spitze auf die Seiten des Kopfes übergeht und dass diese seitliche Insertion sich dann, unter starkem Wachstum des Spiesses, immer weiter caudalwärts herunterzieht, bis sie schliesslich den hintern Kopfpol erreicht. Diese Röhre dürfte der Kopfkappe einer Säugetierspermie entsprechen.

Auf dem Stadium der Fig. 54 ist der kugelige Cytoplasmaballen am hintern Ende des Mittelstücks verschwunden; statt dessen ist hier eine sehr eigentümliche (einfache [Fig. 54] oder auch doppelte) Ringelung des Mittelstücks aufgetreten.

An den abgestossenen Spermien (Fig. 55), welche man im Innern der Hodenschläuche findet, ist von dieser Ringelung der Mittelstücksenden nichts mehr zu sehen. Die Röhren, von welchen

die Köpfe umgeben waren, sind abgestreift; wahrscheinlich sind sie beim Freiwerden der Spermien im Cytoplasma der Basalzellen stecken geblieben. Die Köpfe selbst sind durch Verdichtung des Chromatins etwas kleiner geworden.

Die reifen Spermien (Fig. 55) setzen sich aus folgenden Teilen zusammen: aus einem in ca. sechs Windungen gedrehten, korkzieherförmigen Kopf, dessen vorderster, besonders färbbarer Teil den Wert eines „Spitzenstücks“ hat, aus einem „Mittelstück“, welches fast dreimal so lang ist als der Kopf, und aus einem Schwanz (letzterer ist in Fig. 55 in ganzer Länge dargestellt). Zwischen Kopf und Mittelstück ist ein mit Eisenhaematoxylin schwarz färbbarer Ring eingeschaltet (in Fig. 55 im optischen Querschnitt zu sehen); vor der Oeffnung des Ringes liegt im Kopf, vom Chromatin desselben umschlossen, ein ebenfalls durch Eisenhaematoxylin schwarz färbbares Kügelchen. Ring und Kügelchen stellen beide Centrankörperderivate dar.

Von der Histogenese der eupyrenen Spermien habe ich selbst bereits früher den ersten Teil beschrieben, soweit er mit Bezug auf das Verhalten der Mitochondrien von Interesse war. Die Mitochondrien bezw. ihre Derivate habe ich in der vorliegenden Arbeit nur soweit berücksichtigt, als die Abbildungen etwas davon erkennen lassen; dagegen habe ich meine früheren Angaben über das Verhalten des Kerns und der Centrankörper vervollständigt und den ganzen Entwicklungsprocess von Anfang bis zu Ende behandelt.

Die bisherigen Untersucher haben die Histogenese der eupyrenen Spermien nur sehr unvollständig dargestellt.

Bei weitem die beste von den älteren Beschreibungen ist diejenige von v. Brunn, welche nur wenig irrtümliches, dagegen wohl annähernd alles enthält, was man bei dem damaligen Stand der Technik und bei 700facher Vergrößerung wahrnehmen konnte. Ich erlaube mir, sie als Anmerkung hierher zu setzen.¹⁾

¹⁾ Nach v. Brunn „besteht das erste erkennbare Zeichen der Umbildung der Samenzelle zum Samenkörper darin, dass der Kern homogen und stark glänzend wird. Er färbt sich sehr schön; doch ist ein Kernkörperchen nicht zu bemerken.“

„Im nächsten Stadium besitzt die Zelle schon einen ausserordentlich zarten Faden; zugleich zeigen sich an der Austrittsstelle desselben einige stark glänzende Körnchen. Sie bilden die vier Ecken eines winzigen

Platner, der sich (89. 1) in seinen Beiträgen zur Kenntnis der Zelle auch mit der Samenbildung von *Paludina* beschäftigt hat, bestätigt im allgemeinen die v. Brunn'sche Darstellung. Neu beschreibt er das Idiozom der Spermatiden, hält es aber für ein Centrosom und gibt von ihm an, dass es sich an den vordern Kernpol anlagert und einen Spitzenteil des Spermienkopfes bildet.

Koehler lässt in seiner Arbeit über *Murex* die Entstehung der eupyrenen Spermien überhaupt unberücksichtigt.

Die letzte Beschreibung hatte Auerbach gegeben. Von ihr kann man sagen, dass sie in allen Punkten unrichtig ist, in denen sie von derjenigen von v. Brunn abweicht oder über diese hinauszugehen scheint. Nach Auerbach zerfällt die Entwicklung der eupyrenen Spermien in zwei Perioden, von denen die erste etwa bis zum Stadium meiner Fig. 49 reicht. Ueber dieses Stadium sollen die haarförmigen Spermien „nicht ohne weiteres hinausgelangen, sondern erst nachdem sie ihren bisherigen Ort verlassen und die Zusammenlagerung mit ihresgleichen aufgegeben haben“. Sie sollen sich im Innern der Höhlung des Hodenschlauchs verstreuen und dann eine Art von

Quadrats, aus dessen Mitte der Faden hervortritt. Der ungemeinen Kleinheit des Objekts wegen ist es nicht möglich, über ihre Beziehungen zu einander, zu Faden und Kern, Näheres zu ermitteln. Jedenfalls liegen sie dem letzteren dicht an, ein trennender Zwischenraum zwischen ihnen und diesem ist nicht wahrnehmbar; im Innern des Kerns liegen sie nicht, sondern an seiner Aussenfläche, und es zieht sich eine kaum sichtbare, dünne Decke des Zellprotoplasmas darüber hin, ohne dass dadurch die runde Form der Zelle, etwa durch Wölbung, beeinträchtigt würde. Sehr charakteristisch ist dass diese Körnchen sich nicht im geringsten färben, während der Kern nach wie vor eine intensive Färbung zulässt. Der Faden hat etwa die halbe Länge des fertigen Samenkörpers, er ist in allen Teilen, an der Insertion sowohl wie am freien Ende, gleich stark und bewegt sich schon jetzt langsam schlängelnd. Mit fortschreitender Entwicklung beginnen die Verhältnisse deutlicher zu werden. Die glänzenden Körnchen nehmen ein wenig an Grösse zu, und es scheint zwischen ihnen, wie auch mit dem Fusspunkte des Fadens, eine Verbindung zu bestehen. Gleichzeitig wird in der Peripherie des Kerns an der den Körnchen zugewendeten Stelle eine kleine Oeffnung sichtbar, deren Ränder gegenüber der etwas glänzender gewordenen übrigen Kernwand ungemein zart sind. Die Konturen der Körnchen sind gegen den Kern zu nicht so scharf wie an der Aussenseite. Schon jetzt lässt sich mit einiger Sicherheit vermuten, in welcher Beziehung die Körnchen zum Kern stehen, wirklich erkennbar wird dies jedoch erst aus folgenden Bildern: Die Körnchen haben ihre scheinbar runde Form verloren und gehen mehr und mehr in kurze Stäbchen über, deren periphere,

Symbiose mit den wurmförmigen Samenelementen eingehen, indem sie zwischen diese hineinschlüpfen. In den „Gemegebündeln“ sollen sie so liegen, dass jeder von ihnen ringsherum von einer Anzahl wurmförmiger Samenfäden eingeschlossen und auf allen Seiten mit solchen in Berührung ist.

Sofort nachdem diese Einlagerung vor sich gegangen ist, sollen die haarförmigen Spermien eine zweite Periode ihrer Entwicklung beginnen, welche nach Auerbach folgendermassen verläuft: Der früher schon einmal gestreckte und cylindrisch gewordene Kopf zieht sich wieder zu einer Kugel zusammen. Die Kugel streckt darauf ein Spitzchen vor, welches, auf Kosten der Kugel, immer mehr in die Länge wächst. Schliesslich „würde der Kopf des Spermiums die Gestalt eines Pfiemens haben, wenn er inzwischen gerade gestreckt geblieben wäre. Dem ist jedoch nicht so. Schon während der schlanke Abschnitt hinten noch in eine kugelige Anschwellung übergeht, finden sich an seinem vordersten Teile flache, wellige Biegungen ein, erst eine nächst der Spitze, dann dahinter eine zweite, dritte u. s. w.“ Auf diese Weise soll die charakteristische Korkzieherform des Spermienkopfes hergestellt werden.

dickere Enden den stärksten Glanz besitzen; nach dem Kern zu nimmt Stärke wie Glanz allmählich ab. Zunächst scheint es, als ob zwischen den Rändern der Kernöffnung und den proximalen Enden der Stäbchen eine Lücke bestehe, d. h. sowohl die Ränder dieser Oeffnung als auch die Stäbchenenden sind so zart, dass sie sich nicht weiter verfolgen lassen. Währenddessen hat der Kern seine runde Gestalt beibehalten, das Zellprotoplasma jedoch ist an den distalen Enden der Stäbchen, von wo der Faden ausgeht, infolge des Wachstums der Körnchen etwas hervorgewölbt. Der Faden ist ein beträchtliches Stück länger geworden. Von nun an kann man bestimmt wahrnehmen, dass die Ränder der Kernöffnung in Verbindung mit den Stäbchen stehen; diese sind am distalen Ende innig vereinigt, nach dem Kerne zu scheinen sie noch durch eine Spalte, die sich in die Kernöffnung fortsetzt, getrennt zu sein.“

„Alle diese Bilder stellen die Verhältnisse dar bei mittlerer Einstellung, also im optischen Durchschnitt, was besondere Berücksichtigung erfordert. Bei höherer oder tieferer Einstellung wurden die überaus zarten Einzelheiten sofort undeutlich. Von jetzt ab treten diese schärfer hervor, und so erscheinen die vorher als getrennt erscheinenden Stäbchen als ein rings geschlossener, nach aussen sich verbreiternder, sehr schmaler, umgekehrt kegelförmiger Fortsatz des Kerns. Letzterer hat seine runde Form im allgemeinen noch beibehalten, doch die vorher ziemlich weite Oeffnung darin hat sich wieder zusammengezogen, und es geht von dort mit einer feinen Spitze der noch sehr kurze Fortsatz aus. An dem äusseren ab-

Nachdem dies geschehen ist, lockert sich das Bündel der wurmförmigen Elemente. Die haarförmigen beginnen nach vorn zwischen den Köpfen der wurmförmigen hindurch aus dem Bündel auszuwandern, was nur dadurch möglich ist, dass die wurmförmigen Elemente ihrerseits sich nach hinten zurückziehen und so die zwischen ihnen befindlichen haarförmigen Spermien entweichen lassen.

Die wurmförmigen Samenfäden zerstreuen sich im Innern des Hodenschlauchs. Die haarförmigen dagegen bilden neue Bündel, indem sie sich mit den Köpfen dicht aneinander legen. In dieser Stellung verweilen sie längere Zeit, um schliesslich ebenfalls auseinanderzufahren.

Ich kann zu dieser Schilderung nur bemerken, dass sie durchweg irrtümlich ist. Ich behaupte, dass weder die von Auerbach beschriebene zweite Periode der Kopfentwicklung noch auch die „Syntaxis“ der haarförmigen mit wurmförmigen Samenfäden in Wirklichkeit vorkommt. Ich vermag mir aber nicht zu erklären, auf welche Weise Auerbach in diese Irrtümer verfallen sein mag.

gerundeten Ende dieses geht der Faden hervor, der nun die definitive Länge des fertigen Samenkörpers minus Kopf erreicht hat; er ist noch ganz so beschaffen wie früher, äusserst dünn, gleich stark und bewegt sich langsam schlängelnd. Das Zellprotoplasma liegt dem Kern in seiner unteren Hälfte dicht an, zieht sich aber, durch den Fortsatz vorgetrieben, zu einer stumpfen Spitze aus. Bezüglich der Färbung zeigen sich dieselben Gegensätze wie früher; nur der runde Kern färbt sich, der Fortsatz samt Faden bleibt völlig farblos. Dagegen zeichnet sich derselbe, wie vorher die Körnchen und Stäbchen, dem Kern gegenüber durch etwas stärkeren Glanz aus.“

„Die weitere Entwicklung besteht nun im grossen Ganzen darin, dass der Kernfortsatz in der Richtung des Fadens sich verlängert, der Kernkörper aber sich gleichzeitig in der entgegengesetzten Richtung streckt und zu einem dünnen, cylindrischen, spitz ausgezogenen Stäbchen oder Röhrchen wird. Das Zellprotoplasma dehnt sich in dem doppelten Sinne mit aus und legt sich beiden Teilen allmählich dicht an; zu bemerken ist jedoch, dass ein ziemlich beträchtlicher Teil desselben beim Emporwachsen des Kernfortsatzes an dessen Ende stets eine besonders ansehnliche Anschwellung bildet.“

„Die Substanz des Kernfortsatzes zieht sich gleichmässig rings um den Faden bis über dessen grössere Hälfte empor, sodass dadurch dieser Teil von dem Endstück, das seine ursprüngliche Natur stets beibehält, durch grössere Dicke ausgezeichnet wird. Kern und Fortsatz nehmen dabei an Masse verschieden zu, nicht durch Anlagerung von aussen, sondern durch inneres Wachstum. Der vorher so dünne, vordere Teil des Fortsatzes wird

VI. Entwicklung der oligopyrenen Spermien.

1. Wachstumsperiode.

Eine Spermatogonie, welche zur Ahnenreihe der oligopyrenen oder wurmförmigen Spermien gehört, entfaltet vom Uebertritt in die Wachstumsperiode an ein ausserordentlich starkes Grössenwachstum, an welchem nicht nur die bei den Spermatogonien nur sehr spärlich vorhandene Zellsubstanz und der Kern, sondern auch die Centralkörper beteiligt sind.

In der ersten Hälfte der Wachstumsperiode sind die Zellen in der Regel birn- oder keulenförmig (Fig. 56—59); das zugespitzte Ende ist dem Basalzellenplasma zugekehrt und an diesem befestigt. Später wird die Gestalt der Zelle kugelig (Fig. 61—63).

Der heranwachsende Kern nimmt eine runde Form und excentrische Lagerung an. In seinem Innern treten einige Zeit nach Beginn der Wachstumsperiode gröbere Chromatinbalken auf, welche eine Art Polfeldanordnung zeigen (Fig. 57, 58). Diese schwindet wieder im weiteren Verlauf der Wachstumsperiode; es entsteht ein Chromatingerüst, das sich aus unregelmässigen eckigen Knoten und dünneren Bälkchen zusammensetzt (Fig. 59 u. 60). Die letztere Anordnung des Chromatins erhält sich bis zum Beginn der ersten Reifungsteilung.

In dem vom Kern freien Teil des Cytoplasmas bildet sich mit dem Beginn der Wachstumsperiode ebenso wie bei den

etwas stärker; wenn endlich der letztere den Faden in einer bestimmten Länge umwachsen hat, was zeitlich ungefähr mit der vollendeten Längsstreckung des Kernkörpers zusammenfällt, dann hat der Fortsatz in seiner ganzen Länge eine gleichmässige Stärke angenommen.“

„Mit Berücksichtigung der früher gegebenen Schilderung des reifen Samenkörpers ist es nun sofort klar, welche Deutung den bisher als Kernkörper und Kernfortsatz bezeichneten Teilen zu geben ist; ersterer entspricht dem Kopfe, letzterer dem Mittelstück. Vergleichende Messungen ergeben, dass der Fortsatz den anfänglich so langen, dünnen, gleichförmigen Faden genau in der Länge des Mittelstücks umwachsen hat. — Mit wenig Worten will ich noch hinzufügen, dass die Gestaltung des Kopfendes zu seiner definitiven, bohrerartigen Form von der Spitze aus beginnt; hier zeigen sich die ersten Schraubenwindungen, und von da schreiten dieselben weiter nach dem Mittelstück zu fort. Sie besitzen bedeutend stärkeren Glanz als der noch gestreckte übrige Teil des Kopfes und erscheinen etwas dünner als dieser; beides weist vielleicht auf eine weitere Condensation der Substanz hin.“

Auxocyten der eupyrenen Spermien ein deutlich abgesetztes Idiozom in der Umgebung der Centralkörper aus. Das weitere Verhalten des Idiozoms ist aber ein ganz anderes als bei den Auxocyten der eupyrenen Spermien. Bei denjenigen der oligopyrenen Samenfäden tritt schon sehr früh ein Zerfall des Idiozoms ein. Derselbe vollzieht sich in der Weise, dass zuerst die peripheren Teile des Idiozoms abbröckeln (Fig. 60, 61). Die abgebröckelten Teile werden zugleich chemisch verändert; was ich daraus entnehme, dass sie eine andere färberische Reaction als der übrig bleibende Kern des Idiozoms zeigen (in Fig. 61 ist dies, wenn auch nicht deutlich, zu erkennen). Später erleiden die centralen Teile das gleiche Schicksal. Schliesslich ist das ganze Idiozom in zahlreiche grössere und kleinere Brocken fragmentiert.

Die Centralkörper sind kugelig, in den jüngsten Auxocyten nur klein und liegen nahe bei einander (Fig. 57). Im Laufe der Wachstumsperiode nehmen sie mehr und mehr an Grösse zu (Fig. 58—63); dabei rücken sie fast stets innerhalb des zerfallenden Idiozoms mehr oder weniger weit voneinander fort. Schliesslich sind sie zu relativ kolossalen Kugeln herangewachsen (Fig. 63 u. 64¹⁾); von der Oberfläche derselben sieht man nicht selten ein kurzes, mit Eisenhaematoxylin schwarz färbbares, anscheinend aus Centralkörpersubstanz selbst bestehendes feines Fädchen abgehen.

So riesige Centralkörper wie diejenigen der Figur 63 und 64 sind meines Wissens bei Tieren bisher noch nicht beobachtet worden.

