Untersuchungen über Keimzellen.

II. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen.

Von

Kristine Bonnevie in Kristiania.

Hierzu Tafel XXXII—XXXV.

Einleitung.

Als ich im Herbst 1905 einige Kolonien von Membranipora pilosa L. und Membr. membranacea L. zur Beobachtung hatte, waren mir die eigentümlichen Geschlechtsverhältnisse dieser Tiere sogleich auffallend. Bei einer näheren Untersuchung derselben zeigten sich dann auch so viele Punkte von Interesse, daß ich meine Resultate veröffentlichen zu dürfen glaubte.

Meine Untersuchung wurde zum größten Teil an lebendem Material ausgeführt, das ich von November 1905 bis August 1906 jeden Monat von Dröbak kommen ließ. Für die Untersuchung der Entwickelung von Eiern und Spermien bei M. pilosa wurde jedoch auch fixiertes Material benutzt, und zwar für die Spermien ausschließlich Osmiummaterial (Fixation mit Osmiumdämpfen, 1-proz. Osmiumsäure und Hermannscher Flüssigkeit), während für die Eier auch solches, das in Zenkers und Tellyesniczkys Flüssigkeiten fixiert war, benutzt wurde. Ein Vergleich der Resultate dieser verschiedenen Fixationsmethoden hat sich für die Kenntnis der Entwickelung der Eier als dringend geboten erwiesen.

Membranipora pilosa und M. membranacea sind beide hermaphrodit. Sowohl die männlichen als die weiblichen Keimzellen entstehen aus der parietalen Wand des Cöloms. Die Eier bilden dichte Gruppen, die als große Vorsprünge in das Cölom hervorragen, und die ich im folgenden als Ovarien bezeichnen werde; die männlichen Keimzellen dagegen sind ohne jede regelmäßige Anordnung über der ganzen parietalen Cölomwand zerstreut (Fig. 1, Taf. XXXII).

Ich habe mich vergebens bemüht, die Art des Hermaphroditismus bei Membranipora festzustellen, indem ich zu entscheiden versuchte, ob Eier und Spermien in einem Individuum zur selben Zeit reif seien oder nicht, und im letzteren Fall, ob Proterandrie oder Protogynie vorherrschend sei. Die Lösung dieser Frage wird dadurch erschwert, daß die verschiedenen Individuen einer Kolonie im Betreff der Reifung ihrer Keimzellen sehr stark variieren. In einigen derselben findet man Spermien massenhaft vor, während die Ovarien kaum sichtbar sind, — in anderen dagegen große Ovarien und das Cölom voll abgelöster Eier, während hier die männlichen Keimzellen zurücktreten, — und in wieder anderen Individuen derselben Kolonie sind vielleicht sowohl Eier als Spermien vorhanden.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß in den einzelnen Individuen Proterandrie vorherrschend sei, und daß ihre Geschlechtsverhältnisse mit dem Zeichen ♂—☿—♀ auszudrücken wäre. Doch scheint es mir mehr wahrscheinlich, daß männnliche und weibliche Keimzellen im Leben eines Individuums mehrmals nacheinander auftreten. — Die Geschlechtsreife beider Arten beginnt bei Dröbak im Juni [1]), erreicht ihren Höhepunkt im November und dauert bis Ende Dezember oder Anfang Januar. Sowohl am Anfang als am Ende dieser Periode habe ich in den Kolonien dieselbe Mischung von männlichen, weiblichen und hermaphroditen Individuen vorgefunden, und es scheint in der Tat die Annahme nahezuliegen, daß während der langen Reifeperiode eine stetig fortdauernde Proliferation von Keimzellen beider Geschlechter stattfindet. Doch müßten, um die Art dieses Hermaphroditismus sicher festzustellen, zuerst eingehende Untersuchungen über Degeneration und Regeneration der Individuen im Verhältnis zu ihrer Geschlechtsreife angestellt werden.

Bei geschlechtsreifen Individuen findet man, wie erwähnt, das Cölom mit Eiern oder Spermien oder mit beiden auf einmal gefüllt. Diese reifen — oder heranreifenden — Keimzellen haben ein sehr eigentümliches Aussehen.

Die Spermien treten als relativ sehr große, bandförmige, lebhaft sich bewegende Körperchen zum Vorschein, die vereinzelt oder zu sternförmigen Gruppen vereinigt im Cölom des Muttertieres herumflottieren (Fig. 1—2, Taf. XXXII).

