Die Spermatogenese von Forficula auricularia L.

Von

Herbert Zweiger, Kolmar i. P.

Hierzu Tafel XI—XIV.

In demselben Maße als man die Beziehungen zwischen den Chromosomen und den Vererbungserscheinungen erkannt hat, und allmählich eine Chromosomentheorie der Vererbung ausgebildet wurde [1]), haben die Studien über die Chromosomenverhältnisse verschiedener Tiere immer mehr an Wichtigkeit gewonnen. So zahlreiche Arbeiten auf diesem Gebiet gemacht wurden, so sind doch noch weitere Forschungen nötig, um die noch unentschiedenen Fragen zu lösen. Dies gilt besonders hinsichtlich der Insekten, welche in Bezug auf die Chromosomen zum Teil sehr eigenartige und interessante Verhältnisse zeigen [2]).

Auf den Vorschlag von Herrn Professor H. E. Ziegler untersuchte ich die Spermatogenese und das in derselben zu Tage tretende Verhalten der Chromosomen bei einem Insekt aus der Ordnung der Orthopteren, nämlich bei dem sog. Ohrwurm, Forficula auricularia L.

Allerdings ist die Spermatogenese des Ohrwurms schon von einigen Autoren bearbeitet worden, nämlich von Carnoy (1885)

1) H. E. Ziegler, Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena 1905.

2) Die Insekten zeichnen sich außerdem dadurch aus, daß ihre Chromosomen in den Mitosen scharf umschriebene Umrisse besitzen, so daß die Chromosomenzahl mit Sicherheit festzustellen ist. Nicht in allen Tierklassen sind die Chromosomen mit gleicher Deutlichkeit zu erkennen. Ehe ich an die Untersuchung von Forficula herantrat, untersuchte ich verschiedene Vogelarten (Gallus dom.; Fringilla coelebs; Passer dom.), fand aber auch bei Anwendung der besten Methoden die Chromosomen in den Mitosen untereinander verklumpt, so daß weder ihre Zahl noch Gestalt erkennbar war. Aehnliche Erfahrungen machte einer meiner Kollegen mit Parus coeruleus und einigen anderen Singvögeln.

La Valette St. George (1887) und Sinéty (1901). Diese Forscher stimmen jedoch zum Teil nicht unter sich überein, außerdem kann man die Vorgänge mit den neueren Methoden vollständiger und genauer erkennen, als es Carnoy und La Valette möglich war.

Carnoy[1]), La Valette St. George[2]) und Sinéty[3]) machen Angaben über die Zahl der Chromosomen in den Spermatocyten, wobei die drei genannten Autoren zu verschiedenen Ergebnissen gelangen. Die Bildung der Vierergruppen kommt nach Sinéty bei Forficula in derselben Weise zu stande wie bei den Acridiern; der Modus der Vierergruppenbildung bei letzteren verhält sich jedoch nach den Untersuchungen von Mc Clung[4]) anders, als er von Sinéty geschildert wurde. Nach den Untersuchungen des Verfassers verläuft die Umwandlung der Vierergruppen auch bei Forficula nicht in der von Sinéty angegebenen Weise.

In Bezug auf andere wichtige Fragen der Spermatogenese finden sich überhaupt keine Angaben in der Literatur und ich kann also die früheren Berichte ergänzen, z. B. hinsichtlich des Vorkommens des sog. accessorischen Chromosoms, der Bedeutung der Mitochondrien für die Reifungsteilungen, des Verhaltens der Centrosomen in den Spermatiden und der Entstehung des Spitzenstücks der Spermatozoen.

Kurze Angaben über die gefundenen Resultate sind vom Verfasser bereits an anderer Stelle gemacht worden[5]). Im folgenden soll die Spermatogenese von Forficula mit Berücksichtigung der einschlägigen Literatur ausführlich dargelegt werden.

Material und Methode.

Die für das Studium der Spermatogenese erforderlichen Hoden entnahm ich ausgewachsenen Forficula-Männchen, welche in der Umgebung Jenas gefangen waren, in den Monaten Juli und August.

---

1) Carnoy, La Cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule, T. I, 1885.

2) v. La Valette St. George, Zellteilung und Samenbildung bei Forficula auricularia. Festschrift für Kölliker, 1887.

3) Sinéty, Recherches sur les Phasmes. La Cellule, T. XIX, 1901.

4) Mc Clung, The Spermatocyte Divisions of the Acrididae. Kansas Quart., 1900.

5) Zweiger, Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Zool. Anzeiger, 1906, p. 220—226.

Man findet in dieser Zeit die Sexualzellen in allen Stadien der Entwickelung von der Spermatogonie bis zum ausgereiften Spermatozoon. Die Hoden wurden gleich nach der Herausnahme aus dem Abdomen in die Fixationsflüssigkeit gebracht; als das geeignetste Fixierungsmittel erwies sich Flemmings starkes Gemisch, in demselben verweilten die Hoden 1—2 Tage. Mit Vorteil wurde auch ein aus Platinchlorid-Chrom-Essigsäure bestehendes Gemisch angewandt, insofern als bei diesem das Mitosoma ein charakteristisches Aussehen gewann. Von den angewandten Färbemethoden zeitigte mit Rücksicht auf die Darstellung der Chromatinstrukturen die Heidenhainsche Methode die besten Resultate in Verbindung mit der erwähnten Konservierung nach Flemming. Nach mehrstündigem Verweilen der 3—4 μ dicken Schnittpräparate in der Hämatoxylinlösung konnten lediglich durch verschieden lange Differenzierung entweder nur die Centrosomen (besonders als Mittelstück im unreifen Spermatozoon) oder Centrosomen und Chromosomen distinkt schwarz gefärbt werden, wobei auch die Plasmastrukturen in Erscheinung traten. Besonders die Chondromiten traten je nach der Dauer der Einwirkung seitens der Fixier- und Farblösung mehr oder weniger deutlich hervor. Von den angewandten Färbemethoden verdienen noch die kombinierte Safranin-Gramfärbung [1]) und ferner die Fuchsin-Methylenblaufärbung sowie die Cajalsche Methode Erwähnung. In der Safranin-Gramfärbung wurde das „Nucleolus-Chromosom“ intensiv blaurot gefärbt, während das übrige Chromatin im Knäuelstadium eine mattbraune Farbe annahm, so daß das Schicksal des „Nucleolus-Chromosom“ bis zur 1. Reifungsteilung zu verfolgen war. Hier nahmen sämtliche Chromosomen die intensiv blaurote Farbe an und traten in ihren Umrissen scharf zutage. Das Chromatin der degenerierten Zellen färbte sich nach dieser Methode leuchtend rot. Die Spermatozoen zeigten eine Doppelfärbung bei Anwendung der Methode Safranin-Gram, die Spermatozoenköpfe waren intensiv rot, die Schwänze schwach blau gefärbt. In der Färbung mit Fuchsin-Methylenblau zeigten die Köpfe der Spermatozoen blaue, die Schwänze rote Farbe.

Die mikroskopische Untersuchung wurde mit Zeiß Apochromat 1,30, Okular 8 und 12 unter Zuhilfenahme einer künstlichen Licht-

1) Die Schnitte werden 24—48 Stunden in einer Lösung bestehend aus: Safranin 1,0, Alcohol. absol. 10,0, Anilinwasser 90,0 gefärbt. Hierauf folgt: Entfärben mit Alkohol, Färbung mit Gentiana und Jod-Jodkaliumlösung (vergl. E. Häcker, Die Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1904).

quelle ausgeführt. Die Figuren wurden bei diesem Objektiv, welches eine 1200—1500fache Vergrößerung ergibt, aus freier Hand gezeichnet.

Die Keimzone des Hodens.

Der Hoden zeigt auf seinem Querschnitt großmaschige Struktur. Die Maschen stellen Querschnitte durch die Wände der einzelnen nebeneinander gelegenen Hodenbläschen — der Spermatocysten von La Valette — dar. Diese Cysten durchsetzen den Hoden in seiner Längsrichtung in Gestalt blind endigender Schläuche, die auf dem Querschnitt die Gestalt eines sechsseitigen Polygons besitzen. Das Innere der Cysten ist von den Sexualzellen erfüllt, während ihre Wände aus den Cysten- (Nähr-) Zellen bestehen.

Die jüngsten Entwickelungsstadien der Sexualzellen findet man an dem der Hodenspitze zugewandten blinden Ende der Cysten, von hier aus nehmen sie nach dem entgegengesetzten Ende an Alter stetig zu. An der Spitze des Hodens findet man dementsprechend auch den Beginn der Cystenbildung. Fig. 1 zeigt eine jugendliche Cyste, die nur aus 2 Zellen besteht. Den Binnenraum der Cyste erfüllt eine Spermatogonie, deren Chromatin in Form einzelner durch feine Fäden miteinander verbundener Brocken im Kernraum gelegen ist, während das Protoplasma den ovalen Kern gleichmäßig als dunkelgranulierte, schmale Zone umgibt. Das Protoplasma der Cystenzelle, das im Gegensatz hierzu von hellem Aussehen ist, umgibt die Spermatogonie ringsum. Der Kern der Cystenzelle besitzt die Form eines eingebuchteten Ovals, sein gesamtes Chromatin liegt im Zentrum zu einem nucleolusähnlichen Klumpen angehäuft.

Die Spermatogonie vermehrt sich durch mitotische Teilung; die aus den ersten Teilungen hervorgegangenen Zellen liegen rosettenförmig nebeneinander, so daß jede Zelle im Durchschnitt die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks besitzt (Fig. 2).

Durch die Vermehrung der Spermatogonien wird das Protoplasma der sie umgebenden Cystenzelle stark ausgedehnt. Auch die Cystenzelle vermehrt sich, so daß die Cyste weiterhin von mehreren Zellen umgeben ist, die ich Zellen der Cystenhülle nennen will. Offenbar geht die Ernährung der Cyste durch diese Zellen vor sich. Ihre Kerne erreichen eine außergewöhn-

liche Größe und zeigen oft eine lappige Form, eine Gestalt, welche auf amitotische Kernteilung hindeutet (Fig. 9).