In der Zellsubstanz besonders der jüngeren Auxocyten beobachtet man häufig einen faserig beschaffenen, nicht deutlich abgegrenzten Körper, über dessen Bedeutung ich nichts anzugeben weiss. Ich habe ihn in Figur 60, einer Auxocyte mittlerer Grösse, abgebildet. Er ist hier in dem obern (dem Basalzellenplasma zugekehrten) Teil der Zelle gelegen. Anscheinend der gleiche Körper findet sich in älteren Auxocyten dem Kern angelagert.

In diesen letzteren kommen ausserdem in der Zellsubstanz nicht selten vereinzelte dicke, mit Eisenhaematoxylin färbbare

¹⁾ Letztere Figur gehört schon an den Anfang der ersten Reifungsteilung.

Fäden vor (Fig. 63, 67): Ich glaube wahrgenommen zu haben, dass diese Fäden in zwei benachbarten Zellen zuweilen von ein und demselben zwischen den Zellen gelegenen Körperchen ausgehen, in welchem ich ein von der letzten Spermatogonienteilung erhalten gebliebenes Zwischenkörperchen vermute. Ich bin daher geneigt anzunehmen, dass es sich bei den Fäden um erhalten gebliebene Spindelfasern der letzten Spermatogonienteilung handelt, die im Laufe der Wachstumsperiode eine Art Riesenwachstum erfahren haben.

2. Reifungsperiode.

a) Die Reifungsteilungen.

Der Beginn der ersten Reifungsteilung giebt sich daran zu erkennen, dass sich das Chromatin unter der Kernperipherie zu Chromosomen sammelt. Gleichzeitig spitzt sich der bis dahin runde Kern an der dem Zellinnern zugekehrten Seite, an welcher ihm die fragmentierte Idiozoms substanz anliegt, mehr oder weniger deutlich an, sodass er im ganzen eiförmig wird. Die Centralkörper, welche sich, wie beschrieben, während der Wachstumsperiode mehr oder weniger weit voneinander entfernt hatten, rücken inmitten der Idiozoms substanz dicht zusammen und an den spitzen Pol des Kerns heran (Fig. 64).

Auf einem folgenden Stadium spielt sich an den Centralkörpern ein merkwürdiger Vorgang ab. Die Centralkörper werden zunächst maulbeerförmig und zerfallen dann in eine Anzahl Körnchen, welche, wie es scheint, durch eine Zwischen substanz untereinander vereinigt werden (Fig. 65). In Figur 66 sind die beiden so entstandenen Gruppen von Centralkörperkörnern zu einer einzigen vereinigt.

Beide Gruppen von Centralkörperkörnern rücken dann an der Kernperipherie entlang voneinander fort, wobei sie sich mit Cytoplasmastrahlungen umgeben (Fig. 67, 68). Gleich darauf beginnt das Kernvolumen sich stark zu verkleinern, offenbar dadurch, dass Kernsaft in die Zellsubstanz übertritt (Fig. 68, 69). Alsdann schwindet die Kernmembran; die Chromosomen, welche häufig Längsspaltung erkennen lassen, kommen frei in der Zellsubstanz zu liegen (Fig. 70).

Auf einem weitem Stadium (Fig. 71) findet man sie unregelmässig zwischen den beiden Gruppen von Centralkörperkörnern verteilt.

An dieses Stadium schliesst sich dann unmittelbar das Dyaster- oder Doppelsternstadium (Fig. 72) an. Ein Muttersternstadium, wie es sonst stets vorhanden ist, d. h. ein Stadium, auf welchem die Chromosomen in der Äquatorialebene zwischen beiden Polen zusammengruppiert sind, fehlt; wenn es zur Ausbildung käme, hätte es mir nicht entgehen können.

Auf Dyasterstadien, auf denen die Chromosomen locker lagen, ist es mir gelungen, sie zu zählen. Es ergab sich die auffallende Thatsache, dass die Chromosomen bei der ersten Reifungsteilung nicht in der auf die Hälfte reduzierten Zahl, sondern in der „Normalzahl“, welche bei *Paludina* 14 beträgt, auftreten.

Die beiden Gruppen von Centrialkörnern und die Tochterchromosomen weichen immer weiter auseinander (Fig. 73, 74) und stossen schliesslich (Fig. 74) an die Zellperipherie an. Damit haben sie aber noch keineswegs ihre grösste Entfernung voneinander erreicht, sondern sie rücken noch stärker voneinander fort, indem sich die bis dahin runde Zelle in der Richtung der Spindelachse in die Länge streckt (Fig. 75).

Dabei tritt folgende höchst eigentümliche Erscheinung auf.

Bei der regulären Mitose schliesst sich ja an das Doppelstern- oder Dyasterstadium die Bildung der Tochterkerne an. Hier dagegen lösen sich von den Tochtersternen einzelne Chromosomen los und gelangen ins Innere der Zellsubstanz; es sieht so aus, als wenn sie von den Polen abgestossen würden. Wenn die äquatoriale Einschnürung des Zellleibes auftritt (Fig. 76), sind nur noch etwa vier Chromosomen in der Nähe der beiden Pole liegen geblieben (in Fig. 76 sind nur drei davon an jedem Pol gezeichnet).

Die Chromosomen wandeln sich darauf, während die äquatoriale Einschnürung weiter fortschreitet, zu Bläschen um, in denen das Chromatin an der einen Seite eine kompakte, schalenförmige Masse bildet (Fig. 77, 78).

Die meisten Chromosomen verharren auf diesem Stadium auch noch, nachdem die Durchschnürung des Zellleibes beendet ist (Fig. 79 u. folg.). Nur vier von ihnen, anscheinend dieselben, welche zunächst in der Nähe der Pole liegen geblieben waren, bilden sich weiter unter Auflockerung des Chromatins und Volumzunahme zu wirklichen Kernen um.

Die Umwandlung in Bläschen haben diese vier Chromosomen nicht immer jedes einzeln erlitten, sondern häufig haben sich zwei oder drei zusammengethan oder es sind auch alle vier zu einem einzigen Bläschen vereinigt. Je nachdem enthalten die Tochterzellen vier, drei, zwei oder nur einen einzigen Kern. In den Figuren 79—83 sind nur solche Kerne abgebildet, welche bei mittlerer Einstellung sichtbar waren.

Während der oben beschriebenen Vorgänge geben die Gruppen von Centrialkörperkörnern ihre periphere Lage auf und rücken zunächst langsam (Fig. 77—80), später schneller (Fig. 81—83) ins Innere der Tochterzellen hinein; wobei die einzelnen Körner sich voneinander entfernen und grösser werden.

In den schon länger getrennten Tochterzellen bemerkt man um die Gruppen von Centrialkörperkörnchen herum häufig Anhäufungen von Idiozombrocken (Fig. 82); in Figur 83 ausserdem Strahlungen.

An die erste Reifungsteilung schliesst sich unmittelbar die zweite an, welche nun noch viel eigentümlicher als die erste verläuft.

Als Ausgangsstadium der zweiten Reifungsteilung (Fig. 84) haben wir, wie sich aus der obigen Schilderung ergibt, rundliche Zellen, welche vier kleinere oder weniger entsprechend grössere Kerne einschliessen, in denen das Chromatin nicht völlig zum Ruhezustand zurückgekehrt ist. Daneben enthalten die Zellen eine Anzahl (10)¹⁾ bläschenförmig umgewandelter Chromosomen. Diese letzteren nehmen an dem folgenden Teilungsvorgang keinen aktiven Anteil.

An einer Stelle liegt ausserdem ein Haufen von Centrialkörperkörnern.

Die Teilung beginnt nun damit, dass das Chromatin sich in den 1—4 Kernen wieder zu Chromosomen konzentriert; und zwar gehen aus jedem Kern soviel Chromosomen wieder hervor, wie gegen Schluss der ersten Teilung in ihn eingetreten waren.

Gleichzeitig beginnen die Centrialkörperkörner höchst interessante Bewegungen auszuführen. Man erwartet vielleicht, dass

¹⁾ In den Figuren nur zum Teil gezeichnet.

der Haufen von Centrankörperkörnern sich in zwei teilen und dass beide Haufen auseinander rücken würden, um an die Polé einer sich bildenden Spindelfigur zu treten. Das geschieht aber nicht. Die Centrankörperkörner weichen vielmehr nach allen Richtungen auseinander und suchen meist einzeln die Zell-peripherie zu erreichen.

Auf einem folgenden Stadium schwinden die Membranen der Kerne (Fig. 88). Die Chromosomen liegen nunmehr frei in der Zellsubstanz (Fig. 89); entweder mehr auf einem Haufen; nämlich dann, wenn sie aus einem einzigen Kern hervorgegangen sind; oder aber mehr oder weniger weit verstreut, wenn die Zelle zwei- oder mehrkernig war.

Häufig kann man an den Chromosomen eine Längsspaltung wahrnehmen (Fig. 89).

In der Nähe der Chromosomen findet man Centrankörperkörner, die möglicherweise von vornherein neben den Kernen in der Zellsubstanz liegen geblieben sind.

Diese Centrankörperkörner treten jetzt zu zweien oder mehreren an ein Chromosom heran, bemächtigen sich desselben und ziehen es in seine Spalthälften auseinander, wobei sie die Zellperipherie zu gewinnen suchen (Fig. 90—92).

Ob in der Regel mehr als eines der vier Chromosomen längsgeteilt wird, muss ich dahingestellt sein lassen. In diesem Fall werden die zwei oder drei oder vier Chromosomen jedenfalls nicht, wie bei der regulären Mitose, gemeinsam in derselben Richtung, sondern jedes für sich und jedes in anderer Richtung in ihre Spalthälften auseinandergezogen.

Es scheint mir aber, dass die übrigen Chromosomen, mit Ausnahme eben von einem, meistens ungespalten unter die Zell-peripherie zu liegen kommen.

Auf einem folgenden Stadium ist die Form der Zelle ausnahmslos kugelförmig (Fig. 93—97).

Sämtliche Centrankörperkörner liegen unter der Zell-peripherie. Von jedem derselben geht eine Strahlung in den Zellleib hinein ab. Die einzelnen Strahlen sind allerdings nur zart und werden leicht, besonders in den peripheren Partien der eingelegten Hoden, durch körnige Niederschläge, die sich hauptsächlich infolge von Osmiumwirkung im Zellleib bilden, mehr oder weniger vollständig verdeckt, so in den Figuren 93 und 94;

besser bekommt man die Strahlen in Zellen centraler Partien, wie in Figur 95, zu Gesicht.

Einigen der Centralkörperkörner liegen schleifenförmige, teils gespaltene, teils ungespaltene Chromosomen gegenüber; die Scheitel der Schleifen sind den Centralkörperkörnern zugekehrt (Fig. 93, 94, 96, 97).

Die Chromosomen der ersten Reifungsteilung, welche im Zustand der blaschenförmigen Umwandlung persistieren, haben sich während dessen in der Mitte der kugeligen Zelle angesammelt. Sie liegen hier in einer Substanz, die anders beschaffen ist als der umgebende Zelleib (sie erscheint an meinen Präparaten meistens entweder heller oder dunkler) und nach aussen durch eine Hüllmembran abgeschlossen ist. Es erweckt den Anschein, als ob durch eine Einkapselung ein Eingreifen der Kernchen in den Teilungsvorgang gehindert werden sollte.

Jedoch kann die Vereinigung der Chromosomen zu einem einzigen Haufen auch ausbleiben; es können sich statt dessen mehrere Gruppen bilden, von denen jede durch eine Hüllmembran abgekapselt wird (man wolle im voraus die Figuren 98, 100 und 101 vergleichen).

Der Teilungsvorgang verläuft nun folgendermassen weiter: Die Zelle nimmt meistens zunächst ellipsoidische Gestalt an (Fig. 98).¹⁾ Die Centralkörperkörner rücken unter der Zelloberfläche entlang nach den beiden Polen der ellipsoidischen Zelle hin. Dabei nehmen sie die Form von Stäbchen an, welche sich mit ihrer Längsachse senkrecht zur Zelloberfläche stellen.

An den beiden Polen der Zelle sammeln sich die Stäbchen zu zwei Haufen; jeder Haufen setzt sich aus 12 Stäbchen zusammen, wie man konstatieren kann, wenn man bei einer sich teilenden Zelle dieses Stadiums auf einen Zellpol von oben darauf sieht.

Durch Vereinigung der von den Centralkörperkörnern ausgehenden Strahlenbündel wird eine zweipolige Spindel gebildet.

Diejenigen Centralkörperkörner, denen Chromosomen gegenüberliegen, nehmen diese auf ihrer Wanderung gegen die Pole zunächst mit sich.

¹⁾ Zuweilen kann die kugelige Form noch längere Zeit beibehalten werden (vgl. Fig. 101).

Die meisten Chromosomen bleiben jedoch allmählich zurück und verlieren sich in der Zellsubstanz.

Nur je ein Chromosom (wie ich glauben möchte, je eines von zwei durch Längsspaltung eines mütterlichen entstandenen Tochterchromosomen) erreicht den Pol. Dasselbe ist niemals mehr schleifen-, sondern stets stabförmig und kehrt den Centrialkörperstäbchen nicht seine Breitseite, sondern sein eines kurzes Ende zu.

Auf einem folgenden Stadium (Fig. 100) findet man, dass dieses Chromosom mit seinem polaren, häufig etwas verdickten Ende an die Centrialkörperstäbchen direkt anstösst; die Centrialkörperstäbchen erscheinen auf diesem Stadium etwas schlanker als vorher.

Bald darauf beginnt der Zellleib sich im Aequator zwischen den beiden Haufen von Centrialkörperstäbchen durchzuschnüren (Fig. 102, 103).

Die Chromosomen rücken von den Centrialkörperstäbchen wieder ab (Fig. 102—104) und bilden sich in den Tochterzellen zu Kernen um (Fig. 105), deren Volumen allmählich immer grösser wird (Fig. 106—108).

Die blaschenförmig umgewandelten Chromosomen, welche von der ersten Reifungsteilung persistieren, werden bei der Durchschnürung nicht auf beide Tochterzellen verteilt, sondern geraten in eine von ihnen hinein. Dabei zerreisst die Membran, durch welche sie auf einem früheren Stadium abgekapselt waren, und geht anscheinend teilweise in Lösung. Ein Ueberrest derselben findet sich als schwach färbbare, dicke, zuweilen gebogene Platte zwischen den Chromosomenblaschen in der einen der Tochterzellen. Diese Platte ist in den unteren Tochterzellen der Figuren 104—108 in verschiedenen Ansichten zu sehen.

Bald nach dem Auftreten der Zelleinschnürung (Fig. 104) sieht man von den an die Zellperipherie anstossenden Enden der Centrialkörperstäbchen aus feine Fäden hervorsprossen, welche in den letzten Stadien der Teilung (Fig. 105—108) rasch länger werden. Diese Fäden bilden, wie wir sehen werden, das Wimperbüschel, welches an der reifen oligopyrenen Spermie vom hinteren Ende des sogen. Mittelstücks abgeht.

Die früheren Untersucher haben von den beiden eben beschriebenen Reifungsteilungen, welche zur Entwicklungsreihe der wurmförmigen Spermien gehören, nicht einmal die Existenz zu konstatieren vermocht.

Wie ich bereits oben berichtet habe, soll sich nach v. Brunn und Koehler der eine Teil der Samenzellen nach seiner Entstehung direkt in wurmförmige Spermien umwandeln.

Nach v. Brunn sind diese Zellen ansehnlich gross und besitzen einen ebenfalls grossen Kern, welcher homogener Natur ist und ein bis zwei Kernkörperchen zu besitzen scheint.

An diesem Kern spielen sich nun folgende Veränderungen ab. Er bekommt zunächst ein runzliches Aussehen und beginnt darauf in Zerfall zu geraten; er löst sich in eine beträchtliche Anzahl meist rundlicher Bruchstücke auf. Die Bruchstücke gehen allmählich unter bis auf ein einziges von ansehnlicher Grösse, welches schliesslich als das einzige geformte Element im Innern der Zelle erhalten bleibt.

Dieses letztere wird zum Ausgangspunkt eines Fadendbüschels, welcher unmittelbar nach oder selbst schon vor der völligen Auflösung der übrigen Kernteile auftritt.

An dieses Stadium schliessen sich die weiteren Umwandlungen an.

Koehler giebt eine mit derjenigen von v. Brunn ganz übereinstimmende Darstellung.

Die Zellen schliessen zunächst niemals mehr als einen einzigen Kern mit weitmaschigem Chromatinnetz ein. Später fragmentirt sich der Kern in drei oder vier, zuweilen auch noch in mehr rundliche Stücke. Die Teilkerne zeigen ein verändertes Aussehen. Sie haben ihre Konturen verloren; das Chromatin hat sich zu gröbern Brocken vereinigt, welche voneinander isoliert sind. Noch später scheinen die Kerne sich kontrahiert zu haben, um ein kleineres Volumen einzunehmen. Sie sind dann vollständig homogen und färben sich gleichmässig. Gleichzeitig gewinnt das Cytoplasma die Eigenschaft, sich ein wenig stärker als vorher zu tingieren.

Auerbach fasst diejenigen Zellen, welche sich zu wurmförmigen Spermien umwandeln, als Schwesterzellen seiner Spermatogonien auf. Die Umwandlung wird nach ihm ein-

geleitet durch eine Mitose, welche aber nicht zur Zellteilung führt; sondern kurz vor dem Dispiremstadium zum Stillstand kommt.

Die Mitose verläuft bis zum Dyaster ganz wie eine Spermatogonienteilung. Nachdem dieses Stadium erreicht ist, weichen die vier Chromosomen jeder der beiden polaren Gruppen auseinander und runden sich zu kleinen Kugeln ab. Die Kugeln teilen sich eine jede in zwei Hälften; die Teilstücke zerstreuen sich im ganzen Zellraum und zerfallen nach und nach in immer feinere und feinere Stäubchen, die sich eine Zeit lang nur noch durch den dunkleren Farbenton der Zellsubstanz verraten, bis auch dieser verschwindet.

