

Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden.

Von

Curt Thesing.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel VIII und IX.

Im folgenden lege ich eine Untersuchung über Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Octopus Defilippi* und *Scaevurgus tetracirrus* und über die Frage nach Cytophor und Nährzellen bei einigen Cephalopoden, im besondern bei *Rossia macrosoma*, vor.

Die Untersuchungen über die Histogenese wurden an Hodenmaterial von *Sepia* und *Loligo* begonnen, das ich während meines Aufenthalts an der Zoologischen Station zu Neapel im Frühjahr 1901 konserviert hatte. Da sich die beiden Formen als ungünstig herausstellten, erhielt ich von der Neapler Station neues, zum Teil vorzüglich konserviertes Hodenmaterial verschiedener Cephalopoden, wie: *Eledone moschata*, *Scaevurgus tetracirrus* und *unicirrus*, *Octopus Defilippi* und *Rossia macrosoma*. Die Struktur und Histogenese der Samenfäden studierte ich vorzugsweise und eingehend an *Octopus Defilippi* und *Scaevurgus tetracirrus*, doch zog ich auch die andern Formen mehr oder minder zum Vergleich heran.

An *Rossia macrosoma*, *Loligo vulgaris* und *Sepia officinalis* klärte ich die Frage nach den Nährzellen auf und stellte sie, den irrtümlichen Angaben PICTETS entgegen, richtig.

Gern erfülle ich auch an dieser Stelle die angenehme Pflicht, Herrn Professor E. KORSCHOLT für das Interesse und die Ratschläge, die er mir während der Arbeit zuteil werden ließ, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenfalls bin ich den Herren Assistenten des Instituts, Herrn Dr. C. TÖNNIGES, Herrn Dr. J. MEISENHEIMER für ihre mir sehr wertvolle Unterstützung und Herrn Privatassistenten TH. SALING in Neapel für die Konservierung des Materials zu Dank verpflichtet.

Untersuchungsmethoden.

Von Fixierungsflüssigkeiten wurden verwandt HERMANNSche und die schwache FLEMMINGSche Lösung, ferner Sublimat-Alkohol und Sublimat-Alkohol mit einem Zusatz von Eisessig.

Die besten Resultate lieferten mir bei weitem die mit HERMANNscher Lösung behandelten Objekte. Zum Teil behandelte ich diese letzteren mit gutem Erfolge zur teilweisen oder gänzlichen Entfernung des Osmium mit Chlor oder mit übermangansaurem Kali. Reines Sublimat und Sublimat-Alkohol lieferte durchweg schlechte Resultate, hingegen bewährte sich gut Sublimat-Eisessig-Alkohol.

In der HERMANNschen und FLEMMINGSchen Lösung verblieben die Objekte etwa 8 Stunden bis zu einer Woche, während sie der Einwirkung von Sublimat-Alkohol-Eisessig nur 4—5 Stunden ausgesetzt wurden. In der Zusammensetzung dieser letzteren Mischung richtete ich mich nach den Angaben von v. LENHOSSÉK.

Sublimat konz.	75 ccm
Alkohol abs.	25 ccm
Eisessig	5 ccm

Von Färbemitteln versuchte ich hauptsächlich die Eisenhämatoxylinfärbung nach den Angaben von HEIDENHAIN, sowohl allein, als auch in den verschiedensten Kombinationen mit andern Vor- und Nachfärbungen.

So benutzte ich zum Nachweis der Zentralkörper, namentlich in den jungen Spermatiden eine Vorfärbung mit Bordeauxrot, wie sie HEIDENHAIN in seiner Arbeit: »Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellprotoplasma« ausführlich beschreibt. Zur Nachfärbung verwandte ich Eosin, Erythrosin, Thionin und andre Farbstoffe.

Bei richtig gehandhabtem Ausziehen in der Beize erzielte ich mit der Eisenhämatoxylinmethode hervorragende Resultate in der Darstellung der Zentralkörper, der Sphäre, des Acrosoms und endlich des Chromatins. Doch liegt die Schwierigkeit im richtigen Ausziehen, eine Kleinigkeit zu wenig oder zu viel, und es ist unmöglich die Zentralkörper klar darzustellen. Man erleichtert sich dies etwas durch sehr starkes Überfärben. Bis zu 4 Tagen ließ ich die Schnitte in dem Eisenhämatoxylin, nachdem ich sie vorher 24 Stunden gebeizt hatte.

Am schwierigsten ist das klare Darstellen des Acrosomas; dies

gelingt am leichtesten in den mit Bordeauxrot vorgefärbten Schnitten und ist es hierfür vorteilhaft die Schnitte möglichst dünn herzustellen.

Mit gutem Erfolge verwandte ich zur Klarstellung der Chromatinverhältnisse eine konzentriert wässrige Thioninlösung, doch haben diese Präparate den Nachteil, daß sie sich nicht halten und zuweilen schon nach wenigen Tagen bis Wochen ganz verblaßt sind. Frisch untersucht liefert Thionin die schönsten Kernfärbungen, die ich kenne.

Die Dicke der Schnitte betrug 2—5 μ .

Die Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon.

A. Octopus Defilippi.

Kurz nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung beginnen in der Spermatide die Umwandlungsprozesse, deren Resultat der fertige Samenfaden darstellt. Ich erläutere sie an der Hand der Figuren.

Fig. 1 stellt eine Spermatide nach eben vollendeter letzter Reifungsteilung dar. Es ist eine abgerundete Zelle mit ziemlich reichlichem Cytoplasma, das eine mehr oder weniger regelmäßige Körnelung zeigt. Der annähernd zentral gelegene Zellkern ist groß und fast kugelförmig; er erscheint von einem hyalinen Zellsaft erfüllt und von einem feinen Liningergüst durchzogen. Das Chromatin ist in kleinen Körnchen fast gleichmäßig über das ganze Liningergüst verteilt. Selten treten in dem Kerne Vacuolenbildungen auf, um die herum sich das Chromatin etwas dichter gesammelt hat.

Schon bei schwacher Vergrößerung läßt sich in den Spermatiden bei den meisten Färbungsmethoden ein abgerundeter, ziemlich distinkt begrenzter Körper von dunkler Färbung in dem Cytoplasma erkennen. Es ist dies, die fast in allen einschlägigen neueren Arbeiten beschriebene Sphäre — Archiplasma — Idiozom. Der letzte von MEVES gebildete Name, der sich schon ziemlich eingebürgert hatte, ist von ihm in seiner neuesten Arbeit über »oligopyrene und apyrene Spermien« wieder fallen gelassen worden. Auf S. 53 schreibt MEVES: »Die von den Centrosphären verschiedenen Hüllen, welche in ruhenden Samenzellen in der Umgebung der Centriolen vorhanden sind, habe ich früher als Idiozom bezeichnet. Dieser Ausdruck hat, wie ich seitdem gefunden habe, Mißstände. Unter andern den, daß man im Französischen und Englischen vielfach aus dem Idiozom ein ‚idiosome‘ gemacht hat. Ich möchte daher einer Empfehlung von BOVERI, alle auf die cellulären Zentren und ihre Bestandteile bezüglichen Termini

durch Zusammensetzung mit dem Worte ‚Zentrum‘ zu bilden, Folge leisten und statt Idiozom nunmehr ‚Centrotheca‘ in Vorschlag bringen. « Wenn die Bildung Centrotheca vielleicht auch bezeichnender ist, so ist es doch heikel und führt zu Verwirrungen immer wieder neue Termini in die Wissenschaft einzuführen. Im Laufe dieser Arbeit werde ich mich infolgedessen des altgebräuchlichen Namens »Sphäre« weiter bedienen, der ja vollständig ausreichend und ohne weiteres verständlich ist.

Die Lage der Sphäre ist etwa in der Mitte zwischen Zellmembran und Kern, und wie ich vermutungsweise aussprechen möchte, wird durch sie schon jetzt der spätere vordere Pol des Kerns bezw. der Samenzelle bezeichnet.

Wie schon NIESSING (1896), MEVES (1896) und LENHOSSÉK (1898), fand ich in der Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN ein vorzügliches Mittel, um sie deutlich zu machen. Sie erhält dadurch einen lichtgrauen, bis grauschwarzen Ton.

Häufig sieht man die Sphäre von einem hellen Hof mit schwacher Körnelung umgeben und gegen das Cytoplasma abgegrenzt (Figg. 2 und 3) und erhält sich dieser Hof auch noch, nachdem sich die Sphäre dem Kern angelegt hat. In älteren Stadien als Fig. 2 habe ich ihn nicht mehr wahrnehmen können. Irgend eine Differenzierung in der Sphäre, wie sie z. B. NIESSING für das Meer-schweinchen beschreibt, ist bei den von mir untersuchten Cephalopoden nicht vorhanden.

In unmittelbarer Nähe der Sphäre an der Zellperipherie, sieht man zuweilen mit außerordentlicher Schärfe hervortretend die Centriolen oder Zentralkörperchen. Sie sind stets in der Zweizahl vorhanden, liegen aber so dicht zusammen, daß sie den Eindruck eines einheitlichen, in der Mitte semmelförmig eingedrückten Körchens machen.

Nur bei stärkster Vergrößerung und sorgfältigster Benutzung der Mikrometerschraube erkennt man ihre Doppelnatur. Doch sind sie auch in diesen frühesten Stadien durch einen dünnen Strang miteinander verbunden.

Auch bei den Cephalopoden zeigen sie, wie es fast einstimmig für alle andern neuerdings untersuchten Objekte berichtet wird, eine sehr große Neigung zum Eisenhämatoxylin und nehmen dadurch eine tief schwarze Färbung an.

Leider ist es mir nicht gelungen sie noch im Innern der Sphäre liegend nachzuweisen, doch hängt dieses wahrscheinlich mit der überaus starken Färbbarkeit der Sphäre zusammen. Wenn ich sie zuerst

in der Spermatide erblicke, liegen sie an der eben beschriebenen Stelle (Fig. 1).

Über ihre Lagerung ist noch zu erwähnen, daß beide zusammen stets senkrecht zur Zellperipherie stehen, daß also nur eins der Zentralkörperchen die Zellperipherie berührt, während das andre in die Zelle ragt. Ein Größenunterschied der beiden Zentralkörper ist auf diesem Stadium noch nicht nachweisbar.

Zuweilen findet man noch im Cytoplasma einen sich tief schwarz färbenden, rundlichen oder wenig gelappten Körper von differenter Größe, den ich als chromatoiden Nebenkörper ansprechen möchte. Da er durchaus nicht regelmäßig auftritt, und zu der Umbildung der Spermatide in keinem Verhältnis zu stehen scheint, sondern früh zerfällt und zugrunde geht, habe ich ihn als unwichtig und nur das Bild störend in den Figuren unberücksichtigt gelassen. Einen derartigen Körper in den Spermatiden beschreiben auch BENDA (1891), MOORE (1894), NIESSING (1896), v. LENHOSSÉK (1898) und MEVES (1899) bei Meerschweinchen, Ratte, Maus usw. Es ist möglich, daß diese Bildungen von entsprechender Bedeutung sind, jedenfalls ist die Beschreibung, die LENHOSSÉK gibt, sehr übereinstimmend mit meinen Befunden. Auf S. 275 schreibt er: »Die beste Anschauung von diesem Gebilde liefert die Eisenhämatoxylinmethode; der Nebenkörper nimmt damit eine tintenartige schwarze Färbung an, die er auch bei ausgedehnter Differenzierung, ähnlich wie ein Kernkörperchen, behauptet. Er tritt natürlich als schwarzer Fleck schon bei schwachen Vergrößerungen hervor und fehlt in keiner Spermatide.« In dem letzteren Punkte liegt eine Abweichung, indem er bei *Octopus* durchaus nicht regelmäßig vorhanden ist.

Weiter schreibt v. LENHOSSÉK übereinstimmend mit meinen Befunden: »Niemals gelang es mir, Spuren einer innern Differenzierung an dem chromatoiden Nebenkörper wahrzunehmen. An den Eisenhämatoxylinbildern, an denen er als schwarzer Klecks erscheint, könnte eine solche natürlich, auch wenn sie vorhanden wäre, nicht zur Geltung kommen, aber der Körper färbt sich auch mit andern Farbstoffen und hierbei erscheint er immer ganz homogen.« Über die Herkunft des Gebildes und seine Zusammensetzung habe ich nichts erforschen können, auch sind die Literaturangaben darüber sehr spärlich und sehr different. Während er nach MOORES Angaben aus ausgestoßenem Chromatin sich bilden soll, findet v. LENHOSSÉK, daß der Nebenkörper weder zur Chromatin- noch Nucleolensubstanz Beziehung hat. MEVES endlich gibt an, daß er sich bei der EHRlich-BIONDISchen

Dreifachfärbung wie die Nucleolen intensiv rot färbt, und es sich somit jedenfalls nicht um eliminiertes Chromatin handelt.

Die nächsten Veränderungen, die nunmehr in der Spermatide vor sich gehen, bestehen in einer Lageveränderung der Zentralkörper zu Sphäre und Kern (Fig. 2).

Die Zentralkörper beginnen nämlich anscheinend an der Zellperipherie entlang zu wandern, behalten dabei ihre senkrechte Stellung zu der Zellmembran stets bei.

Freilich könnte man sich diese Lageveränderung der Zentralkörper auch so entstanden denken, daß die Sphäre um den Kern herumwanderte; doch scheint mir dieses weniger wahrscheinlich, da die Sphäre schon jetzt ganz in die Nähe des Kerns rückt und sich ihm weit früher anlagert als die Zentralkörperchen. Etwas absolut Bestimmtes wage ich nicht darüber zu behaupten, glaube aber auch, daß es von keiner irgendwie prinzipiellen Bedeutung ist (Fig. 2).

Das Endresultat dieser Wanderung der Zentralkörper bezw. der Sphäre oder beider ist, daß sich Sphäre und Zentralkörper an die beiden Pole des Kerns stellen.

Während dieser Wanderung hat sich das Cytoplasma nach vorn gezogen und der Kern eine stark exzentrische Lagerung angenommen. Auch dieses spricht für eine Wanderung der Zentralkörper, nicht der Sphäre.

Noch ehe die Polstellung erreicht ist, sieht man aus dem, die Zellperipherie berührenden = distalen Zentralkörper (im Gegensatz zu dem dem Kerne näher gelegenen = proximalen Zentralkörper) ein feines dunkel gefärbtes Fädchen den Achsenfaden hervorsprossen (Fig. 2).

In dem letzten Jahrzehnt haben die verschiedensten Forscher über die Entstehung des Achsenfadens recht differente Meinungen geäußert.

So läßt ihn HERMANN (1889) bei der Maus aus dem gefärbten Abschnitte des Nebenkerns entstehen, während ihn NIESSING (1896) bei dem gleichen Objekt aus dem hinteren Kernpole auswachsen läßt.

Eine andre Auffassung vertritt MOORE (1896) bei den Elasmobranchiern, indem er seine Entstehung von der Sphäre herleitet. Freilich stehen seine Abbildungen mit der etwas unklar gefaßten Beschreibung, die er von dem Vorgang gibt, in Widerspruch, denn nach jenen sproßt der Achsenfaden aus den Zentralkörpern aus.

Die erste Beschreibung, mit welcher meine Befunde bei den

Cephalopoden übereinstimmen, gab MEVES (1897) von *Salamandra maculosa*.