Sobald nun die Spermatogonien in die Vorbereitung zur Teilung eintreten, sieht man das Chromatin, das im Ruhestadium peripher im Kern gelegen war, in Form von würfelförmigen Klumpen im Kernraum regellos verteilt liegen. Es bildet also das Linin ein zusammenhängendes Gerüst, das den Kern durchsetzt, und auf dem das Chromatin an einzelnen Punkten zu kompakten Gebilden, den Chromosomen, angehäuft ist. Sobald nun die Teilung eingeleitet wird, schwindet die Kernmembran, die Chromosomen liegen im Zentrum des Kernes in einer Ebene und von ihnen gehen in der Richtung der Pole feine Fäden, die Zugfäden der Spindel, aus. — Die Zahl der Chromosomen ist, von der Polseite der Zelle betrachtet, mit Sicherheit festzustellen. Sie beträgt in den meisten Spermatogonien 26, in einigen nur 24. Das Plus von 2 Chromosomen kommt auf Rechnung des später zu beschreibenden accessorischen Chromosoms. An Größe waren die Chromosomen unter sich verschieden. In den meisten Zellen befanden sich 18 unter sich gleich große Chromosomen, 6 Chromosomen, die ungefähr $^2/_3$ von der Größe der Erstgenannten besaßen und 2 mittelgroße Chromosomen, die an Größe zwischen den beiden Kategorien standen. Falls nur 24 Chromosomen vorhanden waren, zählte man 16 große, 6 kleinere und 2 mittelgroße.

Von der Aequatorialseite der Zelle aus bemerkt man an den Chromosomen in der Mitte eine ringförmige Einschnürung, die erst im Verlauf der Teilung entsteht und weiterhin an Intensität zunimmt. Die Spalthälften der Chromosomen weichen auseinander, bleiben jedoch noch eine Zeitlang miteinander an einer Stelle in Berührung, ihre Ecken runden sich ab, und es entsteht so das hantelförmige Aussehen der Chromosomen (Fig. 5). Sodann trennen sich die Tochterchromosomen ganz und weichen nach den Polen hin auseinander. Fig. 6 zeigt eine Spermatogonie im Diasterstadium. Zwischen den einzelnen Tochterchromosomen sieht man die Verbindungsfasern, in deren Mitte schwarze Körnchen, die Flemmingschen Zwischenkörperchen, eingelagert sind. In der Ebene dieser Zwischenkörperchen findet die Durchschnürung des Protoplasmas statt.

In dem Protoplasma fast einer jeden Spermatogonie befindet sich ein scharf umschriebener Körper, der seinem Aussehen nach ein Konglomerat mehrerer größerer Körner bildet und anscheinend mit dem Spindelrestkörper (Mitosoma) von Meves identisch

ist. Dieser Körper findet sich in den Spermatogonien und Spermatocyten in allen Stadien der Zellen und ist auch noch in den jüngeren Spermatiden nachweisbar, wo er indes schwindet, ohne eine Beteiligung an dem Aufbau des Spermatozoons erkennen zu lassen. In den Präparaten, die mit Flemmingscher Lösung konserviert und mehrere Stunden mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, zeigt das Mitosoma grauschwarze Farbe, seine Färbung ist nicht so intensiv wie die des Chromatins. In den Präparaten, die mit Platinchlorid-Chrom-Essigsäure konserviert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, nimmt das Mitosoma einen eigentümlich goldgelben Ton an. Im Verlauf der Mitosen beobachtet man, daß das Mitosoma bald durch mechanische Durchschnürung auf beide Tochterzellen verteilt wird, bald vor Durchschnürung des Protoplasmas in einzelne Stücke zerfällt.

In der Keimzone des Hodens bemerkt man hie und da Cysten, deren Zellen sämtlich eine eigenartige Umformung des Chromatins aufweisen, die anscheinend auf Degeneration zurückzuführen ist. Das Chromatin dieser Zellen liegt an einer Stelle der Kernperipherie zusammengeballt und weist in seinem Innern eine oder mehrere Vakuolen auf. In der Färbung Safranin-Gram nimmt das Chromatin dieser Zellen leuchtend rote Farbe an. Fig. 7 und 8 zeigen derartige Zellen.

Nachdem sich die Spermatogonien durch fortgesetzte Teilungen bedeutend vermehrt haben, treten sie aus dem Stadium der Vermehrung in das Wachstumsstadium über. Der größte Durchmesser ihrer Kerne beträgt in diesem Stadium ungefähr 9 μ.

Die Wachstumszone des Hodens.

Der Uebergang von der Keimzone zur Wachstumszone des Hodens, von den Spermatogonien zu den Spermatocyten wird eingeleitet durch Auflösung der Chromosomen, d. h. durch eine feinere Verteilung des Chromatins. Die Chromosomen lagen nach Beendigung der letzten Spermatogonienteilung im Kern unregelmäßig zerstreut; jetzt breiten sich die Chromatinmikrosomen gleichmäßig über das Lininnetz aus, so daß die chromatische Substanz die Gestalt eines dichten Knäuels annimmt. Dieser Auflösung widerstehen einige Chromosomen, ihre Zahl beträgt meist 2—3.

Das Protoplasma, das in den Spermatogonien ein gleichmäßig granuliertes Aussehen zeigte, differenziert sich in den Spermato-

cyten in eigenartiger Weise. Sobald die Auflösung der Chromosomen beginnt, bemerkt man an einer Stelle des Protoplasmas eine Anhäufung mehrerer intensiv schwarz gefärbter Körner. An Stelle dieser Körner sieht man in einem späteren Stadium ein umschriebenes Gebilde von sichelförmiger Gestalt, das mit seiner konkaven Seite dem Kern haubenähnlich aufsitzt. Dieses Plasmagebilde tritt in allen Spermatocyten durch seine Größe so auffallend in Erscheinung, daß es von La Valette, der es bei Forficula beschrieb, mit dem Namen „Nebenkern der Spermatocyten" bezeichnet wurde. La Valette erkannte, daß aus diesem Körper der Nebenkern der Spermatiden hervorgeht und er sprach die Ansicht aus, daß derselbe durch dichtere Anhäufung der Plasmafäden entstanden sei. Meves vermutet in seiner Kritik der Arbeit La Valettes [1]), daß der von diesem Autor mit dem Namen „Nebenkern der Spermatocyten" belegte Körper den Mitochondrien entspreche, die von Meves in den Spermatocyten von Pygera und Paludina nachgewiesen wurden. Das kernähnliche Aussehen des sog. Nebenkerns sei vermutlich durch eine Anhäufung der Mitochondrien in der Umgebung des Idiozoms zu erklären.

Was die Bedeutung des von La Valette in den Spermatocyten gefundenen „Nebenkerns" betrifft, so besteht in dieser Hinsicht, wie die weitere Entwickelung des letzteren und seine Beteiligung am Aufbau des Spermatozoons lehren, eine Uebereinstimmung zwischen ihm und den Mitochondrien, die von Meves in den Spermatocyten von Pygera gefunden wurden. Da jedoch die Mitochondrien bei Forficula bereits in den Spermatogonien einen einheitlichen, scharf umschriebenen Körper bilden, so empfiehlt es sich der Gesamtheit der Mitochondrien den Namen „Mitochondrienkörper der Spermatocyten" beizulegen.

Den Anfang der Mitochondrienbildung stellt, wie bereits oben geschildert wurde, eine Ansammlung schwarzer Körner an einer Stelle des Protoplasmas dar (Fig. 11). Aus diesen Körnern geht weiterhin der Mitochondrienkörper hervor, dessen Aussehen in den nach Heidenhain gefärbten Präparaten je nach der Dauer der Konservierung und Färbung ein verschiedenes war. In der Regel zeigte er sich als ein dem Kern anliegender sichelförmiger Körper, der in seinem Innern und besonders an seiner Peripherie kleine Bläschen erkennen ließ. In den schwächer gefärbten Präparaten

1) Meves, Fr., Ueber den von La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anatom., Bd. LVI, 1900.

erweckte es den Eindruck, als sei der Mitochondrienkörper durch eine umschriebene Anhäufung von Plasmafäden entstanden.

Andere Präparate zeigten den Mitochondrienkörper als eine Anhäufung intensiv schwarz gefärbter, körniger Fäden während das Protoplasma nahezu ungefärbt erschien und keine Struktur erkennen ließ. Das abweichende Aussehen dieser Präparate von dem der früher geschilderten führe ich hauptsächlich auf verschieden starke Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit zurück. Am schärfsten trat nämlich der Mitochondrienkörper in denjenigen Zellen zutage, die infolge Platzens der Hodenhülle außerhalb des Hodens isoliert lagen. Eine derartige Zelle zeigt Fig. 14. In der Zelle bemerkt man 2 Kerne; das Chromatin ist im Gegensatz zu dem Chromatin der innerhalb der Hodenhülle gelegenen Zellen nur schwach gefärbt. Auffallend stark ist der Mitochondrienkörper gefärbt. Er besteht aus einer Anhäufung von Bläschen, die eine intensiv schwarz gefärbte Schale und einen hellen Innenraum besitzen. Das abweichende Aussehen der isolierten Spermatocyten von den innerhalb des Hodens in ihrer Lage verbliebenen läßt sich nur durch das stärkere Einwirken der Konservierungsflüssigkeit auf jene erklären, da sowohl Farb- wie Differenzierungslösung auf alle Zellen des Schnittpräparates gleichmäßig einwirken. Während also in den isolierten Zellen das Chromatin überfixiert ist, so daß seine Strukturverhältnisse an Deutlichkeit eingebüßt haben, hat sich die stärkere Fixierung als vorteilhaft in Bezug auf die Darstellung des Mitochondrienkörpers erwiesen.