In dem Cytoplasma zeigt sich eine Anzahl verdichteter Stellen, die sich dann zu schärfer begrenzten Körpern ab-runden. Später treten diese Körper zu einer einzigen grösseren Masse zusammen, welche dem Nebenkern in anderen Samenzellen analog ist. Da aber den in Rede stehenden Zellen ein eigentlicher oder Hauptkern fehlt, so würde die Bezeichnung „Nebenkern“ etwas Schiefes an sich haben; Auerbach bezeichnet den Körper daher als Cytoplasmakern.

Damit ist nach Auerbach das Ausgangsstadium für die Ausbildung der wurmförmigen Spermien erreicht.

v. Erlanger (97) beschäftigt sich gelegentlich mit der Struktur der wurmförmigen Samenfäden und teilt dabei bezüglich ihrer Entwicklung folgendes mit: „Die Teilung der Mutterzellen“, sagt er, „welche den Zerfall der Kernsubstanz bedingt, vollzieht sich im wesentlichen so, wie sie Auerbach geschildert hat, doch tritt (was Auerbach entgangen ist) zwischen den beiden Tochterzellen, von welchen jede sich in ein wurmförmiges Spermatozoon verwandelt, eine sehr deutliche Spindelbrücke mit einem typischen Zwischenkörper auf. An dem der Teilungsebene entgegengesetzten Pol jeder Tochterzelle liegt ein Endplättchen, von welchem der Wimperbüschel später ausgeht, so dass das Endplättchen nicht etwa dem Zwischenkörper, sondern dem (wahrscheinlich doppelten) Centrankörper (Centrosoma) der Tochterzelle entspricht. Daher dürfte, meines Erachtens, das Endplättchen dem „Endknöpfchen“ anderer Spermatozoon homolog sein etc.“

Zu dieser Darstellung möchte ich nur bemerken, dass v. Erlanger die Beschreibung von Auerbach offenbar sehr wenig genau gelesen hat; denn nach Auerbach soll es überhaupt nicht zur Bildung zweier Tochterzellen kommen, sondern die in Mitose tretende Zelle soll sich, ohne sich geteilt zu haben, in eine wurmförmige Spermie umwandeln.

b. Rückblick auf die beiden Reifungsteilungen der oligopyrenen Spermien; zur Nomenclatur der cellulären Centren und der sie umgebenden Hüllen.

Ich glaube, man kann einen, wenn vielleicht auch nur kleinen, Teil der Abweichungen, welche die eben beschriebenen beiden Teilungen gegenüber der gewöhnlichen Mitose aufweisen, seinem Verständnis näher bringen, wenn man das zu erreichende Endresultat, welches in den Tochterzellen vorliegt, ins Auge fasst.

Die Zelle tritt offenbar von vornherein in die Teilung mit der Absicht ein, nur ein einziges Chromosom in die Enkelzellen überzuführen.

Da lässt es sich verstehen, wie z. B. bei der ersten Teilung das Muttersternstadium, obgleich es für eine genaue Halbierung der Chromatinsubstanz von grösster Wichtigkeit ist, mit einer gewissen Sorglosigkeit ausgelassen werden kann.

Aus demselben Grunde kann ein Teil der Tochterchromosomen gegen Ende der ersten Reifungsteilung aufgegeben werden. Mit Bezug auf den Endzweck würde es genügen, wenn ein einziges Chromosom für die Tochterkernbildung reserviert würde.

Die Zelle sieht sich aber vor, dass sie nicht zu kurz kommt, indem sie am Ende der ersten Reifungsteilung noch mehr Chromosomen in den Ruhezustand überführt, als hinterher bei der zweiten Teilung Verwendung finden.

Ebenso wie das Verhalten des Chromatins in Betrachtung des Endresultats unserm Verständnis wenigstens in etwas näher rückt, so auch dasjenige der Centralkörper. Die Zerlegung der Centralkörper in Körner, wie sie sich im Beginn der ersten Reifungsteilung vollzieht, bedeutet augenscheinlich eine Vorbereitung für den Umwandlungsprozess der Spermatide in den Samenfaden, insofern als je ein Centralkörperkorn einem Faden des Wimperbüschels der oligopyrenen Spermie zum Ursprung

dient. Es ist offenbar eine verwandte Erscheinung, wenn bei Schmetterlingen, wie ich gefunden habe, die jungen Schwanzfäden schon vor Beginn der ersten Reifungsteilung von den Centralkörpern auswachsen. In beiden Fällen wird ein Vorgang, der sich, anscheinend wenigstens, noch zeitig genug an den Spermatiden abspielen würde, in frühere Stadien zurückverlegt.

Die Centralkörperzerlegung könnte aber noch über den speziellen Fall hinaus allgemeinere Bedeutung haben, indem sie auf eine Zusammensetzung der Centralkörper überhaupt aus einzelnen Körnern hinweist. Nach einer Mitteilung von G. Niessing (00) bestehen die Centralkörper in den Spermatocyten von Salamandra aus einer Gruppe von Körnchen, die durch Substanzbrücken verbunden sind. Jedenfalls aber gelangen die Körnchen für gewöhnlich nicht zu physiologischer Selbständigkeit, wie sie es bei der zweiten Reifungsteilung der oligopyrenen Spermien von Paludina thun.

Die Bilder, welche am Ende dieser zweiten Reifungsteilung auftreten, wo von sämtlichen Centralkörperteilchen feine Fäden auswachsen, können als ein weiterer Beweis für die Richtigkeit der Hypothese dienen, nach welcher die Basalkörper der Flimmerzellen als Centralkörperderivate aufzufassen sind. Die Aufstellung dieser Hypothese von seiten Henny's und v. Lenhossék's wurde bekanntlich hauptsächlich durch meine Entdeckung veranlasst, dass die erste Anlage der Spermiegeißel als feines Fädchen von den unter der Zellperipherie gelegenen Centralkörpern hervorsprosst. Meine jetzigen Beobachtungen zeigen, wie schon frühere von Benda, den Weg, „auf dem die normale Geringzahl der Centralkörper zu der Vielheit der Basalkörper gelangt.“¹⁾

Was den Ablauf der zweiten Reifungsteilung anbelangt, so möchte ich vor allem noch das Interesse hervorheben, das ihm

¹⁾ Benda (00) fand im menschlichen Rückenmark an den Epithelzellen von teilweise obliterierten Centralkanälen, „dass die stäbchenförmigen Centralkörper Einschnürungen tragen, sich in mehrere längliche Segmente zerlegen, die auseinander rücken. Vielfach findet sich zwischen dem Kern und der Zelloberfläche ein dichter Ballen von kleinsten, durch Färbung und häufige Doppelstellung gekennzeichneten Körnchen.“ Ebensolche Centralkörperballen beschreibt Benda in den Epithelien der vasa efferentia der menschlichen Epididymis. An diesem Objekt hat er ferner Uebergänge zwischen den Centralkörperballen und der Basalkörperphalanx der Flimmerzellen aufgefunden.

mit Bezug auf eine Frage der pflanzlichen Cytologie zukommt, nämlich mit Bezug auf die Frage, ob Cytocentren in den Zellen höherer Pflanzen existieren.

Ein Bildungsmodus der Spindel, wie ich ihn bei der zweiten Reifungsteilung von *Paludina* beobachtet habe, steht auf tierischem Gebiet bisher einzig da; wohl aber ist ähnliches in pflanzlichen Zellen gesehen worden.

Belajeff (94), Farmer (95), Strasburger (95) haben festgestellt, dass die Spindel in den Pollenmutterzellen höherer

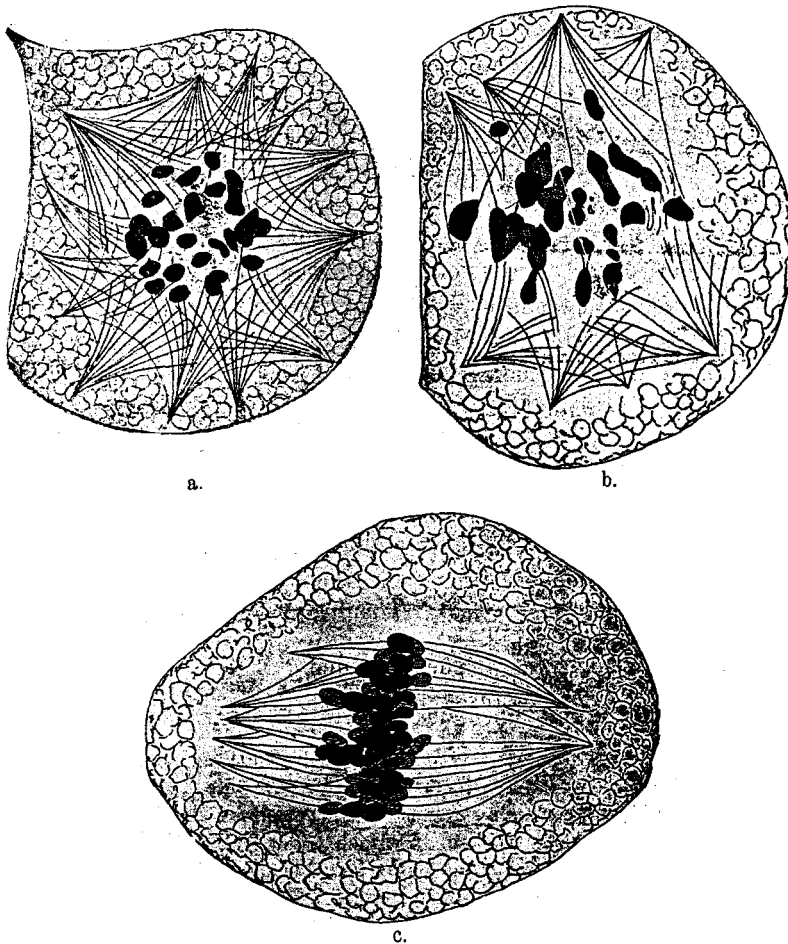


Fig. V, a.—c.: Pollenmutterzellen von *Equisetum limosum*. Spindelbildung.
Nach Osterhout.

Pflanzen zunächst mehrpolig angelegt und erst später zweipolig wird. Osterhout, Mottier, Juel gelang es dann (97) zuerst, alle Phasen zu verfolgen, die durch die mehrpoligen Spindeln zu den zweipoligen führen. Die beistehenden Textfiguren V a—c geben drei Stadien der Spindelbildung in den Pollenmutterzellen von *Equisetum limosum* nach Osterhout wieder.

Dagegen vermochten weder diese noch die meisten neueren botanischen Autoren Cytocentren („Centrosomen“) an den Spindelspitzen aufzufinden. Sie leugneten daher das Vorkommen von „Centrosomen“ in den Zellen höherer Pflanzen überhaupt oder erklärten es jedenfalls schon auf Grund der multipolaren Anlage der Spindel übereinstimmend als unwahrscheinlich, indem sie argumentierten, man könne sich nicht gut vorstellen, dass der Mehrzahl der Spindelpole eine Mehrzahl von „Centrosomen“ entspreche, und dass diese sich später zu zwei Haufen vereinigten.

Nur Guignard, welcher zuerst (94) eine später als verfehlt erkannte Darstellung der cellulären Centren bei *Lilium* gegeben hatte, hält auch heute noch (98) daran fest, dass solche bei höhern Pflanzen vorkommen. Seine Abbildungen sind jedoch so wenig beweisend, dass sie die herrschende Anschauung nicht beeinflussen konnten. Ebenso wenig vermochten die neuerdings veröffentlichten Untersuchungen von Bernard und Yamanouchi überzeugend zu wirken (vergl. Strasburger 1901, S. 457).

Meine Beobachtungen über die zweite Reifungsteilung von *Paludina* sind nun insofern von grosser Bedeutung, als dadurch ein Hauptargument gegen die Existenz der cellulären Centren bei höheren Pflanzen, welches in dem Auftreten vielpoliger Spindelanlagen besteht, aus dem Wege geräumt wird.

Ich für meine Person halte es nicht nur für möglich, sondern trotz der negativen Befunde der meisten Botaniker für wahrscheinlich, dass Cytocentren bei höheren Pflanzen überall vorkommen und dass sie sich bei der Mitose der Pollenmutterzellen ähnlich verhalten wie bei derjenigen der Spermatocten zweiter Ordnung von *Paludina*, welche zum Entwicklungszyclus der oligopyrenen Spermien gehören. Ich muss natürlich zugeben, dass diese meine Meinung einstweilen „nur den Wert einer persönlichen Ueberzeugung beanspruchen kann.“

Allerdings darf man meines Erachtens nicht erwarten, „Centrosomen“ in den Zellen der höheren Pflanzen aufzufinden.

Es führt mich dies dazu, der Frage nach der Nomenclatur der cellulären Centren einige Worte zu widmen, was ich um so lieber thue, als sich diese Frage augenblicklich in einem Zustand von starker Unsicherheit, „um nicht zu sagen Versumpfung“, befindet, aus dem sie auch durch eine im vorigen Jahr (1901) erschienene Abhandlung von Boveri nicht befreit ist.

Boveri hat im *Ascarisei* als Centrosomen Gebilde beschrieben, welche auf denjenigen Stadien, wo sie am grössten und am leichtesten zu analysieren sind, als blasse Kugeln erscheinen, in deren Innerm ein winziges Centralkorn vorhanden ist.

Fig. 153 (Taf. VIII) habe ich der erwähnten Arbeit von Boveri (1901) entnommen. In dieser Figur, welche ein *Ascarisei* auf dem Stadium der Aequatorialplatte darstellt, sind in jedem Centrosom zwei Centralkörner zu sehen. Jedoch kommt dieser Befund nach Boveri nicht häufig zur Beobachtung; für gewöhnlich ist auf dem Stadium der Aequatorialplatte nur ein einfaches Centralkorn vorhanden und eine Teilung desselben tritt erst im weiteren Verlauf der Mitose ein.

Diesen Centralkörnern hat Boveri noch 1895 absolut keine Bedeutung beigelegt. Dagegen nimmt er von den Centrosomen an, was Van Beneden zuerst mit Bezug auf seine „Attraktionssphären“ und „Centralkörperchen“ behauptet hat, dass sie als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen seien; er möchte ferner glauben, dass sie mit den von Flemming 1891 entdeckten Doppelkörnern der tierischen Gewebszellen identisch seien.

Gegen beide Annahmen muss ich entschieden Einspruch erheben.

Was zunächst die zweite Annahme anlangt, so behaupte ich: Wenn man die Boveri'sche Nomenclatur anwenden will, so muss man die Doppelkörner, welche zuerst Flemming, dann M. Heidenhain, ich selbst u. a. beschrieben haben, nicht als Centrosomen, sondern als Centralkörner oder, wie Boveri die Centralkörner neuerdings zu nennen vorschlägt, als Centriolen bezeichnen.¹⁾

¹⁾ Der Name Centriol (centriolum) ist als Diminutivform von centrum gebildet.

Der Beweis, dass es sich bei den Doppelkörnern der Gewebszellen um die Homologa der Centalkörner handelt, lässt sich auf folgende Weise erbringen.

In Figur 156 und 157 habe ich Spermatocten eines Myriopoden, *Lithobius forcipatus*, bei der gleichen Vergrößerung abgebildet, welche Boveri für seine *Ascariseier* gewählt hat. Die Spermatocten erster Generation dieses Tieres sind so gross, dass sie ein *Ascarisei* noch erheblich an Durchmesser übertreffen.

In einer Spermatocten erster Generation, welche sich im Anfangsstadium der Teilung befindet (wie ich sie in Figur 156 abgebildet habe), gewahrt man im Cytoplasma an zwei einander gegenüberliegenden Seiten des Kerns nahe der Zellperipherie zwei scharf abgegrenzte homogene Kugeln, die zwei durch Eisenhämatoxylin intensiv schwarz färbbare, rundliche oder etwas längliche Körnchen einschliessen. Es unterliegt nicht dem geringsten Zweifel, dass es sich hier um „Centrosomen“ und „Centriolen“ handelt.

In Figur 157 habe ich das Muttersternstadium einer Spermatocten zweiter Generation abgebildet. Hier liegen die Centrosomen stark abgeplattet unmittelbar unter der Zellperipherie; nicht an den Polen der achromatischen Spindel, sondern entfernt von ihnen auf der Spindelaxe, wie ich schon früher gefunden, 99, S. 469 zuerst mitgeteilt und dann zusammen mit v. Korff genauer beschrieben habe¹⁾. Eine entsprechende scheibenförmige Abplattung der Centrosomen kann auch im *Ascarisei* vom Stadium der Äquatorialplatte an zur Beobachtung kommen; man vergleiche die nach Boveri reproduzierte Fig. 154.

Diejenige Beobachtung nun, welche beweist, dass die Doppelkörner der Samenzellen von Wirbellosen und Wirbeltieren mit Centriolen identisch sind, ist folgende.

Wenn eine Spermatocten von *Lithobius* sich zum Samenfaden umwandelt, so wachsen die Centalkörner, bez. das eine von ihnen, zu einem kolossal langen Faden aus, welcher die Axe des sogen. Mittelstückes der reifen Spermie bildet (Fig. 158—160).²⁾ Die Centrosomen dagegen erleiden im Beginn dieses

¹⁾ Gleichzeitig mit v. Korff's und meiner Abhandlung erschien eine Arbeit von P. Bouin über denselben Gegenstand.

²⁾ Auf die Einzelheiten des Vorgangs einzugehen, habe ich hier keine Veranlassung. Wie man aus Fig. 158 sieht, ist es bei *Lithobius* der distale

Prozesses einen Zerfall und sind, soviel ich wenigstens bisher finde, bald nicht weiter nachweisbar.