Auf S. 115 äußert er sich darüber folgendermaßen: »Die Umbildungsprozesse, durch welche die Spermatiden in Samenfäden übergeführt werden, nehmen nun damit ihren Anfang, daß von dem der Zellwand anliegenden größeren der beiden Zentralkörper aus, ein feines Fädchen aus der Zelle hervorwächst. Das Fädchen stellt die erste Anlage des Achsenfadens des Schwanzes dar.«

Seinen weiteren Ausführungen über die Natur des Achsenfadens kann ich mich für das von mir untersuchte Objekt nicht anschließen. Auf S. 117 sagt er weiter: »Da der Zentralkörper, welcher seinen Ausgangspunkt bildet, unmittelbar unter der Zelloberfläche gelegen ist, könnte man glauben den Achsenfaden als einen Auswuchs des Zentralkörpers betrachten zu müssen. In den späteren Stadien zeigt sich aber auf Grund der verschiedenen Färbbarkeit deutlich, daß Achsenfaden und Zentralkörper substantiell voneinander verschieden sind. Es dürfte sich daher um einen Mitomfaden der Zellsubstanz handeln, der gleich einem Polstrahl oder Spindelfaser an dem Zentralkörper angeheftet ist, und welcher die Substanz, auf Grund deren er wächst, um den Zentralkörper herum oder vielleicht durch ihn hindurch aus der Zelle bezieht.«

In gleichem Sinne äußert sich MEVES dann später noch in seiner Arbeit »über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meer-schweinchens«. Auf S. 384 und 385 schreibt er: »Die Frage nach der Entstehung des Schwanzfadens ist lange Gegenstand einer Kontroverse gewesen. v. KÖLLIKER (56), BRISSAND (80), BIONDI (85), BENDA (87) [bis vor kurzem (98)], FÜRST (87), G. NIESSING (89) und andre, neuerdings noch C. NIESSING (96) gaben an, daß der Schwanzfaden aus dem hinteren Teil des Kerns auf Kosten desselben auswächst. Dagegen ließen HENLE (54), v. LA VALETTE ST. GEORGE (65), MERKEL (74), SERTOLI (75), JENSEN (83) u. a. den Schwanz aus dem Cytoplasma hervorsprossen. Diese letztere Angabe ist die richtigere und nur auf Grund der neueren Befunde [MEVES (97. 1. 97. 2. und 97. 3.), v. LENHOSSÉK (97. 1. und 97. 2.), BENDA (98), SUZUKI (98)] dahin zu ergänzen, daß am Ursprungspunkt des Schwanzfadens aus der Zellsubstanz die Zentralkörper gelegen sind, welche später die Verbindung mit dem Kern vermitteln.«

Der einzige Grund, auf den MEVES diese Behauptung stützt, ist die verschiedene Färbbarkeit. Nun ist eine Differenz in der Färbung noch kein Beweis für eine substantielle Verschiedenartigkeit, und man kann diese sehr leicht auf die, durch das Auswachsen bedingte

feinere Verteilung der Zentralkörpersubstanz im Achsenfaden zurückführen, zeigt sich doch auch, daß die Zentralkörper selbst bei ihrem späteren Größerwerden, eine weniger intensive Färbbarkeit annehmen und auch untereinander in der Farbstoffaufnahme differieren, indem der sich stärker vergrößernde proximale Zentralkörper in der Regel heller erscheint.

Daß der Zentralkörper natürlich nicht aus sich heraus ein so umfangreiches Gebilde wie den Achsenfaden bilden kann, sondern Zellsubstanz dazu umarbeiten muß, ist selbstverständlich, doch berechtigt das nicht von einem Mitomfaden der Zellsubstanz zu reden; auch zu ihrer eignen Vergrößerung müssen die Zentralkörper Cytoplasma oder Kernsubstanz aufnehmen, die sie aber natürlich zu Zentralkörpersubstanz verarbeiten.

Sehr sonderbar muß es doch auch erscheinen, daß, wenn die Zentralkörper in keiner wichtigen Beziehung zu der Bildung des Achsenfadens stehen, derselbe dennoch stets an ihnen seinen Ursprung nimmt und niemals frei von ihnen irgendwo im Cytoplasma sich bildet und erst sekundär mit den Zentralkörpern in Verbindung tritt. Eine Bestätigung meiner Auffassung, daß der Achsenfaden als ein Produkt der Zentralkörper anzusehen ist, finde ich nachträglich in der soeben erschienenen neunten Lieferung von O. HERTWIGS »Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere«. Auf S. 197 schreibt W. WALDEYER: »Die ältere Angabe, der Achsenfaden sei ein Kernprodukt, welche auf v. KÖLLIKER zurückgeht und neuerdings noch u. a. von BRISSAND (58a), BIONDI (M. 2544) und C. NIESSING (1c) aufrecht erhalten wurde, muß zwar endgültig aufgegeben werden; wir können indessen nur so viel Bestimmtes an deren Stelle setzen, daß die Achsenfadenbildung in inniger Verknüpfung mit dem Centrosom erfolgt.

Unentschieden ist es noch, ob der Faden eine reine Centrosombildung ist oder nur unter Mitwirkung des letzteren aus dem Protoplasma hervorgeht. Ohne von den Beziehungen zu den Zentralkörpern zu wissen, hatten schon HENLE (Splanchnologie), v. LA VALETTE ST. GEORGE (250), FR. MERKEL (162), SERTOLI (237) u. a. den Faden für ein Cytoplasmaprodukt erklärt. MEVES faßt das so, daß er (171, S. 385) sagt, die Angaben der eben genannten Autoren seien die richtigeren, und nur dahin zu ergänzen, daß am Ursprungspunkte des Schwanzfadens aus der Zellsubstanz die Zentralkörper gelegen seien, welche später die Verbindung mit dem Kern vermittelten. Es stimmt aber damit wenig die Tatsache, daß der Faden (nach MEVES)

vom hinteren Centrosom ausgeht, sobald dieses die Peripherie der Spermatide erreicht hat, vgl. die Äußerung von MEVES selbst (171, S. 363/364) und Figg. 48, 49 und 50a. Man sollte eher erwarten, daß der Faden, wenn er eine Cytoplasmabildung wäre, schon erschiene, bevor das betreffende Centrosom an die Zellperipherie gerückt wäre.

Es kommt hinzu, daß von MEVES selbst (168 und 168a) wie vor ihm schon von K. W. ZIMMERMANN (266) an Centrosomen ruhender Zellen feine Geißelfäden beobachtet wurden, sowie, daß durch v. LENHOSSÉK (142a) und HENNEGUY (115) mit guten Gründen die Ansicht verfochten wurde, es seien die Basalkörperchen der Wimperhaare in den Flimmerzellen Abkömmlinge der Centrosomen. BENDA, auf dessen eingehende Darstellung (39a) verwiesen sei, hat den Beweis hierfür, so scheint mir, durch seine neuen Färbungsverfahren einwandfrei erbracht und zugleich gezeigt, daß die Wimperwurzeln Mitochondriabildungen sind. Es kann also auch das Centrosom selbst als das Muttergebilde des Achsenfadens angesehen werden.«

Die neusten Arbeiten stimmen mit dieser Auffassung von der Entstehung des Achsenfadens vollkommen überein; nur daß sie ihn, soweit sie überhaupt darüber handeln, wie MEVES aus dem Cytoplasma herleiten. So die von v. KORFF über *Helix pomatia* (1899) und *Phalangista vulpina* (1901), die von TÖNNIGES bei *Lithobius forficatus*, v. LENHOSSÉK bei der Ratte (1897), SUZUKI bei Selachiern (1898), MEVES bei Meerschweinchen (1899) und bei *Paludina vivipara* und *Pygaera bucephala*.

Sehr eingehend beschreibt dieses Hervorwachsen des Achsenfadens aus den Zentralkörperchen v. LENHOSSÉK. Auf S. 300 äußert er sich folgendermaßen: »Das Fädchen wächst wirklich aus dem Centrosom hervor, als ein Ausscheidungsprodukt dieses; das Protoplasma ist für seine Entstehung nur insoweit wichtig, als es an die Centrosomen die Stoffe abgibt, die sie zur Hervorbringung des Achsenfadens brauchen. Die Centrosomen müssen demnach mit der Fähigkeit der Assimilation ausgestattet gedacht werden, eine Forderung, die auch HEIDENHAIN vertritt.«

Bis hierher würde sich die von mir gewonnene Anschauung mit der seinigen ungefähr decken, etwas später schränkt aber v. LENHOSSÉK dieses wieder ein: »Um Mißverständnissen vorzubeugen, will ich nochmals hervorheben, daß daran nicht zu denken ist, daß sich die Substanz der schwarzen Körnchen unverändert in dem Faden fortsetzt; der Faden wird von einer ganz andern, blasseren Substanz

gebildet, es kann sich nur um eine Art Ausscheidungsprodukt der Centrosomen handeln.«

In den folgenden Stadien (Fig. 3) haben die Zentralkörper und die Sphären ihre polständige Lage gegenüber dem Kern eingenommen.

Die Sphäre ist näher an den Kern gerückt und der Kern hat durch ein Nach-vorn-Strömen des Cytoplasmas eine stark exzentrische Lage angenommen und ist dadurch auch den Zentralkörpern näher gekommen. Der Achsenfaden ist länger ausgewachsen.

Auch in dem Kerninnern lassen sich bereits gewisse Veränderungen erkennen, indem sich das Chromatin zu größeren Ballen zusammengezogen hat und sich auch mehr an der Kernmembran sammelt hat.

Nur selten gelingt es solch wohl erhaltene, isolierte Zellen zu finden, wie sie die Stadien Figg. 3—8 darstellen, meist liegen sie dicht gedrängt zusammen, und das Cytoplasma zeigt bereits den beginnenden Zerfall. Diese Abbildungen stammen alle aus einem Hoden, dessen Follikel nur mit verhältnismäßig wenigen Spermatiden und reifen Spermatozoen gefüllt war.

Man erkennt hier gut, daß das Cytoplasma nach dem hinteren Kernpol zu ein homogeneres, weniger gekörntes Aussehen zeigt.

Die nächste Veränderung besteht nun weiter darin, daß sich die Sphäre (Figg. 4 und 5) dem Kern anlagert; dabei plattet sie den Kern zuerst etwas ab und senkt sich allmählich in eine tiefer werdende Delle am vorderen Kopfpole ein.

Zu dieser Zeit rücken auch die Zentralkörper auf den Kern zu und ziehen dabei auch den Achsenfaden mit sich in den Zelleib hinein. Nur der proximale Zentralkörper berührt den Kern und senkt sich etwas in ihn ein (Figg. 5 und 6).

Die Zentralkörper bleiben bei dieser Wanderung auf den Kern zu stets in Verbindung miteinander; niemals konnte ich beobachten, daß, wie es MEVES (1902) bei den eupyrenen Spermatiden von *Paludina vivipara* abbildet und beschreibt, der proximale Zentralkörper sich löst und dem distalen voraus auf den Kern zu rückt. Überhaupt scheint mir die Verbindung der beiden Zentralkörperchen im vorliegenden Fall eine sehr innige zu sein.

Eine aktive Beteiligung des Kerns an diesen Vorgängen habe ich bei *Octopus* nie beobachten können und muß diese entweder fehlen, oder sich in unbemerkbaren Grenzen abspielen.

Bei *Scaevurgus* ist hingegen die aktive Beteiligung des Kerns sehr deutlich, indem er dem proximalen Zentralkörper eine Spitze,

einen leichten Hügel entgegentreibt, an dem sich der proximale Zentralkörper anheftet. Bald danach wird diese Vortreibung wieder eingezogen (Figg. 2, 3 und 4, Taf. IX). Die entsprechenden Literaturangaben werde ich später bei der genaueren Besprechung dieser Vorgänge bei *Scaevurgus* berücksichtigen.

Während dieser Vorgänge zieht sich das Chromatin mehr und mehr aus der Mitte des Kopfes nach der Peripherie und lagert sich in Form kleiner Körnchen der Kernmembran an. Eine besonders starke Chromatinanhäufung findet an den beiden Kopfpolen statt. Nach Angaben von WALDEYER wurden ähnliche Chromatinanhäufungen an den Insertionsstellen der Zentralkörper und Sphäre schon von MOORE und BENDA konstatiert. — Während aber das Chromatin am vorderen Kopfpole sich dicht an die Kernmembran anlagert und diese verdickt, sammelt es sich an der Anheftungsstelle des Zentralkörperchens in einer großen lockeren Masse, in deren Innern schon in sehr frühem Stadium ein kleines Bläschen frei gelassen wird, das mit einer dunkel gefärbten, homogenen Flüssigkeit erfüllt erscheint (Figg. 5, 6).

Diese Chromatinanhäufung nimmt späterhin eine höchst charakteristische Ausgestaltung an und liefert reizende, zierliche Bilder.

Die nächsten bedeutenderen Umänderungen beziehen sich auf die Sphäre (Figg. 5, 6 und 7). Zuerst rundet sich die Sphäre mehr ab und nimmt etwa Kugelgestalt an, dabei erfährt sie eine beträchtliche Volumenzunahme und ragt immer weit aus dem Kern hervor. Auch jetzt zeigt sie noch ein gänzlich homogenes Aussehen. Als erste Differenzierung tritt in ihrem Mittelpunkt ein kleines scharf umgrenztes helles Bläschen auf (Fig. 7). Die Blase vergrößert sich nun rasch, verläßt ihre zentrale Stellung und lagert sich fest dem Kopfe an (Figg. 25—27). Bald hernach sieht man in dem Innern der Blase ein kleines, scharf umgrenztes Körnchen auftreten, das in Form und Farbe fast wie ein Zentralkörperchen erscheint (Figg. 28 und 8). Seine Entstehung blieb mir lange Zeit rätselhaft, bis mich Eisenhämatoxylin-Magentarotfärbungen darüber aufklärten, und es gelang mir eine ziemlich lückenlose Serie davon zu erhalten (Figg. 25—28).

Das Bläschen zeigt anfangs nach seiner Entstehung und auch noch nach Anlagerung an den Kern ein vollständig klares, gleichmäßiges Aussehen. Bald tritt von der Peripherie her ein trüber gräulicher Niederschlag auf, der sich nach dem Zentrum mehr und mehr verdichtet und allmählich in das scharf umgrenzte Körnchen übergeht, wie wir es in Fig. 8 vor uns haben.

Das Körnchen ist demnach als eine Verdichtung der Sphärensubstanz

aufzufassen. Schon an dieser Stelle möchte ich im voraus erwähnen, daß sich auch bei *Octopus* das Körnchen zum Spitzenstück = Acrosoma (v. LENHOSSÉK) umbildet.

In der Literatur finden sich zahlreiche sehr ähnliche Vorgänge beschrieben, deren wichtigste ich hier kurz erwähnen möchte.

Die eigenartigste Entstehungsweise und Bedeutung legt NIESSING (1896) bei Meerschweinchen und Ratte diesem Körnchen bei. Er läßt es durch den Zusammenfluß und Verklumpung aus zahlreichen in der Sphäre gelegenen Körnchen entstehen, die er vom Centrosom herleitet und spricht direkt vom Zentralkörper an der Spitze.

Auch MOORE (1893) gibt bei der Ratte eine ähnliche Entstehungsweise an wie NIESSING. Es sollen in der Sphäre eine größere Anzahl helle Bläschen auftreten, von denen jedes ein kleines Körnchen einschließt. Durch ihre Verschmelzung bildet sich dann schließlich das einheitliche Bläschen und Körnchen.

Eine mit meiner Darstellung bei Cephalopoden in vielen Punkten übereinstimmende Beschreibung gibt v. LENHOSSÉK (1898) für die Ratte, indem er sich in schroffen Gegensatz zu NIESSING und MOORE setzt.

Er schreibt auf S. 278: »Das erste, was man sieht, ist, daß die anfangs homogene Kugel (Sphäre) im Innern eine Differenzierung erfährt. In der Mitte des Gebildes tritt ein helles Bläschen, oder nach BENDAS Ausdruck eine zartwandige Vacuole auf.« Dann schreibt er später auf S. 280 über die Entstehung des Körnchens: »Die Entstehungsweise ist ganz eigenartig. Nicht etwa im Anschluß an etwas schon Vorhandenes entsteht es, sondern plötzlich wie durch einen Schöpfungsakt, offenbar durch eine spontane Verdichtung, Differenzierung ihrer Substanz.«

In diesem letzten Punkt weicht die Bildungsweise, wie ich gezeigt habe, etwas von der bei *Octopus* ab.

Auch was die Färbbarkeit anbelangt, stehe ich mit v. LENHOSSÉK im Gegensatz, indem er dem Körnchen eine Affinität zum Eisenhämatoxylin abspricht, während ich fand, daß es sich färberisch den Zentralkörpern gleich verhält. Noch größere Übereinstimmung zeigt die Beschreibung, die v. LENHOSSÉK in derselben Arbeit über die Sphärenveränderungen bei *Cavia cobaya* auf S. 288 gibt: »Die Veränderungen, die nun in der Sphäre Platz greifen, schließen sich in ihren ersten Stadien aufs engste an die entsprechenden Vorgänge in der Spermatidensphäre der Ratte an. Mitten in der Sphäre (Fig. 31) taucht plötzlich ein kleines rundes Bläschen auf, und in dessen Mitte

ein anfangs ganz minimales Acrosoma, das hier allerdings — abweichend von dem bei der Ratte bestehenden Verhalten — von vornherein eine große Neigung zur Schwarzfärbung bei der Eisenhämatoxylinmethode zeigt. Das Bläschen zeigt anfangs eine streng zentrale Lage, wandert aber sehr rasch an den dem Kern angrenzenden Rand der Sphäre heran (Fig. 32), wobei es mit dem Kern in Berührung tritt. Auch hier scheint mir das Acrosoma ohne Anschluß an schon vorhandene Körnchen oder dergleichen in die Erscheinung zu treten.«

Dieser Beschreibung der Sphärenumwandlung tritt MEVES in seiner Arbeit »über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens« (1899) entgegen. Er schreibt auf S. 390: »Ich bin entschieden der Ansicht, daß v. LENHOSSÉK sich hier im Irrtum befindet; die Körnchen, welche später dem Spitzenknopf ihre Entstehung geben, lassen sich, wenigstens beim Meerschweinchen, schon in den Idiozomen der Spermatocten erster Generation nachweisen.«

In neuester Zeit gibt TÖNNIGES für *Lithobius forficatus* eine ähnliche Entstehungsweise des Spitzenstückes aus der Sphäre an.