---

1) Meine Beobachtungen wurden während September und Oktober unterbrochen.

Jedes dieser Körperchen stellt sich bei näherer Untersuchung als ein Verband vieler Spermien, die parallel aneinander gelagert sind, dar. Die vorderen Enden der Spermien sind dicht zusammengefügt, so daß sie eine kegelförmige Spitze bilden; am hinteren Ende dagegen sieht man ihre Schwanzfäden frei beweglich hervorragen.

Aehnliche Verbände von reifen Spermien sind auch bei anderen Tierformen nachgewiesen worden (bei Insekten Ballowitz 1886, 1895, Auerbach 1893; bei Opossum Selenka 1887, bei Dasypus Ballowitz 1906). Sie sind von Ballowitz (1895) mit dem Namen Spermozeugmen oder, wenn nur zwei Spermien vereinigt sind, Spermosyzygien benannt worden[1]).

Die vom Ovarium abgelösten Eier bilden bei Membr. membranacea zirkelförmige Platten. Bei Membr. pilosa dagegen sind sie in den verschiedensten Weisen geformt; sie können wurstförmig ausgezogen oder gedreht, plattenförmig mit eingebogenen Ecken, oder schalenförmig ausgehöhlt erscheinen — kurz, sie sind den Eiern anderer Tiere sehr wenig ähnlich, und es ist nicht zu verwundern, daß sie früher (Barrois 1877) als in Degeneration begriffene Zellen beschrieben worden sind.

Bei einer näheren Untersuchung dieser Eier auf Schnittserien habe ich sie ohne Ausnahme auf dem Stadium der ersten Reifungsteilung vorgefunden. Und in ihrem Cytoplasma zerstreut liegen zahlreiche kleine chromatische Fädchen, oft spiralig aufgerollt; das Cytoplasma scheint um jedes derselben schwach verdichtet zu sein (Fig 62, Taf. XXXV).

Es ist dies der Ausdruck einer bei Membranipora pilosa normal auftretenden polyspermen Befruchtung.

Eine physiologische Polyspermie ist, wie bekannt, bei Selachiern (Rückert 1890—92, 1899), bei Reptilien (Oppel 1892), bei Amphibien (Fick 1893, Braus 1895, Michaelis 1897) und bei Insekten (Henking 1892) früher nachgewiesen, und ihre Bedeutung ist am eingehendsten von Rückert (1899) diskutiert worden.

Die Ursache der physiologischen Polyspermie sucht Rückert (1899, p. 98) in „dem Mangel solcher Schutzvorrichtungen“,

---

1) Als ich im Frühling 1906 eine vorläufige Mitteilung meiner Befunde veröffentlichte (Bonnevie 1906 b), war ich auf diese, in der Tat recht künstliche, Sonderung nicht aufmerksam; ich habe daher die Spermienbündel von Membranipora irrtümlicherweise als Spermosyzygien besprochen.

„welche bei anderen Eiern das Eindringen von mehr als einem Spermatozoon verhindern", und er stellt die Hypothese auf, „daß die Polyspermie bei Selachiern infolge der mit dem Wachstum des Eies einhergehenden Rückbildung einer ursprünglich vorhandenen starken Eihaut eingeführt worden ist".

Er diskutiert auch die Frage, „ob diese Abänderung des ursprünglichen Befruchtungsmodus solche Vorteile für die Erhaltung der Art bietet, daß dadurch ihr phylogenetisches Auftreten im Sinne der Darwinschen Theorie motiviert erscheint" (p. 99). Es wäre hier zunächst an den Nutzen „der von den Spermaköpfen stammenden Merocytenkerne" für „die Weiterentwickelung des befruchteten Eies" zu denken. Und Rückert hält es wohl für möglich, wenn auch nicht erwiesen, daß dieselben „auf die Beschaffenheit des die Keimscheibe umgebenden Dotters von Einfluß sein" könnten; aber es ist (p. 99) „ebenso gut möglich, ja vielleicht sogar wahrscheinlicher, daß sie in den gedachten Fällen ohne besonderen Nutzen für das Ei sind".