Die Centrialkörner oder Centriolen von *Lithobius* zeigen demnach das gleiche Verhalten bei der Histogenese der Spermien, wie es von den Doppelkörnern bei Molluscen (gleichzeitig durch v. Kőrff und Benda) und bei Selachiern (durch Suzuki und Broman) konstatiert worden ist. Und die Doppelkörner dieser Tiere sind ihrerseits, wie wiederum die Vorgänge bei der Histogenese der Spermien ergeben, mit denjenigen der Amphibien und Säugetiere identisch.

Daraus geht hervor, zunächst, dass die Doppelkörner der Samenzellen überall als Centriolen anzusehen sind. Dass aber diese Doppelkörner der Samenzellen denjenigen der übrigen Gewebszellen homolog sind, daran zu zweifeln ist nicht gut möglich. Es folgt also weiter, dass die Doppelkörner der sämtlichen Gewebszellen als Centriolen aufzufassen sind.

Hüllen um die Doppelkörner, welche man als Centrosomen ansprechen könnte, sind bei den meisten Zellen überhaupt nicht vorhanden, weder zur Zeit der Teilungsruhe, noch auch während der Mitose. Solche Hüllen — Centrosomen — giebt es hauptsächlich in Ei- und Furchungszellen; ausserdem noch in den Samenzellen einiger Tiere, wie z. B. in denen von *Lithobius* und ab und zu auch noch in andern Gewebszellen. Und auch da, wo Centrosomen vorkommen, finden sie sich im allgemeinen nur während der Mitose. Sie bestehen, wie ich glauben möchte, höchstens während der Teilungsintervalle in solchen Zellen fort, welche rasch auf einander folgende Teilungen durchmachen. Dagegen möchte ich bezweifeln, dass sie in einer völlig ruhenden Zelle überhaupt schon gesehen sind.

Nur von den Centriolen, nicht aber von den Centrosomen, kann daher gelten, dass sie allgemeine und dauernde Zellorgane sind.¹⁾

Centrialkörper, welcher zu einem in der Axe des spätern Mittelstückes gelegenen Faden auswächst. Ein extracellulärer Schwanzfaden, welcher von dem an die Zellperipherie anstossenden Ende des Centrialkörperfadens ausgeht, kommt anscheinend erst sehr spät zur Ausbildung; wenigstens vermochte ich auch auf dem Stadium der Figur 159 noch nichts davon wahrzunehmen.

¹⁾ Nach Morgan und Wilson soll man annehmen müssen, dass im

Theoretisierende Betrachtungen über die Cytocentren (über die Beziehungen derselben zur Kern- und Zellteilung etc.), wie Boveri sie zu geben sich bemüht hat, sind demnach nicht an die Centrosomen, sondern an die Centriolen anzuknüpfen.

In einem Kapitel seiner im vorigen Jahre erschienenen Abhandlung „über die Natur der Centrosomen“ hat Boveri drei Punkte namhaft gemacht, welche für Entscheidung der Frage, ob es sich um Centrosomen oder Centriolen handelt, als Kriterien dienen sollen. Ich werde im folgenden zeigen, dass die Doppelkörnchen auch auf Grund dieser von Boveri selbst

Cytoplasma von Seeigeleiern Centrosomen und Strahlungen unter dem Einfluss von Salzlösungen „de novo“ entstehen können.

Nach meinen obigen Darlegungen kann es sich überhaupt nur um die Frage handeln, ob die in diesen Centrosomen enthaltenen Centriolen Neubildungen sind.

Zu dieser Annahme liegt aber einstweilen absolut kein Grund vor.

Denn das Auftreten zahlreicher Centrosomen und Strahlungen in einem mit Salzlösung behandelten Ei, wie es Morgan und Wilson beobachtet haben, ist möglicherweise und sogar wahrscheinlich so zu erklären, dass durch den Reiz der Salzlösung eine Vermehrung bzw. Zerlegung der beiden Centriolen, welche die Eizelle von der letzten Teilung der Vermehrungsperiode her übernommen hat, zu Stande kommt, und dass die zahlreichen auf diese Weise entstandenen Centriolen sich im Cytoplasma verteilen und sich mit Centrosomen und Strahlungen umgeben; vielleicht spielen sich hier unter der Wirkung der Salzlösung ähnliche Vorgänge an den Centriolen ab, wie sie normaler Weise im Hoden von *Paludina* bei den Reifungsteilungen der oligopyrenen Spermien zur Beobachtung kommen.

Wenn ferner Centrosomen in einem kernlosen Fragment eines in Stücke geschüttelten Eies bei Behandlung mit Salzlösung auftreten, so ist durchaus nicht auszuschliessen, dass eben dieses Fragment die Centriolen des Eies enthalten hat. Der Versuch würde schon eher als beweisend geltend können, wenn gezeigt würde, dass Centrosomen in allen oder wenigstens in mehreren Fragmenten eines und desselben Eies auftreten. Um aber auch das Vorhandensein von Centriolen in den verschiedenen Fragmenten eines und desselben Eies mit Sicherheit ausschliessen zu können, wäre eine Verfolgung der Centriolen von der letzten Teilung der Vermehrungsperiode bis zur Eireife nötig; eine Aufgabe, an die sich bisher noch niemand herangewagt hat.

Die Beobachtungen von Morgan und Wilson sind demnach für eine Neubildung cellulärer Centren durchaus nicht beweisend; wahrscheinlich ist aus ihnen nur zu entnehmen, dass unter Umständen Centriolen durch Salzlösungen zur Bildung von Centrosomen und Strahlungen angeregt werden können.

aufgestellten Kriterien nicht als Centrosomen in Anspruch zu nehmen sind, wobei ich ein von diesem Autor citiertes Objekt, die Samenzellen des Salamanders, zu Grunde legen will.

Ein erstes Kennzeichen der Centriolen besteht nach Boveri in ihrer Grösse im Verhältnis zu derjenigen der Zelle. „Die Centriolen“, sagt Boveri, „sind von so extremer Kleinheit, dass sie selbst in den grössten Zellen, wie in den Eiern, auch mit den stärksten Vergrösserungen nur als kleine, nicht weiter analysierbare Pünktchen erscheinen. In sehr kleinen Zellen lassen sie sich überhaupt nicht mehr nachweisen.“

Und an anderer Stelle fügt er hinzu: Die relativ grossen Doppelkörperchen der Wirbeltierzellen können daher nur Centrosomen sein; der Nachweis von Centriolen in ihnen kann gar nicht erwartet werden.

Figur 161, eine Spermatogonie des Salamanders, ist bei der gleichen 2000 fachen Vergrösserung abgebildet, wie die Ascariseier, (Fig. 153—155), welche ich nach Boveri kopiert habe. Man sieht, dass diese Salamanderspermatogonie annähernd ebenso gross ist wie die Ascarisblastomere der Fig. 155 und ferner, dass die Doppelkörnchen der Spermatogonie nur unerheblich grösser sind als die Centriolen von Ascaris.

Jedenfalls durfte Boveri die Doppelkörnchen der Salamanderzellen auf Grund ihrer Grösse nicht als Centrosomen in Anspruch nehmen.

Dass die Grösse der Centriolen sich nach der Grösse der Zellen richte, ist, nebenbei bemerkt, falsch. Die Centriolen sind vielmehr im allgemeinen in allen Zellen, grossen und kleinen, von gleicher Winzigkeit, sind aber keineswegs in kleinen Zellen winziger als in grossen.

Ein zweites Kriterium, ob es sich um Centriolen oder Centrosomen handelt, betrifft den Zeitpunkt der Teilung. „Das Centriol“, sagt Boveri, „teilt sich beträchtlich früher als das Centrosom. Die Teilung des Centrosoms scheint normaler Weise nirgends früher als in der Metakinese zu beginnen, in den Ascaris-Blastomeren und so wahrscheinlich in vielen andern Objekten erfolgt sie erst im Ruhezustande der Zelle. Doppelkörner zur Zeit der Aequatorialplatte oder früher werden also mit grosser Sicherheit als Centriolen in Anspruch genommen werden dürfen.“

Ich habe nun aber 1896 (S. 51, Anm.) beschrieben, dass bei der ersten Reifungsteilung des Salamanderhodens eine Verdoppelung der Polkörperchen der Spindel gewöhnlich bereits im Tonnenstadium stattfindet. Dieses Tonnenstadium entspricht aber nach Boveri's eigener (88, S. 118) und meiner Auffassung der Aequatorialplatte einer gewöhnlichen Mitose. Also auch nach diesem Kennzeichen würde Boveri die Doppelkörnchen des Salamanderhodens als Centriolen haben auffassen müssen.

Ein drittes Kriterium — nach Boveri das wichtigste — soll das Verhältnis zur Astrosphäre sein. Boveri behauptet: „Ein Körper, an den die Sphärenradien direkt herantreten, ist das Centrosoma.“

Wenn man die Spermatogonie des Salamanders (Fig. 161), auf welche ich schon vorher Bezug genommen habe, von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, so ist es klar, dass Boveri auch auf Grund dieses seines dritten Kriteriums die Doppelkörnchen derselben nicht als Centrosomen ansprechen durfte. Denn die Cytoplasmastrahlen gehen nicht bis an die Doppelkörnchen, sondern nur bis an die Peripherie der sie einschliessenden Hülle heran, für welche ich den Namen Idiozom vorgeschlagen habe.

Dass die Idiozomen ihrerseits nicht mit Centrosomen identisch sind, scheint mir aus ihren Schicksalen bei der Mitose bestimmt hervorzugehen. Die Centriolen machen sich im Beginn der Teilung von dem sie umgebenden Idiozom frei. Dies geschieht häufig dadurch, dass das Idiozom in Teilstücke zerlegt wird; oder aber, indem die Centriolen aus dem Idiozom auswandern; in letzterem Fall persistiert das Idiozom vielfach eine Zeitlang in ungeteiltem Zustand seitlich neben der Teilungsfigur.

Im übrigen ist der Boveri'sche Satz, dass die Cytoplasmastrahlen nur bis an das Centrosom und nicht bis an die Centriolen herantreten, richtig, vorausgesetzt eben, dass Centrosomen überhaupt vorhanden sind. Entgegenstehende Angaben von v. Kostanecki und seinen Mitarbeitern, nach welchen die Strahlen der Polsonnen in den Eizellen von *Ascaris* und anderen Tieren sich direkt bis zu den Centriolen fortsetzen sollten, habe ich selbst (97.4, S. 341) zuerst an der Hand von Beobachtungen von Griffin und Mac Farland zurückgewiesen. In den meisten Zellen aber fehlen Centrosomen und hier inserieren die Strahlen direkt an den Centriolen.

In demselben Kapitel bespricht Boveri ein Moment, welches nach ihm mit Unrecht als entscheidendes angesehen worden ist, nämlich das Verhalten zum Eisenhämatoxylin. Boveri hat bei sämtlichen von ihm untersuchten Objekten (Spermatocyten von *Ascaris*, Ovocyten von *Dialula*, Eiern von *Echinus* und *Ascaris*) gefunden, „dass je nach dem Grad der Entfärbung und nach gewissen in der Konservierung begründeten Unterschieden des Präparates in einem Fall das ganze Centrosom durch und durch schwarz gefärbt sein kann, während in einem andern in dem entfärbten Centrosom nur das oder die Centriolen schwarz bleiben.“ Er folgert daraus, dass die Schwarzfärbung in Eisenhämatoxylin im allgemeinen kein Kennzeichen sei, ob ein Centrosom oder Centriol vorliegt.

Ich möchte nach meinen Erfahrungen glauben, dass diejenigen Objekte, bei denen die Centrosomen sich mitfärben, in der Minderzahl sind. „Im allgemeinen“, behaupte ich, halten nur die Centriolen den Farbstoff fest. — Solche Zellen, bei denen eine Mitfärbung der Centrosomen zu Stande kommt, sind für das Studium der Centriolen mit der Eisenhämatoxylinmethode natürlich ungeeignet.

Die Ueberzeugung, dass die Doppelkörnchen der tierischen Gewebszellen keine „Centrosomen“ sind, habe ich schon seit langem und deshalb diese Bezeichnung in meinen letzten Arbeiten streng vermieden. Ich habe den Van Beneden'schen Ausdruck „Centralkörper“ (oder „Centralkörperchen“) gebraucht, in der Annahme, dass *corpuscule central* von Van Beneden der Centriole von Boveri entspräche.

In dieser Beziehung habe ich mich an v. Erlanger und an v. Kostanecki und v. Siedlecki angeschlossen, welche dazu auf Grund eigener Untersuchungen und durch den Vergleich der Figuren Van Beneden's mit denen Boveri's gekommen waren.

Die Berechtigung zu dieser Annahme schien um so grösser, als Boveri selbst die Möglichkeit offen gelassen hatte, dass das, was Van Beneden und Neyt in einigen Figuren als *corpuscule central* abbilden, seinem Centralkorn entsprechen könnte.

Neuerdings erklärt nun aber Boveri, diese Möglichkeit auf Grund seiner neuen Befunde mit Sicherheit ausschliessen zu

können; das corpuscule central von Van Beneden sei überall das gleiche Gebilde, welches er Centrosom genannt habe; das Centriol sei in keiner einzigen von Van Beneden's Figuren zu sehen.

Ich bin nach erneuter Prüfung der Sachlage geneigt, Boveri in diesem Punkte Recht zu geben, und daher für meine Person eventuell bereit, nachdem ich die Identität der Doppelkörnchen mit Centralkörnern erwiesen habe, diese letztere Bezeichnung „Centralkörner“ oder „Centriolen“ in ferneren Arbeiten für die Doppelkörnchen in Anwendung zu bringen.¹⁾

Wenn diese Bezeichnung allgemein würde, so wäre dabei allerdings nicht zu vergessen, dass Boveri die Bedeutung der Centriolen nicht erkannt und ihre Kenntnis bisher nur wenig gefördert hat²⁾.

Was den Ausdruck Centrosom anlangt, so habe ich schon früher (99, S. 496) vorgeschlagen, ihn wegen der vielen Verwirrung, die durch Missbrauch desselben angerichtet ist, ganz zu vermeiden und die Hüllen, von welchen die Centriolen bei einigen Zellarten (besonders Furchungszellen) während der Teilung umgeben sind, mit einem von Strasburger gebildeten Ausdruck als Centrosphären zu bezeichnen.

Die von den Centrosphären verschiedenen Hüllen, welche in ruhenden Samenzellen in der Umgebung der Centriolen vorhanden sind, habe ich früher als Idiozomen bezeichnet. Dieser Ausdruck hat, wie ich seitdem gefunden habe, Missstände.³⁾ Ich möchte daher einer Empfehlung von Boveri, alle auf die cellulären Centren und ihre Bestandteile bezüglichen Termini durch Zusammensetzung mit dem Worte „Centrum“ zu bilden, Folge leisten und statt Idiozom nunmehr „Centrotheca“ in Vorschlag bringen.

Ich bin der Meinung, dass diese letztere Bezeichnung auch auf die Centriolenhüllen, welche gelegentlich in „somatischen“

¹⁾ In der vorliegenden Arbeit habe ich mir erlaubt, noch meine alte Bezeichnung „Centralkörper“ beizubehalten. Ich konnte dies um so eher thun, als der Ausdruck Centralkörper ausser (nach Boveri) von Van Beneden von fast allen Autoren in dem gleichen Sinne wie von mir gebraucht wird.

²⁾ Auch kann Boveri nicht beanspruchen, die Centriolen als erster gesehen zu haben. Sie sind von Flemming bereits 1882 in „Zellsubstanz, Kern und Zellteilung“) als „Polarkörperchen“ der Spindel bei Epithelien und Bindegewebszellen der Salamanderlarve beschrieben worden.

³⁾ Unter anderen den, dass man im Französischen und Englischen vielfach aus dem Idiozom ein „idiosome“ gemacht hat.

Zellen (z. B. in Leucocyten oder in Drüsenzellen der menschlichen Hypophyse) vorkommen, Anwendung zu finden hätte.

c. Histogenese der oligopyrenen Spermien.

Auf dem Schlusstadium der zweiten Reifungsteilung (Fig. 108) haben wir zwei Tochterzellen, welche jede einen Kern besitzen, der aus einem Chromosom hervorgegangen ist. Unter der Oberfläche einer jeden Zelle liegen an einer Stelle 12 Centalkörperstäbchen, von deren an die Zellwand anstossenden Enden feine Fäden ausgewachsen sind.

Die eine (in Fig. 108 untere) Tochterzelle enthält ausserdem die sämtlichen bläschenförmig umgewandelten Chromosomen, welche noch von der ersten Reifungsteilung her persistieren, und die nicht zur Tochterkernbildung verwandten Chromosomen der zweiten Teilung; ferner eine mit Eisenhämatoxylin schwach färbbare (häufig gebogene) Platte (in Fig. 108 in Flächenansicht zu sehen), welche den Ueberrest der Membran darstellt, durch welche die Chromosomenbläschen der ersten Reifungsteilung auf einem frühern Stadium der zweiten (Fig. 96, 97) abgekapselt waren.

Die nicht zur Verwendung gelangten Chromosomen, welche in die eine Tochterzelle hineingeraten sind, lassen sich in dieser meistens noch einige Zeit nachweisen, nachdem die Umwandlung zum Samenfaden begonnen hat; dann aber lösen sie sich auf, ohne eine Spur zu hinterlassen.

Die oben erwähnte Platte dagegen geht erst viel später unter. Sie formt sich zunächst zu einem rundlichen Körper um, der diejenige Tochterzelle, welche die untergehenden Chromosomen erhalten hat, noch lange Zeit hindurch als solche kennzeichnet. Auf meiner Tafel V ist dieser Körper nur in Fig. 113 sichtbar; schliesslich schwindet auch er, ohne eine Rolle beim Aufbau der Samenfäden gespielt zu haben.