Während sich die angegebenen Veränderungen an der Sphäre vollziehen, verhält sich die übrige Spermatoide anfangs ziemlich unverändert, nur daß sich das Chromatin weiter aus dem Kerninnern zurückzieht und an den Kernpolen und überhaupt an der Membran anlagert und zugleich das übrige Kerngerüst immer undeutlicher wird und schließlich ganz verschwindet. Auch die Chromatinblase am hinteren Kernpol wird größer und tritt deutlicher hervor.

Wenn bereits das Körnchen, das ich von nun ab als Acrosom bezeichnen werde, sich gebildet hat, beginnen auch die Zentralkörperchen Umänderungen zu erfahren. Diese betreffen zuerst den proximalen, indem er etwas an Volumen zunimmt und sich auf der Kernmembran verbreitet.

Während dieser Zeit, vom Stadium der Fig. 3 ab, hat sich der Kern durch Abgabe von Kernsaft oder durch Kondensierung stetig um wenigens verkleinert. Seine Form geht dabei von der Kugelgestalt in ein mäßiges Oval über. Sein hinterer Teil ist allmählich ganz von der Chromatinblase erfüllt, deren Kontur oder Membran durch festeren Aneinanderschluß und Verschmelzung der einzelnen Chromatinkörnchen immer schärfer begrenzt wird.

Zugleich buchtet sich der hinterste Kernabschnitt mit der Chromatinblase etwas hervor, und es beginnt von allen Seiten zugleich ein

Hineinwachsen einer dünnen Lamelle, die gleichfalls aus Chromatinkörnchen besteht, in die Chromatinblase. Dies Hineinwachsen und diese Einschnürung an dem hinteren Teil der Chromatinblase beginnt naturgemäß von der Peripherie her, und zwar gleichzeitig im ganzen Umfange. Auf dem Stadium der Fig. 9 erkennt man die Einschnürung bereits sehr deutlich und auch das Hineinwuchern der Chromatinlamelle ist bereits erkennbar; auf den folgenden Stadien schreitet das Wachstum der Chromatinlamelle rasch fort, bis sie sich in der Mitte vereinigt (Fig. 11). Das Resultat der Einschnürung und des Hineinwachsens der Lamelle bildet also eine dünne Chromatinplatte, durch welche die Chromatinblase in eine größere vordere und eine kleine hintere Abteilung zerlegt wird. In der Aufsicht würde die Chromatinplatte als eine dunkel tingierte, kreisrunde Scheibe erscheinen, die wahrscheinlich in der Mitte von einer kleinen Öffnung durchbrochen ist. Gleichzeitig mit den eben geschilderten Veränderungen am Kern erfahren auch das Acrosoma und die Zentralkörper bedeutende Umwandlungen; auf die der letzteren will ich zuerst eingehen.

Der proximale Zentralkörper nimmt fortgesetzt an Größe zu und breitet sich weiter auf der Membran des hinteren Kernabschnittes, der jetzt von der kleineren Abteilung der Chromatinblase gebildet wird, aus. Darauf sieht man von ihm oder von dem distalen Zentralkörper, das zu entscheiden ist unmöglich, einen Strang auswachsen, durch den der distale Zentralkörper weiter nach hinten geschoben wird. Dieser Strang hat anfangs die gleiche Färbbarkeit, wie die Zentralkörper, später färbt er sich etwas heller, nachdem er an Größe zugenommen hat.

Der Verbindungsstrang wächst weiter aus und schiebt den distalen Zentralkörper stets weiter nach hinten, bis er die hintere Zellmembran erreicht hat. Auf dieser heftet er sich fest, und nun beginnt auch er zu wachsen und seine Gestalt umzuändern, indem er sich auch auf der Zellmembran ausbreitet.

Gerade in den letzten Jahren ist durch MEVES und andre Forscher die Umwandlung und der Verbleib der Zentralkörper genau erforscht, und es haben sich bei den verschiedensten Tiergruppen die weitgehendsten Übereinstimmungen herausgestellt. Auch bei den Cephalopoden, die bisher in spermatogenetischer Beziehung sehr stiefmütterlich behandelt sind, habe ich sehr ähnliche Vorgänge konstatieren können. Weiter unten werde ich, nachdem ich erst die weiteren Schicksale der Zentralkörper bei *Octopus* beschrieben habe, näher auf die Literaturangaben eingehen. Kehren wir erst zurück

zur Betrachtung des weiteren Schicksals des Acrosoms, des Bläschens und der Sphäre.

Das Körnchen nimmt etwas an Volumen zu, und bald (Fig. 9) sieht man von ihm ein Stäbchen nach unten, nach dem Kern zu, auswachsen.

Gleichzeitig vergrößert sich das Bläschen auch noch weiter und beginnt in die Länge zu wachsen. Dadurch löst es den Kontakt der Sphäre mit dem Kern und schiebt sie vor sich her. Die Sphäre sitzt nun dem Bläschen in Form einer Mütze auf. Anscheinend hat dieser Teil der Sphäre damit seine Aufgabe erfüllt und für die weitere Ausbildung des Spermatozoons keine Bedeutung. Jedenfalls fängt er jetzt an Spuren von Regeneration zu zeigen. Seine Konturen werden undeutlich und er nimmt eine mehr unregelmäßige, zuweilen leicht gelappte Form an und wird meistens, etwa auf dem Stadium der Fig. 16, abgestoßen. Man sieht ihn dann noch eine Zeitlang neben dem inzwischen sehr lang gewordenen Bläschen im Cytoplasma liegen, wo er dann allmählich in Zerfall übergeht und spurlos verschwindet. In seltenen Fällen bleibt er noch in älteren Stadien mit dem Bläschen in Verbindung und geht so in Zerfall über.

Das vom Acrosom aussprossende Zäpfchen nimmt schnell an Länge zu und erreicht bald die Kernmembran (Fig. 10). Zugleich damit rückt das Körnchen nach der entgegengesetzten Seite, bis es die äußerste Spitze des Bläschens erreicht hat, und lagert sich hier an der Berührungsstelle mit der Sphäre an. Bei *Octopus* habe ich es von diesem Stadium ab nicht mehr nachweisen können. Wahrscheinlich ist daran die sich sehr dunkel färbende Sphäre schuld. Denn bei *Scaevurgus*, bei welcher Form sich die Sphäre weniger intensiv färbt, gelang es mir sehr leicht, es mit Deutlichkeit nachzuweisen (Fig. 10, Taf. IX). Jedoch liegt auch die Möglichkeit vor, daß sich das Körnchen verschmälert und nunmehr ganz allmählich in das Zäpfchen übergeht. Fig. 11 scheint für diese letzte Auffassung zu sprechen.

Nachdem das Zäpfchen die Kernmembran erreicht hat, schiebt es sie beim Weiterwachsen erst etwas vor sich her und bricht dann durch sie hindurch ins Innere des Kopfes (Fig. 10—11). Um gleich an dieser Stelle die weiteren Entwicklungsvorgänge des Zäpfchens, oder, wie ich es in Zukunft bezeichnen möchte, des »Achsenstabes« vorweg zu nehmen, will ich bemerken, daß er in seinem Auswachsen und damit weiteren Vordringen in das Innere des Kerns rasch fortfährt. Zunächst erreicht er die Chromatinblase, und nun dringt der

Achsenstab, teilweise durch eignes Wachstum, teilweise aber auch durch ein Entgegenwachsen der Chromatinblase, auch in deren Inneres ein (Figg. 13, 14). Auch damit hat der Achsenstab noch nicht sein erschnittenes Ziel erreicht, sondern dringt stetig weiter vor. Er durchwächst die vordere Abteilung der Chromatinblase und stößt gegen die Chromatinplatte. Dann durchdringt er auch diese. Endlich durchwächst der Achsenstab noch die hintere Abteilung der Chromatinblase, und vereinigt sich mit seinem Endziel, dem proximalen Zentralkörper, mit dem er sich scheinbar fest verbindet.

Eine bestimmte Vermutung über die theoretische Bedeutung dieses Achsenstabes auszusprechen ist gewiß nicht leicht, und eine Gewißheit über seine Funktion zu erlangen wohl noch unmöglich, doch will ich wenigstens einer Ansicht Ausdruck geben, die freilich nicht mehr Bedeutung hat, als eine auf einige Wahrscheinlichkeitsgründe gestützte persönliche Meinung.

Fast einstimmig schreiben die Autoren, die in den letzten Jahren über Zellteilungsvorgänge gearbeitet haben, wie BENDA, BOVERI, HERMANN, v. LENHOSSÉK, NIESSING, RAWITZ u. a. den Centrosomen-zentralkörpern eine wichtige Rolle zu, da die Strahlensysteme des Cytoplasmas und die Spindelfasern sie als Mittelpunkt haben.

Man betrachtet die Zentralkörper gewissermaßen als das kinetische Zentrum der Zelle, wenn man freilich auch noch keine Spur einer Gewißheit hat, worin diese hypothetischen Kräfte bestehen, ob sie chemischer oder physikalischer Natur sind. Das kommt ja aber auch erst in zweiter Linie in Betracht. Soviel ist jedenfalls sicher, daß es in der Tat eine ganze Reihe von Gründen, und zwar recht gewichtigen Gründen gibt, die uns die Zentralkörper mit einer spezifischen Kraft ausgestattet erscheinen lassen.

Auch in der Spermatide nehmen wichtige Zellorgane, der Achsenfaden, in ihnen seinen Ursprung, auch sehen wir sie da noch anscheinend sehr selbständige Bewegungen und Wanderungen ausführen.

Sehr an Wahrscheinlichkeit hat diese Frage gewonnen durch die Untersuchungen von K. PETER (1899). Er konnte an Spermatozoen vom Frosch nachweisen, daß die Geißel in Tätigkeit bleibt, wenn sie mit dem Endknöpfchen = Zentralkörperchen abgerissen wird, ohne dieses aber nicht mehr schlägt.

Gegenteilige Befunde teilt freilich MEVES in seiner Arbeit »über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens«, mit (1899). Auf S. 382 gibt er davon die nachfolgende Beschreibung:

»Ich habe mich bemüht, über die Frage, ob von den Zentralkörpern Impulse ausgehen, Aufschluß zu bekommen, indem ich lebende Samenfäden zerschnitt und untersuchte, ob die von den Zentralkörpern abgetrennten Schwanzteile noch Bewegungen zeigten. Ich verfuhr dabei in der Weise, daß ich Sperma aus dem Nebenhoden oder Vas deferens in ein kleines Tröpfchen physiologischer Kochsalzlösung auf den Objektträger brachte, ein scharfes Skalpell mit gebogener Schneide aufsetzte und damit wiegende Bewegungen ausführte. Es gelingt auf diese Weise leicht, eine Anzahl Samenfäden in Stücke zu zerschneiden.

Bei Samenfäden von Säugetieren (Maus) vermochte ich nun bei keinem meiner allerdings nicht sehr zahlreichen Versuche Bewegungen der abgetrennten Schwanzteile wahrzunehmen. Natürlich ist dies kein Beweis dafür, daß die Zentralkörper tatsächlich »dynamische Bedeutung« haben. Vielmehr kann der durch das Durchschneiden bewirkte Eingriff zu stark sein, so daß infolgedessen die Bewegung sistiert.

Mit mehr Erfolg habe ich an Samenfäden des Salamanders experimentiert. Bei diesen ist die Geißel selbst unbeweglich, trägt aber an der einen Seite einen mit einem Randfaden versehenen Flossensaum, welcher von vorn nach hinten fortschreitende, undulierende Bewegung zeigt. Die Bewegung wird durch Kontraktionen des Randfadens bewirkt, welcher letztere dem Achsenfaden der Säugetierspermien homolog ist (BALLOWITZ, 90. 1).

Wenn man nun Samenfäden von *Salamandra* hinter dem Mittelstück durchschnitten hat, so sieht man, daß die undulierende Membran des hinteren Teilstücks ihre Bewegung unverändert beibehält. Dieselbe schreitet von der Durchschneidungsstelle nach hinten fort und sistiert häufig nicht eher, als wie die Bewegung im Präparat überhaupt sistiert. Daraus geht hervor, daß das sog. Mittelstück des Salamander-Samenfadens, welches sich, wie wir gesehen haben, aus dem proximalen stark herausgewachsenen Zentralkörper und der Hälfte des distalen zusammensetzt, für das Zustandekommen der Bewegungen ohne Bedeutung ist.

Jedoch könnte man, um die Hypothese von der angeblichen »dynamischen Bedeutung« der Zentralkörper aufrecht zu erhalten, gegen die Beweiskraft dieses Versuches noch einen Einwand erheben; daß nämlich den hinter dem Mittelstück abgetrennten hinteren Hälften der Samenfäden noch ein Zentralkörper, die dislozierte Ringhälfte an der Grenze zwischen Hauptstück und Endstück, an-

sitzt, von welcher möglicherweise Impulse ausgehen könnten. Dieser Einwand wird nun aber dadurch hinfällig, daß es mir wiederholt gelungen ist, das sog. Endstück des Salamander-Samenfadens mehr oder weniger weit hinter seinem Anfang abzuschneiden, ohne daß auch der Flossensaum dieses Abschnittes seine Bewegung eingebüßt hätte.

Auf Grund dieser Versuche muß ich demnach eine dynamische Bedeutung der Zentralkörper entschieden in Abrede nehmen.«

Selbst wenn diese Beobachtungen als einwandsfrei anzusehen wären, was nach den gegenteiligen Befunden von PETER und andern nicht der Fall ist, so würden sie dennoch nichts gegen die dynamische Bedeutung der Zentralkörperchen beweisen. Das einzige, was MEVES Versuche beweisen, ist, daß der Achsenfaden, respektive der Randfaden, in einigen Fällen eine eigne, von dem Zentralkörperchen unabhängige Kontraktionsfähigkeit besitzen kann.

Eine ähnliche Anschauung vertreten KORSCHULT und HEIDER im Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Indem sie die unabhängige Kontraktionsfähigkeit des Schwanzes als möglich anerkennen, schreiben sie den Centrosomen eine mehr regulierende Wirksamkeit zu. Noch entschiedener tritt W. WALDEYER im Anschluß an BENDAS Untersuchungen für die motorische Wirksamkeit der Centrosomen ein. WALDEYER hält die bisher angestellten Versuche mit abgeschnittenen Geißeln, die sich selbständig weiter bewegten, als nicht in beweiskräftiger Weise durchgeführt, da man nicht bestimmt sagen kann, ob das Verbindungsstück vollständig von dem beweglich gebliebenen Geißelrest abgetrennt worden war.

Das wichtigste ist jedoch für meinen Zweck die Beobachtung der Bewegung beim lebenden Spermatozoon. Man wählt dazu am besten Spermatozoen mit verhältnismäßig langen Köpfchen. Ich benutzte *Rana* und *Helix*, da mir *Octopus* leider lebend nicht zu Gebote stand.

Man erkennt daran leicht, namentlich wenn man die Bewegung durch Auflegen eines Deckglases und leichten Druck verlangsamt, daß sich Kopf und Schwanz in schlängelnden, gleichsam wellenförmigen Schwingungen bewegen, und daß die beiden Bewegungsrichtungen ihren Ausgangspunkt vom Mittelstück = Zentralkörpern nehmen. Das heißt die Welle beginnt für Kopf und Schwanz am Mittelstück, und fließt einerseits nach vorn, nach dem Spitzenstück, anderseits nach hinten, nach dem Schwanzende zu.

Nun glaube ich, daß sowohl der Achsenstab, wie der Achsen-

faden eine feste Verbindung herstellen soll, von den Zentralkörpern aus durch das ganze Spermatozoon vom Spitzenstück bis zum äußersten Schwanzende.

Demnach wären Achsenstab und -faden mechanische oder nervöse Elemente zur Übertragung oder Leitung der Bewegung.