Der dünne Chromatinfaden, der als ein gewundener Knäuel den Inhalt des Spermatocytenkernes durchsetzte, nimmt weiterhin an Dicke zu und zeigt eine Zusammensetzung aus lauter perlschnurartig hintereinander gereihten Körnern. Die Zahl der kompakten Chromosomen, welche nicht in feine Fäden aufgelöst sind, hat in den meisten Zellen bis auf eins abgenommen und es hat den Anschein, als ob dieses durch Verschmelzung zweier Chromosomen entstanden sei. In weniger intensiv gefärbten Präparaten, besonders bei Färbung mit Methylenblau oder mit Safranin läßt dieses nucleolusähnliche Chromosom in seinem Innern 2—3 Vakuolen erkennen; das Chromosom entspricht dem „Chromatinnucleolus", der von verschiedenen Autoren bei Insekten beschrieben wurde. In denjenigen Präparaten, die nach der Safranin-Gramschen Methode gefärbt sind, zeigt der „Chromatinnucleolus" rote Farbe und unterscheidet sich hierdurch von dem übrigen braunviolett gefärbten Chromatin.

Die Chromatinfaden nimmt stetig an Dicke zu und verkürzt sich hierbei zu gleicher Zeit, bis schließlich an ihm eine Längsspaltung sichtbar wird. Nach erfolgter Längsspaltung tritt eine Segmentierung des Fadens in mehrere kürzere Fadenstücke ein, die Abspaltung sämtlicher Fäden tritt jedoch nicht zu gleicher Zeit ein, einzelne segmentierte Stücke haben bereits weitere Veränderungen erlitten, bevor die Segmentierung sämtlicher Teilstücke erfolgt ist. Die beiden durch die Längsspaltung entstandenen Fadenhälften laufen meist parallel nebeneinander her, gelegentlich entfernen sie sich auch an einer Stelle, so daß hier eine ringförmige Ausbuchtung entsteht (Fig. 60 b).

Nach erfolgter Segmentierung liegen die Segmente als Doppelfäden im Kernraum, ihre Zahl beträgt die Hälfte der Chromosomenzahl in den Spermatogonien. Bald darauf tritt an den Fäden Verkürzung und Verdickung ein, wobei die voneinander getrennten Fadenhälften sich wieder aneinander legen, so daß die Längsspaltung nicht mehr zu erkennen ist. Zu gleicher Zeit tritt eine Krümmung der Fäden ein, wobei sie teils U-förmige, teils winklige Gestalt annehmen (Fig. 17, 18, 60).

Sobald an den Fäden die Krümmung auftritt, macht sich in der Mitte fast eines jeden Fadens eine quere Einschnürung bemerkbar, durch die derselbe in zwei an den Enden miteinander in Verbindung stehende Teilfäden segmentiert wird. Diese Sonderung der Chromatinfäden in zwei Hälften läßt sich von nun an in fast sämtlichen Stadien der weiteren Entwickelung nachweisen, oft sind die beiden Teilsegmente fast ganz voneinander abgesetzt und nur durch eine schmale Chromatinbrücke miteinander verbunden.

Die anfangs angedeutete Längsspaltung teilte den Chromatinfaden in zwei gleichartige Hälften, sie entspricht dem Typus der Aequationsteilung nach Weismann. Die späterhin angedeutete Querteilung läßt erkennen, daß jeder Faden aus 2 an den Enden miteinander verbundenen Chromosomen besteht. Der ganze Faden setzt sich also aus 4 Chromatinelementen zusammen, er entspricht einer sog. Vierergruppe. Obwohl also die Zahl der im Kern vorhandenen Fäden nur die Hälfte der Normalzahl beträgt, so ist diese Reduktion in Wirklichkeit nur eine scheinbare, da jeder einzelne Faden aus 2 Chromosomenindividuen besteht. Bezeichnet man diese beiden Chromosomen mit a und b, so kommt dem längsgespaltenen Faden die Formel $\frac{a \mid b}{a \mid b}$ zu.

Nachdem nun die Knickung der Fäden an der Stelle der Querteilung immer weiter fortgeschritten ist, liegen die beiden je einem Chromosom entsprechenden Fadensegmente schließlich parallel nebeneinander. Weiterhin treten auch die beiden freien Fadenenden miteinander durch eine Chromatinbrücke in Verbindung, so daß die Form eines Ringes entsteht. Durch die weiter fortschreitende Verdichtung des Chromatins und die hiermit verbundene Verkürzung und Verdickung der Chromosomen nimmt jedes derselben die Gestalt einer Kugel an; jetzt schwindet auch der Zwischenraum, der die beiden Chromosomen trennte, und die beiden kugelförmigen Chromosomen bilden zusammen eine kompakte Figur von der Gestalt einer Semmel (Fig. 19 u. 60). Diese Semmelform bildet das Endprodukt der Umwandlung der Vierergruppen; sämtliche Vierergruppen nehmen diese Gestalt an, durch welche ihre Doppelnatur schon äußerlich zum Ausdruck kommt. Es beschränkt sich also die Chromatinverdichtung nur auf die einzelnen Chromosomenindividuen, welche nun parallel nebeneinander liegen, niemals beobachtete ich, daß die beiden Chromosomen zu einem einheitlichen Klumpen verschmolzen wären.

Es wurde bereits die Eigentümlichkeit des Chromatins hervorgehoben, sich in einzelne kugelförmige Teile zu gliedern, so daß infolgedessen der Chromitinfaden ein rosenkranzähnliches Aussehen annahm. Diese Gliederung des Chromatins wird bei zunehmender Verdichtung desselben undeutlicher. In einzelnen Fällen läßt sich jedoch an den ringförmigen Vierergruppen eine nahezu regelmäßige Gliederung in 4 Abschnitte beobachten, so daß eine Aehnlichkeit mit den Vierergruppen entsteht, die als charakteristisch für verschiedene Insektenarten gelten und die z. B. nach vom Rath in den Spermatocyten von Gryllothalpa regelmäßig in Erscheinung treten. Eine derartige Gliederung der Vierergruppen in 4 kuglige Abschnitte ist jedoch bei Forficula nur ausnahmsweise zu beobachten, und keineswegs entspricht, wie die Entwickelung der Vierergruppen lehrt, jeder kuglige Abschnitt einem Chromatinelement.

Während also anfangs jede Vierergruppe die Zusammensetzung $\frac{a \mid b}{a \mid b}$ besaß, kommt ihr nach erfolgter Umbiegung die Formel $\frac{\frac{a}{a}}{\frac{b}{b}}$ zu. Die 1. Reifungsteilung führt nun die voll-

kommene Trennung der beiden Chromosomenindividuen $\frac{a}{a}$ und $\frac{b}{b}$ herbei, sie ist also eine Reduktionsteilung im Sinne von Weismann. Im Gegensatz hierzu ist die 2. Reifungsteilung, welche die bereits durch die Längsspaltung des Fadens angedeutete Teilung eines Chromosomenindividuums in zwei gleichwertige Hälften wirklich vollzieht, eine Aequationsteilung. — Da die Reduktions- der Aequationsteilung zeitlich voraufgeht, so ist dieser Teilungsmodus als Präreduktionsteilung zu bezeichnen.

Bereits von verschiedenen Autoren ist an den von ihnen untersuchten Objekten gefunden worden, daß die Reduktionsteilung der Aequationsteilung voraufgeht. Ich erwähne z. B. die Befunde von Montgomery[1]) bei Peripatus. Bei diesem Tier kommt nach dem genannten Autor die Entstehung ringförmiger Vierergruppen ebenfalls durch Umbiegung zweier an den Enden miteinander verbundenen, längsgespaltenen Chromosomen zu stande. Die erste Reifungsteilung führt dann gleichfalls zu einer Trennung der Einzelchromosomen, während die zweite Reifungsteilung im Sinne einer Aequationsteilung verläuft.

Sinéty wendet in seiner Abhandlung „Recherches sur les Plasmes“ seine Aufmerksamkeit auch der Vierergruppenbildung bei Forficula auricularia zu. Dieser Autor gelangt jedoch zu einem Resultat, das von dem oben geschilderten abweicht.

Auch Sinéty beobachtete die Ringform der Vierergruppen bei Forficula, ferner bei Orphania denticauda, Stenobothrus parallelus, Oedipoda minuta. Bei den letztgenannten Tieren beschreibt Sinéty eingehend die Entstehung der Ringe, er erklärt sie durch die Längsspaltung des Chromatinfadens, dessen Spalthälften an den Enden miteinander in Verbindung bleiben. Dieser Längsspaltung folgt nach Sinéty eine zweite, das Resultat ist ein Doppelring, dessen Längsspaltung durch die Kondensation des Chromatins wieder schwindet. Bei Forficula wurde die Entstehung der Ringform von diesem Forscher nicht näher studiert; wegen der Aehnlichkeit der ringförmigen Vierergruppen bei Forficula, Stenobothrus, Orphania und Oedipoda nimmt jedoch Sinéty auch

1) Montgomery, Th. H., The spermatogenesis of Peripatus Balfouri up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie u. Ontog., Bd. XIV, 1900.

für Forficula denselben Enstehungsmodus, nämlich doppelte Längsspaltung, an. Man beachte das Schema Fig. 62 A.

Ebenso wie die Ringform führt Sinéty die Form der spitzwinkligen Vierergruppen auf die 1. Längsspaltung zurück; nach erfolgter Längsspaltung sollen die entstandenen Hälften an dem einen Ende miteinander in Verbindung bleiben, an dem anderen auseinanderweichen, worauf dann eine zweite Längsspaltung erfolgt.