Dann könnte aber auch, wie es zuerst von Boveri (1892) ausgesprochen wurde, die Polyspermie für die Befruchtung von Bedeutung sein, indem es „in einer großen Protoplasmamasse bei einer größeren Zahl von Spermakernen mehr Aussicht besteht, daß einer davon rechtzeitig den Eikern auffindet, als wenn nur ein einziger vorhanden ist" (Boveri 1892, p. 401). Rückert macht jedoch darauf aufmerksam, daß es sich bei den Selachiern in Wirklichkeit „um eine Polyspermie des Keimes, nicht um eine solche des ganzen, großen Eies" handelt. Und er ist geneigt, die phylogenetische Einführung der Polyspermie auch ohne diese Annahme zu erklären: „Der unmittelbare Anlaß für die Polyspermie bei den Selachiern wird" (Rückert 1899, p. 100) „der Verlust der Eihaut gewesen sein, ... und dieser Befruchtungsmodus wurde beibehalten einfach deshalb, weil er vollkommen unschädlich war".

„Es reicht für die Erklärung vollständig aus, wenn wir wissen, daß das Ei gegen die Nachteile und Gefahren, welche das Eindringen einer Mehrzahl von Spermaköpfen mit sich bringen kann, geschützt war oder sich durch Anpassung zu schützen vermochte."

Eine solche Schutzanpassung des befruchteten Eies sieht Rückert in einem den Spermakernen zukommenden Vermögen, „sich von einer gewissen Entfernung an gegenseitig abzustoßen" (loc. cit. p. 103) . . „wodurch eine Vereinigung derselben zu pluripolaren Teilungsfiguren verhindert werde".

Während, nach dem Obigen, Rückert die Unschädlichkeit der Polyspermie als genügende Erklärung für ihr physiologisches Auftreten ansieht, findet man in den Handbüchern (s. Korschelt und Heider 1903) auch die Auffassung vertreten, daß die Polyspermie als eine Anpassung an den Dotterreichtum der Eier zu betrachten, also wohl nicht nur unschädlich, sondern auch für die Weiterentwickelung dieser Eier nützlich sei.

Es scheint aber überall die Voraussetzung geltend zu sein, daß der Nutzen der nicht zur Befruchtung dienenden Spermien von ihrer Entwickelung zu „Nebenkernen" abhängig sei; bei fehlender Entwickelung werden sie als völlig unnütze, „zu Grunde gehende" Bildungen besprochen.

Bei Membranipora scheint die physiologisch auftretende Polyspermie mit einer Reihe von Eigentümlichkeiten in der Entwickelung sowohl der Eier als Spermien in ursächlicher Verbindung zu stehen; ich werde daher nach einer Beschreibung der Genese der Keimzellen die Frage nach der Bedeutung der Polyspermie zum Schluß wieder aufnehmen.

Die männlichen Keimzellen von Membranipora pilosa.

Spermozeugmen. Wie schon in der Einleitung erwähnt, findet man bei Membr. pilosa die reifen Spermien zu Bündeln, Spermozeugmen, (Ballowitz 1895) vereinigt, indem sie parallel aneinander gelagert sind.

Die Spermozeugmen, die sich im frischen Zustande als völlig einheitliche Gebilde bewegen, zeigen einen charakteristischen Bau. Ihr vorderes Ende wird von einem lichtbrechenden, anscheinend strukturlosen Kegel gebildet, während sie am hinteren Ende zu einem Büschel feinster Fädchen aufgelöst erscheinen (Fig. 2). Der mittlere Teil, der ungefähr zweimal so lang ist wie die beiden anderen zusammengelegt, zeigt eine feine Längsstreifung. Er ist vom vorderen Kegel durch eine quer verlaufende Reihe kleiner, stark lichtbrechender Punkte getrennt, und jeder Streifen geht nach hinten in einen der freien Fädchen über.

Die Spermozeugmen kommen im Cölom des Muttertieres meistens vereinzelt vor, doch findet man auch nicht selten eine Anzahl (4—8) Spermozeugmen, die — mittels ihrer vordersten Spitzen verklebt — sternförmige Gruppen bilden (Fig. 2, Taf. XXXII). In solchen Fällen sieht man die einzelnen Spermozeugmen sich

heftig und völlig selbständig bewegen; die ganze Gruppe wird dadurch innerhalb des Cöloms hin und her verschoben, und endlich wird auch die zentrale Verbindung ihrer Komponenten gelöst.

Die frei gewordenen Spermozeugmen bewegen sich zwar nicht mehr so heftig, doch sind sie auch jetzt kaum einen Augenblick in Ruhe. Ihr mittlerer Teil wird schnell, unter scharfen Biegungen, hin und her geworfen, während die beiden Endstücke sich anscheinend ganz passiv verhalten. Die Längsstreifung der Spermozeugmen tritt dabei an den Umbiegungsstellen besonders deutlich hervor, indem ihre einzelnen Komponenten hier etwas auseinanderweichen.