Ich bin der festen Überzeugung, daß der Achsenstab von viel allgemeinerer Verbreitung ist, als es heute bekannt ist. Ich konnte ihn bei allen bisher von mir genauer untersuchten Spermatozoen nachweisen, bei *Unio*, *Octopus*, *Scaevurgus*, *Sepia*, *Rossia*, *Loligo*, doch ist er nicht bei allen Formen mit gleicher Deutlichkeit nachzuweisen.

Am besten läßt er sich mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin darstellen, doch ist ein sehr sorgfältiges Differenzieren Vorbedingung dazu. Eine Wasserimmersion leistete mir dabei gute Dienste.

Auf älteren Stadien nimmt der Achsenstab ziemlich bedeutend an Umfang zu. Fig. 21 zeigt ihn an einem nahezu reifen Spermatozoon bei starker Vergrößerung. Diese Zeichnung ist nach einem Sublimatpräparat hergestellt. Das Spermatozoon ist ziemlich stark aufgequollen und tritt der Achsenstab dadurch deutlicher hervor.

An Querschnitten durch ältere Spermatozoenköpfe erkennt man, daß man es mit einem recht komplizierten Gebilde zu tun hat. Fig. 24 zeigt einen solchen Querschnitt eines Kopfes bei starker Vergrößerung. Es ist dies ein Spermatozoon etwa auf dem Stadium der Fig. 19. Außen um den Kopf herum erblickt man die spärlichen Reste des Cytoplasmabelages, welcher der deutlich hervortretenden Chromatinmembran des Kopfes aufgelagert ist. Darauf folgt nach innen zu der homogene ziemlich helle Kernsaft. Die Mitte des Kopfes wird endlich von dem Achsenstab eingenommen, der sich hier auf dem Querschnitt als ein dunkel konturierter Ring, angefüllt mit einer helleren homogenen Substanz, darstellt. Auf Fig. 23, einem Querschnitt, der etwa dem Stadium der Fig. 13 oder 14 entspricht, ist der Achsenstab noch von weit geringerem Durchmesser und ein vollständig einheitliches Gebilde und eine Differenzierung in Außen- und Innenschicht noch nicht erkennbar. Mit seinem Längswachstum geht demnach ein Dickenwachstum Hand in Hand. Gleichzeitig verliert er mit zunehmendem Alter den Charakter eines einfachen Stabes, und bildet sich zu einem Zylinder oder einer Röhre um, deren Inneres von einer homogenen dunkel gefärbten Flüssigkeit erfüllt wird. Ich meine, man hat das so aufzufassen, daß der äußere Zylinder direkt aus der Achsenstabs substanz hervorgegangen ist, während die hellere Substanz aus aufgenommenem Kernsaft besteht.

Die Frage, wozu dieses geschieht, ist, wenn man die hier geforderte mechanische Funktion des Achsenstabes zugesteht, leicht zu begreifen, indem eine Röhre von der gleichen Menge eines Materials eine größere Festigkeit besitzt, als ein massiver Stab.

Eine Beobachtung von TÖNNIGES möchte ich an dieser Stelle noch einfügen, die auch dazu beiträgt, den Sitz der motorischen Kraft im Mittelstück zu suchen. Er fand nämlich, daß bei den Spermatozoen von *Lithobius forficatus*, deren Kopf im ausgebildeten Zustand eine spiralförmige Drehung aufweist, diese Drehung nicht, wie man vermuten sollte, von der dünnen, wenig widerstandsfähigen Spitze beginnt und sich nach dem Hinterende des Kopfes fortsetzt. Nein im Gegenteil: die Drehung beginnt vom Mittelstück aus an der breitesten Stelle des Kopfes und schreitet von dort allmählich nach der Spitze vor.

Bei Durchsicht der Literatur fand ich bezüglich des Achsenstabes nur sehr dürftige Angaben. Die einzig eingehende Darstellung findet sich in der noch unveröffentlichten, in dem Lehrbuche von KORSCHULT und HEIDER eingehend geschilderten Arbeit von TÖNNIGES über die Spermatogenese bei *Lithobius forficatus*.

Die Art der Entstehung des Achsenstabes stellt TÖNNIGES von mir sehr abweichend dar: In jungen Spermatischen, deren Kopf bereits eine längliche Form angenommen hat, sieht man in seinem Innern eine eigentümliche Sonderung in einen zentralen und peripheren Teil auftreten (vgl. Lehrbuch der vergl. Entw. der wirbellosen Tiere von KORSCHULT und HEIDER. Fig. 317 B, D, F, G, H, I, K, M; Fig. 318 A).

Während der periphere Teil eine dunkle, gekörnelte Beschaffenheit zeigt, sieht die zentrale Partie hell und homogen aus. Scharf begrenzt setzt sie sich von dem peripheren Teil (Fig. 317 D) ab. Dieser zentrale Teil verdichtet sich immer mehr und streckt sich stark in die Länge, zugleich nimmt er eine intensivere Färbung an. Das Resultat dieser Längsstreckung ist, daß der zentrale Teil sich zu einem feinen dunklen Faden umwandelt, der einerseits sich an der Basis des Spitzenstücks, andererseits an dem, von TÖNNIGES sogenannten Endknöpfchen = proximalen Zentralkörper anheftet; also nun gleichfalls den ganzen Kopf als ein zentraler Faden durchzieht.

Die älteren Stadien Figg. 317 M und 318 A geben typisch den gleichen Eindruck wie meine Figg. 16, 17, 18.

Mag nun auch diese große Abweichung in der Entstehungsweise des Achsenstabes sehr auffällig erscheinen, so liegt ein prinzipielles Bedenken dagegen nicht vor. Im Gegenteil scheint mir dieses zu

zeigen, daß es sich hier um ein für das Spermatozoon sehr wichtiges Organ (vielleicht ist die Bezeichnung Organ zu weit umfassend) oder Gebilde handelt, das auf die Weise herangezüchtet und ausgebildet wird, wie es für die betreffende Art am leichtesten ist.

Man kann ja mit Leichtigkeit eine Fülle von parallelen Beispielen anführen. Worin die Bedeutung des Achsenstabes besteht, habe ich ja vorhin zu zeigen versucht.

Ich muß hier noch hinweisen auf die Arbeit von BALLOWITZ, über die Spermatozoen der Insekten: I. Coleopteren (1899). Bei *Morimus* und andern beschreibt BALLOWITZ und bildet ab einen sogenannten »zentralen Innenkörper«, der den Kopf des Spermatozoons durchsetzt und als eine direkte Fortsetzung des Spitzenstücks erschien. Dieser Körper erweist sich als sehr resistent und läßt sich durch Mazeration isolieren. Die Bildungsweise ist leider bisher nicht beobachtet worden. Hier scheinen mir ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei *Octopus*.

Ein dem Achsenstab vielleicht entsprechendes Gebilde kommt auch bei *Bombinator* vor. BROMAN gibt davon etwa folgende Darstellung: »Unmittelbar nachdem vom distalen Zentralkörper der Achsenfaden ausgewachsen ist, werden die Zentralkörper zusammen mit dem sie umgebenden Idiozom gegen den Kern verlagert. An der einen Seite des Idiozoms entsteht eine kleine Vacuole, die sich allmählich vergrößert, während die Idiozomsubstanz gleichzeitig kleiner wird. Endlich lagert sich das Idiozombläschen mit dem ihm ansitzenden Idiozomrest, welcher die Zentralkörper enthält, dem Kern an; die Zentralkörper treten in unmittelbare Verbindung mit der Kernwand. Nachdem das Idiozombläschen sich mit dem Kern verbunden hat, setzt der intracelluläre Teil des Achsenfadens sein Wachstum fort und wird zugleich dicker und wohl auch steifer. Währenddessen rotiert der Kern um seinen Mittelpunkt so, daß die Anheftungsstelle des Schwanzfadens, welche anfangs der Austrittsstelle benachbart war, ihr nun gegenüber zu liegen kommt. Auf einem Stadium, wenn diese Kernrotation etwa zur Hälfte vollführt ist, wächst von der Anheftungsstelle des Idiozombläschens ein Stab mitten durch den Kern hindurch nach hinten. Dieser Stab ist die Anlage des Spießes. Es scheint, als zwänge er durch sein Längenwachstum den bisher runden Kern, sich zum Spermienkopf zu verlängern.«

Der wichtigste Unterschied zwischen diesem Stab und dem Achsenstab bei *Octopus* liegt wohl darin, daß er in keine Verbindung mit den Zentralkörpern tritt.

Wenden wir uns wieder nach diesen Ausführungen zurück zu den Zentralkörpern und den andern Zellelementen, und verfolgen wir auch ihre weiteren Umwandlungen und Schicksale.

Das Chromatin hat sich zunächst vollständig aus dem Kerninnern zurückgezogen und an der Kernmembran, wie an der Membran der Chromatinblase gesammelt (Fig. 11). Zunächst liegt es nur locker den Membranen an, daß man die einzelnen Chromatinkörnchen noch unterscheiden kann. Es lagert sich immer fester an, die Körnchen verklumpen miteinander und es bildet sich eine vollständig scharfe Grenze aus (Fig. 12). Gleichzeitig beginnt der Kopf sich in die Länge zu strecken.

Die Zentralkörper verließen wir auf dem Stadium der Fig. 12. Sie haben da mit dem Verbindungsstrang die Form einer römischen I. Der proximale hat sich auf der Kernmembran verbreitet, während der distale sich auf der hinteren Zellperipherie zu einer kleinen Scheibe umgewandelt hat. Das Cytoplasma hat sich beständig weiter nach vorn gezogen und zeigt da immer deutlicher die Spuren des Zerfalls, nach hinten zu ist es fast homogen geworden.

Zu dieser Zeit sieht man an den peripheren Teilen der hinteren vorgebuchteten Abteilung der Chromatinblase zwei feine Membranen auftreten, die länger werden und sich an der Zellmembran zu seiten des distalen Zentralkörpers anheften, ohne vorläufig mit ihm in Kontakt zu treten. Man hat diese beiden auswachsenden Membranen nicht als zwei getrennte Bildungen aufzufassen, sondern als die Seitenkonturen eines Zylinders.

Die Zentralkörper nehmen weiter an Größe zu und verbreitern sich mehr und mehr, bis schließlich der distale mit dem Zylinder in Kontakt tritt und sich mit ihm fest und dauernd verbindet, und bis der proximale über das ganze hintere Kernende reicht und es abschließt. Der proximale Zentralkörper nimmt zugleich an Dicke erheblich zu. Die Zentralkörper bilden jetzt also zwei runde Scheiben, die in der Mitte durch den Verbindungsstrang und an der Peripherie durch den Zylinder verbunden sind (Fig. 16).

Ob dieser Zylinder eine cytoplasmatische Ausscheidung ist, oder direkt vom Kern ausgewachsen, wage ich nicht zu entscheiden, doch neige ich der ersten Auffassung zu.

Bevor ich auf die Literatur eingehe, will ich die weiteren Umwandlungen der Zentralkörper und des Zylinders zu Ende führen.

Mit dem Längerwerden des Kopfes geht auch eine Verlängerung

des Verbindungsstranges und des Zylinders Hand in Hand, wodurch die Zentralkörper weiter voneinander entfernt werden. Der distale Zentralkörper nimmt, wie schon erwähnt, an Dicke zu und treibt an der Kernmembran hinauf kurze Fortsätze (Figg. 17, 20 und 21), so daß er eine etwa flach napfförmige Gestalt erhält. Damit ist seine Ausbildung beendet. Viel weiter gehende Umwandlungen erfährt der distale Zentralkörper. Aus der Mitte der Scheibe sieht man ein rundes Knöpfchen sich losschnüren, welches durch weiteres sehr intensives Auswachsen des Verbindungsstranges weit nach hinten geschoben wird. An diesem Endknöpfchen, wie man es bezeichnen kann, sitzt der Achsenfaden fest. Der distale Zentralkörper ist demnach in einen Ring und ein Endknöpfchen zerfallen.

Die Strecke am Spermatozoon vom proximalen Zentralkörper bis zum Endknöpfchen des distalen, dürfte man wohl mit Recht als Mittelstück auffassen.

Vergleicht man die einschlagende Literatur der letzten Jahre, so findet man in ihrer großen Fülle, daß fast bei allen Tiergruppen, die eingehender untersucht sind, sich sehr ähnliche Vorgänge in betreff der Zentralkörper finden.

Die größte Übereinstimmung weisen die von mir geschilderten Vorgänge mit den Befunden von v. KORFF bei *Phalangista vulpina* (1901) auf. Die Zentralkörper besitzen auch hier die typische Doppelkörnchenform. Sie lagern sich mit dem proximalen dem Kerne an und dieser senkt sich etwas in den Kern ein. Aus dem distalen Zentralkörper ist ein feiner Achsenfaden ausgesproßt. Bereits auf dem Wege zum Kern wandelt sich der distale Zentralkörper in eine leicht konkave Scheibe um. Aus der Mitte dieser Scheibe schnürt sich nach dem Kern zu ein kleiner Knopf los. Der Achsenfaden tritt dann durch den Ring hindurch mit dem distalen Zentralkörperknopf in Verbindung.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung streckt sich der proximale Zentralkörper in der Richtung des Achsenfadens in die Länge und schnürt sich in zwei Knöpfe durch, die zunächst gleiches Volumen haben und zusammen liegen bleiben. Der dem Kern anliegende proximale Zentralkörperknopf nimmt nun stark an Volumen ab, während der andre von ihm abbrückt und sich dicht an den distalen Zentralkörperknopf anlegt. Während dieser Vorgänge wandert der distale Zentralkörper am Achsenfaden entlang nach hinten, bis er die Grenze zwischen Verbindungs- und Hauptstück des Schwanzfadens und damit sein definitives Ziel erreicht hat. Zwischen dem distalen

Zentralkörperring und Knopf bildet sich die Mitochondrienhülle aus und inseriert an ihnen.

Man sieht, die Ähnlichkeit dieser Vorgänge ist, trotz mancher Abweichung bei denen von *Octopus*, sehr groß. Die hauptsächlichsten Differenzen bestehen in der Wanderung des distalen Zentralkörperrings, in dem Zerfall des proximalen Zentralkörpers in zwei Körnchen und in dem Auftreten der Mitochondrienhülle zwischen dem distalen Zentralkörperring und Knopf.

Ob man diese Mitochondrienhülle mit dem von mir beschriebenen Zylinder, zur besseren Charakterisierung kann man ihn »Mittelstückzylinder« nennen, vergleichen darf, scheint mir sehr unwahrscheinlich. Die Genese ist total verschieden. Während der Mittelstückzylinder vom hinteren Kernende aussproßt, bildet sich die Mitochondrienhülle durch den Zusammenschluß zahlreicher Körnchen. Auch ist von einer spiraligen Struktur beim Mittelstückzylinder keine Rede. Eher, glaube ich, könnte man ihn mit der Schwanzmanschette vergleichen, was die Art seiner Entstehung betrifft, der gewichtige Unterschied ist aber der, daß die Schwanzmanschette nur ein schnell vergängliches Gebilde darstellt, während der Mittelstückzylinder ein Dauerorgan des Spermatozoons ist.

Im Prinzip gleiche, in Einzelheiten jedoch abweichende Veränderungen der Zentralkörper werden noch von zahlreichen Autoren für die verschiedensten Objekte gegeben. Es genügt, wenn ich die wichtigsten hier nenne, ohne näher auf sie einzugehen: MEVES bei *Salamandra maculosa* (1897), bei *Cavia cobaya* (1899), SUZUKI und HERMANN bei Selachiern (1899) und (1897), v. LENHOSSÉK bei der Ratte (1898), v. KORFF bei *Helix*. Eine sehr eingehende Darstellung und recht vollständige Übersicht über die Literatur findet sich in KORSCHULT und HEIDER: »Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere«, Allgemeiner Teil.

Es bleibt uns nur noch übrig die weitere Entwicklung der Chromatinblase, des Sphärenbläschens und die Umgestaltung des Kopfes überhaupt zu Ende zu führen.

Wir verließen diese Gebilde auf dem Stadium der Fig. 11. Das Chromatin hat sich vollständig aus dem Kerninnern zurückgezogen und an den Membranen des Kernes und der Chromatinblase gesammelt und bildet breite, scharf abgegrenzte Konturen.

Der Kern beginnt nun sich sehr stark in die Länge zu strecken und natürlich gleichzeitig zu verschmälern. Mit ihm zugleich streckt sich die Chromatinblase in die Länge und nimmt dabei stark an

Volumen zu. Es tritt nun an ihr eine sehr merkwürdige Erscheinung auf. Wir sehen von ihrer gesamten Membran aus von hinten nach vorn fortschreitend in regelmäßigen Abständen feine Chromatinstäbchen auswachsen, in der Richtung auf die Kernmembran zu und sich mit ihr verbinden.