Als Ausgangsstadium für die Umwandlung der Spermatide in den Samenfaden kann die Fig. 109 gelten. Die Umwandlung beginnt damit, dass der Kern unter Verkleinerung seines Volumens dicht an die Centalkörperstäbchen heranrückt. Diese Stäbchen selbst nehmen etwas an Länge zu und werden bisquitförmig (Fig. 110). Darauf werden ihre an die Zellwand anstossenden Enden abgeschnürt. Diese erscheinen als kleine Knöpfchen, welche

an der Zellperipherie liegen bleiben (Fig. 111). Die übrigen Teile dagegen rücken auf den Kern zu und pflanzen sich, während der Kern sich wieder gegen die Zellmitte zu bewegt, mit ihren proximalen zugespitzten Enden auf der Membran desselben ein. Die Teilstücke der Centralkörperstäbchen bleiben dabei durch Fäden mit einander in Verbindung (Fig. 112).

Der Kern rückt nun unter fortwährender Verlängerung dieser Fäden in der zuerst eingeschlagenen Richtung weiter, gelangt bald über die Zellmitte hinaus und stösst schliesslich an die Zellwand an (Fig. 113—116). Dabei verkleinert er sich zunächst noch mehr und plattet sich dann in der Richtung der Längsaxe des entstehenden Samenfadens ab. Sein sämtliches Chromatin hat sich unter der Membran angehäuft. Hier bildet es eine gleichmässig dicke Schicht, welche nur die Insertionsstelle der Centralkörperstäbchen frei lässt.

Im Cytoplasma ist ein kleiner meist rundlicher, häufig aber auch unregelmässig gestalteter Körper aufgetreten, der sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbt. Zuweilen ist er auch doppelt (Fig. 113). Er erinnert an den „chromatoiden Nebenkörper“, welcher in den Spermatischen vieler Säugetiere vorkommt.

Vom Stadium der Figur 116 an beginnt die ganze Zelle sich in die Länge zu strecken. Sie wird zunächst etwa spindelförmig (Fig. 117); beim weiteren Wachstum des Fadensbündels streckt sie dann, wie Auerbach es ausdrückt, „vorn einen Hals aus“, der nun immer mehr an Länge zunimmt (Fig. 118, 119).

Der Kopf wird dabei über das Vorderende des Fadensbündels zuerst mützenförmig (Fig. 117), später fingerhutförmig (Fig. 118, 119) herübergestülpt. Das Cytoplasma scheint sich über ihn nach hinten zurückzuziehen.

Die Centralkörperstäbchen, mit denen die Fäden vorn beginnen, sind in Figur 119 zu einer einzigen, in der Seitenansicht halbmondförmigen Masse verschmolzen. Auch die Fäden selbst sind auf diesem Stadium, jedenfalls bei der angewandten Behandlung, nicht mehr deutlich unterscheidbar.

Das Cytoplasma enthält in Fig. 119 eine grosse, und ihr anliegend noch eine kleinere, helle Vacuole, deren Innenwand von färbbaren Kügelchen in ziemlich gleichen Abständen bedeckt ist.

Die fernere Entwicklung vom Stadium der Fig. 119 an besteht in einer weiteren Längsstreckung der Spermatide, welche mit einer fortgesetzten Verlängerung des Fadenbündels Hand in Hand geht. Die Zellsubstanz wird dabei zu einer dünnen, das Fadenbündel umgebenden Hülle ausgezogen. Die oben beschriebenen Einschlüsse der Zellsubstanz gehen unter, anscheinend ohne eine Verwendung beim Aufbau des Samenfadens gefunden zu haben.

Folgender Punkt bleibt zu der eben gegebenen Darstellung noch nachzutragen. Die Abbildungen, welche ich von der Histogenese der oligopyrenen Spermien gegeben habe, zeigen ausser in den Figuren 109 und 120 das extracelluläre Cilienbüschel nicht in seiner ganzen Länge und lassen daher nicht erkennen,

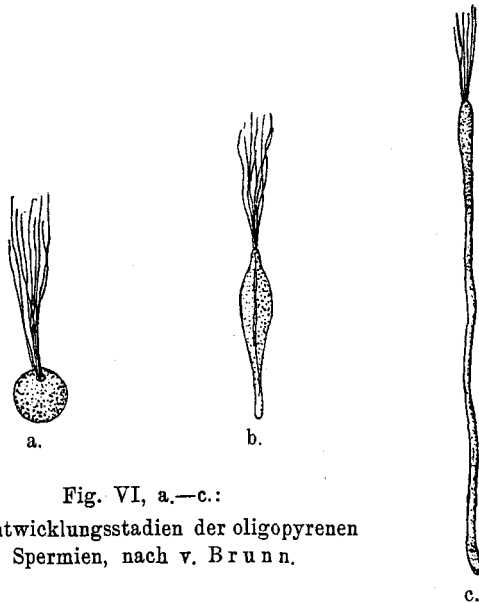


Fig. VI, a.—c.:

Drei Entwicklungsstadien der oligopyrenen Spermien, nach v. Brunn.

was am besten an Zupfpräparaten zu sehen ist, dass die Cilien sich bis zum Stadium der Fig. 111 stark verlängern, von diesem Zeitpunkt an aber kontinuierlich kürzer werden (vergl. die Textfiguren VI, a—c, welche ich nach v. Brunn kopiert habe.)

Zur Erklärung dieser Erscheinung nehme ich an, dass die Cilien die direkten Fortsetzungen der intracellulären Fäden

bilden. Die an der Zellperipherie liegenden bleibenden Centralkörperteile, welche als Knöpfe erscheinen, stellen, wie ich glauben möchte, in Wirklichkeit Ringe dar; die von den Centralkörperringen ausgewachsenen Fäden (Fig. 109, 110) treten bei der Entstehung der Ringe (Fig. 111) durch das Lumen derselben hindurch mit den abgeschnürten Centralkörperteilen in Verbindung. Die Verkürzung der Cilien kommt dadurch zu Stande, dass die Zellsubstanz „nach dem freien Ende des Cilienbüschels zu rings um diesen entlang wächst, doch langsamer, als das entgegengesetzte Längswachstum der Fäden vor sich geht“ (v. Brunn). Die Fäden des Cilienbüschels werden also zum Teil in das Cytoplasma der Spermatide einbezogen.

Die Struktur der reifen Spermien lässt sich kurz folgendermaßen beschreiben.

Die reifen Spermien bestehen aus einem kleinen Kopf und einem sehr langen sogen. Mittelstück, welches hinten mit einem Cilienbüschel endet. Die Anzahl der Cilien beträgt 12.

Der Kopf ist fingerhutförmig über das vordere Ende eines Achsenstrangs herübergestülpt, welcher den Samenfaden bis zum hintern Ende des Mittelstücks durchzieht. Der Achsenstrang setzt sich aus 12 eng mit einander vereinigten Fäden zusammen. Er beginnt vorn am Boden des fingerhutförmigen Kopfes mit einer in der Seitenansicht halbmondförmigen, durch Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren Masse, welche aus Centralkörpersubstanz besteht. Hinten setzen sich seine Fäden unter Vermittlung je eines kleinen aus Centralkörpersubstanz gebildeten Knöpfchens in die Cilien des Wimperbüschels fort.

Dem Achsenstrang ist vom hintern Kopfrande an bis kurz vor seinem Hinterende ein in meiner Figur 120 nicht dargestellter, quergestreifter Mitochondrienmantel aufgelagert, dessen Genese ich in einer früheren Arbeit beschrieben habe.

Weiter nach aussen folgt eine cytoplasmatische Hülle, welche den Achsenstrang bis zum hintern Ende des Mittelstücks umgiebt. Der Kopf scheint davon frei zu sein.

Struktur und Histogenese der oligopyrenen Spermien ist bereits in vortrefflicher Weise von v. Brunn geschildert worden.

Nach v. Brunn tritt an der völlig runden Spermatide im Beginn der Umwandlung ein Büschel feinsten Fäden auf, als deren Ausgangspunkt bei schärfster Beobachtung der erhalten gebliebene runde Kernteil (vergl. oben S. 40) sich erkennen lässt. „Dieser ist der Zellwand sehr nahe gerückt und entsendet nun jenen Cilienbüschel, der ausserhalb der Zelle sich lockert und ca. 8—12 Fäden von der dreifachen Länge des Zelldurchmessers zeigt.“ v. Brunn wagt nicht zu entscheiden, ob sie primär von dem Kernteile aus entstehen oder erst sekundär damit in Verbindung treten.

Die weitere Bildung des Samenkörpers verläuft folgendermassen:

„Der Cilienbüschel wächst in die Länge und zwar nach der seiner Austrittsstelle entgegengesetzten Seite der Zelle zu. In gleichem Maasse rückt der Kopf in gerader Richtung nach dem Innern derselben und berührt schliesslich die entgegengesetzte Zellwand. Er durchbricht diese jedoch nicht; sie legt sich ihm vielmehr ganz dicht an und wird bei der in derselben Richtung immer weiter fortschreitenden Verlängerung der Fäden mit vorwärts gezogen und in die Länge gedehnt. Die ganze Zelle streckt sich bei diesem Wachstum zuerst spindelförmig und wächst dann ihrerseits nach dem freien Ende des Cilienbüschels zu rings um diesen entlang, doch langsamer als das entgegengesetzte Längswachstum der Fäden vor sich geht. Letztere legen sich bei diesen Vorgängen eng an einander und bilden nun einen scheinbar einheitlichen Faden, ohne jedoch zu verschmelzen. Noch in schon ziemlich lang spindelförmigen Zellen kann man die einzelnen Cilien unterscheiden, besonders auch an frischen Elementen. Der anfangs runde Kopf besitzt schon bei dem Berühren der Zellwand eine längliche Gestalt und wird weiterhin zu einem leicht gekrümmten Stäbchen oder Röhrchen, das sich stets intensiv färbt. So wachsen nun sowohl Faden wie Zelle in der anfänglichen Richtung fort, indem ersterer immer länger, letztere aber immer dünner wird. Wenn endlich der Centalfaden nahezu seine definitive Länge erreicht hat, so hat die Zellsubstanz den Cilienbüschel bis an den scheinbaren Insertionspunkt der freien Wimpern am reifen Samenkörper umwachsen.“

Auch die durch den Mitochondrienmantel bedingte Querstreifung des Mittelstücks ist bereits von v. Brunn (an Sper-

mien, die mit Sublimat fixiert und mit wässrigem Hämatoxylin gefärbt waren) gesehen worden.

Schliesslich sei noch auf die ausgezeichnete Darstellung hingewiesen, welche v. Brunn von der Bewegungsart der oligopyrenen Spermien gegeben hat. —

Die oligopyrenen Samenfäden von *Paludina* sind bekanntlich der äussern Form nach von den entsprechenden Spermien von *Murex* sehr verschieden. Die Genese dieser letzteren beschreibt Koehler folgendermassen.

Einer der durch Fragmentierung entstandenen Tochterkerne (vergl. oben S. 40) formt sich in ein Fibrillenbündel um, dessen eines Ende als Cilienbüschel aus der Zelle hervorsprosst; der übrige Teil des Bündels wächst quer durch die Zelle hindurch, wobei die einzelnen Fäden sich zu einem dicken Strang vereinigen.

Gegen Ende der Reife sollen die Cilien abfallen;¹⁾ von dem intracellularen Strang bleibt nur das vordere Ende erhalten, welches das „Kopfende“ der reifen Spermie bildet; der übrige Teil des Stranges zerlegt sich in seine Elemente, welche sich verteilen und eine Längsstreifung des Spermienkörpers bedingen.

Diejenigen Kerne, welche nicht zur Bildung des Fibrillenbündels verwandt worden sind, erhalten sich nach Koehler noch lange Zeit, um erst kurz vor Eintritt der Reife zu schwinden. Ueberbleibsel von ihnen bilden färbbare Körnchen, welche im Cytoplasma der reifen Spermien gelegen sind.

Platner (89. 1) giebt an, dass eine Spermatide von *Paludina*, welche sich zur oligopyrenen Spermie umwandelt, neben dem Kern noch einen „dunklen, rosettenförmig gestalteten Körper, den Nebenkern“, sowie ein „Centrosoma“ enthält, „das dem Kern dicht anliegt und bei seiner Streckung sich an die Spitze begiebt, während am entgegengesetzten Pol des Kerns der Achsenfaden sich ansetzt.“ „Der stäbchenförmige Kern rückt nun mehr und mehr gegen die Spitze der Zelle, die er schliesslich nach aussen vorstülpt. Das Protoplasma zieht sich dabei an dem Achsenfaden immer weiter herunter, ihn so mit einer Hülle umkleidend. In diesem Protoplasma rest gewährt man noch lange

¹⁾ Ich möchte glauben, dass sie in den Zellleib einbezogen werden.

den rosettenförmigen Nebenkern, bis er sich schliesslich allmählich auflöst.“

Ich bemerke hierzu: Ein „Centrosoma“, wie es Platner beschreibt und auf seiner Taf. 9, Fig. 10 a—d abbildet, existiert überhaupt nicht. Der „Nebenkern“ Platner's aber verdient diese Bezeichnung nicht, da er mit dem hier in Figur 113 abgebildeten rundlichen Körper (rechts unten vom Kern) identisch ist (vergl. Meves 1900, S. 565).

Nach Auerbach sind die „Bildungszellen“ der wurmförmigen Samenfäden, wenn sie ihre Umwandlung beginnen, „kernlos im weitesten Sinne des Wortes.“ Das Material für den Achsenstrang sowie für das dem wurmförmigen Spermium eigene hintere Wimperbüschel wird nicht von einem Kernfragment, sondern von dem „Cytoplasmakern“ geliefert, der „ersichtlich durch Verdichtung eines Teiles des Cytoplasmas“ neu entstanden ist (vergl. oben S. 41).

Der Cytoplasmakern wird zunächst hohl „durch Differenzierung in eine dunkle Rinde und einen blassen Centralraum, welcher letztere schliesslich so hell und scharf begrenzt erscheint, dass er wie eine grosse centrale Vakuole aussieht.“ Die Vakuole bekommt dann eine excentrische Lage, indem die Rindensubstanz sich mehr und mehr nach einer Seite herüberzieht. Schliesslich liegt die Rindensubstanz der Vakuole in Form eines konkav-konvexen Meniscus an.

Auf einem folgenden Stadium zergeht die Vakuole „unter langsamen Eindringen lockerer Zellsubstanz von der Umgebung her.“ Die Rindensubstanz aber geht in die Form eines anfangs gekrümmten, sodann geraden Stäbchens über, welches sich so einstellt, dass es, von geringen Abweichungen abgesehen, in einem Durchmesser der Zellkugel liegt, und das eine etwas zugespitzte Ende nach dem nächstliegenden Punkte der Zell-peripherie hinsieht.

Das Stäbchen streckt sich dann immer mehr in die Länge und zwar gleichzeitig nach beiden Richtungen hin, erreicht zuerst den ihm näher liegenden Pol und wächst an dieser Stelle eine Strecke weit über die Zellgrenze hinaus ins Freie, in Form eines am freien Ende zugespitzten Schwanzanhanges der Zelle.

Letzterer zerfällt dann sehr bald in eine grössere Anzahl feiner Cilien. Der übrige Teil des Stäbchens dagegen wächst zum Achsenstrang der Spermie aus.

Ich halte es für überflüssig, diese Darstellung im einzelnen zu kritisieren. — Der Cytoplasmakern, welcher nach Auerbach eine so wichtige Rolle spielt, ist offenbar (wenigstens derjenige der Figuren 13 a—d von Auerbach) mit dem in meiner Figur 113 abgebildeten rundlichen Körper, dem „Nebenkern“ Platner's identisch, welcher nach Platner und mir am Aufbau der Spermien überhaupt nicht beteiligt ist. Wie ich oben beschrieben habe, ist er überhaupt nur in der Hälfte sämtlicher Spermatiden vorhanden.

v. Erlanger (97) kann die Beschreibung Auerbachs „über das Zurückbilden und Verschwinden der Kernsubstanz“ nur bestätigen. Er will eine „ausgeprägte Wabenstruktur“ der reifen Samenfäden (mit Ausschluss vom „Köpfchen“ und Wimperbüschel) gefunden haben. Das sogen. „Köpfchen“ soll nach seiner Meinung als Spitzenknopf aufzufassen sein, das Wimperbüschel von einem stark lichtbrechenden (und färbbaren) Plättchen, Endplättchen, ausgehen, welches einem (wahrscheinlich doppelten) Centrankörper (Centrosom) entspricht. „Daher dürfte“, sagt v. Erlanger, „das Endplättchen dem Endknöpfchen anderer Spermatozoen homolog sein.“

Diese Homologisierung ist ebenso wie die übrigen Angaben v. Erlanger's unzutreffend; wenn man eine oligopyrene Spermie von Paludina und eine Säugetierspermie mit einander vergleichen will, so hat man das „Endplättchen“ (welches sich, wie v. Erlanger nicht erkannt hat, aus 12 Knöpfchen zusammensetzt) nicht dem „Endknöpfchen“ der Säugetierspermie, sondern der am hintern Ende des sogen. Verbindungsstücks liegenden ringförmigen Schluss Scheibe parallel zu setzen.

Ich selbst habe früher (00) die Entwicklung der wurmförmigen Spermien besonders auf das Verhalten der Mitochondrien¹⁾ hin untersucht. Ich beschrieb damals, dass die Mitochondrien sich nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung an einer Stelle in der Nähe der Centrankörperstäbchen zusammenhäufen.