Solange die Spermozeugmen sich im Cölom des Muttertieres befinden, zeigen die einzelnen Spermien, die sie zusammensetzen, keine selbständige Bewegung, und nur an ihrer Längsstreifung und den freien Endfädchen lassen sich die Spermozeugmen als solche erkennen. Auf Streichpräparaten dagegen lösen sie sich unter lebhafter Bewegung ihrer Komponenten bald völlig auf. Die Auflösung beginnt meistens im mittleren Teil der Spermozeugmen und schreitet von dieser Stelle nach vorn und hinten gleichmäßig fort.

Es zeigt sich dabei, daß auch der vordere Kegel der Spermozeugmen nicht strukturlos ist, sondern von langen, fein zugespitzten Fädchen, von denen jedes den vordersten Teil eines Spermiums repräsentiert, zusammengesetzt ist.

Die einzelnen Spermien zeigen sich natürlich von denselben Teilen aufgebaut, die auch in den Spermozeugmen zum Vorschein traten. Das lange mittlere Stück (jeder Längsstreifen der Spermozeugmen repräsentiert ein Spermium) steht vorne durch ein lichtbrechendes Knötchen mit dem fein zugespitzten Vorderende in Verbindung und geht nach hinten in eines der freien Endfädchen der Spermozeugmen über.

In den lebenden Spermozeugmen scheinen die Spermien parallel aneinander gelagert zu sein (Fig. 11, 12, Taf. XXXII); nach Fixation mit Osmiumgemischen sieht man sie aber, besonders innerhalb der vorderen Kegel, spiralig umeinander gedreht (Fig. 9, 10, 14).

Die Dicke der Spermozeugmen ist nicht ganz konstant, doch halten sich die Variationen innerhalb recht enger Grenzen (Fig. 9 bis 11). Nur selten habe ich Spermozeugmen gefunden, die (wie Fig. 12 u. 14) von der normalen Dicke sehr erheblich abweichen.

Es würde nach einer Betrachtung der reifen Spermozeugmen

oder der einzelnen Spermien kaum möglich sein, ihre Teile mit den typischen Bestandteilen der Spermien anderer Formen zu homologisieren. Ist der vordere zugespitzte Teil als Kopf zu betrachten und der mittlere als ein Verbindungsstück? Wie ist das lichtbrechende Pünktchen zwischen diesen beiden Teilen aufzufassen?

Diese und andere Fragen lassen sich nur durch eine Betrachtung der Spermiogenese beantworten. Dieselbe wird im folgenden in zwei Abschnitten behandelt werden, indem eine kurze Besprechung der Entstehung des Cytophors vor der Beschreibung der Umbildung der Spermatiden in Spermien vorausgeschickt werden soll.

Cytophor. Die männlichen Keimzellen von Membr. pilosa sind, wie in Fig. 1, Taf. XXXII, gezeigt, über der ganzen parietalen Cölomwand unregelmäßig zerstreut. Sie können hier eine dicke, zusammenhängende Lage bilden, innerhalb welcher die Zellen zu Gruppen ungefähr gleicher Größe angeordnet sind. Während zwei aneinander grenzende Gruppen die verschiedensten Stadien repräsentieren können, findet man innerhalb einer Gruppe immer nur Zellen, die auf genau demselben Stadium stehen.

Schon bei der ersten Betrachtung dieser Gruppen ist es auffallend, daß die Spermatiden auf allen Stadien ihrer Umbildung um eine zentral gelegene, kernlose Cytoplasmamasse regelmäßig angeordnet sind.

Diese Cytoplasmamasse, Cytophor der Autoren, ist beim Leben immer kugelig abgerundet (Fig. 4—7); sie erscheint aber nach der Fixation als eine zwischen den peripher gelegenen Zellen diffus verbreiterte Cytoplasmamasse (Fig. 23—27). Der Cytophor wird während der fortschreitenden Entwickelung der Spermien immer kleiner (Fig. 4—7), — wahrscheinlich wird er von den Spermatiden als Nährmaterial benutzt — bis er zuletzt, von den reifen Spermien verlassen, der Degeneration anheimfällt.

Woher stammt nun diese Cytoplasmamasse, und auf welchem Stadium der Spermiogenese ist der Cytophor gebildet?