Der Kern verlängert und verschmälert sich mehr und mehr und immer weiter vergrößert und verlängert sich die Chromatinblase. Dabei beginnt nun die Kern- und Chromatinblasenmembran von hinten nach vorn fortschreitend miteinander zu verschmelzen, so daß der gesamte hintere Teil des Kopfes jetzt von der Chromatinblase erfüllt wird (Figg. 14, 15).

Unterdessen beginnt auch die Einschnürung am hinteren Kopfe, die von der hinteren Abteilung der Chromatinblase gebildet wird, undeutlicher zu werden, und die Chromatinplatte, welche die beiden Abteilungen der Chromatinblase voneinander trennt, beginnt zu schwinden. Zuerst wird sie in der Mitte dünner, und es entsteht daselbst eine sich weiter vergrößernde Öffnung (Figg. 16, 17). Zuletzt erkennt man nur noch kurze Wülste, die von der Peripherie ins Innere ragen, bis auch die verloren gehen, so daß die Chromatinblase nun ein einheitliches, ununterbrochenes Gebilde darstellt. Die Chromatinblase wächst in dem Kopf stetig weiter nach vorn, bis auch der vordere Teil ihrer Membran mit der vorderen Kopfmembran sich vereinigt und verschmilzt, wodurch eine breite Chromatinmasse am Vorderende entsteht. Dann verschmelzen noch die Membranen vollständig miteinander, so daß jetzt der gesamte Kopf von der Chromatinblase eingenommen wird (Figg. 16, 17).

Mit diesem Längswachstum des Kopfes Hand in Hand geht das des Sphärenbläschens. Mit diesem wächst zugleich, wie weiter unten ausgeführt ist, der Achsenstab weiter nach vorn.

Auf dem Stadium der Figg. 10 und 11 erscheint das Sphärenbläschen als ein fast rundes Gebilde, das dem Kopfe nur wenig eingesenkt ist. Von den folgenden Stadien ab beginnt es ein starkes Wachstum zu zeigen, indem es zuerst in ein keulenförmiges Gebilde übergeht, dabei senkt es sich tiefer in den Kopf ein. An dieser tieferen Einsenkung nimmt auch der Kopf aktiven Anteil, indem seine Chromatinmembran an den Wandungen des Bläschens in die Höhe wächst (Figg. 15—18), danach möchte ich W. FLEMMING und HERMANN zustimmen, die dem Kern und speziell der Kernmembran eine Beteiligung am Aufbau des Spitzenstückes zuschreiben.

Das Bläschen verlängert sich mehr und mehr, die keulenförmige

Verdickung an seinem Vorderende verliert sich und es bildet nun ein erheblich langes spitz zulaufendes Gebilde. Über das Schicksal, dem die Sphäre selbst verfällt, habe ich bereits vorher gesprochen. Etwa auf dem Stadium der Fig. 15, manchmal früher, manchmal auch etwas später wird sie abgestoßen und verfällt der Auflösung. Die Wandungen des Bläschens beginnen sich nun von vorn nach hinten fortschreitend dicht an den Achsenstab anzulagern und bilden nunmehr mit ihm gewissermaßen ein einheitliches Gebilde, das Spitzenstück.

An der Einsenkungsstelle bleibt, soweit sich die Chromatinmembran des Kerns hinauf erstreckt, am längsten eine Auftreibung sichtbar (Figg. 17—19), bis auch diese verschwindet. Von diesem Stadium ab beginnt die bis dahin durch ihre tief schwarze Färbung scharf hervortretende Chromatinmembran an Färbbarkeit abzunehmen und undeutlicher zu werden, bis sie endlich auf dem älteren Stadium (Fig. 20) überhaupt nicht mehr sichtbar ist.

Der Kern stellt nunmehr ein sehr langes fadenförmiges Gebilde von ganz homogener Beschaffenheit dar, und man kann nicht mehr sagen, wie weit das Spitzenstück zu rechnen ist und wo der eigentliche Kopf anfängt.

Fig. 20 stellt das älteste Spermatozoenstadium dar, das sich im Hoden findet.

In letzter Stunde wurde mir noch Gelegenheit reife Spermatozoen, aus Spermatophoren entnommen, an Strichpräparaten zu untersuchen. Die Präparate, welche ich der Freundlichkeit des leider so plötzlich verstorbenen Herrn Dr. GOERTZ verdanke, waren über Osmiumdampf konserviert.

Um es gleich vorweg zu nehmen, es bestätigte sich meine Vermutung, daß die Spermatozoen bereits im Hoden nahezu die Reife erlangten und die Veränderungen im Spermatorphor ganz geringfügiger Natur sind.

Fig. 29 stellt ein Spermatozoon nach Färbung mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin und kurzer nachfolgender Differenzierung in der Beize dar. Der Kopf zeigt eine völlig gleichmäßige Tingierung. Die Zentralkörperprodukte sind nur undeutlich zu erkennen. Dagegen tritt das Spitzenstück respektive der vorderste Teil des Achsenstabes und die Konturen des Sphärenbläschens mit großer Schärfe hervor. Im Kopfe selbst kann man der dunklen Färbung wegen den Verlauf des Achsenfadens nicht verfolgen. In diesem Alter besitzt der Achsenstab im Vergleich zu früher eine noch geringere Fähigkeit den Farbstoff zu halten, so daß bei etwas längerer Einwirkung der

Beize er auch in seinem vordersten Teil nicht mehr sichtbar ist, während die Konturen des Sphärenbläschens deutlich zu erkennen bleiben.

Um die Zentralkörperabkömmlinge deutlich zu machen, mußte vor der Färbung das Osmium entfernt werden. Dieses geschieht in leichter Weise mit Hilfe einer schwachen wäßrigen Lösung von übermangansaurem Kalium. Es ergab sich, daß auch hier die Veränderungen gegenüber den Spermatozoen aus dem Hoden nur unwesentlicher Art sind und lediglich in einer weiteren Längsstreckung bestehen, und daß ferner das Endknöpfchen nicht mehr erkennbar ist.

II. Teil.

Spermatogenese von *Scaeurgus tetracirrus*.

(Hierzu Tafel IX.)

Zur Kontrolle meiner erhaltenen Resultate bei *Octopus Defilippi* führte ich eine Paralleluntersuchung bei *Scaeurgus tetracirrus* durch. Ich wählte gerade dieses Objekt, weil es bei kleinen interessanten Abweichungen doch sehr große Übereinstimmung mit *Octopus* zeigte.

Das jüngste hier dargestellte Stadium (Fig. 1) stellt eine junge Spermatische in den ersten Phasen der Entwicklung dar. An dem vorderen Pol des etwas exzentrisch liegenden Kerns hat sich die Sphäre gerade angelegt und zeigt eine leichte Abplattung. Die Sphäre stellt einen kugelförmigen, grau gefärbten homogenen Ballen dar. Nie zeigt sie die tief dunkle Tingierung wie bei *Octopus*.

Der Kern ist fast kugelförmig. Das Chromatin ist in größeren und kleineren Ballen und Körnchen durch sein ganzes Inneres verteilt, doch beginnt es bereits sich nach der Membran hinzuziehen und sich an ihr abzulagern.

Das nicht sehr reichliche Cytoplasma ist fein gekörnt, ebenfalls abgerundet und auf diesem Stadium noch meist von einer deutlichen Membran umgeben. Gegenüber dem hinteren Kernpol an der Zellperipherie liegen die Zentralkörper, die auch hier die typische Doppelkornnatur zeigen. Von dem distalen ist bereits der Achsenfaden ausgewachsen. Wie man sieht, zeigt die junge Spermatische mit der von *Octopus* die größte Ähnlichkeit.

Die nächste Veränderung besteht darin, daß der Kern nach den Zentralkörpern zu einen kurzen spitzen Fortsatz treibt, eine Art Empfängnishügel (Figg. 2 und 3), wie es von TÖNNIGES bei *Lithobius*

und von v. KORFF bei *Phalangista vulpina* beschrieben ist. MEVES gibt ein ähnliches Verhalten des Kerns für Ratte und Mensch an.

Die Zentralkörper verlassen nun die Zellperipherie und rücken auf den Kern zu, und der proximale Zentralkörper heftet sich an der entgegengewölbten Kernspitze fest. Zusammen mit ihr wird er dann eingezogen und dadurch etwas in die Kernmembran eingelagert (Figg. 2—4).

Die Sphäre senkt sich etwas in den vorderen Kopfpol ein und rundet sich mehr ab. Dann tritt in ihrem Innern, etwa im Zentrum, ein kleines zartwandiges Bläschen, eine helle Vacuole, auf, die rasch an Größe zunimmt (Fig. 3). Dabei verläßt sie ihre zentrale Lagerung und wandert an die Kernmembran, der sie sich fest anschmiegt (Fig. 4). Durch weiteres Größenwachstum verdrängt sie die Sphäre immer mehr, bis letztere endlich jeden Kontakt mit dem Kern verloren hat und dem Bläschen in Form eines Hütchens aufsitzt (Fig. 8). Inzwischen zieht sich das Chromatin mehr aus der Kernmitte zurück nach der Peripherie und lagert sich weiter der Kernmembran an. Besonders auffällige Chromatinansammlungen finden sich am vorderen und namentlich am hinteren Kernpol (Figg. 4—7). Hier gruppiert sich das Chromatin in einem anfangs lockeren Knäuel um den proximalen Zentralkörper (Figg. 4—5).

Die Zentralkörper haben inzwischen auch wichtige Veränderungen einzugehen. Schon auf Fig. 3 sieht man, daß der distale Zentralkörper an Volumen zugenommen hat und jetzt den proximalen, der vorläufig unverändert geblieben ist, wesentlich an Größe übertrifft. Gleichzeitig beginnt der distale Zentralkörper von dem proximalen weg nach der Zellperipherie zu rücken, indem zwischen den beiden Zentralkörpern ein ziemlich breiter Verbindungsstrang auswächst. Durch Längerwerden des Verbindungsstabes wird der distale Zentralkörper bis an die Zellperipherie geschoben, an der er liegen bleibt und auf ihr unter starker Größenzunahme zu einer Scheibe auswächst. Dann beginnt auch der proximale Zentralkörper an Volumen erst zuzunehmen und sich gleichfalls zu einer flachen Scheibe auszudehnen (Figg. 5—7).

Wie man sieht, sind es hier ganz entsprechende Vorgänge wie bei *Octopus*, nur daß hier zuerst der distale Zentralkörper eine Volumenzunahme erfährt.

Unter diesen Vorgängen hat der Kern selbst beständig an Volumen verloren und ist aus der Kugelgestalt in ein längliches Oval übergegangen. Die Chromatinanhäufung in seinem Innern hat sich dicht

zusammengezogen und ist nun scharf umgrenzt (Figg. 7 und 8). Sie hat eine etwa abgestumpft eiförmige Gestalt angenommen. Ihr abgestutztes Ende wird von dem proximalen Zentralkörper abgeschlossen, der sich über ihren gesamten Querdurchmesser verbreitet hat. In ihrem Innern ist ein Hohlraum aufgetreten, der von einem hellen Kernsaft erfüllt ist, wie man an Querschnittsbildern sehr deutlich erkennen kann (Fig. 17). Sie stellt gewissermaßen eine Blase mit starken Chromatinwänden dar (Figg. 7—9).

Der wesentlichste Unterschied von *Octopus* ist der, daß die Chromatinblase hier wesentlich kleiner ist und ein einheitliches Gebilde darstellt. Eine Trennung der Chromatinblase in eine vordere und hintere Abteilung findet nicht statt. Sehr auffallend ist es auch, daß bei *Scaeurgus* der Inhalt der Chromatinblase gegenüber dem Kernsaft eine viel hellere Beschaffenheit zeigt, während bei *Octopus* gerade das Entgegengesetzte der Fall ist.

Ein recht charakteristischer Unterschied im Aussehen der Spermatischen und auch noch Spermatozoen, der aber von keiner wesentlichen Bedeutung ist, ist das sehr häufige Vorkommen von Vacuolen in den Köpfen von *Scaeurgus*. Während das Vorkommen von Vacuolen bei *Octopus* zu den Ausnahmen gehört, treten sie bei *Scaeurgus* in großer Häufigkeit auf, und sogar noch in den ältesten Stadien können sie erhalten sein. Und nicht nur in der Einzahl kommen sie vor, ich habe Köpfe mit zwei, drei bis vier Vacuolen beobachtet, das freilich nur in jüngeren Stadien. Daß es sich um Konservierungserscheinungen handelt, ist wohl nicht anzunehmen, da das Hodenmaterial der beiden Formen in ganz gleicher Weise behandelt ist, und es sich nicht einsehen läßt, warum eine so verschiedene Wirkung eintreten soll.

Die Entwicklung des Spitzenstückes ist bis in die kleinsten Einzelheiten genau wie bei *Octopus*, nur konnte ich das Schicksal des Spitzenkörnchens genau verfolgen.

Auf dem Stadium der Fig. 5, wenn der distale Zentralkörper eben die Zellperipherie erreicht hat, und der Kopf in eine längliche Gestalt übergegangen ist, tritt in der Mitte des Sphärenbläschens ein dunkel gefärbtes Körnchen auf. Die Bildung des Körnchens habe ich bei *Octopus* beschrieben und abgebildet.

Von dem Kern wächst ein feiner Stab, der Achsenstab, nach dem Kern zu, aus. Gleichzeitig wächst das Sphärenbläschen sehr stark weiter nach vorn aus. Ebenfalls wächst der Achsenstab auch nach vorn aus, und zwar schneller als das Sphärenbläschen, und

schiebt das Spitzenkorn vor sich her, bis es die oberste Wand des Bläschens erreicht hat. Hier an der Berührungsstelle mit der Sphäre lagert sich das Spitzenkorn an und wächst zu einer kleinen Scheibe aus. Von nun ab geht das Längswachstum des Bläschens und des Achsenstabes in gleichem Schritt nach vorn.

Infolge des Längswachstums verschmälert sich das Bläschen mehr und mehr, bis es nur noch den Durchmesser des zur Scheibe umgewandelten Spitzenkornes hat. Die Wandungen des Bläschens liegen nunmehr dem Achsenstabe in den vorderen Teilen so nahe an, daß sie als ein einheitliches Gebilde erscheinen (Figg. 12—13).

Inzwischen hat das Wachstum des Achsenstabes auch nach hinten fortgedauert. Zuerst durchbrach er die vordere Kernmembran, dann durchwächst er den Kopf seiner Länge nach, dringt in die Chromatinblase ein, und nachdem er auch diese durchwachsen hat, vereinigt er sich und heftet sich fest an der Mitte des proximalen Zentralkörpers (Fig. 13). Dadurch ist wieder eine feste Verbindung hergestellt von der vordersten Spitze des Spitzenstückes bis zu den Zentralkörpern.

Die Chromatinblase verließen wir auf dem Stadium der Fig. 7, und ebenso die Zentralkörper und den Kern. Kehren wir nun zu ihnen zurück.

Bald sieht man von dem hinteren Kernpol, und zwar von dem hinteren Teile der Chromatinblase, den auch bei *Octopus* besprochenen Mittelstückzylinder aussprossen, der auch bis an die Zellperipherie heranwächst. Die Zentralkörper beginnen zugleich sich weiter flächenhaft auszudehnen, bis zuerst der distale und dann der proximale die Weite des Zylinders erreicht und sich mit seinen Wandungen verbunden haben.

Während dieser Vorgänge hat sich alles Chromatin aus dem Kerninnern zurückgezogen und der Kernmembran angelagert, so daß der Kern von einem vollständig homogenen Saft erfüllt ist. Nun beginnt auch der Kern sich rasch in die Länge zu strecken. Dabei vollzieht sich das gleiche wie bei *Octopus*, daß am vorderen Ende die Kernmembranen an den Wandungen des Sphärenbläschens hinaufwachsen, so daß dieses dem Kopfe tiefer eingelagert zu werden scheint (Figg. 11, 12 und 13). Damit zugleich verliert das Chromatin seine Färbbarkeit, und es läßt sich nicht mehr nachweisen, bis zu welcher Höhe die Kernmembran an den Wandungen des Spitzenstückes emporwächst.

Nachzuholen hätte ich noch, daß mit dem Kopf gemeinsam auch

die Chromatinblase in die Länge wächst, doch geschieht dieses im Vergleich mit *Octopus* sehr langsam.

Ein Aussprossen von Chromatinstäbchen aus ihrer Membran nach der Kernmembran zu, wie es von *Octopus* dargestellt wurde, findet bei *Scaevurgus* nicht statt.