¹⁾ In der vorliegenden Arbeit sind die Mitochondrien unberücksichtigt gelassen.

Nachdem das intracellulare Fadenbündel aufgetreten ist, lagern sie sich diesem auf und bilden Querbänder, deren Anzahl um so grösser wird, je mehr das Fadenbündel an Länge zunimmt. Ob diese Querbänder sich schliesslich, wie dies bei Säugetieren der Fall ist, zu einer Spirale zusammenschliessen, darüber vermochte ich nichts anzugeben.

Von dem intracellularen Fadenbündel selbst habe ich früher angenommen, dass es sich aus der Substanz der Centrankörperstäbchen ausspinnt; in dieser Beziehung habe ich meine Ansicht in der oben (S. 56) beschriebenen Weise geändert.

B. *Pygaera*.

(Tafel VI und VII.)

I. Einleitung.

Die beiden Arten von Spermien, welche nach meiner schon vor 2 Jahren mitgeteilten Entdeckung bei *Pygaera bucephala* vorkommen, unterscheiden sich in folgenden Punkten:

Die Spermien der einen Art sind, ebenso wie bei *Paludina*, völlig dem gewöhnlichen Typus entsprechend gebaut. Diejenigen der zweiten Art dagegen sind nicht, wie bei diesem Tier, mit etwas Kernsubstanz ausgerüstet, sondern sind vollständig kernlos. Diese letzteren können daher, im Gegensatz zu den eupyrenen, als apyrene Spermien bezeichnet werden.

Beide Arten von Samenfäden sind in Figur 151 und 152 nach Ausstrichpräparaten, die mit Sublimat-Eisessig fixiert und mit der Ehrlich-Biondi'schen Dreifarbenmischung tingiert sind, bei schwacher Vergrösserung (Zeiss' Apochromat 8 mm, Comp. Oc. 4, Projektion auf Objektischhöhe) abgebildet. Die Figuren stellen Spermienbündel dar, die noch von ihrer Cysten-haut umschlossen sind, Figur 151 ein Bündel apyrenen, Figur 152 ein solches eupyrenen Spermien.

Man sieht auf den ersten Blick, dass die eupyrenen Spermien sehr viel, etwa viermal, länger sind als die apyrenen.

Die eupyrenen Spermien (Fig. 152) zeigen vorne ein nadelförmiges Spitzenstück (das „segment procéphalique“ von Gilson), welches noch mehr als doppelt so lang ist als der ebenfalls nadelförmige (in Fig. 152 grüngefärbte) Kopf. Hinter

dem Kopf folgt ein durch kolossale Länge ausgezeichneter Schwanzfaden, an dem Strukturen nicht zu erkennen sind.

Die apyrenen Spermien dagegen (Fig. 151) bestehen ausschliesslich aus einem Schwanzfaden, welcher vorn (in Fig. 151 oben) mit einem kleinen Knöpfchen beginnt, das sich bei der angewandten Behandlung intensiv rot tingiert, also nicht aus Chromatin besteht; wie wir sehen werden, wird es von Centralkörpersubstanz gebildet. Das hintere Ende der Cyste, welche das Spermienbündel umkleidet, zeigt (in Fig. 151 unten) eine kugelige Auftreibung, welche durch eine Anhäufung von Cytoplasmaballen bedingt wird, die je ein meistens rotes, manchmal aber auch grünes Kügelchen einschliessen.

Um diese Cytoplasmaballen zu erkennen, ist eine stärkere Vergrösserung als die für Fig. 151 angewandte nötig. Man betrachte daher die Fig. 150, welche mit Zeiss Apochromat 2 mm und Comp. Oc. 4 bei Projektion auf Objekttischhöhe gezeichnet ist. Das Vorderende der Spermien ist in dieser Figur nach unten gekehrt.

Nachdem ich den Dimorphismus der Spermien bei *Pygaera* entdeckt hatte, habe ich auch einige andere Lepidopteren auf diesen Punkt hin untersucht.

Pygaera gehört zur Familie der Spinner. Auch bei den übrigen untersuchten Spinnern, bei *Gastropacha rubi*, *Bombyx mori* und *Harpyia vinula*, habe ich dieselben beiden Arten von Samenfäden wie bei *Pygaera* aufgefunden, sodass ich glauben möchte, dass sie bei Spinnern überall vorkommen.

Vermisst habe ich sie dagegen bei den untersuchten Tagfaltern (*Pieris*), bei den Schwärmern (*Sphinx ligustri*, *Sphinx euphorbiae*) und bei den Eulen (*Mamestra brassicae*).

Bei den Spinnern werden beide Arten von Spermien in ein und denselben Hodenabteilungen gebildet; die apyrenen mindestens in der gleichen, häufig aber sogar in grösserer Menge als die eupyrenen.

Dass die apyrenen Spermien trotzdem bisher nicht gesehen worden sind, ist um so auffallender, als bereits eine grössere Reihe von Forschern, unter denen sich ausgezeichnete Beobachter finden, (v. la Valette St. George, Platner, Gilson, Verson, Toyama u. a.) sich eingehend und zum Teil in

mehrfach wiederholten Publikationen mit dem Spinnerhoden beschäftigt haben.

Im folgenden will ich zunächst über meine Untersuchungsmethode kurz berichten, dann einen Ueberblick über die Generationsfolge der Samenzellen geben und schliesslich die Entwicklung der apyrenen Spermien von der ersten Reifungsteilung an beschreiben.

Dagegen sehe ich davon ab, die Vermehrungsperiode und die Entwicklung der eupyrenen Spermien zu schildern; obwohl die bisher eingehendste Darstellung, welche T o y a m a (94, nach Untersuchungen an Bombyx) gegeben hat, von Irrtümern durchaus nicht frei ist.

II. Untersuchungsmethode.

Die Entwicklung der apyrenen Spermien habe ich an Hoden untersucht, welche Puppen von Pygaera in der Zeit von Ende April bis Anfang Juni entnommen und meistens in Flemming'schem Gemisch fixiert worden waren. Die mit Eiweiss-Wasser aufgeklebten, ca. $7\frac{1}{2}$ μ dicken Schnitte wurden vorwiegend mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Auf diese Weise sind die Präparate gewonnen, nach welchen die Figuren meiner vorigen Arbeit (00) und die Figuren 121—147 und Figur 149 hier gezeichnet sind.

Reife und nahezu reife Spermien habe ich ausser an Schnitten noch an Ausstrichpräparaten studiert, die ich von dem Hodeninhalte von imagines angefertigt, mit Sublimat-Eisessig fixiert und hinterher der Ehrlich-Biondi'schen Dreifachfärbung unterworfen habe. Derartige Präparate liegen den Figuren 148, 150—152 zu Grunde.

III. Ueber die Generationsfolge der Samenzellen.

Die Hoden von Pygaera bestehen aus einer grössern Anzahl konischer Abteilungen, welche ihr spitzes Ende dem Ausführungsgang zukehren.

Ein gutes Uebersichtsbild von einer Hodenabteilung des Seidenspinners (auf welches ich verweise) hat T o y a m a (94, Taf. III, Fig. 16) gegeben. Beim Seidenspinner sind nur vier derartige Abteilungen vorhanden.

In der Nähe der basalen Wand einer jeden Abteilung liegt eine riesige Zelle, die sogen. Verson'sche Zelle, welche Aehnlichkeit hat mit einem „Cytophor“, wie es bei wirbellosen Tieren vielfach vorkommt.

Von dieser Verson'schen Zelle schreiten die Entwicklungsvorgänge der Samenzellen radiär, bezw. nach dem spitzen Ende des Hodenfachs zu, fort.

In nächster Umgebung der Verson'schen Zelle liegen zahlreiche Spermatogonien, die sich in lebhafter mitotischer Vermehrung befinden.

In einiger Entfernung von der Verson'schen Zelle, an derjenigen Seite derselben, welche der Spitze des Hodenfaches zugekehrt ist, trennen sich die Tochterzellen nicht mehr von einander, sondern beginnen Haufen zu bilden, welche sich mit einer von Follikelzellen gebildeten Umhüllung umgeben.

Nachdem die Haufen, durch fortgesetzte Teilung der Spermatogonien, noch grösser geworden sind, tritt in ihrem Innern eine von Flüssigkeit erfüllte Höhle auf. Gleichzeitig hören die Spermatogonien auf, sich zu teilen, indem sie in die Wachstumsperiode übertreten.

Dadurch, dass die von Flüssigkeit erfüllte Höhle immer grösser wird, entstehen Cysten, deren Wand nur von einer einfachen Lage von Samenzellen bedeckt wird.

Die Samenzellen selbst nehmen nach dem Uebertritt in die Wachstumsperiode in verschiedenen Cysten eine verschiedene Entwicklung. Die Verschiedenheit besteht im wesentlichen darin, dass sie in den einen Cysten eine starke, in den anderen dagegen nur eine sehr geringe Grössenzunahme erfahren. Dementsprechend sind auch die Cysten verschieden gross.

Die Zellen der beiderlei Cysten treten darauf als Spermatoocyten in die Reifungsperiode ein und teilen sich zweimal hintereinander. Die Reifungsteilungen der stark herangewachsenen Spermatoocyten generation bieten nichts ungewöhnliches, diejenigen der im Wachstum zurückgebliebenen dagegen zeigen einen Verlauf, der von demjenigen der regulären Mitose stark abweicht.

Die aus den zweiten Reifungsteilungen hervorgegangenen Spermatiden wandeln sich dann in Spermien um; die Spermatiden der stark herangewachsenen Spermatoocyten generation werden zu eupyrenen, die der andern Generation zu apyrenen Spermien.

Im Beginn der Umwandlung der Spermatiden zu Spermien werden die Samencysten zunächst etwa birnförmig, um sich später mehr und mehr schlauchförmig in die Länge zu ziehen.

Das Schema für die Generationsfolge der Samenzellen ist nach obigem für *Pygaera* das gleiche wie für *Paludina*. Das Studium der Spermatogenese wird aber bei *Pygaera* dadurch wesentlich erleichtert, dass die beiden Arten von Spermien sich in verschiedenen Cysten (wenn auch in denselben Hodenabteilungen) entwickeln.

IV. Entwicklung der apyrenen Spermien (vom Beginn der ersten Reifungsteilung an).

1. Die Reifungsteilungen.

Die Beschreibung der Reifungsteilungen, welche der Entstehung der apyrenen Spermien vorangehen, beginne ich mit dem Stadium der Figur 121, einer senkrecht zur Cystenwandung abgeplatteten Zelle, welche an der dem Cysteninnern zugekehrten Seite zwei V-förmige Centralkörper aufweist, wie ich sie schon früher (97. 3) bei den Spermatocyten der grossen Generation beschrieben habe. Die Oeffnungen der V sind der Zellwand zugekehrt. Von den an die Zellwand anstossenden Enden ihrer beiden Schenkel gehen in den Hohlraum der Cyste hinein Fäden aus, welche mit kolbigen Anschwellungen endigen.

Auf das Aussehen des Kernes hin, welcher eine Anzahl unregelmässig gestalteter kleiner Chromatinkörper einschliesst, habe ich früher (ebenso wie z. B. Platner und Henneguy) Spermatocyten der grossen Generation, dem gleichen Stadium wie Figur 121 angehörig, als ruhende bezeichnet. Diese Bezeichnung kann ich aber nicht mehr für zutreffend halten, nachdem ich gefunden habe, dass das Knäuelstadium des Kernes, welches die erste Reifungsteilung einleitet, bereits vorübergegangen ist (vergl. auch Toyama).

Auf dem Stadium der Fig. 122 ist die Zelle höher, der vorher ovale Kern kugelig geworden; die im Kern enthaltenen Chromatinkörper, welche in ihrer Lage die Zellperipherie bevorzugen, sind bereits die definitiven Chromosomen. Die von den Centralkörpern ausgehenden Fäden nehmen von Anfang an kontinuierlich nicht nur an Länge, sondern auch an Dicke zu.

Weder in Fig. 122 noch in irgend einer der folgenden Figuren sind sie in ganzer Länge dargestellt.

Als bald beginnen die V-förmigen Centralkörper auseinander zu rücken (Fig. 123). Im Kerninnern tritt ein Linienstrangwerk hervor, dessen Züge parallel der Verbindungslinie beider Centralkörper verlaufen. Die Kernmembran schwindet, zuerst an der dem Cysteninnern zugekehrten Seite.

An dieses Stadium schliesst sich das Stadium der Metakinese unmittelbar an. Die Chromosomen sondern sich in zwei Gruppen nach den Centralkörpern hin auseinander, ohne dass ein Muttersternstadium (wie bei den Reifungsteilungen der eupyrenen Spermien) vorausginge.

Dass eine Teilung der Chromosomen erfolgt wäre, habe ich nicht beobachtet, aber ich wage auch nicht, bei der Kleinzeligkeit des Objekts, es bestimmt auszuschliessen. Auskunft darüber müsste man durch Zählungen der Chromosomen erhalten.

Die Tochtersterne (Figur 125—127) sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre Chromosomen relativ sehr locker gelagert

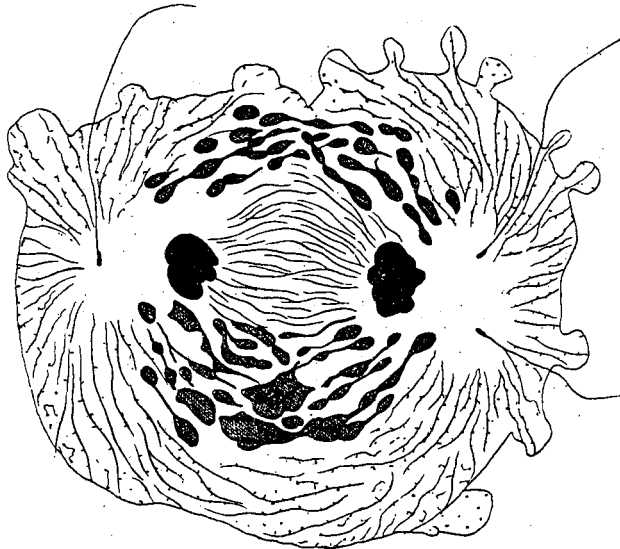


Fig. VII:

„Dyaster“ einer Spermatocyte erster Ordnung der grosszelligen Generation von *Pygaera*. Chromosomen verklumpt. Mitochondrienketten, die Spindel umgebend. Vergrösserte Kopie der Fig. 57 Taf. XXVII meiner Nebenkernarbeit (00).

sind. Dadurch unterscheiden sie sich in sehr charakteristischer Weise von den Dyasteren der grosszelligen Spermatocytenreihe, bei denen die Chromosomen so eng zusammengedrückt liegen, dass sie bei der Fixierung regelmässig zu einem Haufen verklumpen (vergl. die vorstehende Textfigur VII, welche ich aus einer frühern Arbeit kopiert und dabei auf die gleiche (stärkere) Vergrösserung gebracht habe, bei welcher die Figuren der Taf. VI gezeichnet sind).

Auch auf den folgenden Stadien (Fig. 128, 129) kommt es nicht zu einer stärkern Vereinigung der Chromosomen; im Gegenteil: die Chromosomen rücken weiter auseinander und bilden sich dann in den Tochterzellen jedes für sich oder zu zweien, ausnahmsweise auch zu mehreren, vereinigt zu kleinen Kernchen um.

Bald nachdem die Einschnürung des Zelleibes begonnen hat, brechen die V-förmigen Centralkörper an den Knickungsstellen durch.¹⁾ Dadurch entstehen in jeder Tochterzelle zwei Stäbchen, welche jedes mit einem Faden versehen sind. Diese beiden Stäbchen weichen noch in den Anaphasen der ersten Reifungsteilung auseinander, um an die Spindelpole der sich unmittelbar anschliessenden zweiten Teilung zu treten.

Im Beginn der zweiten Teilung gehen aus den in der Zellsubstanz verstreuten Kernchen von neuem Chromosomen hervor, welche wieder, ohne vorher zu einer äquatorialen Platte vereinigt gewesen zu sein, nach den beiden Polen auseinander-rücken (Fig. 132, 133).

Auch der weitere Verlauf (Fig. 133, 134) ist genau der gleiche wie bei der ersten Teilung. Die auseinanderrückenden Chromosomen vereinigen sich in den Tochterzellen nicht zu je einem Tochterkern, sondern bilden wieder eine wechselnde Anzahl kleiner Kernchen.

Die Tochterzellen der zweiten Teilung sind die Spermatischen, welche sich ihrerseits in apyrene Spermien umwandeln.

Die Mitochondrien habe ich bei der obigen Schilderung unberücksichtigt gelassen. Ich bemerke, dass sie sich bei den Reifungsteilungen der apyrenen Spermien ebenso verhalten, wie

¹⁾ Der Durchbruch erfolgt hier später als bei der grosszelligen Generation, wo er schon auf dem Stadium der Metakinese zur Beobachtung kommt.

ich es in einer früheren Arbeit (00) für diejenigen der eupyrenen Spermien beschrieben habe.

2. Histogenese der apyrenen Spermien.

Eine Spermatide, wie sie aus der zweiten Reifungsteilung hervorgeht (Fig. 135) ist eine rundliche Zelle, welche eine grössere Anzahl kleiner Kerne und daneben einen durch Eisen-hämatoxylin schwarz färbbaren rundlichen Körper, Mitochondrienkörper, einschliesst, welcher von Vakuolen durchsetzt und an der Peripherie mit grössern ebensolchen bedeckt ist.

Mit Bezug auf diesen Mitochondrienkörper, seine Entstehung und sein weiteres Verhalten bitte ich das früher (1900) über die Histogenese der eupyrenen Spermien mitgeteilte zu vergleichen.