Auch nach meinen Ergebnissen tritt, wie bereits oben geschildert wurde, die Ringform der Vierergruppen auf. Diese Ringe sind zwar Doppelringe, ihre Längsspaltung entspricht jedoch der 1. Längsspaltung Sinétys, die bereits vor der Segmentierung des Fadens zu beobachten war und späterhin wieder undeutlich wurde. Außer der genannten Längsspaltung wurde eine zweite von mir nicht beobachtet. Allerdings treten auch gelegentlich infolge der Längsspaltung der Fäden, wie bereits angegeben wurde, vorübergehend ringähnliche Formen auf, nach der Umbiegung der Fäden schwinden jedoch die angedeutete Längsspaltung und diese teilweise angedeutete Ringbildung. Die vollkommen ausgebildeten Ringe sind nicht infolge der ersten Längsspaltung entstanden, sondern durch Umbiegung des längsgespaltenen Fadens, dessen Längsspaltung bei Beginn der Krümmung wieder schwand; bliebe sie in einzelnen Fällen noch bestehen, so würde dies noch nicht zur Annahme einer zweiten Spaltung berechtigen. Auch die von Sinéty zur Darstellung gebrachten Vierergruppen könnten durch Umbiegung eines längsgespaltenen Fadens entstanden sein, wobei einige derselben an der Biegungsstelle eine Durchbrechung erlitten haben müßten, eine Ansicht, die auch von Korschelt und Heider[1]) geltend gemacht wird. Die Reihenfolge in der weiteren Umwandlung der Vierergruppen ergibt sich aus dem Grade der Chromatinverdichtung, die allmählich zunimmt. Ordnet man die einzelnen Vierergruppen nach diesem Grundsatze den aufeinanderfolgenden Perioden entsprechend an, so ergibt sich die in Figur 60 dargestellte Reihenfolge, deren einzelne Gruppen möglichst naturgetreu wiedergegeben sind. Den Angaben Sinétys entsprechend, müßten spitzwinklige Vierergruppen auftreten, die in Bezug auf ihre Länge insgesamt der doppelten Länge des geraden Fadens und in Bezug

1) Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena 1903.

auf ihre Dicke der halben Dicke des Fadens entsprechen. Nun zeigen jedoch alle Vierergruppen von spitzwinkliger Form bereits starke Chromatinverdichtung, woraus hervorgeht, daß sie bereits sämtlich von ihrem Ausgangspunkt der Entwickelung, dem geraden Faden aus eine längere Periode der Umwandlung durchgemacht haben. Im Gegensatz zu den spitzwinkligen Vierergruppen sind die stumpfwinkligen und schwach gekrümmten länger und schmäler, an ihnen ist höchstens erst geringe Chromatinverdichtung vorhanden, und teilweise auch die Längsspaltung noch sichtbar, sie gehen also den spitzwinkligen Vierergruppen zeitlich voraus.

Wie auffällig die Krümmung der Fäden bei Forficula in Erscheinung tritt, dafür sprechen Angaben von Carnoy, welcher einige Stadien aus der Spermatogenese von Forficula kurz beschreibt. Dieser Autor erwähnt als ein häufiges Vorkommnis in den Spermatocyten U-förmig gekrümmte Stäbe, die nach seiner Auffassung durch Umbiegung der geraden Stäbe entstanden sind.

In ähnlicher Weise wie Sinéty die Entstehung der Ringe in seiner Abhandlung „Recherches sur les Plasmes" schildert, findet dieselbe nach vom Rath bei Gryllotalpa statt[1]). Auch hier entstehen die Ringe dadurch, daß die Fadenhälften in der Mitte auseinanderweichen und an den Enden miteinander in Verbindung bleiben. Eine zweite Längsspaltung findet jedoch bei Gryllotalpa nicht statt, sondern ähnlich wie bei Forficula eine Querspaltung an der Lötstelle der beiden Chromosomen. Da nun bei Gryllotalpa die beiden Spalthälften der Chromosomen dauernd voneinander getrennt bleiben, so gliedert sich der Chromatinring in 4 kugelförmige Abschnitte. Die auf diese Weise entstandenen Formen besitzen eine äußerliche Aehnlichkeit mit einzelnen bei Forficula vorübergehend auftretenden Vierergruppen, deren innere Zusammensetzung jedoch, wie oben geschildert, eine andere ist.

Während die Vierergruppen bei Forficula zuletzt sämtlich einen zweigliedrigen Bau zeigen, bestehen sie bei Gryllotalpa aus 4 einander im Aussehen gleichenden Kugelabschnitten, so daß also hier nicht mit Sicherheit zu entscheiden ist, welche Chromosomen bei den Reifungsteilungen voneinander getrennt werden, ob also die Teilungen nach dem Typus der Prä- oder Postreduktion verlaufen.

---

1) vom Rath, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XL, 1892.

Es wurde bereits das Vorkommen eines sog. „Chromatinnucleolus“ im Knäuelstadium der Spermatocyten erwähnt. Sobald die Vierergruppenbildung einsetzt, schwinden die Vakuolen in diesem Gebilde und statt dessen treten helle Trennungslinien in seinem Innern auf, welche eine Gliederung in 3—4 Abschnitte herbeiführen. Weiterhin nimmt dann auch der „Chromatinnucleolus“ die Semmelform der übrigen Vierergruppen an. Da jetzt auch die letzteren in ihrem Verhalten gegenüber der Safranin-Gramschen Methode keine Abweichung von dem „Chromatinnucleolus“ zeigen, so ist derselbe beim Eintritt in die 1. Reifungsteilung nicht mehr von den übrigen semmelförmigen Chromatingebilden zu unterscheiden.

Die 1. Reifungsteilung.

Sobald sich die typische Semmelform der Vierergruppen ausgebildet hat, liegen dieselben regellos im Kernraum zerstreut. Der Mitochondrienkörper hat von dem Zeitpunkt der Segmentierung des Chromatinfadens an in Bezug auf den Umfang immer mehr abgenommen dadurch, daß ein Teil desselben sich um den Kern gelegt hat. Bei Beginn der 1. Reifungsteilung sammeln sich die Vierergruppen im Zentrum des Kernes an, die Mitochondrien legen sich in gleichmäßiger Schicht um seine Peripherie. Nun bilden sich von zwei entgegengesetzten Seiten der Zelle aus dem Protoplasma die Polstrahlungen aus. Sobald die Kernmembran zu schwinden beginnt, bemerkt man, daß von den beiden entgegengesetzten Enden der Vierergruppen, die sich jetzt gleichmäßig in einer Ebene nebeneinander gelagert haben, nach den Polen zu Fäden ausgehen. Die Bildung der Fäden beginnt an ihrer Ansatzstelle an die Vierergruppe und setzt sich nach den Polen zu weiter fort, die Substanz der Zugfäden entstammt wahrscheinlich dem Linin; man bemerkt nämlich die Bildung der Fäden von den Vierergruppen aus, ehe die Kernmembran noch vollkommen aufgelöst ist. Schließlich schwindet die Kernmembran ganz und an den Polen werden die Zentralkörper deutlich sichtbar; die Zugfäden, die sich von ihnen nach den Vierergruppen zu erstrecken, bilden in ihrer Gesamtheit die achromatische Spindelfigur, um die sich die Mitochondrien herumlegen, gewissermaßen eine sekundäre, die primäre Spindel umhüllende Spindel bildend. Das Aussehen der Mitochondrien schwankt auch in den Mitosen je nach der angewandten Behand-

lungsmethode. Einzelne Spermatocyten zeigen die Mitochondrien als intensiv schwarz gefärbte Fäden vom Aequator polwärts verlaufend, indem sie sich teilweise an den Polen wieder umbiegen und wiederum äquatorwärts zurücklaufen (Fig. 22). Andere Spermatocyten wiederum zeigten die Mitochondrien als undifferenziertes Fadenwerk. Derartige Präparate können allerdings über das Verhalten der Mitochondrien in den Mitosen zu falschen Schlüssen Veranlassung geben, und es erklären sich hieraus die Ansichten der Autoren, welche von einer Beteiligung der Mitochondrien am Aufbau der Zugfasern sprechen. Nach den von mir gefundenen Resultaten beteiligen sich die Mitochondrien an der Bildung der Zugfäden nicht; vielmehr bilden die Mitochondrien die Umhüllung der aus den Zugfasern bestehenden Spindel in der Art, wie es von Meves lür Paludina und Pygera beschrieben wurde.

Betrachtet man die Aequatorialplatte von der Polseite der Spindel, so ist man im stande, die Zahl der Vierergruppen mit voller Sicherheit festzustellen. Ihre Zahl ist nicht in allen Spermatocyten dieselbe. Weitaus in der Mehrzahl der Fälle kommen Spermatocyten mit 13 Vierergruppen vor. Dieselben sind als Abkömmlinge der Spermatogonien mit 26 Chromosomen aufzufassen, da auch die letzteren sich unter allen Spermatogonien in der großen Mehrzahl befinden. In 3 Cysten eines Hodens betrug die Zahl der Vierergruppen nur 12 in sämtlichen Spermatocyten dieser Cysten, während sich in 2 anderen Cysten dieses Hodens durchweg 13 Vierergruppen vorfanden; es läßt sich dieser Befund damit in Zusammenhang bringen, daß in einigen Spermatogonien nur 24 Chromosomen vorhanden waren (vergl. p. 147).

Im Gegensatz hierzu fanden sich in 2 Cysten eines anderen Hodens 14 Vierergruppen in der Aequatorialplatte der 1. Reifungsteilung, in den übrigen Cysten dieses Hodens 13 Vierergruppen, dementsprechend müßten in den Spermatogonien dieses Hodens 28 und in anderen Cysten 26 Chromosomen vorhanden gewesen sein. Da jedoch sämtliche Zellen dieses Hodens die Keimperiode bereits überschritten hatten, so war die Chromosomenzahl der Spermatogonien nicht zu ermitteln.

Die Zahl der Vierergruppen war in allen Spermatocyten einer Cyste dieselbe, was sich daraus erklärt, daß alle Sexualzellen einer Cyste sich von einer Spermatogonie herleiten. Die Verschiedenheit in der Chromosomenzahl der Cysten eines Hodens muß also bereits auf die ersten Teilungen der Urgenitalzelle zurückzuführen sein.

Sinéty gibt die Zahl der Chromosomen auf 24 in den Spermatogonien und 12 in den Spermatocyten an, Spermatocyten von 13 und 14 Chromosomen wurden von Sinéty nicht beobachtet. Wie sich aus dem weiteren Verlauf der Reifungsteilungen ergibt, ist das Plus von 1 und 2 Chromosomen auf Rechnung eines, bezw. zweier Chromosomen von abnormer Funktion, der sog. accessorischen Chromosomen, zu setzen.