Welchen chemischen oder physikalischen Veränderungen der Verlust der Farbstoffaufnahmefähigkeit zuzuschreiben ist, gelang mir nicht zu ermitteln. Sie widerstanden in den älteren Stadien jedenfalls allen von mir angewandten Färbungsmitteln. Der ganze Kopf erhält infolge der abnehmenden und endlich ganz aufgehenden Farbstoffaufnahmefähigkeit des Chromatins ein homogenes Aussehen, und die Unterscheidbarkeit von Spitzenstück und Kopf verschwindet allmählich ganz (Fig. 14). Nur die Chromatinblase bleibt durch die hellere Beschaffenheit des sie füllenden Saftes kenntlich, und man sieht wie sie an Größe fortgesetzt zunimmt und in dem Kern immer höher hinaufwächst, bis sie endlich wie bei *Octopus* den ganzen Kopf einnimmt.

Nun bleibt nur noch die weitere Entwicklung der Zentralkörper zu Ende zu führen, deren Schicksale ich hier sehr gut Schritt für Schritt verfolgen konnte, und das genau wie bei *Octopus* verläuft. Auf Fig. 11 sieht man den mittleren Teil des distalen Zentralkörpers sich leicht in der Richtung des Achsenfadens hervorwölben, was vermutlich durch ein länger werden des Verbindungsstabes bewirkt wird. Auf dem folgenden Stadium ist dies noch deutlicher (Fig. 11 und 12). Durch ein weiteres Wachstum des Verbindungsstabes wird die zentrale Partie des distalen Zentralkörpers scheinbar herausgebrochen und der Verbindungsstab wächst durch den so entstandenen Ring des distalen Zentralkörpers hindurch und schiebt den herausgebrochenen Teil, der sich zu einem Körnchen = Endknöpfchen abgerundet hat, vor sich her nach hinten zu. Freilich könnte man sich den Vorgang auch etwas anders vorstellen, daß nämlich sich die zentrale Partie der distalen Zentralkörperscheibe selbständig losschnürt, nach hinten rückt und den Verbindungsstrang hinter sich her durch den Ring zieht, oder aber, daß die Losschnürung des Endknöpfchens mit einem Längenwachstum des Verbindungsstranges Hand in Hand verläuft. Die weitere Ausbildung besteht lediglich in einem Längerwerden des Verbindungsstabes.

Die Sphäre verfällt dem gleichen Schicksal wie bei *Octopus*, etwa auf dem Stadium der Fig. 11 oder 12 wird sie abgestoßen und verfällt der Auflösung. Auch das Cytoplasma erleidet das gleiche

Schicksal wie bei *Octopus*, indem es früher oder später zerfällt und als Nahrung aufgebraucht wird. Eine Abschnürung von Cytoplasmaballen, wie sie von MEVES z. B. für das Meerschweinchen angegeben wird, findet nicht statt.

Weder bei *Octopus* noch bei *Scaevurgus* habe ich in den ältesten Stadien die geringste Spur eines Cytoplasmabelages um den Kopf wahrgenommen. Ist ein solcher vorhanden, so muß er von außerordentlicher Dünne und Feinheit sein und dem Kopf eng anliegen, sonst hätte er mir auf Querschnitten nicht entgehen können. Das gleiche gilt für den Achsenfaden, auch hier kann nur ein äußerst feiner Plasmabelag vorhanden sein. Ich habe aber auch nie gesehen, daß sich Cytoplasma dem Achsenfaden entlang nach hinten gezogen hat. Dennoch dürfte es sich in beiden Fällen so verhalten, denn es widerspräche allen bisherigen Beobachtungen, daß der Kern oder der Achsenfaden, außer im Endstück des Schwanzes, nackt, ohne Cytoplasmabelag normalerweise vorkämen.

Das älteste von mir abgebildete Stadium stellt Fig. 16 dar, das wohl dem reifen Spermatozoon entsprechen wird. Mit Sicherheit kann ich jedoch nicht behaupten, ob es nicht doch noch kleine Veränderungen in den Spermatophoren eingeht, doch hoffe ich in Kürze darüber Gewißheit geben zu können. Nach Übereinstimmung der Bilder, die ich an Schnitten durch Spermatophoren von *Octopus* erhielt, glaube ich auch jetzt schon mit ziemlicher Sicherheit sagen zu können, daß die weiteren Umwandlungen nur sehr geringfügiger Natur sein und höchstens in einer weiteren Längsstreckung des Spermatozoons und seiner einzelnen Teile bestehen können. Das reife Spermatozoon stellt demnach ein sehr langgestrecktes, recht kompliziert gebautes Gebilde dar. An der vordersten Spitze sieht man das Acrosoma als ein kleines Scheibchen liegen, dann folgt das lange dünne Spitzenstück, das ohne sichtbare Abgrenzung in den eigentlichen Kopf übergeht. Der Kopf hat ein fast homogenes Aussehen angenommen, nur undeutlich tritt die Chromatinblase noch hervor, die den Kopf fast ganz erfüllt. Auch der Achsenfaden hat auf diesem Stadium sehr an Deutlichkeit verloren, doch kann man ihn auch hier noch an günstigen Objekten, namentlich bei Sublimatkonservierung, vom Acrosoma ab durch den ganzen Kopf bis zum proximalen Zentralkörper verfolgen. Sehr deutlich tritt er stets auf Querschnittsbildern hervor, die ganz entsprechend der Fig. 24, Taf. VIII bei *Octopus* erscheinen. Auf diesen erkennt man, daß er sich entsprechend den Verhältnissen bei *Octopus* in eine feine Röhre umgewandelt hat.

Der proximale Zentralkörper hat sich zu einer flachen Scheibe umgewandelt, die das hintere Kernende abschließt. Der distale Zentralkörperring ist weiter nach hinten gerückt und hat an Umfang verloren, wodurch der Mittelstückzylinder eine lange, nach hinten zu sich verschmälernde Gestalt angenommen hat. Durch ein Längenwachstum des Verbindungsstranges ist endlich das Endknöpfchen, und mit ihm der Achsenfaden weiter nach hinten verlagert.

Erwähnen möchte ich noch, daß der Achsenfaden ein sehr umfangreiches Gebilde darstellt, das die Länge des Spermatozoonkopfes schätzungsweise um das fünf- bis sechsfache übertrifft.

Es sei mir zum Schluß noch gestattet, in aller Kürze wenigstens den Versuch einer Erklärung der höchst eigentümlichen Chromatinverteilung zu geben. Zunächst glaube ich auch hier wiederum, daß es vorzüglich mechanische Prinzipien sind, welchen sie dienen. Nimmt man an, was ja auch am wahrscheinlichsten ist, daß das Chromatin im Gegensatz zu dem Kernsaft von fester Konsistenz ist, so ist es unmittelbar einleuchtend, daß durch eine Verlagerung sämtlichen Chromatins an die Kernmembran und durch eine gleichmäßige Verteilung über dieselbe die größtmögliche Festigung erzielt wird. Und dieses wird als Endresultat ja tatsächlich erreicht.

Wem die Bildung der Chromatinblase dient, ist freilich schwerer einzusehen, vielleicht hat sie neben sekundären Zwecken eben den Zweck einer möglichst gleichen Verteilung des Chromatins auf der Kernmembran. Eine befriedigende Antwort auf diese Frage bin ich nicht in der Lage zu geben.

Nährzellen.

In seiner 1891 veröffentlichten Arbeit »Recherches sur la Spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée« gibt C. PICTET eine interessante und eingehende Beschreibung vom Vorkommen und Entstehung von Cytophoren bei *Sepia officinalis*, die er durch eine ganze Reihe freilich nicht besonders instruktiver Abbildungen zu erhärten sucht. Er gibt von dem Vorgange folgende Beschreibung: »Die Spermatocyte, eine Zelle von wechselnder Größe mit großem runden Kern, teilt sich durch Karyokinese bis zu dem Augenblick, wo sie einen Durchmesser von etwa 15 μ erreicht hat. In diesem Augenblick vollzieht sich noch eine letzte und zwar direkte Teilung durch einfache Durchschnürung [par simple étranglement (division acinétiq)]. Das Resultat dieser Teilung ist die Bildung

der Spermatiden, Zellen, welche sich direkt in Spermatozoen umwandeln.

Doeh nicht immer verhält es sich so einfach. Sehr oft kommt es vor, daß diese letzte Teilung sich nur auf den Kern bezieht, während das Cytoplasma ungeteilt bleibt. Jeder der beiden Kerne formt sich nun zu einem Spermatozoon um, das mit seinem Kopfe in der Restsubstanz des Cytoplasmas stecken bleibt.«

Weiter fährt PICTET fort: »Aber man beobachtet sogar große Zellen mit drei, vier oder mehreren Kernen, die zuweilen sogar einen richtigen Cytophor bilden, und es ist in diesem Falle wahrscheinlich, daß alle Kerne, die im Innern dieser einzelnen Zelle entstanden sind, sich durch eine Reihe allmählicher Teilungen des primitiven Kernes der Zelle auf akinetischem Wege gebildet haben.

Jeder dieser Kerne wandelt sich allmählich unter Betätigung des angrenzenden Cytoplasmas in ein Spermatozoon um, und ist die Entwicklung der in einem Cytophor vereinigten Spermatiden genau übereinstimmend mit den isoliert bleibenden.«

Bei meinen Untersuchungen der Spermatogenese fand ich bei verschiedenen Cephalopodenarten, bei *Sepia officinalis*, bei *Loligo vulgaris* und vor allem bei *Rossia macrosoma* Bilder, die typisch den gleichen Eindruck hervorriefen, wie PICTETS Abbildung Fig. 132 eines Cytophors. Da ich in *Rossia macrosoma* hierfür ein sehr günstiges Objekt vor mir zu haben schien, beschloß ich an ihm eine Nachuntersuchung durchzuführen, um so mehr, da es mir sehr unwahrscheinlich erschien und allen heutigen Anschauungen von den Qualitäten des Chromatins widersprechend, daß in Samenzellen eine so ungleichmäßige Verteilung des Chromatins, wie sie eine direkte Kernteilung mit sich bringt, stattfinden sollte.

Auch schienen die Untersuchungen PICTETS sehr einer Bestätigung zu bedürfen, da er sie lediglich an Zupfpräparaten durchgeführt und auch nicht ein Schnittpräparat hergestellt hat. Wäre das nicht der Fall, so hätte PICTET nicht diese, wie ich zeigen werde, irrige Auffassung von der Entstehung dieses sogenannten Cytophors gewinnen können.

An der Hand der Abbildungen will ich nun meine Resultate erläutern. Beziehen sich meine Figuren auch auf ein andres Objekt, als das von PICTET untersuchte, so kann man sie doch, wie es mir nach meinem leider nicht sehr reichlichen Material sicher zu sein scheint, ohne weiteres auf *Sepia officinalis* übertragen, bei der die Verhältnisse zwar weniger klar aber im wesentlichen gleich verlaufen.

Ich möchte vorher noch bemerken, daß ich niemals bei irgend einer der untersuchten Formen eine direkte Teilung der Samenzellen beobachtet habe, die Teilungen vollziehen sich auf typisch karyokinetischem Wege. Wohl kommt es vor, daß die Teilung des Kerns nicht immer unmittelbar die Trennung des Cytoplasmas im Gefolge hat, so daß man in der Tat hin und wieder Zellen mit zwei Spermatidenkernen erblickt, doch folgt die Durchschnürung der Zellsubstanz noch bevor die Umwandlung in das Spermatozoon beginnt. Spermatozoen zu zweit, dritt oder viert in dem Restkörper des Cytoplasmas vereinigt, habe ich nie beobachtet, wohl aber Bilder, die dieses Verhalten vortäuschten, und auf deren Zustandekommen ich im folgenden eingehen werde.

Um es hier gleich vorwegzunehmen, der Cytophor PICTERS entsteht durch Zerfall, Auflösung und nachträglichen Zusammenschluß von Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden; ja selbst Spermatozoen verfallen zuweilen noch der Auflösung und Umwandlung zu Nährstoffen. In diese so entstandenen Ballen von Nährmaterial dringen die Spermatozoen mit ihren Köpfen erst nachträglich ein und verbrauchen sie zu ihrem Wachstum und ihrer Ernährung.

In Fig. 18 erblickt man unmittelbar neben der Follikelwand gelegen junge Spermatogonien, deren Kerne noch ein vollständig normales Aussehen bieten und von deutlicher Membran umgeben sind. An der von der Follikelwand abgekehrten Seite der Kernmembran machen sich bereits die ersten Spuren des Zerfalls geltend, indem die Membran ihre scharfen Konturen verliert, undeutlich wird und kleine Chromatinbröckchen in das Zellplasma ragen. Die weiter nach innen zu gelegenen Spermatogonienkerne zeigen mit großer Deutlichkeit den Fortschritt, den die Auflösung macht. Die Membranen lösen sich gänzlich auf und der Kernsaft fließt heraus in das Cytoplasma, mit dem er sich vermischt und eine gleichmäßige flüssige Masse bildet, durch die sich das Chromatin ziemlich gleichmäßig in kleinen einzelnen Bröckchen oder Ketten von Körnern verteilt. Eine Unterscheidung von Kernsubstanz oder Cytoplasma ist nicht mehr möglich. Die beiden dunklen Kugeln, die sich in diese Masse eingedrückt haben, sind die Kerne von Spermatiden.

In Fig. 19 sehen wir den gleichen Vorgang der Auflösung der Kerne und ihre Vermischung mit dem Cytoplasma bei Spermatocyten. Die in der Mitte gelegenen Spermatocytenkerne haben bereits jede scharfe Begrenzung verloren, während man an den außen gelegenen den Fortschritt des Zerfalls Schritt für Schritt verfolgen kann.

Ein sehr instruktives Bild liefern die Figg. 20 und 21. Sie stammen aus einem nur wenig mit reifen Spermatozoen und Spermatiden angefüllten Follikel. In Fig. 20 sieht man zwei Spermatogonienkerne, die aus dem Zellverbände sich gelöst haben und frei im Follikel liegen. Der eine der Kerne ist bereits gänzlich der Auflösung verfallen, während man an dem andern noch deutlich seine ursprüngliche Gestalt und Charakter erkennen kann. An diese beiden aufgelösten Spermatogonien sind vier Spermatocyten herangetreten und haben sich ihnen dicht angelagert. Unschwer läßt sich dieses Bild auf das folgende (Fig. 21) beziehen. Hier sind die zur Ernährung bestimmten Zellen bereits gänzlich der Auflösung verfallen und Cytoplasma und Kernsubstanz haben sich vollständig vermischt. Die Spermatocyten haben sich zu jungen Spermatozoen umgewandelt und sind teilweise mit ihren Köpfen tief in die Nährsubstanz eingedrungen. Während die letztere an der von den Spermatozoen eingenommenen Seite noch ein unregelmäßiges Aussehen besitzt und man an einigen Stellen, wenn auch undeutlich, die ungefähre Form der aufgelösten Zellen erkennen kann, hat auf der andern Seite ein festerer Zusammenschluß begonnen und die Masse zeigt hier ein gleichmäßiges abgerundetes Aussehen. Dieses Bild läßt sich direkt mit der PICTETSchen Abbildung eines Cytophors vergleichen.

Auch die Figg. 129—131 in der PICTETSchen Arbeit lassen sich leicht auf ähnliche Weise entstanden denken, indem in diesem Falle nur eine oder wenige Zellen der Auflösung verfallen sind und sich abgerundet haben und in diese nachträglich wieder drei oder mehrere Spermatozoen mit ihren Köpfen eingedrungen sind. Schwer verständlich bleibt es immerhin, wie man die Nährmasse mit ihren groben und feinen Chromatinbrocken für Cytoplasma ansprechen kann.

Auch das Chromatin der Nährzellen zeigt in Fig. 21 schon starke Spuren von Umwandlung und Degeneration.

Die Chromatinketten zerfallen in einzelne Körnchen, die sich wieder zu größeren und kleineren Schollen zusammenschließen. Zugleich verlieren die Chromatinkörnchen die intensive dunkle Färbbarkeit und nehmen einen helleren grauen Ton an.

Unmittelbar an Fig. 21 anschließend sind die Figg. 22—24, die derartig entstandene Nährballen auf verschiedenen Stadien des Zerfalls und der Aufzehrung zeigen. In Fig. 24 hat der Nährballen seine scharfen Konturen wieder verloren und beginnt auseinander zu fallen. Wahrscheinlich ist das darauf zurückzuführen, daß der Zell- und Kernsaft, die flüssige Substanz des Nährballens, von den

Spermatozoen aufgebraucht ist. In noch älteren Stadien hat jeder Zusammenhang aufgehört und die degenerierten Chromatinbröckchen liegen regellos zwischen den Spermatozoen zerstreut.