An einer Stelle liegt ausserdem inmitten einer Ansammlung von dichterem Cytoplasma ein kurz stäbchenförmiger Centralkörper, von welchem ein kräftiger und langer Faden¹⁾ ausgeht.

Der Umwandlungsprozess in den Samenfaden beginnt nun damit, dass die Zelle sich, senkrecht zur Cystenwand, in die Länge streckt. Der Mitochondrienkörper bzw. der schwarz färbbare, von Vakuolen frei gewordene Innenkörper desselben wächst gegen das Centralkörperstäbchen in eine Spitze aus. Diese Spitze verbindet sich später mit dem Centralkörperstäbchen bzw. demjenigen Ende desselben, von welchem der Schwanzfaden entspringt.

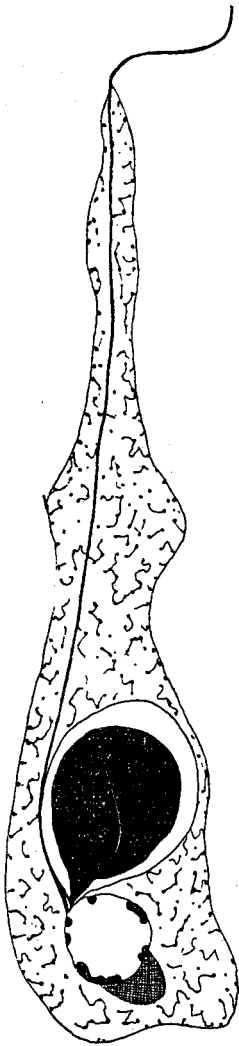
Das Centralkörperstäbchen selbst beginnt nunmehr innerhalb der Zelle gegen die Cystenwandung hin zu wandern (dieselbe befindet sich in den Figuren unten), wobei es nicht nur den Schwanzfaden, sondern auch den Mitochondrienkörper hinter sich her zieht. Der Mitochondrienkörper erfährt dabei eine Drehung um seine Anheftung am hintern Ende des Centralkörperstäbchens (diese Drehung ist in Figur 137 bereits vollzogen).

Von diesem Stadium (Fig. 137) an beginnt das Cytoplasma am Schwanzfaden entlang nach hinten zu wachsen.

Auf einem weitem Stadium (Fig. 138) hat der Mitochondrienkörper sich spindelförmig verlängert. An seiner Peripherie

¹⁾ In Fig. 135 (und auch in den folgenden Figuren) ist nur ein ganz kleines Stück desselben gezeichnet.

wird er von einer schmalen Schicht hell aussehender Substanz umgeben, welche aus dem Inhalt der Vakuolen (Fig. 136, 137) hervorgegangen und welche ihrerseits durch eine Membran gegen



das Cytoplasma abgegrenzt ist. Der Schwanzfaden verläuft über diese Membran nach hinten bis zur hinteren Spitze des Mitochondrienkörpers, welche in den Schwanzfaden gleichsam ausgezogen zu sein scheint.

In Figur 139 hat das Centralkörperstäbchen mit seinem vordern Ende den der Cystenwandung anliegenden Teil der Zellperipherie erreicht und damit die Spitze der sich bildenden Spermie eingenommen, ohne zu den Kernchen oder zu einem derselben in Beziehung getreten zu sein. Die Kernchen bleiben während der geschilderten Vorgänge teilnahmslos im Cytoplasma der Spermide liegen. Die Zellsubstanz und, im Innern der Zellsubstanz, der Mitochondrienkörper wachsen immer weiter am Schwanzfaden entlang nach hinten (Fig. 139, 140).

Vergleichshalber habe ich in nebenstehender Figur VIII eine Spermide der eupyrenen Spermien (bei gleicher Vergrößerung wie die Figuren der Tafel VI) abgebildet. Der Schwanzfaden inseriert hier durch Vermittlung des Centralkörperstabes an dem in der Einzahl vorhandenen Kern an derselben Stelle, an welcher auch der in eine Spitze ausgezogene Mitochondrienkörper befestigt ist; die Verbindung zwischen Schwanzfaden und Kern ist schon auf dem Dispiremstadium der zweiten Reifungsteilung hergestellt.

Bis zum Stadium der Figur 140 erhält sich am vordern Ende der sich entwickelnden apyrenen Spermie eine kolbige

Fig. VIII:
In-Umwandlung begriffene
Spermatide einer eupyrenen
Spermie von *Pygaera*; ver-
grösserte Kopie der Fig. 68,
Taf. XXVII meiner Neben-
arbeit (00).

Cytoplasmaansammlung, welche die Kernchen enthält. In der Folge beginnt diese Ansammlung zu verstreichen, indem der Schwanzfaden auch nach vorn stark auswächst, wobei die Zellsubstanz mit vorwärts gezogen wird. Zwei Anfangsstadien dieses Prozesses sind in Fig. 141 und 142 dargestellt. Die Kernchen kommen in der Folge immer weiter nach hinten zu liegen.

Die Spermien sind nunmehr so lang geworden, dass sie bei der bisher angewandten Vergrößerung (auch ohne den Schwanzfaden) nicht mehr auf die Tafel zu bringen sind. Die Figuren, welche den Fortgang des Umwandlungsprozesses illustrieren, sind daher bei schwächerer Vergrößerung gezeichnet, und zwar habe ich ganze Samencysten abgebildet, da eine Verfolgung einzelner Spermien auf den spätern Stadien der Entwicklung nicht mehr möglich ist.

Der besseren Uebersicht und Vollständigkeit halber führe ich einige der schon beschriebenen Stadien des Umwandlungsprozesses noch einmal bei schwächerer Vergrößerung an Abbildungen ganzer Cysten vor Augen (Fig. 143—146).

Man sieht (Fig. 143, 144), wie die anfangs runden Cysten sich schon sehr bald in die Länge strecken, indem gleichzeitig die Spermatiden eine parallele Lagerung einnehmen. Mit dem weitem Längenwachstum der Spermatiden werden dann die Cysten zunächst kegelförmig (Fig. 145). Die Vorderenden der sich entwickelnden Spermien liegen der Basis des Kegels an.

Bald nach dem Stadium der Figur 145 beginnen die Schwanzfäden auch nach vorn auszuwachsen. Als Ausdruck davon wird die Basis der kegelförmigen Cyste immer weiter vorgebuchtet (Fig. 146), um schliesslich in einen zungenförmigen Fortsatz ausgezogen zu werden (Fig. 147).

In Figur 147 konstatiert man, dass die hintern (in der Figur oben) Enden der Schwanzfäden mit kleinen Knöpfchen endigen. An Schnittpräparaten, die mit Flemming'schem Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, habe ich das gleiche in spätern Entwicklungsstadien häufig zu beobachten Gelegenheit gehabt, nicht aber an den anders behandelten Ausstrichpräparaten (Fig. 148, 150, 151). Die Centralkörperstäbchen an den vordern (in den Figuren 145—147 unten) Enden der Schwanzfäden sind nicht zu erkennen.

Auf dem Stadium der Figur 148 (nach einem Ausstrichpräparat, welches in der oben S. 64 angegebenen Weise behandelt ist) ist die ganze Cyste schlauchförmig geworden; die Spermien haben nunmehr ihre definitive Länge erreicht. Die Centralkörperstäbchen an den Spitzen der Spermien sind intensiv rot gefärbt und daher sehr deutlich. Die weit nach hinten verlagerten Kernchen sind auf diesem Stadium chromatolytisch degeneriert. Statt ihrer finden sich kleine, stark färbbare Kügelchen von verschiedener Grösse. Figur 149 zeigt den die chromatolytisch veränderten Kernchen enthaltenden Abschnitt eines Spermienbündels, welches sich auf dem gleichen Entwicklungsstadium befindet, wie dasjenige der Figur 148, nach einem Schnittpräparat, welches mit Flemming'schem Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt ist.

In der Art und Weise, wie es Figur 148 darstellt, sind sehr viele Bündel apyrener Spermien beschaffen, welche man im Hoden von imagines antrifft.

Andere dagegen zeigen das Bild der Figur 150, welches ich schon oben beschrieben habe. Die Spermien sind auf ihrer ganzen Länge von chromatischer Substanz völlig frei. Das hintere Ende der Cyste ist kugelig aufgetrieben und enthält eine Anhäufung von Cytoplasmaballen, die je ein, meistens rot, zuweilen aber auch grün gefärbtes Kügelchen einschliessen. Es liegt nahe, diese Kügelchen mit dem chromatolytisch veränderten Kernchen der Figuren 148, 149 in Beziehung zu bringen und anzunehmen, dass die letzteren mit etwas Cytoplasma ausgestossen und in das hintere Ende der Cyste befördert worden sind, wobei sie sich teilweise zusammengeballt, jedenfalls aber, zum grössten Teil, eine chemische Umsetzung erlitten haben müssten.

C. Zur Frage nach der physiologischen Bedeutung der oligopyrenen und apyrenen Spermien.

Ueber die höchst interessante Frage, was das Vorkommen der zweierlei Spermien bei Prosobranchiern und Spinnern zu bedeuten hat und wie sie sich zur Befruchtung verhalten,

darüber habe ich leider Untersuchungen bisher nicht anstellen können.

Mit Bezug auf *Paludina* hatte Leydig 1850 zuerst angegeben, dass in dem die Dotterkugel bzw. den jungen Embryo umgebenden Eiweiss nicht selten beide Formen von Samenkörpern, teils abgestorben, teils noch in lebhafter Bewegung zu finden seien, und angenommen, dass beide Arten zur Befruchtung dienen.

Gegen diese Annahme hat sich v. Brunn auf das bestimmteste ausgesprochen. v. Brunn hat aus jedem Uterus eine grössere Anzahl jüngerer und älterer Eier und zwar in verschiedenen Jahreszeiten untersucht, hat aber in keinem Fall auch nur einen einzigen wurmförmigen Samenkörper im Ei gesehen. Er sagt, dass ein solcher ihm sicherlich nicht entgangen wäre, da er verschiedene Hilfsmittel, Compressorium u. a. benutzte. Ebenso habe er stets die Möglichkeit im Auge gehabt, dass Veränderungen oder Tod die normale Form entstellt oder schwer erkennbar gemacht haben könnten.

v. Brunn kommt demnach zu dem Resultat, dass die wurmförmigen Samenfäden bei der Befruchtung keine Rolle spielen.

Eine Bekräftigung und zugleich eine befriedigende Erklärung dieser Thatsache ergibt sich nach ihm aus der Organisation der weiblichen Geschlechtsorgane. Letztere beginnen mit einer zapfenförmigen muskulösen Vagina, welche sich zu dem langen, schlauchförmigen Uterus erweitert, dessen letzter, nach unten umgeschlagener Teil die sogen. Samentasche (*receptaculum, bursa seminis*) ist. In diese mündet der Ovidukt auf einer kleinen stark muskulösen Papille.

Wenn die Eier aus dem Ovidukt austreten, sind sie mit einer reichen Eiweisschülle versehen, welche von einer dichten strukturlosen Haut umschlossen ist. Diese macht den ferneren Zutritt körperlicher Elemente unmöglich, da eine Micropyle oder andere entsprechende Einrichtung nicht vorhanden ist. Der Zutritt der Samenkörper zum Ei muss demnach vor dem Austritt desselben in das *receptaculum seminis* geschehen, in diesem selbst ist er nicht mehr möglich.

Im Ovidukt findet man nun aber niemals auch nur einen einzigen wurmförmigen, hingegen stets eine gewisse Menge

haarförmiger Samenkörper. Die wurmförmigen bleiben von der Ueberführung in den Ovidukt, wahrscheinlich ihrer ungeeigneten Gestalt und Bewegung wegen ausgeschlossen. Nur die haarförmigen Samenfäden können ihren Weg durch die enge Mündung des Ovidukts fortsetzen und das Ei befruchten.

Auch eine „Nebenfunktion“ der wurmförmigen Samenkörper ist nicht ersichtlich.

v. Brunn glaubt daher annehmen zu dürfen, dass die wurmförmigen Spermien überhaupt funktionslos seien. Ihr Auftreten erklärt er sich auf folgende Weise. Er stellt den Hoden von *Paludina* in Parallele mit der Zwitterdrüse bei *Helix*, in welcher Eier und Spermien neben einander gebildet werden, und glaubt, dass die wurmförmigen Samenfäden als rudimentäre Eier aufzufassen seien, welche auf eine Abstammung der Prosobranchier von hermaphroditischen Formen hindeuten.

Brock (87), dem wir die Kenntnis der zweierlei Spermien einiger exotischer Prosobranchier verdanken, sieht den Nachweis als durch v. Brunn erbracht an, dass die wurmförmigen Samenfäden bei der Befruchtung keine Rolle spielen, hält es aber für verfrüht, daraus zu schliessen, dass ihnen überhaupt keine Funktion zukommt.

Die v. Brunn'sche Deutung, dass die wurmförmigen Samenfäden rudimentäre Eier seien, erklärt er aus folgenden Gründen für unannehmbar. Erstens sei es v. Brunn nicht gelungen, eine Aehnlichkeit in der Entwicklung zwischen Eiern und wurmförmigen Samenfäden wahrscheinlich zu machen. Ferner müssten die Prosobranchier nicht auf hermaphroditische, sondern auf getrennt geschlechtliche Stammformen zurückgeführt werden. Schliesslich „sollte man annehmen, dass, wenn die doppelten Samenkörper mit hermaphroditischen Vorfahren der Prosobranchier in Beziehung zu bringen wären, gerade die niedern Formen der Prosobranchier diese Eigentümlichkeit zeigen müssten.“ Gerade diesen fehlen aber die wurmförmigen Spermatozoen durchweg. Daraus lasse sich mit ziemlicher Sicherheit der für die v. Brunn'sche Theorie verhängnisvolle Schluss ziehen, dass der Besitz doppelter Spermatozoen eine Eigentümlichkeit sei, die sich erst innerhalb der Prosobranchier entwickelt habe.

Koehler (88) giebt zwar zu, dass die Argumente, welche Brock vorbringt, grossen Wert haben, nimmt aber trotzdem

die v. Brunn'sche Hypothese von neuem auf, weil er glaubt, eine noch grössere Aehnlichkeit als v. Brunn in der Entwicklung von Eiern und wurmförmigen Samenfäden nachgewiesen zu haben.

Meine oben beschriebenen Beobachtungen zeigen nun aber, dass ein vollständiger Parallelismus in der Entwicklung der wurmförmigen mit andern Samenfäden besteht. Damit ist die Irrtümlichkeit der v. Brunn'schen Hypothese definitiv erwiesen.

Auerbach hat bei dem Schwimmkäfer *Dytiscus*, wie schon vorher Ballowitz, beobachtet, dass je zwei Samenfäden sich mit den Köpfen zu Doppelspermien dicht aneinanderlegen; er vermutet, dass während dieser Vereinigung „ein Stoffaustausch zum Zweck einer völligen Ausgleichung etwaiger feiner stofflicher Differenzen“ vor sich geht. Etwas ähnliches findet nun nach Auerbach auch bei *Paludina* statt. Auerbach glaubt (vergl. oben S. 29—31) gefunden zu haben, dass die haarförmigen Samenfäden, nachdem sie ein bestimmtes Stadium der Entwicklung erreicht haben, sich in ganz gesetzmässiger Weise zwischen die wurmförmigen einlagern. Die wurmförmigen Samenfäden sollen in dieser Zusammenlagerung („Syntaxis“, Auerbach) einen seiner Art nach rätselhaften Einfluss ausüben, durch welchen die Weiterentwicklung der haarförmigen gefördert wird.

Zu dieser Darstellung habe ich schon oben bemerkt, dass sie in meinen Beobachtungen nicht die geringste Stütze findet. Ich bestreite entschieden, dass eine derartige „Syntaxis“ zwischen den sich entwickelnden Spermien stattfindet.

Die Frage, welche Bedeutung den oligopyrenen Spermien von *Paludina* zukommt, ist demnach noch ungelöst. Auch ich vermag darauf keine Antwort zu geben; ebenso wenig wie ich über die Bedeutung der apyrenen Spermien von *Pygaera* etwas auszusagen vermag.

Dass aber diese Spermien der zweiten Art funktionslos seien, vermag ich auf keinen Fall zu glauben.

Die oligopyrenen Spermien von *Paludina* und die apyrenen von *Pygaera* werden massenhaft, sicher in gleicher Menge, wie die eupyrenen Spermien, produziert; besonders die ersteren sind

hoch und eigentümlich organisierte Gebilde, welche eine komplizierte Entwicklung durchlaufen.

Von den oligopyrenen Spermien ist festgestellt, dass sie mit den eupyrenen Spermien zusammen in die weiblichen Geschlechtsorgane übertragen werden. Das gleiche kann man wohl ohne jedes Bedenken auch von den apyrenen Spermien von *Pygaera* annehmen.

Es ist nun aber, wie Brock mit Bezug auf die oligopyrenen Spermien der Prosobranchier sagt, „ein so allgemeiner Erfahrungssatz, dass jedes organische Produkt oft in der denkbar vollkommensten Weise seinen speziellen Zwecken und Lebensbedingungen angepasst ist, dass die daraus gezogenen Schlüsse fast die Gültigkeit mathematischer Sätze beanspruchen können.“

„So können wir überall, wo an einem Naturprodukt ein eigentümlicher und hoch spezialisierter Bau wahrgenommen wird, mit an Gewissheit grenzender Wahrscheinlichkeit annehmen, dass derselbe einem ganz besonderen Zweck dient, auch wenn wir zur Zeit nicht die geringste Vorstellung davon haben. Diese zum Allgemeingut der Wissenschaft gewordenen Sätze auf vorliegenden Fall angewendet, ist es doch klar, dass, um behaupten zu können, die so hoch und eigentümlich organisierten wurmförmigen Spermatozoen der Prosobranchier wären funktionslose, rudimentäre Organe, dafür doch äusserst gewichtige positive Gründe vorgebracht werden müssten. Das ist aber nicht geschehen.“

„Zweitens hat in dem Falle, dass über die Funktion resp. die Funktionslosigkeit eines Organs Zweifel herrschen, der Nachweis, dass es ein rudimentäres Organ ist, auf vergleichend anatomischem oder embryologischem Wege zu geschehen. Es muss der Nachweis einer kompletten Homologie mit einem noch funktionierenden Organ bei verwandten resp. ancestralen Formen geführt und zugleich gezeigt werden, dass die Abweichungen in Bau und Entwicklung bei dem supponierten rudimentären Organe als Rückbildungsvorgänge aufgefasst werden müssen. Auch dieser Nachweis ist von v. Brunn nicht erbracht worden, konnte auch der Lage der Dinge nach nicht einmal versucht werden“ u. s. w.