Carnoy gibt die Zahl der Chromosomen in den Spermatocyten auf 10—14 an, was wohl daraus zu erklären ist, daß einige Chromosomen sich gelegentlich deckten und infolgedessen übersehen wurden.

La Valette fand wie Sinéty durchweg 12 Chromosomen in den Spermatocyten 1. Ordnung, in den Teilprodukten derselben fand jedoch La Valette, abweichend von Sinéty, 12—14 Chromosomen.

Was die Größenverhältnisse der Vierergruppen betrifft, so bestehen unter denselben ebenso wie unter den Chromosomen der Spermatogonien nicht unbedeutende Verschiedenheiten. In den Spermatocyten mit 13 Vierergruppen findet man 9 große, 3 kleine und eine mittelgroße Vierergruppe. Der Dickendurchmesser der großen Vierergruppen beträgt ungefähr 1,4 μ, der der kleinen 0,9 μ. Diese Größenverhältnisse entsprechen denen der Chromosomen in den Spermatogonien (vergl. p. 147).

Eine eigenartige Differenz in der Chromosomenzahl der Spermatocyten wird durch die häufig vorkommenden Riesenzellen herbeigeführt. Derartige Riesenspermatocyten besitzen im Ruhestadium 2 nebeneinander gelegene Kerne, deren jeder einen Mitochondrienkörper an seiner Peripherie aufweist (Fig. 14). Während der 1. Reifungsteilung konnte die Gesamtzahl der Vierergruppen festgestellt werden, sie betrug in einigen Riesenspermatocyten 24, in anderen 26.

Die in den verschiedenen Spermatocyten auftretenden Vierergruppen betragen also an Zahl 12, 13, 14 und ferner das Doppelte dieser Zahlen.

Bei der 1. Reifungsteilung wird die Durchtrennung der beiden zusammenhängenden Chromosomen einer jeden Vierergruppe wirklich durchgeführt. Die beiden auseinanderweichenden kugelförmigen Hälften jeder Vierergruppe stellen je ein Chromosomenindividuum dar, dessen früher angedeutete Spaltung jetzt unsichtbar ist. In den Spermatocyten II. Ordnung ist also nur noch die Hälfte der

Chromosomenindividuen vorhanden, und es stellt die 1. Reifungsteilung, wie bereits oben erwähnt wurde, eine Reduktionsteilung dar (vergl. oben p. 153).

Fig. 25 zeigt eine Spermatocyste im Diasterstadium der 1. Reifungsteilung aus einer Cyste, deren Spermatocyten sämtlich 13 Vierergruppen besitzen. Auch bei der in Rede stehenden Zelle sind die beiden Chromosomen jeder Vierergruppe nach den entgegengesetzten Polen zu auseinander gewichen. Ein auffallendes Verhalten zeigt nur ein Chromosomenpaar, bei dem die Durchschnürung noch nicht völlig vor sich gegangen ist und das infolgedessen hinter den übrigen Chromosomen in der Bewegung zurückgeblieben ist. Da sich in Spermatocyten mit 12 Vierergruppen kein derartiges abnormes Chromosomenpaar findet, in Spermatocyten mit 13 Vierergruppen jedoch stets ein solches Paar und in Zellen mit 14 Vierergruppen stets 2 abnorme Chromosomenpaare vorhanden sind, so geht daraus hervor, daß sich bei der Teilung stets 12 Vierergruppen normal verhalten, daß jedoch die 13. und 14. Vierergruppe in physiologischer Beziehung ein von den übrigen abweichendes Verhalten zeigen. Derartige abnorme Chromosomen sind bei verschiedenen Insekten beschrieben worden, man hat sie, wie bereits erwähnt, mit dem Namen „accessorische Chromosomen“ belegt. Montgomery[1]) hat für das accessorische Chromosom den Namen „Chromatinnucleolus“ gewählt, da sich dasselbe nach seinen Untersuchungen teils wie ein Nucleolus, teils wie ein Chromosom verhält. Dieselben Eigenschaften zeigt das accessorische Chromosom nach Sinéty bei Orphania denticauda. Auch bei Forficula war, wie oben erwähnt wurde, im Knäuelstadium der Spermatocyten ein „Chromatinnucleolus“ festzustellen; derselbe entwickelte sich späterhin zu einer semmelförmigen Vierergruppe. Dieses Gebilde war, wie erwähnt, in den meisten der untersuchten Spermatocyten vorhanden und durch Verschmelzung zweier Chromosomen im Knäuelstadium entstanden.

Da in den Spermatocyten einzelner Cysten außer den beiden im Knäuelstadium sich vereinigenden Chromosomen noch ein oder zwei weitere kompakte Chromosomen vorhanden waren, so ist anzunehmen, daß diese dem in einzelnen Cysten zu beobachtenden zweiten accessorischen Chromosom entsprechen. Die aus dem „Chromatinnucleolus“ hervorgegangene Vierergruppe läßt sich

1) Montgomery, Th. H., Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1901.

während der Mitose zwar nicht von den übrigen Vierergruppen unterscheiden, doch läßt die Aehnlichkeit mit den von den genannten Autoren gegebenen Darstellungen es als sicher erscheinen, daß die accessorischen Chromosomen aus den „Chromatin-Nukleoli" entstanden sind.

Die 2. Reifungsteilung.

Nachdem die 1. Reifungsteilung vollzogen ist, gehen die Spermatocyten in ein kurzes Ruhestadium über. Der Längsdurchmesser ihres ovalen Kerns beträgt ungefähr 9 μ, es hat also der Kern gegenüber den Spermatocyten 1. Ordnung von 12 μ Durchmesser um die Hälfte seines Volumens abgenommen, das Verhältnis seiner Größe zur Zahl der Chromosomen ist demnach dasselbe geblieben.

In den ruhenden Spermatocyten 2. Ordnung liegen die Chromosomen regellos im Kern zerstreut, sie bilden kompakte Klumpen von ungefähr würfelförmiger Gestalt (Fig. 26 u. 27).

Die Mitochondrien haben im Verlauf der 1. Reifungsteilung eine Durchschnürung in der Aequatorgegend erlitten und liegen nun im Ruhestadium wieder als umschriebene Anhäufung neben dem Kern. In einzelnen Spermatocyten nehmen sie vor Beginn der 2. Reifungsteilung eine deutliche Spindelfigur an; an den Polen der Spindel liegt je ein schwarzes Körnchen, welche vermutlich die Centrosomen darstellen. Die anfangs neben dem Kern gelegene Mitochondrienspindel nähert sich dem Kern immer mehr und umgibt ihn schließlich ringsum. Sobald nun die Kernmembran geschwunden ist, sieht man die beiden Centralkörper, zwischen denen sich die Mitochondrienspindel ausdehnt und im Zentrum derselben die Chromosomen sozusagen auf einem Haufen unregelmäßig durcheinander liegend; die Zugfäden sind noch nicht ausgebildet. In einem späteren Stadium sieht man alsdann die Zugfäden von den in einer Ebene nebeneinander liegenden Chromosomen nach den Centrosomen verlaufend und die Gestalt einer Spindel bildend, die von der Mitochondrienspindel rings umgeben wird (Fig. 28—30).

Toyama[1]) beschreibt in den Spermatocyten von Bombyx mori eine neben dem Kern gelegene Spindel, bei der es sich vermutlich

1) Toyama, K., On the spermatogensis of the silk worm. Bull. Imp. Coll. Agricult., Vol. II, 1894.

um eine Mitochondrienspindel handelt; aus dieser Spindel gehen nach Toyama die Zugfäden hervor. Eine Beteiligung der Mitochondrien am Aufbau der Zugfäden ist von mir bei Forficula niemals beobachtet worden.

Die Zahl der Chromosomen beträgt in der Aequatorialplatte der Spermatocyten 2. Ordnung 12, 13 und 14, in den Riesenzellen das Doppelte dieser Zahlen; die in einer Cyste vorhandenen Spermatocyten weisen in der Aequatorialplatte der 1. wie der 2. Reifungsteilung dieselbe Chromosomenzahl auf. Fig. 33 zeigt eine Riesenspermatocyte in der 2. Reifungsteilung mit 2 Aequatorialplatten, deren jede 13 Chromosomen besitzt, Fig. 32 eine derartige Zelle von der Aequatorialseite her. In anderen Riesenspermatocyten wiederum findet man die Chromosomen beider Kerne in einer Aequatorialplatte beisammen liegend.

Fig. 31 zeigt das Diasterstadium einer Spermatocyte, die aus einer Cyste, deren Spermatocyten je 14 Chromosomen besitzen, stammt; man bemerkt in derselben die beiden accessorischen Chromosomenpaare, deren Hälften teilweise noch miteinander in Verbindung stehen.

Die Zerlegung in ihre beiden Hälften macht sich bei den einzelnen Chromosomen während der 2. Reifungsteilung zunächst durch das Auftreten einer hellen Zone in ihrer Mitte geltend; bereits bei Beginn der Vierergruppenbildung war diese Trennung der beiden Chromosomenhälften angedeutet, und zwar durch die Längsspaltung des Chromatinfadens. Jetzt wird die Trennung durch das Auseinanderweichen der Chromosomen wirklich vollzogen. Diese Teilung ist also, da durch sie die Chromosomen in ihre Hälften zerlegt werden, eine Aequationsteilung, und jede der Spermatiden erhält, da auch das accessorische Chromosom sich wiederum teilt, ebensoviel Chromosomen als in den Spermatocyten 2. Ordnung vorhanden waren. Alle 4 aus einer Samenmutterzelle (Spermatocyt 1. Ordnung) hervorgegangenen Spermatiden besitzen demnach dieselbe Chromosomenzahl. Da sich nun in den verschiedenen Cysten Spermatocyten mit 12, 13 und 14 Chromosomen vorfinden, so müssen auch in den verschiedenen Spermatozoen 12, 13 und 14 Chromosomen vorhanden sein. Diese Verschiedenheiten werden durch das Auftreten der accessorischen Chromosomen hervorgerufen. In den Riesenspermatozoen findet sich dementsprechend das Doppelte dieser Chromosomenzahlen.