Man darf sich den Zerfall von Samenzellen und ihre Umwandlung zu Nährmaterial, glaube ich, nicht als etwas Pathologisches vorstellen, dagegen spricht vor allem die große Rolle, die dieser Vorgang in dem Follikel spielt. Denn nicht etwa nur einzelne Zellen oder kleine Zellgruppen verfallen der Auflösung, nein in Follikeln, die stark mit Spermatischen und Spermatozoen angefüllt sind, lösen sich oder werden sehr bedeutende Zellkomplexe von Spermatogonien und Spermatoocyten aufgelöst. Es scheint nicht zu hoch gegriffen, wenn man sagt, daß bei *Rossia* etwa ein Zehntel aller Samenbildungszellen zu Nährzellen verbraucht werden.

Schwer zu entscheiden dürfte es sein, wodurch dieser Auflösungsprozeß bewirkt wird. Daß es normale Samenzellen und nicht von vornherein hierzu prädestinierte Zellen sind, wird dadurch bewiesen, daß diese Nährzellen einen ganz normalen Entwicklungsgang zu Spermatoocyten, ja sogar zu Spermatischen und Spermatozoen durchmachen können und dann erst dem Untergang verfallen. Freilich gehört der Zerfall ausgebildeter Spermatozoen zu den Ausnahmen. Andererseits läßt es sich auch schwer verstehen, daß die Auflösung aktiv von den zu reifen Samenfäden werdenden Zellen ausgeht, und auf welchen Einflüssen sie beruht.

Vielleicht kann man es sich derart entstanden denken: Die Samenzellen sind mit so geringen Mengen von Cytoplasma ausgestattet, daß dieses nicht für ihren langen Entwicklungsgang und Reifungsprozeß ausreicht, andererseits ist es bei den Cephalopoden noch nicht zur Differenzierung besonderer Nährelemente gekommen, und so spielt sich denn hier im kleinen ein heftiger Kampf ums Dasein ab, bei dem die, aus uns unbekanntem Gründen, schlechter ausgestatteten Zellen zu Grunde gehen und dadurch den andern die Bedingungen zur weiteren Entwicklung liefern. Für diese Auffassung schein mir auch folgende Beobachtung zu sprechen.

Bei *Octopus Defilippi*, dessen Samenzellen mit verhältnismäßig reichem Cytoplasma ausgerüstet sind, tritt dieser Vorgang der Zersetzung von Samenzellen sehr zurück und findet nur ganz vereinzelt statt. Auch bei *Scaevurgus* ist er noch von untergeordneter Bedeutung, während bei den cytoplasmaarmen Samenzellen von *Sepia*, *Loligo* und *Rossia* er zu dieser Bedeutung gelangt ist.

Nicht immer verläuft der Vorgang in der gleichen Art, wie ich

es vorhin beschrieben habe, im Gegenteil, in den meisten Fällen kommt es nicht zu einem solchen Zusammenschluß und Abrundung der aufgelösten Zellen. Ich bin darauf vor allem so genau eingegangen, um zu erklären, wie PICTET zu seiner irrtümlichen Auffassung des sogenannten Cytophors kommen konnte. Wie es ja fast selbstverständlich ist, kann eine derartige Abrundung nur in wenig mit Samenzellen gefüllten Follikeln sich bilden. In der Mehrzahl der von mir untersuchten Fälle waren die Follikel prall angefüllt, und hier blieben die aufgelösten Zellen in mächtigen Komplexen zusammenliegen, in die dann die Spermatozoen hineindringen, wodurch natürlich sehr abweichende Bilder zustande kamen; ein durchgreifender Unterschied ist zwischen den beiden Vorgängen jedoch nicht vorhanden.

Eine mit meinen Befunden bei *Rossia* sehr übereinstimmende Erfahrung hat TÖNNIGES bei *Lithobius forficatus* gemacht. Auch bei diesem Myriopod ist es noch zu keiner Ausbildung von echten Nährzellen gekommen. Der Hoden wird von drei Schläuchen gebildet, von denen der mittlere das eigentliche Keimorgan ist. In ihm sind die Samenbildungszellen in Längsreihen angeordnet. Entweder entwickeln sich dieselben nun zu Spermatozoen, oder sie beginnen Zeichen von Degeneration aufzuweisen, zerfallen und fließen zusammen, dadurch entstehen Stränge von Nährsubstanz, die den Hodenschlauch der Länge nach durchziehen. In diese Stränge dringen dann die Spermatozoen mit ihren Köpfen ein und verbrauchen sie allmählich zu ihrer Entwicklung. Auch TÖNNIGES konnte beobachten, daß sogar noch Spermatozoen Degenerationserscheinungen zeigen, zerfallen und als Nährmaterial aufgebraucht werden.

In seiner Arbeit, *Recherches sur la Spermatogenèse* (1883) beschreibt O. S. JENSEN eine Entstehungsweise eines Cytophors, die sich vielleicht mit den Verhältnissen bei *Rossia* usw. vergleichen läßt. Bei *Clitellio arenarius* und *Triopa clavigera* soll sich der Vorgang in der Weise abspielen, daß durch Teilung der Spermatogonien ein großer Haufen von regellos nebeneinander liegender Spermatoocyten entsteht; durch »Destruktion und Dissolution« der zentral gelegenen Spermatoocyten wird ein Cytophor gebildet, der von den peripher gelegenen Spermatoocyten bei ihrer weiteren Ausbildung zu reifen Spermatozoen zur Ernährung aufgebraucht wird.

Die Figuren, die JENSEN von diesen Vorgängen gibt, zeigen namentlich bei *Clitellio* große Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Rossia* und *Sepia*. Die größte Verschiedenheit scheint mir darin zu

liegen, daß bei *Clitellio* und *Triopa* die Kerne der dem Cytophor Entstehung gebenden Zellen noch lange erhalten und nachweisbar bleiben, während sie bei diesen Cephalopoden sogleich in Zerfall übergehen.

Die Zeichnung, welche L. BÖHMIG in seinen »Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien« (1890) von dem Cytophor bei *Monoophorum striatum* entwirft, ließ eine ähnliche Entstehungsweise aus einer Samennutterzelle vermuten, doch gibt er ausdrücklich an, man solle sich hüten in der zentralen Zone des Cytophors einen Kern sehen zu wollen; dieselbe wird nur aus Plasma gebildet. Hier wird also der Cytophor von dem Rest des bei der Teilung der Samennutterzellen übrigbleibenden Cytoplasmas gebildet.

Marburg, im Juni 1903.

Literatur.

- L. AUERBACH, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara* Jen. Zeitschr. XXX. Bd. 1896.
- E. BALLOWITZ, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen usw. (Vögel.) Arch. f. mikr. Anat. XXXII. Bd. 1888.
- Derselbe, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen usw. (Fische, Amphibien und Reptilien.) Ebenda. XXXVI. Bd. 1890.
- Derselbe, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen usw. (Insekten.) I. Coleopteren. Diese Zeitschr. L. Bd. 1890.
- Derselbe, Weitere spermatologische Beiträge usw. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. XI. Bd. 1894.
- C. BENDA, Über die Spermatogenese der Vertebraten u. Evertbraten. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abt. 1897.
- Derselbe, Über neue Darstellungsmethoden der Zentralkörperchen usw. Ebenda. 1900.
- L. BÖHMIG, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. Diese Zeitschr. LI. Bd. 1890.
- TH. BOVERI, Zellenstudien. IV. Über die Natur der Centrosomen. Jena 1901.
- J. BROMAN, Über die Histogenese der Riesenspermien bei *Bombinator igneus*. Anat. Anz. Ergänz.-Heft. XVIII. Bd. 1900.
- Derselbe, Über Bau und Entwicklung der Spermien von *Bombinator igneus*. Ebenda. XVII. Bd. 1900.
- R. v. ERLANGER, Spermatogenetische Fragen. Zool. Zentralbl. III. u. IV. Bd. 1896 u. 1897.
- W. FLEMMING, Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatozoen bei *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. XXXI. Bd. 1888.
- M. HEIDENHAIN, Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.

- F. HERMANN, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. L. Bd. 1897.
- Derselbe, Bemerkungen über die chromatoiden Körper der Samenzellen. Anat. Anz. XIV. Bd. 1898.
- O. S. JENSEN, Recherches sur la spermatogenèse. Arch. de Biol. T. IV. 1883.
- Derselbe, Untersuchungen über die Samenfäden der Säugetiere, Vögel und Amphibien.
- E. KORSCHULT u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1902.
- K. v. KORFF, Zur Histogenese der Spermien von *Helix pomatia*. Arch. f. mikr. Anat. LIV. Bd. 1899.
- Derselbe, Zur Histogenese der Spermien von *Phalangista vulpina*. Ebenda. Bd. LX. 1902.
- M. v. LENHOSSÉK, Untersuchungen über Spermatogenese. Ebenda. LI. Bd. 1898.
- J. H. MCGREGOR, The Spermatogenesis of *Amphiuma*. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.
- F. MEVES, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. XLVIII. Bd. 1896.
- Derselbe, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra*. Mitteil. Ver. Ärzte Schleswig-Holstein. V. 1897.
- Derselbe, Über Zentralkörper in den männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz. XIV. Bd. 1897.
- Derselbe, Zur Entstehung der Achsenfäden menschlicher Spermatozoen. Ebenda. XIV. Bd. 1897.
- Derselbe, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. XLVIII. u. L. Bd. 1897—1898.
- Derselbe, Über das Verhalten der Centrankörper bei der Histogenese von Samenfäden bei Mensch und Ratte. Verh. d. anat. Ges. Kiel. 1898.
- Derselbe, Über den von v. LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. LVI. Bd. 1900.
- Derselbe, Über die sog. wurmförmigen Samenfäden von *Paludina* und über ihre Entwicklung. Verh. d. anat. Ges. Bonn 1901.
- J. E. S. MOORE, Some points in the Spermatogenesis of Mamalia. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. XI. Bd. 1894.
- Derselbe, On the structural Changes in the reproductive cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXVIII. 1896.
- C. NIESSING, Die Beteiligung von Centrankörper u. Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. XLVIII. Bd. 1897.
- K. PETER, Das Centrum für die Flimmer- u. Geißelbewegung. Anat. Anz. XV. Bd. 1899.
- PICTET, Recherches sur la Spermatogenèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. X. Bd. 1891.
- A. SCHNEIDER, Über die Auflösung der Eier u. Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. III. Bd. 1880.
- B. SUZUKI, Über die Entstehung des Mittelstücks der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz. XV. Bd. 1899.

- C. TÖNNIGES, Beiträge zur Spermatogenese u. Oogenese der Myriopoden. Diese Zeitschr. LXXI. Bd. 1902.
- W. WALDEYER, Die Geschlechtszellen. Handbuch der vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. (O. HERTWIG.) 1. Liefg. 1901. 9. Liefg. 1902. 10. u. 11. Liefg. 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Die Untersuchung wurde mit Hilfe des ZEISS'schen Apochromaten 2,0 mm Apertur 1,30 und mit der homogenen Öl-Immersion 1/12 und den Kompensations-Okularen 12 und 18 ausgeführt.

Die Figuren wurden mit ZEISS' homogener Öl-Immersion und Kompensations-Okular 12 (Tubuslänge 160 mm) unter Benutzung des ABBESchen Zeichenapparates (Projektion auf den Tisch) entworfen. Nur Fig. 21 und 24—28, Taf. VIII sind mit Kompensations-Okular 18 und Fig. 18—24, Taf. IX sind mit Okular 3 gezeichnet. Untersuchung bei Auerlicht.

Tafel VIII.

Octopus Defilippi.

Fig. 1. Junge Spermatische. Sphäre im Cytoplasma und dicht daneben zwei semmelförmige Zentralkörper an der Zellperipherie. Chromatin in feinem Netzwerk durch den ganzen Kern verteilt.

Fig. 2. Sphäre und Zentralkörper rücken an die beiden Kopfpole. Aus dem distalen Zentralkörper wächst eben der Achsenfaden.

Fig. 3. Sphäre und Zentralkörper haben die Polstellung erreicht. Um die Sphäre ein heller Hof. Cytoplasma beginnt nach vorn zu strömen.

Fig. 4. Sphäre lagert sich dem vorderen Kernpol an. Chromatin zieht sich allmählich aus dem Kerninnern zurück und lagert sich der Kernmembran an. Besonders starke Chromatinanhäufungen an den beiden Kernpolen.

Fig. 5 und 6. Sphäre senkt sich tief in den vorderen Kopfpol ein. Zentralkörper sind auf den Kern zu gerückt und der proximale hat sich an dem hinteren Kopfpol befestigt. In der Chromatinanhäufung am hinteren Kernpol ist ein Bläschen aufgetreten.

Fig. 7. Im Zentrum der Sphäre tritt ein kleines Bläschen auf. Die »Chromatinblase« nimmt stark an Größe zu.

Fig. 8. In der Mitte des Sphärenbläschens tritt ein dunkles Körnchen = Acrosoma auf. Die Chromatinblase läßt an ihrem hinteren Ende eine leichte Einschnürung erkennen.

Fig. 9 und 10. Von dem Acrosoma wächst ein dünner Stab = »Achsenstab« auf den Kern zu. Von der Einschnürungsstelle der Chromatinblase wächst eine dünne Chromatinlamelle nach innen und bildet eine dünne Chromatinplatte welche die Chromatinblase in zwei Abteilungen scheidet. Die Zentralkörper nehmen an Volumen zu. Durch Auswachsen eines Verbindungsstranges zwischen ihnen wird der distale an die Zellperipherie geschoben.

Fig. 11 und 12. Das Chromatin hat sich fast vollständig aus dem Kerninnern zurückgezogen und fest der Membran, beziehungsweise der Chromatinblase

angelagert. Das Sphärenbläschen wächst in die Länge. Die Sphäre sitzt ihm hutförmig auf und geht auf den weiteren Stadien in Verfall über. Die beiden Zentralkörperchen wandeln sich in kleine Scheiben um. An dem hinteren Kernde bildet sich der Mittelstückzylinder. Der Achsenstab ist in den Kern eingedrungen.

Fig. 13—16. Der Kern, das Sphärenbläschen, die Chromatinblase und das Cytoplasma strecken sich stark in die Länge. Das Cytoplasma gerät mehr und mehr in Zerfall. Das Sphärenbläschen senkt sich tiefer in den Kopf ein, und die Kernmembran wächst an seinen Wandungen in die Höhe. Von der Chromatinblase wachsen feine Chromatinstäbe nach der Kernmembran und bewirken die Vereinigung der Chromatinblasenmembran mit der Kernmembran. Der gesamte Kopf wird nunmehr von der Chromatinblase eingenommen. Der Achsenstab durchwächst Kern und Chromatinblase und heftet sich an den proximalen Zentralkörper. Der Mittelstückzylinder hat die hintere Zellperipherie erreicht und sich mit der distalen Zentralkörperscheibe vereinigt. Die Chromatinlamelle beginnt zu schwinden.

Fig. 17—19. Weitere Längsstreckung des gesamten Samenfadens. Die distale Zentralkörperscheibe wandelt sich in einen Ring und das aus ihrer Mitte abgeschnürte Endknöpfchen um, an dem der Achsenfaden befestigt ist. Weiteres Auswachsen des Verbindungsstranges, wodurch das Endknöpfchen weiter nach hinten geschoben wird. Das Chromatin verliert an Färbbarkeit.

Fig. 20. Ältestes Spermatozoenstadium aus dem Hoden.

Fig. 21. Detailbild. Sublimatpräparat, gequollen, wodurch der Achsenstab, der sich in eine Röhre umgewandelt hat, deutlich wird. Etwas jüngeres Stadium wie Fig. 20.

Fig. 22. Querschnitt durch Spermatozoenkopf etwa vom Stadium wie Fig. 11.

Fig. 23. Querschnitt durch Spermatozoenkopf etwa vom Stadium wie Fig. 13.

Fig. 24. Querschnitt durch Spermatozoenkopf vom Stadium der Fig. 20. Die Röhrennatur des Achsenstabes gut zu erkennen.

Fig. 25—28. Detailbilder zur Entwicklung des Acrosomas.

Fig. 29 und 30. Reife Spermatozoen aus einem Spermatophor.

Tafel IX.

Fig. 1—17 *Seaeurgus tetracirrus*.

Fig. 1. Junge Spermotide. Chromatin in groben und feinen Brocken gleichmäßig in dem kugeligen Kern verteilt. Dem vorderen Pol des Kerns hat sich die Sphäre angelagert. Dem hinteren Pol gegenüber an der Zellperipherie lagern die semmelförmigen Zentralkörper. Vom distalen ist der Achsenfaden ausgewachsen.