Die früheren Generationen der Keimzellen, Spermatogonien und Spermatocyten erster Ordnung, werden bei Membr. pilosa überall in unregelmäßigen Haufen vorgefunden (Fig. 29—31), anscheinend ohne irgendwelche dazwischenliegende Cytoplasmamasse. Auch während der zweiten Reifungsteilung (Fig. 22, 32—34) sieht man die Spermatocyten II und die aus der Teilung resultierenden jungen Spermatiden in völlig unregelmäßiger Anordnung.

Zwischen beiden Reifungsteilungen dagegen zeigen die Spermatocyten II Tendenz zu einer radiären Anordnung, und zwar so, daß die Kerne peripher um das in der Mitte gelegene Cytoplasma angeordnet sind (Fig. 21). Die Zellgrenzen lassen sich im Zentrum dieser Gruppen oft nicht mehr nachweisen; doch werden die Zellen, wie schon erwähnt, vor der zweiten Reifungsteilung noch einmal regelmäßig abgerundet (Fig. 22).

Während die Spermatocyten II. Ordnung wohl häufig, aber nicht immer in radiärer Anordnung vorgefunden werden, ist dies mit den Spermatiden ausnahmslos der Fall, und die Zellgrenzen verschwinden auch diesmal im zentralen Teil der rosettenförmigen Gruppen sehr rasch (Fig. 23). Dann schnürt sich die zentral gelegene Cytoplasmakugel von den peripheren, kernhaltigen Teilen der Spermatiden bald vollständig ab; sie bildet den Cytophor, um welchen die stark verkleinerten Spermatiden während ihrer Umbildung in Spermien peripher gelagert sind.

Ich sehe in dieser Bildungsweise des Cytophors einen Vorgang, der dem bei anderen Tierformen (Meerschweinchen, Enteroxenos u. a.) nachgewiesenen Abwerfen des undifferenzierten Cytoplasma am Ende der Spermiogenese zur Seite gestellt werden mag.

In beiden Fällen gehen in die Bildung der Spermien nur die stark verkleinerten Spermatiden ein, während der größte Teil ihres Cytoplasma, am Anfang oder am Ende der Spermiogenese, abgeworfen wird.

Eine Gruppierung der männlichen Keimzellen um einen Cytophor herum ist auch bei anderen Invertebraten nachgewiesen worden, bei Turbellarien (Jensen 1883), bei Bryozoen (Korotneff 1888, Braem 1897), bei Anneliden (Bloomfield 1880, Calkins 1895, Bugnion u. Popoff 1905).

Die Bildung des Cytophors ist hier in den meisten Fällen bis in die ersten Spermatogoniengenerationen zurück verlegt und darin begründet, daß die von einer Spermatogonie stammenden Zellen unter sich in cytoplasmatischer Verbindung stehen bleiben.

Doch wird von Braem (1897) die Entstehung des Cytophors bei Plumatella fungosa in ähnlicher Weise beschrieben, wie von mir bei Membranipora — nämlich durch eine Verschmelzung des Cytoplasma der zu einer Gruppe gehörenden Spermatiden. Auf früheren Stadien konnte er zwischen den männlichen Keimzellen keine zentrale Cytoplasmamasse nachweisen.

Der Gegensatz zwischen diesen beiden Bildungsweisen ist kein wesentlicher. — Bei allen erwähnten Formen besteht bei den männlichen Keimzellen die Tendenz zu einem Zusammenfluß ihres Cytoplasma. Vor jeder Teilung werden aber, wie es aus sämtlichen Beschreibungen hervorgeht, die Zellen wieder abgerundet, bis sie nur durch ein System dünner Cytoplasmafäden miteinander in Verbindung stehen[1]). Der endliche Cytophor wird daher in allen Fällen erst nach der vollendeten zweiten Reifungsteilung durch Zusammenfluß der zentral gelegenen, cytoplasmatischen Teile der Spermatiden und durch Abschnürung dieser Cytoplasmamasse von den peripheren, kernhaltigen Hälften derselben gebildet.

Umbildung der Spermatiden. Gleich nach der Abschnürung des Cytophors beginnen die Spermatiden ihre Umbildung in Spermien. Dieselbe zeigt auf vielen Punkten mit den Verhältnissen bei Enteroxenos (Bonnevie 1904, 1906) und noch mehr bei Paludina (Meves 1900, 1902) große Aehnlichkeit, eine Tatsache, die in Anbetracht der sehr abweichenden Endresultate an Interesse gewinnt.