Was die Bedeutung des accessorischen Chromosoms betrifft, so erscheint die Vermutung von Mc Clung, daß es von Einfluß auf die Bestimmung des Geschlechts sei, unwahrscheinlich, da ja 3 verschiedene Kategorien von Spermatozoen bei dem vorliegenden Objekt durch dasselbe entstehen. Vielmehr erscheint die Hypothese von Paulmier[1]) wahrscheinlicher, nach der die accessorischen Chromosomen Rudimente früherer normaler Chromosomen darstellen. Ebensowenig wie Artcharaktere sich im Laufe der Zeiten immer konstant erhalten, ebensowenig bleibt auch die Zahl der Chromosomen bei jeder Art stets konstant. Es erscheint somit die Annahme berechtigt, daß die Spermatozoen von Forficula früher 14 Chromosomen besaßen, eine Zahl, die jetzt auf 12 verringert ist. Die beiden Chromosomen, um welche die Verringerung erfolgt ist, haben sich als accessorische Chromosomen noch teilweise weiter erhalten, und zwar finden sich beide Chromosomen nur noch in wenigen Zellen, in den meisten findet sich noch ein Chromosom und in einigen Zellen gar kein accessorisches Chromosom mehr. — Bei den von Sinéty untersuchten Forficula-Exemplaren waren bereits sämtliche accessorische Chromosomen geschwunden, so daß dieser Autor in den Spermatogonien stets 24 und in den Spermatocyten 12 normale Chromosomen vorfand.

Die Umwandlung der Spermatide.

Nachdem im Anschluß an die 2. Reifungsteilung die Durchschnürung der Spermatocyten 2. Ordnung stattgefunden hat, beginnt die letzte Periode der Spermatogenese, die Umbildung der durch die letzte Teilung entstandenen Spermatide zum Spermatozoon (Fig. 34—59).

Im Zentrum der jungen Spermatide sieht man die Chromosomen zu einem Haufen zusammengeballt, neben dem auf der Polseite der Zelle 2 Centrosomen liegen. Auf der Gegenpolseite liegen die Mitochondrien, sie stellen einen einheitlichen Körper, der noch deutlich seine Zusammensetzung aus Fäden erkennen läßt, den Mitochondrienkörper der Spermatide, den Nebenkern nach Bütschli, dar. Neben dem Mitochondrienkörper liegen das Mitosoma, sowie ein oder zwei mit Eisenhämatoxylin intensiv

1) Paulmier, F. C., The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. Morph. Suppl., Vol. XV, 1899.

schwarz färbbare Körner. Diese Körner erhalten sich noch längere Zeit während der Umwandlungsperiode, sie liegen dem Mitochondrienkörper stets dicht an und stellen vermutlich Ueberbleibsel der Plasmakörner dar, aus denen die Mitochondrien in den Spermatocyten entstanden. Das Mitosoma schwindet im weiteren Verlauf der Spermatogenese ganz, ohne eine Beteiligung am Aufbau des Samenfadens erkennen zu lassen.

Nachdem sich die Kernmembran neugebildet hat, weichen die Chromosomen, die vorher zu einem Klumpen zusammengeballt lagen, wieder auseinander und zerstreuen sich über den Raum des Kerns. An den einzelnen Chromosomen tritt nun, wie es in den Uebergangsstadien von Spermatogonien zu Spermatocyten der Fall war, eine allmähliche Auflösung ein. Hierbei verteilt sich die chromatische Substanz gleichmäßig über das Lininnetz in Form kleiner Körnchen, nur an einer Stelle erhält sich noch ein nucleolusähnlicher Klumpen für längere Zeit.

Der Durchmesser des Spermatidenkernes beträgt in Kernen von normaler Größe 6—7 μ, in den Riesenkernen, die die doppelte Chromosomenzahl enthalten und durch Verschmelzung zweier Kerne während der Reifungsteilungen entstanden sind, 9 μ.

Der Mitochondrienkörper hat sich zu einem kugeligen Gebilde geformt, das die Struktur eines Maschenwerks zeigt, das Maschenwerk wird durch die Wandungen kleiner Bläschen gebildet (Fig. 36).

Zwischen Kern und Mitochondrienkörper tritt jetzt das vermutlich aus dem Centrosom entstandene Endknöpfchen in Erscheinung, welches zur Bildung eines Achsenfadens führt, der vom Endknöpfchen ausgehend das Protoplasma durchsetzt (Fig. 36 u. 37).

Während nach Abschluß der 2. Reifungsteilung die Spermatiden regellos in der Cyste verteilt lagen, beginnen jetzt sämtliche Kerne der Spermatiden sich einem in der Cystenwand gelegenen Cystenkern zuzuwenden, während der Achsenfaden in einer diesem Cystenkern entgegengesetzten Richtung auswächst.

Die äußere Vakuolenzone des Mitochondrienkörpers nimmt weiterhin an Größe zu, die Scheidewände zwischen diesen Bläschen schwinden bis auf eine geringe Anzahl und es entsteht schließlich an der Peripherie des Mitochondrienkörpers ein Hohlraum, der ähnlich, wie es von Meves bei Pygera beobachtet wurde, durch wenige Scheidewände in einzelne Kammern zerlegt wird. In diesen peripheren Hohlraum des Mitochondrienkörpers senkt sich nun der Achsenfaden ein und verläuft an der Innenseite der Außenlamelle des Hohlraumes. Zu gleicher Zeit tritt eine Streckung

des Mitochondrienkörpers ein, sowie des gesamten Cytoplasmas. Der Mitochondrienkörper nimmt hierbei Spindelform an, wobei die dem Kern zugewandte Spitze der Spindel mit dem Kern in Verbindung bleibt. In diesem Stadium sieht man statt des einen Endknöpfchens deren zwei, von denen jedes einen Achsenfaden entsendet; beide Achsenfäden laufen eine Zeitlang in schlangenförmiger Windung parallel nebeneinander, um sich im weiteren Verlauf zu einem zu vereinen. Fig. 38 zeigt den langgestreckten Mitochondrienkörper in der Längsansicht, Fig. 39 im Querschnitt. Letztere Figur zeigt als innere kreisförmige Zone den zentralen Teil des Mitochondrienkörpers, um den sich der periphere Hohlraum des letzteren, der nur von einigen Scheidewänden durchsetzt ist, herumlegt. An der äußeren Wand des Hohlraumes liegen die beiden parallelen Achsenfäden, die wegen ihrer schlangenförmigen Windung auf dem Querschnitt halblängs getroffen sind. Die äußerste Zone bildet das Cytoplasma, das den Mitochondrienkörper rings umgibt und wabenförmige Struktur besitzt.

Die Teilung des Mitochondrienkörpers in 2 Teile, die von La Valette bei Forficula beobachtet wurde, konnte ich an den von mir untersuchten Objekten nicht feststellen. La Valette behauptet ferner, daß der Mitochondrienkörper sich in einen Faden ausziehe; nach meinen Befunden geht jedoch der Achsenfaden stets vom Endknöpfchen aus, ohne anfangs mit dem Mitochondrienkörper in Verbindung zu stehen.

Der Mitochondrienkörper entfernt sich nun immer mehr vom Kern, bleibt jedoch mit letzterem noch durch einen schmalen Stiel in Verbindung, er sondert sich also in einen vorderen schmalen, einen mittleren spindelförmigen und in einen hinteren schmalen Abschnitt; alle Abschnitte besitzen im wesentlichen dieselbe Struktur. Die zentrale Zone des Mitochondrienkörpers nimmt eine deutlich alveoläre Struktur an, sie besteht aus mehreren kugeligen Bläschen, die mit einem zentralen Hohlraum in Verbindung stehen; derselbe ist in der Längsachse des Mitochondrienkörpers gelegen.

Verfolgt man weiterhin die Beziehungen des Achsenfadens zum Mitochondrienkörper, so ergibt sich folgendes: Im vorderen und mittleren Abschnitt des Mitochondrienkörpers steht die äußere Lamelle des peripheren Hohlraumes mit dem zentralen Teil des Mitochondrienkörpers durch 2 einander gegenüberliegende Längsscheidewände in Verbindung; der Achsenfaden verläuft an der Innenseite der Lamelle, dort, wo sich die eine der Längsscheidewände an die Lamelle ansetzt (Fig. 42 a). Verfolgt man den

Mitochondrienkörper in seinem weiteren Verlauf nach dem Ende zu, so sieht man, daß die genannten Längsscheidewände ganz schwinden und der Achsenfaden dem zentralen Teil des Mitochondrienkörpers, der jetzt seine alveoläre Struktur verloren hat, dicht anliegt. Im Endabschnitt des Mitochondrienkörpers hat sich sein zentraler Teil ganz verschmälert, er umgibt den Achsenfaden als schmale Zone und durchsetzt den Hohlraum als dünne Scheidewand (Fig. 42 c). In einem weiteren Stadium der Spermatogenese ist der mittlere spindelförmige Teil des Mitochondrienkörpers bis auf einen kleinen Rest unsichtbar geworden, bis schließlich nur noch die äußere Lamelle sichtbar ist. Fig. 44 zeigt diese Lamelle, die durch eine quer verlaufende Einschnürung in 2 hintereinander gelegene Spindeln geteilt ist.

Die Umbildung der Spermatide kommt schließlich an einen Punkt, wo von dem Mitochondrienkörper nichts mehr nachzuweisen ist; man sieht im Zentrum der unausgebildeten Spermatozoengeißel den Achsenfaden, umhüllt vom Protoplasma. Wie jedoch aus obigen Darlegungen hervorgeht, ist der Achsenfaden auch noch vom Mitochondrienkörper umhüllt, und zwar beteiligen sich sowohl der zentrale Teil als auch die äußere Lamelle des Mitochondrienkörpers an seiner Umhüllung.