Fig. 2. Sphäre senkt sich tiefer in den Kern ein. Zentralkörper rücken auf den Kern zu, der ihnen eine Spitze entgegenreibt, an der sich der proximale festheftet. Chromatin zieht sich aus dem Kerninnern zurück und lagert sich der Kernmembran an. Besonders am hinteren Kernpol und an der Berührungsstelle der Sphäre bilden sich starke Chromatinanhäufungen.

Fig. 3, 4. Sphäre nimmt an Volumen zu, in ihrer Mitte tritt ein sich schnell vergrößerndes Bläschen auf, das sich dem Kern anschmiegt. Kern zieht die Spitze wieder ein, wodurch der proximale Zentralkörper der Kernmembran eingelagert wird. Zwischen den Zentralkörpern wächst der Verbindungsstrang aus

und schiebt den distalen, der eine starke Volumenzunahme erfährt, nach hinten an die Zellperipherie.

Fig. 5, 6. Auftreten des Acrosomas in dem Sphärenbläschen, von dem der Achsenstab auf den Kern zu auswächst. Chromatinanhäufung am hinteren Kernpol schließt sich fester zusammen. Zentralkörper nehmen an Volumen zu und beginnen sich in Scheiben unzuwandeln. Kern geht in eine ovale Form über.

Fig. 7, 8, 9. Weiteres Auswachsen des Achsenstabes und des Sphärenbläschens. Chromatin hat sich gänzlich aus dem Kerninnern zurückgezogen und fest an die Kernmembran angelagert. Chromatinanhäufung am hinteren Kopfende wandelt sich zur Chromatinblase um. Auftreten des Mittelstückzylinders, der von den Zentralkörperscheiben beiderseits abgeschlossen wird.

Fig. 10—13. Längsstreckung der ganzen Samenzelle. Acrosoma heftet sich dem vorderen Ende des Sphärenbläschens an und wandelt sich zu kleiner Scheibe um. Achsenstab durchwächst den Kern und heftet sich an der proximalen Zentralkörperscheibe fest. Umwandlung des distalen Zentralkörpers in Ring und Endknöpfchen. Längenwachstum des Verbindungsstranges, wodurch Endknöpfchen und Achsenstab weiter nach hinten geschoben werden. Chromatin verliert seine Färbbarkeit. Fig. 13 Spermatide in Auflösung begriffen.

Fig. 14—16. Weitere Längsstreckung des Spermatozoons und Annahme der definitiven Gestalt. Chromatinblase vergrößert sich und nimmt den Kern vollständig ein.

Fig. 17. Querschnitt durch die Samenzelle etwa vom Stadium der Fig. 9. Zu äußerst Cytoplasmabelag, dann Chromatinmembran des Kerns und dunkler Kernsaft. In der Mitte die Chromatinblase mit ihrem hellen Inhalt.

Fig. 18—24 *Rossia macrosoma*.

Fig. 18. In Auflösung begriffene Spermatoxonien. Die beiden dunkeln Kugeln sind Kerne von Spermatischen.

Fig. 19. In Auflösung begriffene Spermatoxonien.

Fig. 20. Zwei in Auflösung begriffene Spermatoxonien, an die sich vier Spermatoxonien angelagert haben.

Fig. 21—24. Aufgelöste, zur Ernährung bestimmte Samenzellen auf verschiedenen Stufen des Zerfalls, die sich abgerundet haben, und in welche Spermatoxonien eingedrungen sind.

Fig. 1.



Fig. 2.

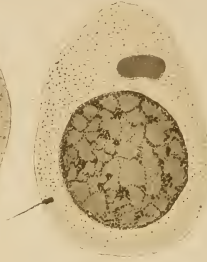


Fig. 3.

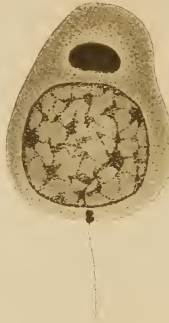


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.

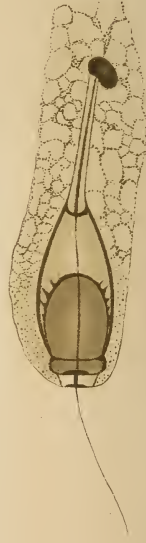


Fig. 15.



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 24.

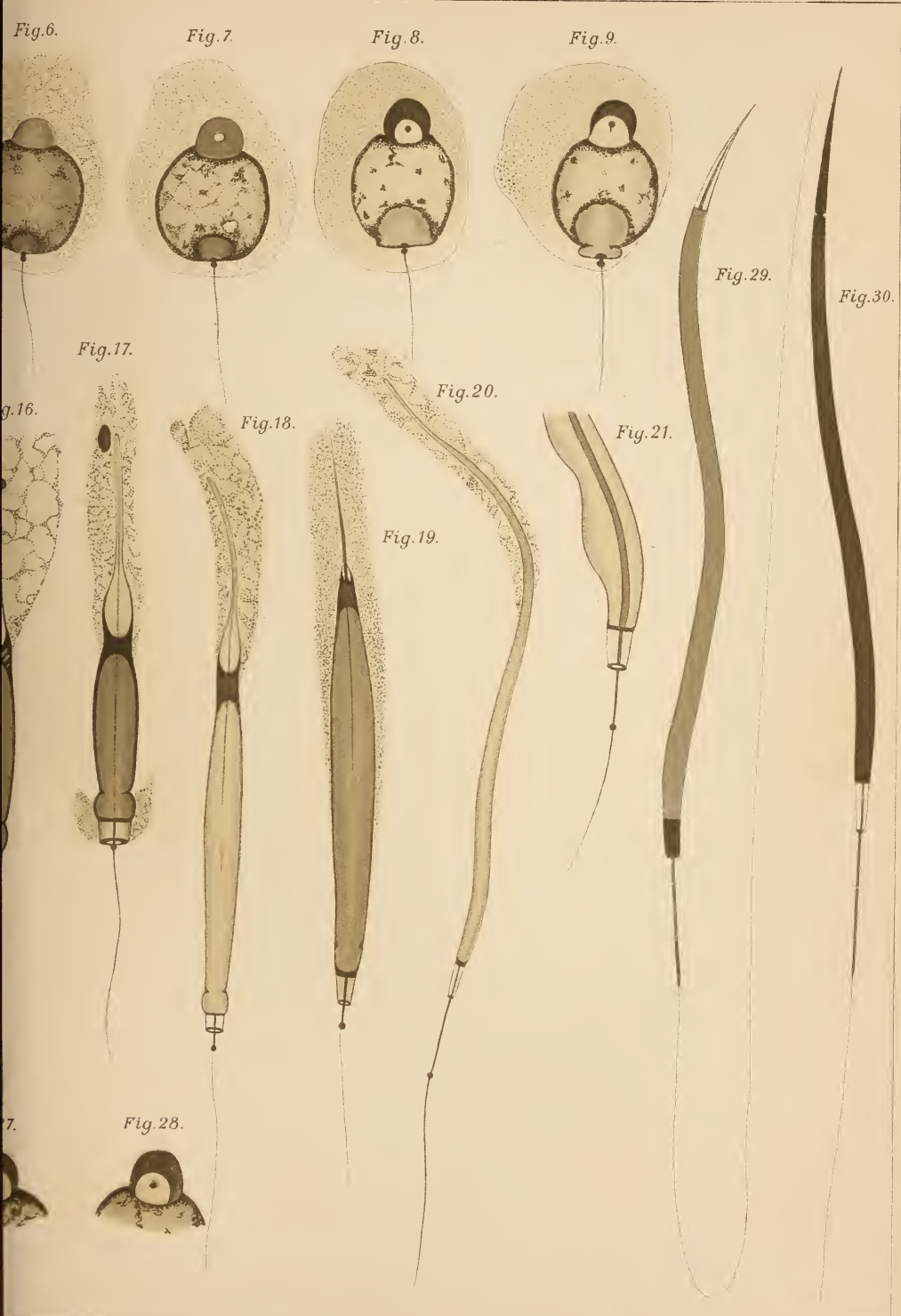


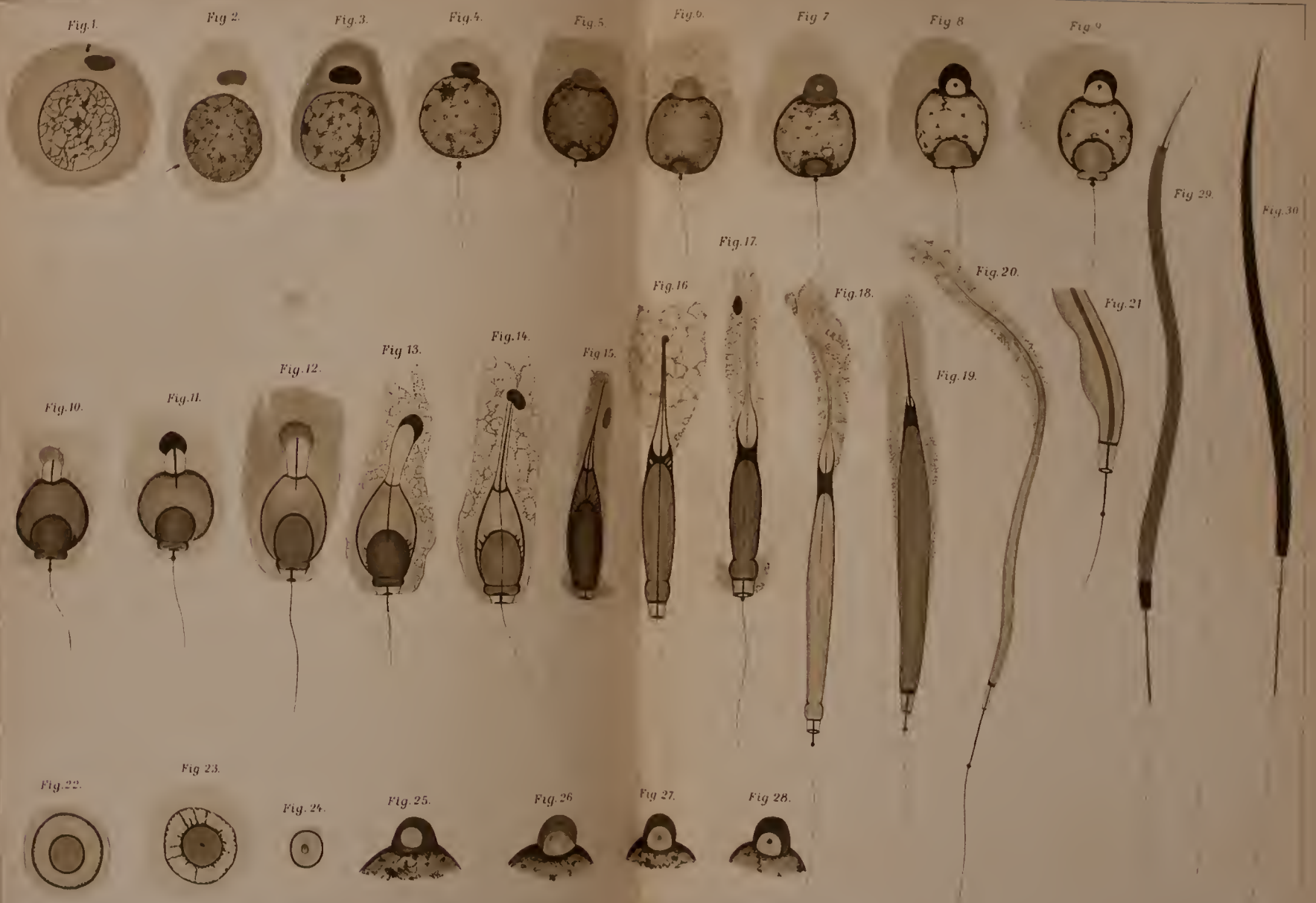
Fig. 25.



Fig. 26.







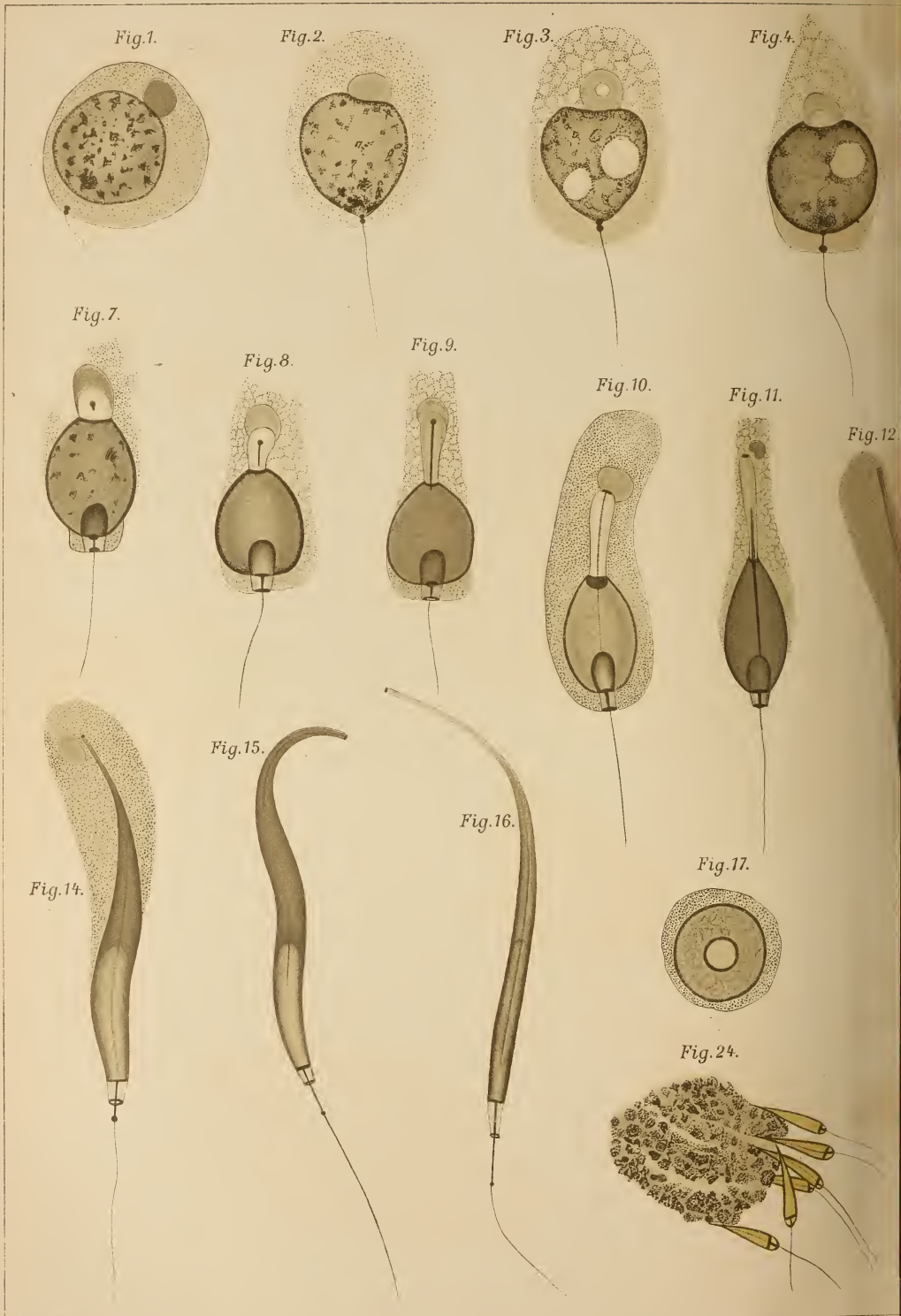




Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 19.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 18.

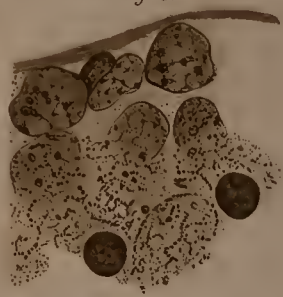


Fig. 20.

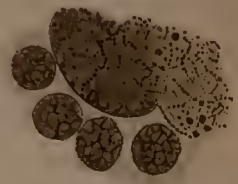


Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 24.

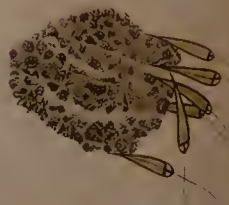


Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 14.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [76](#)

Autor(en)/Author(s): Thesing Curt

Artikel/Article: [Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden 94-136](#)