Fig. 24—28 und 35—47 zeigen eine Reihe Stadien aus dieser Umbildung bei Membranipora pilosa. Die Entwickelung des vorderen Teiles der Spermien läßt sich auf den Figuren direkt verfolgen.

Im Kern sieht man die zuerst anscheinend netzförmige Struktur des Chromatins eine Reihe Veränderungen durchlaufen. Das Chromatin nimmt bald eine periphere Lage ein (Fig. 37—38), dann sammelt es sich, während es in einen halbflüssigen Zustand überzugehen scheint, in der vorderen Hälfte des Kernes (Fig. 25 u. 39—41).

Von jetzt an scheint eine starke Verdichtung des Chromatins stattzufinden, während es in die Bildung eines dreieckigen Körperchens eingeht; die vordere Fläche des letzteren liegt der Kernmembran dicht an, während es mit der gegenüberliegenden Spitze eine Zeitlang noch den hinteren Kernpol berührt (Fig. 26 u. 41—43).

Die Kernvakuole, die außer dem stark konzentrierten Chromatin nur Kernsaft zu enthalten scheint, wird während dieser

1) Es war mir nicht möglich, bei Membranipora irgendwelche Verbindung der Spermatogonien nachzuweisen; doch möchte ich die Existenz dünner Cytoplasmafädchen zwischen den dicht liegenden Zellen auch nicht bestimmt verneinen.

Zeit rasch verkleinert, bis sie zuletzt nur als ein unscheinbares Bläschen dem Chromatinkörperchen hinten angefügt ist (Fig. 27 u. 44—45). Zuletzt verschwindet auch dieser letzte Rest der Kernvakuole, während das Chromatin noch weiter zu einem winzigen Körnchen konzentriert wird (Fig. 28 u. 46).

Das Perforatorium läßt sich auf dem in Fig. 42 abgebildeten Stadium als ein dem vorderen Kernpol dicht anliegendes Kegelchen zuerst nachweisen. Ich habe mich vergebens bemüht, seinen ersten Ursprung festzustellen; es lassen sich aber in meinen Präparaten auf früheren Stadien keine Strukturen nachweisen, die mit dem Entstehen des Perforatoriums in irgend welcher ursächlichen Verbindung zu stehen scheinen. Ich muß mich daher damit begnügen, sein erstes Auftreten in unmittelbarer Verbindung mit dem vorderen Kernpol zu konstatieren, ohne daß ich über seinen Ursprung vom Kerne oder Cytoplasma eine Meinung aussprechen darf.

Einmal erschienen, nimmt das Perforatorium sehr rasch an Länge zu (Fig. 26—27, 42—45), bis es zuletzt als ein langer dünner Spieß dem nun winzig kleinen Kopf des Spermiums ansitzt.

Das Perforatorium wird während der Entwickelung der Spermien sehr oft, und zwar meistens auf früheren Stadien, umgeschlagen, so daß es dem Zellkörper dicht anliegend erscheint. Die Verbindung zwischen Cytophor und Spermatiden wird zu dieser Zeit durch das Cytoplasma der letzteren direkt vermittelt (Fig. 4). Später werden die Perforatorien ausgerichtet, während die Spermatiden, sozusagen, von dem Cytophor herabgleiten, bis sie nur mittelst der Spitzen ihrer Perforatorien demselben anliegen (Fig. 5—7). Zuletzt wird auch diese Verbindung gelöst, und die jetzt nahezu reifen Spermien verlassen den Cytophor, indem sie unter sich zur Bildung eines Spermozeugma verkleben.

Der letzterwähnte Prozeß geschieht sicherlich sehr rasch; es war mir nämlich nie — weder auf Schnitten noch in Streichpräparaten — möglich, Stadien vorzufinden, die zwischen dem in Fig. 7 abgebildeten und den reifen Spermozeugmen den Uebergang vermitteln konnten. Doch möchte ich nicht bezweifeln, daß die Spermozeugmen aus Gruppen, wie den in Fig. 4—7 abgebildeten, direkt hervorgehen.

Nach dem obigen läßt sich die morphologische Bedeutung des vorderen Teiles der Spermozeugmen ohne weiteres erkennen.

Der anscheinend strukturlose Kegel, der als der vorderste Abschnitt der Spermozeugmen beschrieben wurde (*P* Fig. 2, 9—14, 27, 46) ist durch Zusammenklebung der langen Perforatorien einer Anzahl Spermien entstanden, und die kleinen, stark lichtbrechenden Punkte an der Kegelbasis (*K* Fig. 2, 9—14, 27, 46) repräsentieren die Spermienköpfe.