Die chromatische Substanz des Kerns hat sich, wenn der Mitochondrienkörper geschwunden ist, ganz in kleine Körnchen aufgelöst und erfüllt gleichmäßig den Innenraum des Kerns. Die beiden Endknöpfchen sind miteinander verschmolzen, ebenso ihre beiden Achsenfäden.

In der Spermatide finden sich jetzt bereits sämtliche Bestandteile des ausgebildeten Spermatozoons. Das Protoplasma ist am vorderen Ende des Spermatidenkerns bis auf einen kleinen Rest geschwunden, aus diesem Plasmarest entwickelt sich das Spitzenstück des Spermatozoons. Die Beteiligung irgend eines anderen Zellbestandteiles am Aufbau des Spitzenstückes, insbesondere des Idiozoms, aus dem bei vielen Tieren das Spitzenstück hervorgeht, ist von mir nicht beobachtet worden.

Der Kern der Spermatide entspricht dem Kopfe des Spermatozoons, wie weiterhin dargelegt werden soll.

Das aus der Verschmelzung der beiden Endknöpfchen (Centrosomen) hervorgegangene Knöpfchen ist zwar im ausgebildeten Spermatozoon nicht mehr nachzuweisen, entspricht aber, wie aus seiner Entwickelung hervorgeht, dem Mittelstück, welches an den Spermatozoen der Vertebraten nachzuweisen ist.

Der Achsenfaden mit seiner aus dem Mitochondrienkörper und dem Cytoplasma bestehenden Umhüllung entspricht dem Geißelteil des Spermatozoons; der von jeder Umhüllung freie Endabschnitt des Achsenfadens entspricht dem Endstück der Geißel.

Der geschilderte Entwickelungsgang bezieht sich auf Spermatiden, deren Kerne von normaler Größe sind. Eine Abweichung zeigen die bereits erwähnten Riesenspermatiden.

In diesen Riesenspermatiden, deren Kerne durch Verschmelzung zweier Kerne entstanden sind, bemerkt man dementsprechend auch 4 Endknöpfchen am hinteren Ende des Kerns, und von jedem Endknöpfchen einen Achsenfaden ausgehend. Je 2 von den Achsenfäden laufen eine Zeitlang parallel nebeneinander, um sich dann, ebenso wie es bei den normalen Spermatiden der Fall war, zu vereinen. Die beiden durch Verschmelzung je zweier Fäden entstandenen Achsenfäden laufen dann ebenfalls parallel nebeneinander, bis schließlich eine Vereinigung auch dieser Fäden erfolgt. Fig. 45 zeigt eine Spermatide mit 4 Achsenfäden in der Seitenansicht, Fig. 46a, b zeigen Querschnitte durch den Geißelteil. In Fig. 46a stehen je 2 Achsenfäden kurz vor ihrer Vereinigung; in Fig. 46b sind alle Fäden bereits vereinigt, der zentrale Teil des Mitochondrienkörpers ist bis auf einen kleinen, dem Achsenfaden dicht anliegenden Rest ganz geschwunden. Es zeigt jetzt die Riesenspermatide auf ihrem Querschnitt den Bau der normalen Spermatide.

Es kommt auch vor, daß die beiden Kerne einer Riesenspermatocyte während der Reifungsteilungen nicht miteinander verschmelzen und sich auch noch in den Spermatiden nebeneinander erhalten. Eine derartige Spermatide zeigt Fig. 49. Außerdem ist an dieser Figur beachtenswert, daß ebenso wie in der vorhergehenden Figur je 2 Endknöpfchen mit ihren dazu gehörigen Achsenfäden verschmolzen sind.

Das Vorkommen von Spermatiden mit abnorm großen Kernen wurde bereits von La Valette bei Forficula beobachtet, ohne daß jedoch dieser Autor auf dieselben näher eingegangen wäre.

In einem weiteren Stadium der Spermatogenese sieht man den anfangs kugelrunden Spermatidenkern sich in die Länge strecken, wobei er die Form eines vorn zugespitzten Ovals annimmt. Das Chromatin ist im Kernraum gleichmäßig fein verteilt, nur an der Peripherie verdichtet es sich zu einer schmalen

Zone. Läßt man bei der Färbung nach Heidenhain die Hämatoxylinlösung mehrere (ca. 12) Stunden einwirken und differenziert längere Zeit, so ist der Kern mit Ausnahme der peripheren Zone, in der die Verdichtung des Chromatins stattgefunden hat, nahezu ungefärbt. Am stärksten ist das Endknöpfchen gefärbt, das durch seine intensiv schwarze Färbung unter den Bestandteilen der Spermatide am deutlichsten hervortritt.

Der Kern streckt sich immer mehr in die Länge, seine Gestalt wird lanzettlich, auf dem Durchschnitt besitzt er die Form einer gedrungenen Spindel (Fig. 52 b). Das Endknöpfchen hat an Größe zugenommen. Mit der weiteren Längsstreckung des Kernes setzt auch eine stärkere Verdichtung des Chromatins ein, und zwar findet dieselbe jetzt nicht nur an der Peripherie des Kerns, sondern vor allem an seinem hinteren Ende statt; an einzelnen Kernen bemerkt man auch in ihrem vorderen Teil Verdichtung der chromatischen Substanz. Im Verlaufe der Chromatinverdichtung am hinteren Ende des Kerns ist eine Verschmelzung von Endknöpfchen und Kern eingetreten, so daß ersteres in seinen Umrissen undeutlich wird und zuletzt nicht mehr nachzuweisen ist.

Am vorderen Ende der Spermatide findet sich ein geringer Cytoplasmarest, derselbe besitzt die Form einer Spitze und sitzt der Kernspitze vorne auf. Das übrige Cytoplasma findet sich in der Umgebung des Achsenfadens und umgibt denselben als schmale Hülle. Eine Plasmaverbindung zwischen dem Spitzenstück und der plasmatischen Umhüllung des Achsenfadens war nicht nachzuweisen, es muß jedoch dahingestellt bleiben, ob der Kern nicht doch von einer zarten Plasmahülle umgeben ist.

Infolge weiterer Chromatinverdichtung nimmt der Kern schließlich die in Fig. 57 dargestellte Form an; seine Gesamtlänge beträgt jetzt 35 μ. Der Kern der Spermatide läßt sich jetzt in 3 Abschnitte einteilen: einen vorderen Abschnitt, der infolge totaler Chromatinverdichtung die Form einer langen gedrungenen Spitze angenommen hat; sodann in einen mittleren Abschnitt, in dem das Chromatin nur an zwei Seiten verdichtet ist, während in der Mitte keine Verdichtung erfolgt ist. Fig. 57 b stellt einen Querschnitt durch diesen Teil der Spermatide dar. Das Chromatin des Endabschnittes ist vollkommen verdichtet und mit dem Endknöpfchen in den meisten Fällen zu einem einheitlichen Ganzen verschmolzen. Nur an einigen Spermatiden läßt sich noch das Endknöpfchen nachweisen, wenn auch nicht mehr so scharf vom Kern abgesetzt wie in früheren Stadien.

Das cytoplasmatische Spitzenstück der Spermatide besitzt jetzt die Form eines langen schmalen Fadens, seine Länge betrug z. B. in einer Spermatide 5 μ. Infolge seines zarten Baues war jedoch das Spitzenstück nicht an allen Spermatiden nachzuweisen. — Die Bedeutung des Spitzenstückes ist aus Fig. 58 ersichtlich. In derselben liegen die Spermatiden der Cyste mit ihrem vorderen Ende in nächster Nähe des Kernes ihrer Nährzelle und stehen mit dem Cytoplasma derselben durch das Spitzenstück in Verbindung. Das Zustandekommen dieser eigenartigen Verbindung ist nach der Ansicht vieler Autoren, wie Gilson, v. Ebner, v. Lenhossék, Peter und Grobben auf das Nahrungsbedürfnis der sich entwickelnden Spermatide zurückzuführen. Nach Peter soll der Spermatidenkern durch die starke Verdichtung des Chromatins seine Assimilationsfähigkeit einbüßen. Im Einklange mit dieser Hypothese steht es, daß die Verbindung der Nährzelle mit den Spermatiden, wie ich an sämtlichen Samenkörperbündeln feststellen konnte, erst dann eine vollkommene geworden ist, sobald die Chromatinverdichtung an allen Teilen des Spermatidenkerns eingetreten ist. Das Eindringen des Spitzenstückes der Spermatide in die Nährzelle ist wohl als chemotaktische Bewegung aufzufassen.

Die auf diese Weise entstandenen Spermatozoenbündel sind bei verschiedenen Insekten beobachtet worden. Ein derartiges Spermatozoenbündel zeigt Fig. 59. An den Spermatozoen ist nur der intensiv gefärbte, gerade gestreckte Kopfteil und der weniger intensiv gefärbte, leicht geschlängelte Geißelteil zu unterscheiden; der Achsenfaden ist jetzt nicht mehr nachzuweisen, ebensowenig das Endknöpfchen.

Die Spermatozoenbündel zeigen an ihrem vorderen Ende einen kompakten Klumpen; dieser besteht seinerseits aus einem vorderen intensiv gefärbten Teil, welcher sich offenbar aus den vorderen Enden der Spermatozoenköpfe und dem sie verbindenden Chromatin der Nährzelle zusammensetzt und ferner aus einem hinteren schwächer gefärbten Teil. Der letztere läßt die parallel verlaufenden Spermatozoenköpfe hindurchschimmern und enthält vermutlich die achromatischen Bestandteile des Nährzellenkernes.

Um eine deutlichere Unterscheidung zwischen Kopf- und Geißelteil des Spermatozoons herbeizuführen, bedient man sich mit Vorteil der mikrochemischen Chromatinreaktion. So färbt z. B. ein aus gleichen Teilen Methylenblau und Säurefuchsin bestehendes Farbstoffgemisch den basophilen Kopf des Spermatozoons blau, den acidophilen Geißelteil rot. Die Färbemethode nach Cajal ver-

leiht dem Geißelteil ebenfalls rote, dem Kopf gelbe Farbe. In der des öfteren erwähnten Methode Safranin-Gram wird der Kopf leuchtend rot, die Geißel schwach blau gefärbt.