Wenn ich nach einer Funktion dieser Spermien der zweiten Art suche, so erscheint es mir, trotzdem ich die gegenteilige,

die oligopyrenen Samenfäden von *Paludina* betreffende Angabe eines so gewissenhaften Forschers wie v. Brunn durchaus nicht gering anschlage, immer noch als das wahrscheinlichste, dass sie ebenfalls, wenn auch vielleicht nur zu bestimmten Zeiten und unter besonderen Umständen, zur Befruchtung gelangen.

Es sei mir gestattet, mit wenigen Worten zu erörtern, wodurch eine durch einen Samenfaden der zweiten Art vollzogene Befruchtung sich von der gewöhnlichen unterscheiden würde.

Wir haben gesehen, dass zum Aufbau der oligopyrenen Spermie von *Paludina* nicht die ganze Kernmasse, sondern nur ein sehr geringer Bruchteil derselben (ein Chromosom von 14 in die erste Reifungsteilung eintretenden) herangezogen wird; dass bei *Pygaera* dagegen die Spermien der zweiten Art vollständig kern- bzw. kopflos sind.

Es ist nun heutzutage eine verbreitete, wenn auch nicht völlig unbestrittene Annahme, dass der Kern und ausschliesslich dieser als Träger der Vererbung anzusehen ist.

Wir müssen demnach bei Zugrundelegung dieser Hypothese annehmen, dass die Potenz der oligopyrenen Spermien in Bezug auf die Vererbung nur einen Bruchteil der Vererbungspotenz der eupyrenen beträgt; während bei *Pygaera* die Spermien der zweiten Art als Vererbungsträger überhaupt nicht in Betracht kommen würden.

Vorausgesetzt, dass diese Samenfäden zur Befruchtung gelangen würden, so würde sich hier die Aussicht eröffnen, dass man die Hypothese, nach welcher der Sitz der Vererbung sich im Kern befindet, durch das Studium der Befruchtungs- und Entwicklungsvorgänge auf ihre Richtigkeit hin prüfen könnte. Wenn diese Hypothese richtig ist, so müssten durch eine Befruchtung mit diesen Samenfäden Organismen mit überwiegend¹⁾ bzw. ausschliesslich mütterlichen Eigenschaften entstehen.

¹⁾ Es erscheint mir übrigens nicht unmöglich, dass die Kernsubstanz der oligopyrenen Spermien im Ei überhaupt nicht zur Wirkung gelangt. Ich könnte mir vorstellen, dass diese geringe Kernmasse zum Aufbau des Samenfadens nur deshalb herangezogen wird, weil es die gewöhnliche Art und Weise ist, Spermien aufzubauen: vorne einen aus der Kernsubstanz gebildeten „Kopf“ hinzusetzen, mit welchem sich die Centalkörper verbinden, welche ihrerseits der Geissel als Ansatz dienen. Die oligopyrenen Spermien von *Paludina* könnten daher möglicherweise funktionell kernlos, apyren, sein.

Die Samenfäden der zweiten Art würden dann in erster Linie oder allein die Aufgabe haben, das Ei zur Entwicklung, d. h. zur Teilung anzuregen; eine Anregung, welche nach Boveri an die Einführung eines Cytocentrums geknüpft ist.¹⁾

Sollte es sich aber zeigen, dass sie thatsächlich niemals zur Befruchtung gelangen, so würde ich es mit Brock für durchaus verfrüht halten, anzunehmen, dass sie überhaupt funktionslos sind.

Verzeichnis der zitierten Litteratur.

- Auerbach, L. (96): Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* Bd. 30. N. F. 23.
- Derselbe (97): Zur Entstehungsgeschichte der zweierlei Samenfäden von *Paludina vivipara*. *Jahresbericht der Schlesischen Ges. f. vaterländische Kultur*. Breslau.
- Ballowitz, E. (86): Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoen. *Anat. Anz.*, Bd. 1.
- v. Bardeleben, K. (97): Dimorphismus der männlichen Geschlechtszellen bei Säugetieren. *Anat. Anz.* Bd. 13.
- Belajeff (94): Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen. *Flora*, Ergänzungsband.
- Benda, C. (98): Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertabraten. *Verh. der Physiol. Ges. zu Berlin*, Jahrg. 1897—98.
- Derselbe (00): Ueber neue Darstellungsmethoden der Centrialkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Cilien mit Centrialkörperchen. *Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin*, Jahrg. 1900—01.
- Van Beneden, E. et Ch. Julin (84): La spermatogénèse chez l'*Ascaride mégalocephale*. *Bull. de l'Acad. de Belgique*, ann. 53, sér. 3, t. 7.
- Van Beneden, E. et A. Neyt (87): Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'*Ascaride mégalocephale*. *Bull. de l'Acad. de Belgique*, sér. 4, t. 14.

¹⁾ Boveri hat den Satz aufgestellt, dass „das Spermatozoon ein Centrosoma ins Ei einführt.“ Von diesem Centrosom nahm er, früher wenigstens, an, dass es mit dem „Centrosom“ der Spermatide identisch sei. Wie ich finde, giebt es in der Spermatide meistens überhaupt kein Centrosom, sondern nur zwei Centriolen. Meine Untersuchungen haben ferner ergeben, dass das Cytocentrum des befruchteten Eies mit diesem Centriolenpaar nicht identisch sein, sondern höchstens einen Bruchteil desselben darstellen kann.

- Bernard (00): Recherches sur les sphères attractives de *Lilium candidum*, *Helosis guyanensis* etc. Journ. de Botan.
- Bouin, P. (00): Mitoses spermatogénétiques chez *Lithobius forficatus* L. Etude sur les variations du processus mitotique. XIII Congrès international de médecine, Paris, 2—9 Août 1900
- Boveri, Th. (88): Zellen-Studien. Heft 2. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*.
- Derselbe (95): Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. der Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, N. F. Bd. 29.
- Derselbe (01): Zellen-Studien IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 35, N. F. 28.
- Brock (87): Ueber die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier. Zool. Jahrb., Bd. 2.
- Broman, J. (02): Ueber gesetzmässige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen (Taxis- und Tropismenformen) der Spermatischen, ihrer Centralkörper, Idiozomen und Kerne. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59.
- v. Brunn, M. (84): Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.
- Carnoy, J. B. (85): La cytodierèse chez les Arthropodes. La Cellule, t. 1, 1884—85.
- v. Erlanger, R. (97): Bemerkungen über die wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*. Anat. Anz., Bd. 14.
- Farmer, J. B. (95): Ueber Kernteilung in *Lilium*-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage. Flora.
- Flemming, W. (87): Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Teil I. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29.
- Derselbe (91): Attraktionssphären und Centralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anat. Anz., Jahrg. 6.
- Derselbe (91): Ueber Teilung und Kernformen bei Leucocyten und über deren Attraktionssphären. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 37.
- Gilson, G. (84): Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. La cellule, t. 1.
- Guignard, L. (98): Les centres cinétiques chez les Végétaux. Ann. des scienc. nat. Botan., sér. 8, t. 5.
- Haecker, V. (99): Die Reifungserscheinungen. Ergebn. der Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 8, 1898.
- Henneguy, L. F. (98): Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Archiv d'anat. microsc., t. 1.
- Hertwig, O. (90). Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36.
- Holmgren, Nils (01): Ueber den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Staphylinus*. Anat. Anz., Jahrg. 19.

- Juel, H. O. (97): Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 30.
- Koehler (88): Recherches sur la double forme des spermatozoïdes chez le Murex. *Recueil zoologique Suisse*, t. 5, 1892.
- v. Korff, K. (89): Zur Histogenese der Spermien von *Helix pomatia*. *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. 54.
- Lee, Bolles (97): Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*. *La cellule*, t. 13.
- v. Lenhossék, M. (98): Ueber Flimmerzellen. *Verh. d. anat. Ges. auf d. 12. Vers. in Kiel*.
- Leydig (50): Ueber *Paludina vivipara*. Ein Beitrag zur nähern Kenntnis des Tieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. *Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie*, Bd. 2.
- Meves, Fr. (96): Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 48.¹⁾
- Derselbe (97. 1): Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*. (Vortrag, gehalten im physiologischen Verein zu Kiel am 8 Februar 1897. *Mitteilungen f. d. Verein Schlesw.-Holst. Aerzte*, Jahrg. V, Nr. 5, 1897.
- Derselbe (97. 2): Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*. *Archiv f. mikrosk. Anat. und Entwicklungsgeschichte*, Bd. 50.
- Derselbe (97. 3): Ueber Centrankörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. *Anat. Anz.* Bd. 14.
- Derselbe (97. 4): Zellteilung. *Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 6, 1896. Wiesbaden.
- Derselbe (99): Zellteilung. *Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch.* Bd. VIII, 1898. Wiesbaden.
- Derselbe (00): Ueber den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. *Archiv f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 56.
- Derselbe u. K. v. Korff (01): Zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 57.
- Derselbe (01): Ueber die sogen. wurmförmigen Samenfäden von *Paludina* und über ihre Entwicklung. *Verhandlungen der anat. Ges. auf der 15. Vers. in Bonn*.
- Derselbe (02): Ueber die Frage, ob die Centrosomen Boveri's als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. *Mitteilungen f. d. Ver. Schlesw.-Holst. Aerzte*, Jahrg. 10, Nr. 6.

¹⁾ Der Band 48 des Archivs für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte trägt die Jahreszahl 1897.

- Moore, J. E. S. (95): On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of microsc. sc., vol. 38.
- Morgan, T. H. (96): The Production of Artificial Astrosphaeres. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 3.
- Derselbe (99): The Action of Salt-Solutions on the Unfertilized and Fertilized Eggs of Arbacia and other Animals. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 8.
- Mottier, M. Dav. (97): Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monocotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30.
- Niessing, G. (00): Zellenstudien. II. Archiv f. mikr. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. 55.
- Nussbaum, M. (02): Ueber Kern- und Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 59.
- Osterhout, W. J. V. (97): Ueber Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30.
- Platner, G. (85): Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25.
- Derselbe (86): Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 3.
- Derselbe (89. 1): Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. II Samenbildung und Zellteilung bei Paludina vivipara und Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33.
- Derselbe (89. 2): Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilung. V. Samenbildung und Zellteilung im Hoden der Schmetterlinge. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 33.
- vom Rath, O. (93): Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57.
- v. Siebold (36): Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. 2. Die Spermatozoen der Paludina vivipara. Müller's Archiv für Anat., Physiol. und wissenschaft. Medizin.
- Strasburger, Ed. (95): Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 28.
- Derselbe (01): Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei Asclepias. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Jahrg. 19, Heft 7.
- Suzuki, B. (98): Notiz über die Entstehung des Mittelstückes der Samen-fäden von Selachiern. Anat. Anz., Bd. 15.
- Toyama, K. (94): On the Spermatogenesis of the Silk-Worm. Bull. of the Agricultural Coll., Imp. Univ., Tokyo, Japan. Vol. II. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 61.

- v. la Valette St. George (97): Zur Samen- und Eibildung beim Seiden-
spinner (*Bombyx mori*). Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch.,
Bd. 50.
- Versch, E. (89): Zur Spermatogenesis. Zool. Anz., Jahrg. 12.
- Derselbe (94): Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe. Zeitschr. f. wiss.
Zool., Bd. 58.
- Wilson, E. B. (01): Experimental Studies in Cytology. I. A Cytologica
Study of Artificial Parthenogenesis in Sea-urchin Eggs. Arch. f.
Entwicklungsmechanik, Bd. 12.
- Yamanouchi (01): Beihefte zum Bot. Centralblatt, Bd. 10.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—VIII.

Tafel I—V.

Paludina vivipara.

Fig. 1 ist mit Zeiss' Obj. D., Oc. 2, Fig. 2 und 3 sind mit Zeiss' Achromat 2 mm (Apert. 1,30) und Comp. Oc. 4, sämtliche übrigen Figuren der ersten 5 Tafeln mit Zeiss' Apochromat 2 mm (Apert. 1,30 bez. 1,40) und Comp. Oc. 18 unter Benutzung des Abbe'schen Zeichenapparates bei Projektion auf Objekttischhöhe entworfen. Die zu Grunde liegenden Präparate sind mit Hermann'schem Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Fig. 1. Uebersichtsbild, Schnitt durch einen Hodenschlauch.

Fig. 2 und 3. Teile der Schlauchwandung bei etwas stärkerer Vergrößerung.
Mit Bezug auf die Abkürzungen vergl. oben S. 8.

Fig. 4. Ein Stück Cytoplasma einer Basalzelle mit dem zugehörigen Kern. Letzterem liegt eine Spermatogonie so dicht an, dass sie an ihm einen Eindruck verursacht. — Die im Cytoplasma der Basalzelle vorhandenen Dotterkugeln sind durch Terpentin (vergl. oben S. 5 Anm.¹) herausgelöst.

Fig. 5—9. Spermatogonien verschiedener Generationen. In Fig. 5 schliesst das Cytoplasma (oben vom Kern) einen rundlichen Körper unbekannter Natur ein. Fig. 6 ein aus 3 Zellen gebildetes Spermatogoniennest.

Fig. 10—15. Verschiedene Teilungsstadien von Spermatogonien verschiedener Generationen. Die Körnchen, welche in Fig. 10, 12 und 14 im Cytoplasma sichtbar sind, stellen Mitochondrien dar.

Fig. 16—55. Entwicklung der eupyrenen Spermien.

Fig. 16. Zelle der Wachstumsperiode.

- Fig. 17—29 Erste,
 Fig. 30—35 Zweite Reifungsteilung der eupyrenen Spermien
 Fig. 36—55 Histogenese der eupyrenen Spermien
 Fig. 57—120. Entwicklung der oligopyrenen Spermien.
 Fig. 56—63. Wachstumsperiode
 Fig. 64—83 Erste,
 Fig. 84—108 Zweite Reifungsteilung der oligopyrenen Spermien.
 Fig. 109—120. Histogenese der oligopyrenen Spermien.

Tafel VI und VII.

Pygaera bucephala.

Tafel VI. Sämtliche Figuren der Taf. VI sind mit Zeiss' Achromat 2 mm (Apert. 1,30) und Comp. Oc. 18 unter Projektion auf Objekttischhöhe gezeichnet!; nach Präparaten, die mit Flemming'schem Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren.

- Fig. 121—129 Erste,
 Fig. 130—134 Zweite Reifungsteilung der apyrenen Spermien.
 Fig. 135—142 Erste Stadien der Histogenese der apyrenen Spermien.

Taf. VII. Fig. 143—150 sind mit Zeiss' Achromat 2 mm und Comp. Oc. 4 bei Projektion auf Objekttischhöhe gezeichnet, Fig. 143—147 und 149 nach Schnittpräparaten (Flemming'sches Gemisch, Eisenhämatoxylin), Fig. 148 und 150 nach Ausstrichpräparaten (letztere vom Hoden eines imago, Fixierung mit Sublimat-Eisessig, Tinktion mit dem Ehrlich-Biondi'schem Dreifarbengemisch); geben die Entwicklung der apyrenen Spermien an Abbildungen ganzer Cysten wieder.

- Fig. 149. Das die Kernchen enthaltene Stück einer Samencyste von dem Entwicklungsstadium der Fig. 148.
 Fig. 151 Bündel apyrenen,
 Fig. 152 Bündel eupyrenen Spermien, mit Zeiss' Achromat, 8 mm und Comp. Oc. 4 bei Projektion auf Objekttischhöhe gezeichnet; nach Ausstrichpräparaten vom Hoden eines imago (Fixierung mit Sublimat-Eisessig, Tinktion mit dem Ehrlich-Biondi'schen Dreifarbengemisch.

Tafel VIII. (Text S. 46—54).

- Fig. 153, 154 Eier,
 Fig. 155 primäre Blastomere von *Ascaris megalocephala bivalens*, Kopien der Figg. 102, 104 und 106 (Taf. VIII) von Boveri (01).
 Vergrößerung ca. 2000.

Sie sind daher stärker vergrößert als die Figuren der Taf. XXVII meiner Nebenkernarbeit (00), welche mit Zeiss' Achromat 2 mm und Comp. Oc. 12 bei Projektion auf halbe Objekttischhöhe gezeichnet sind.

Die übrigen Figuren der Tafel, Fig. 156—161, sind bei der gleichen Vergrößerung (Zeiss' Apochromat 2 mm, Oc. 12, Bildabstand 250 mm) gezeichnet.

Fig. 156—160 Samenzellen von *Lithobius forcipatus*. Fixierung mit Sublimat-Eisessig, Färbung mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 156. Spermatocyte erster Ordnung im Beginn der Teilung

Fig. 157. „Mutterstern“ einer Spermatocyte zweiter Ordnung.

Fig. 158—160. Umwandlungsstadien der Spermatiden zu Spermien. Der Fig. 160 fehlt das hintere Ende.

Fig. 161. Grosse Spermatogonie von *Salamandra maculosa*. Hermannsches Gemisch, Eisenhämatoxylin.