In welcher Weise und durch welche Substanz die Verklebung der Perforatorien vor sich geht, konnte ich nicht sicher entscheiden; doch habe ich (an Osmiumpräparaten) immer einen Unterschied zwischen der vordersten Spitze des Perforatorienkegels und dem basalen Teil desselben konstatieren können, indem die Grenzen der spiralig umeinander gewundenen Perforatorien an der Kegelspitze nicht mehr sichtbar sind (Fig. 9, 28). Man sieht hier nur eine helle strukturlose Substanz, in der wahrscheinlich ein Klebmittel zu erkennen ist.

Diese Auffassung wird dadurch gestützt, daß die Spermien bei der Auflösung der Spermozeugmen mit ihren Vorderenden am längsten in Verbindung stehen bleiben[1]). Einmal habe ich auch in einer abnormen Gruppe unreifer Spermien (Fig. 8) feinste, lichtbrechende Fädchen zwischen den Perforatorienspitzen ausgespannt vorgefunden. Es mögen diese als die bei der abnormen Trennung der Spermien in Fädchen ausgezogene Kittsubstanz aufgefaßt werden.

Größere Schwierigkeiten bietet die Deutung des hinteren Teiles der Spermozeugmen, sowie der einzelnen Spermien. Ist der lange mittlere Teil der Spermien als ihr Mittelstück aufzufassen, und das dünne Endfädchen als der Schwanz? Oder gehören sie beide dem Schwanz an, indem sie sein Haupt- resp. Endstück repräsentieren? Oder endlich, ist in dem mittleren Teil der Spermien sowohl ihr Mittelstück als auch das Hauptstück ihres Schwanzes eingeschlossen?

Obwohl mein Material eine ganz sichere Beantwortung dieser Fragen nicht erlaubt, glaube ich doch, aus unten zu besprechenden Gründen, meine Beobachtungen zu Gunsten der letzteren Möglichkeit deuten zu müssen.

Die jungen Spermatiden sind zu klein, um eine Verfolgung der ersten an ihrem hinteren Pol sich abspielenden Vorgänge zu

1) Eine Ausnahme von dieser Regel ist in Fig. 14 abgebildet; zwei Spermien haben sich hier mit ihren Vorderenden von dem Spermozeugma abgelöst.

erlauben. Doch lassen sich die auf späteren Stadien auftretenden Strukturen durch einen Vergleich mit den von Paludina (Meves 1900, 1902) und Enteroxenos (Bonnevie 1904, 1906) bekannten Verhältnissen ohne Schwierigkeit verstehen.

Im Betreff der Mitochondrien und deren Teilnahme am Aufbau der Spermien scheint Membranipora mit Paludina vollständig übereinzustimmen. Es treten in den jungen Spermatiden, auf einem Stadium, wenn ihr Kern noch keine wesentlichen Veränderungen erlitten hat (Fig. 37), 4 Mitochondrienkugeln zum Vorschein, die am hinteren Kernpol die Austrittsstelle des Schwanzfadens kreisförmig umgeben.

Dieser Zustand dauert aber nicht lange. Während im Kern das Chromatin immer mehr konzentriert wird, sieht man am hinteren Kernpol den Achsenfaden auftreten und sich rasch verlängern (Fig. 38—40a). Die Mitochondrienkugeln lösen sich indessen auf, um in die Bildung eines chondriogenen Mantels um den Achsenfaden herum hineinzugehen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Enteroxenos, aber in Uebereinstimmung mit denjenigen bei Paludina, scheint dieser Mantel dem Achsenfaden hier ohne Zwischenraum dicht anzuliegen (*M* Fig. 38—44).

Das Auftreten der Mitochondrienkugeln auf einem Uebergangsstadium bei Arten, deren reife Spermien ein verlängertes Mittelstück besitzen, ist von großem Interesse, in Anbetracht der von Retzius (1904, 1905, 1906) gemachten Befunde, nach welchen ein ganz ähnliches „Nebenkernorgan" bei den reifen Spermien niederer Tierformen weit verbreitet ist. Das verlängerte Mittelstück höherer Spermienformen scheint, gleichzeitig mit der Verlängerung des Achsenfadens, durch Umbildung des bei niederen Formen auftretenden Nebenkernorgans direkt hervorgegangen zu sein. Sehr deutlich tritt dies auch bei Membr. membranacea hervor, bei welcher Art die jungen Spermatiden den reifen Spermien niederer Tierformen auffallend ähnlich sind[1]) (Fig. 17).