Auch La Valette, der seine Untersuchungen nur an lebendfrischen Objekten vornahm, beschreibt in seiner Spermatogenese von Forficula die Spermatozoenbündel. Am Kopfende der Bündel bemerkte La Valette ein glänzendes Klümpchen, welches offenbar dem Rest der Nährzelle entspricht; an den einzelnen Spermatozoen unterscheidet dieser Autor einen starren, stäbchenförmigen Kopf und einen lebhaft undulierenden Faden.

Nachdem die Spermatozoen vollkommene Reife erlangt haben, lockert sich ihre Verbindung mit der Nährzelle, und man findet alsdann die einzelnen Samenfäden frei im Raume des Samenleiters.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Jena ausgeführt.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor H. E. Ziegler, für die Anregung zur Bearbeitung des vorliegenden Themas, sowie für das dem Fortgange der Arbeit dargebrachte Interesse meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Betreffs der Vergrößerung siehe die Bemerkung p. 145.

Sp Spermatogonie.
Ms Mitosoma.
Mch Mitochondrien.
Id Idiozom.
a.Chr accessorisches Chromosom.
Cy Cystenzelle.

Tafel XI.

Fig. 1. Spermatogonie von dem Protoplasma einer Cystenzelle umgeben. (Aelteste Spermatocyste.)

Fig. 2. Spermatocyste mit mehreren rosettenförmig angeordneten Spermatogonien.

Fig. 3. Spermatogonie im Stadium der Aequatorialplatte von der Aequatorialseite aus gesehen.

Fig. 4. Spermatogonie im Stadium der Aequatorialplatte von der Polseite aus gesehen.

Fig. 5. Spermatogonie, in der die Tochterchromosomen auseinander zu weichen beginnen.

Fig. 6. Spermatogonie in der Anaphase.

Fig. 7 und 8. Zwei degenerierte Spermatogonien.

Fig. 9. Kern der Cystenhülle in amitotischer Teilung (vergl. p. 146).

Fig. 10. Spermatogonie im Uebergangsstadium zur Spermatocyte.

Fig. 11. Junge Spermatocyte 1. Ordnung, in der sich die Chromosomen soeben aufgelöst haben.

Fig. 12. Spermatocyt 1. Ordnung. Das Chromatin besitzt die Form eines Fadens; die Mitochondrien erscheinen als feines, intensiv gefärbtes Netzwerk.

Fig. 13. Spermatocyt 1. Ordnung im Knäuelstadium.

Fig. 14. Isolierte Spermatocyte 1. Ordnung mit 2 Kernen. Infolge starker Fixierung erscheinen die Mitochondrien intensiv schwarz, das Chromatin nur schwach gefärbt.

Tafel XII.

Fig. 15. Spermatocyt mit beginnender Längsspaltung des Chromatinfadens.

Fig. 16. Spermatocyt mit beginnender Segmentierung des Chromatinfadens.

Fig. 17 und 18. Spermatocyt mit Umwandlung der Chromatinsegmente zu semmelförmigen Vierergruppen (vgl. p. 152).

Fig. 19. Spermatocyt vor Beginn der 1. Reifungsteilung.

Fig. 20. 1. Reifungsteilung, von der Aequatorialebene der Spindel her gesehen.

Fig. 21. 1. Reifungsteilung, von der Polseite der Spindel her gesehen.

Fig. 22 und 23. Spermatocyt im Aequatorialplattenstadium der 1. Reifungsteilung. Die Mitochondrien sind intensiv gefärbt.

Fig. 24. Spermatocyt in der Anaphase.

Fig. 25. Spermatocyt mit einem accessorischen Chromosom in der Anaphase. Mitochondrien schwach gefärbt.

Fig. 26. Ruhende Spermatocyte 2. Ordnung.

Fig. 27. Ruhende Spermatocyte 2. Ordnung, der Mitochondrienkörper hat Spindelform angenommen.

Fig. 28. Spermatocyt vor Beginn der 2. Reifungsteilung. Die Kernmembran ist geschwunden; die Mitochondrienspindel umgibt die zum Klumpen zusammengeballten Chromosomen.

Fig. 29, 30. Aequatorialplattenstadium der 2. Reifungsteilung.

Tafel XIII.

Fig. 31. Diasterstadium der 2. Reifungsteilung von einer Spermatocyte mit 2 accessorischen Chromosomen.

Fig. 32, 33. Diasterstadium der 2. Reifungsteilung von einer Spermatocyte mit 2 Kernen.

Fig. 34, 35. Jugendliche Spermatiden.

Fig. 36, 37. Spermatiden mit beginnender Bildung des Achsenfadens.

Fig. 38. Spermatide mit langgestrecktem Mitochondrienkörper.

Fig. 39. Querschnitt durch eine Spermatide in der Gegend der spindelförmigen Erweiterung des Mitochondrienkörpers.

Fig. 40. Spermatide mit bläschenförmigem Mitochondrienkörper.

Fig. 41. Spermatide mit 2 Endknöpfchen und 2 Achsenfäden.

Fig. 42. Querschnitte durch 3 aufeinanderfolgende Abschnitte derselben Spermatide.

Fig. 43, 44. Spermatiden mit schwindendem Mitochondrienkörper. In Fig. 44 ist nur noch die äußere Lamelle desselben sichtbar.

Fig. 45. Riesenspermatide mit 4 Endknöpfchen und 4 Achsenfäden in Längsansicht.

Fig. 46. Querschnitt durch dieselbe Spermatide; a in einem vorderen, b im hinteren Abschnitt des Mitochondrienkörpers.

Fig. 47. Spermatide. Die Endknöpfchen sind miteinander verschmolzen.

Fig. 48. Riesenspermatide, in der je 2 von den Endknöpfchen miteinander versmolzen sind.

Fig. 49. Riesenspermatide, in der sich beide Kerne nebeneinander erhalten haben.

Fig. 50. Spermatide mit seitlich ansitzendem Endknöpfchen.

Tafel XIV.

Fig. 51—56. Längsstreckung der Spermatidenköpfe mit zunehmender Chromatinverdichtung. Fig. 55 b Querschnitt durch einen Spermatidenkopf.

Fig. 57. Isolierte Spermatide, b Querschnitt durch den Kopfteil, c durch den Geißelteil derselben.

Fig. 58. Spermatiden in Verbindung mit der Cystenzelle.

Fig. 59. Spermatozoenbündel.

Fig. 60. Allmähliche Umwandlung eines Fadensegmentes zur Semmelform (vergl. p. 151—154).

Fig. 61. Umwandlung des „Chromatinnucleolus“ zur semmelförmigen Vierergruppe.

Fig. 62. Schematische Darstellung des Zustandekommens der ring- und winkelförmigen Vierergruppen. A. Nach den Anschauungen Sinétys. B. Nach den Anschauungen des Verfassers (vergl. p. 154).

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

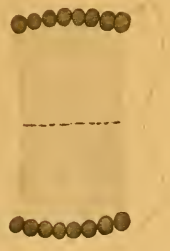


Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

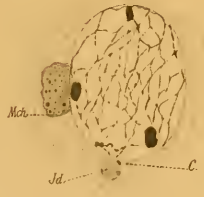


Fig. 12.

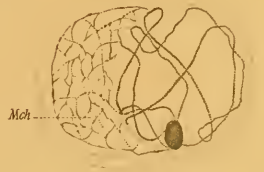
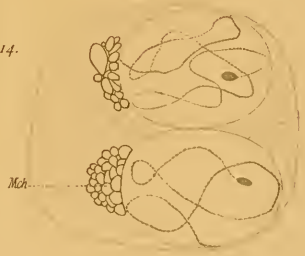


Fig. 13.

Fig. 14.



Zweiger del
Verlag von Gustav Fischer, Jena.
P. Wense, Lith., Jena.

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.

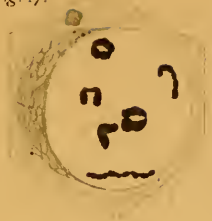


Fig. 18.

Fig. 19.

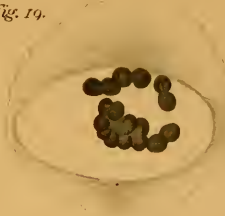


Fig. 20.

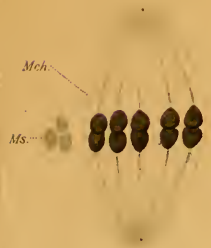


Fig. 22.

Fig. 23.

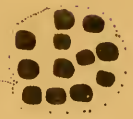


Fig. 26.

Fig. 27.

Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 28.

Fig. 29.

Fig. 30.

Fig. 21.

Fig. 31.

Fig. 32.

Fig. 33.

Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 36.

Fig. 37.

Fig. 38.

Fig. 39.

Fig. 40.

Fig. 41.

Fig. 42.

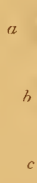


Fig. 43.

Fig. 44.

Fig. 45.

Fig. 46.

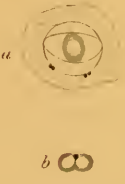


Fig. 47.

Fig. 48.

Fig. 49.

Fig. 50.

Fig. 51.

Fig. 52.

Fig. 53.

Fig. 54.

Fig. 55.

Fig. 56.

Fig. 57.

Fig. 59.

Fig. 58.

Fig. 60.

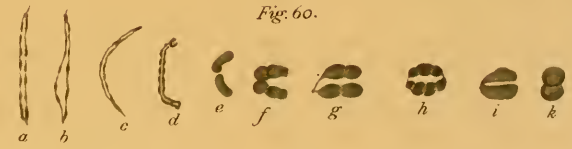
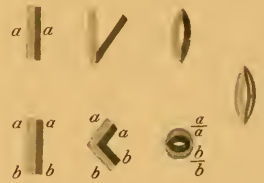


Fig. 61.

Fig. 62.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: NF_35

Autor(en)/Author(s): Zweiger Herbert

Artikel/Article: Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. 143-172