Während die Mitochondrien bei Membranipora in ihrem Verhalten denjenigen der Paludina ähnlich sind, zeigt sich auf der

1) Auch bei Enteroxenos habe ich auf Schnitten Bilder gesehen, die auf die Existenz eines Nebenkernorgans hindeuten (Fig. 53). Das spätere Schicksal der Mitochondrienkugeln scheint jedoch hier ein anderes sein, indem dieselben bald völlig aufgelöst werden, um erst später und in veränderter Form wieder zum Vorschein zu kommen; dann gehen sie aber auch bei dieser Art in die Bildung einer chondriogenen Hülle des Mittelstückes hinein.

anderen Seite in Betreff der Centrosomenderivate mit den von Enteroxenos bekannten Verhältnissen eine wesentliche Uebereinstimmung.

Ich habe (1904, 1906) bei der letzteren Art am hinteren Pol der jungen Spermatide 4 winzige Körnchen vorgefunden, in ähnlicher Anordnung wie die Mitochondrienkugeln, aber erheblich kleiner als diese. Der Ursprung dieser Körnchen wurde bis auf eine in der ganz jungen Spermatide eingetretene Teilung des proximalen Centrosoma zurückverfolgt (s. Fig. 51—54 dieser Abhandlung). Während der späteren Entwickelung der Spermatiden sind bei Enteroxenos diese 4 „Ringkörnchen" in der Bildung der Umhüllungsmembran des Mittelstückes hineingegangen, um zuletzt zwischen Hals und Mittelstück der Spermien zu einer ringförmigen Platte zusammenzutreten.

Ganz ähnliche Ringkörnchen kommen auch in den Spermatiden von Membranipora zum Vorschein (Fig. 38, 42, 43); doch ließ sich in diesen kleinen Zellen ihr erstes Entstehen nicht verfolgen. Man sieht sie nach der Auflösung der Mitochondrienkugeln in ähnlicher Anordnung wie diese, und wer sie hier zum erstenmal anträfe, würde sicherlich geneigt sein, sie als Derivate des „Nebenkernorganes" anzusehen. Sie stimmen aber in ihrer Anordnung, ihren Größenverhältnissen und ihrem weiteren Schicksal so vollständig mit den Ringkörnchen von Enteroxenos überein, daß ich kaum bezweifeln möchte, hier auch wirklich homologe Bildungen vor mir zu haben. Dann wären aber auch die vier Körnchen der Membraniporaspermatiden als Centrosomenderivate zu betrachten, die schon auf dem Stadium der Mitochondrienkugeln, und zwar innerhalb derselben, vorhanden gewesen sind.

Daß eine solche Verbindung zwischen Ringkörnchen und Mitochondrienkugeln zu erwarten wäre, habe ich schon früher (Bonnevie 1906) ausgesprochen. Und diese Annahme wird bei einer Betrachtung der Spermatiden von Membranipora membranacea (Fig. 48—50), sowie der in dieser Abhandlung (Fig. 51—54) abgebildeten Spermatiden von Enteroxenos sehr wesentlich gestützt [1]).

1) In den letzterwähnten Figuren tritt das Verhältnis zwischen Centrosomen und Mitochondrien besonders deutlich hervor. Man sieht die Mitochondrien unregelmäßig um die noch kugeligen Centrosomen herum gruppiert (Fig. 51). Während der Differenzierung der letzteren werden die Mitochondrien zur Bildung der charakteristischen Kugeln zusammengezogen, und zwar werden hier die aus

Der eben besprochene, von Derivaten der Centrosomen und der Mitochondrien aufgebaute Teil der Spermien muß bei Membranipora, wie bei anderen Tierformen, als ihr Mittelstück charakterisiert werden, und ein solches läßt sich in den unreifen Spermien sowohl auf Schnitten (Fig. 38—44) als in Streichpräparaten (Fig. 4, 5, 8, 18) ohne Schwierigkeit erkennen. Das Mittelstück streckt sich nach vorn bis zu den Ringkörnchen und wird hier durch einen kurzen Halsteil vom Kopfe getrennt. Die Existenz eines Halses läßt sich manchmal noch bei den reifen Spermozeugmen erkennen; hinter der von den Spermienköpfen gebildeten Linie sieht man nämlich bei absterbenden Spermozeugmen oft eine ganz kurze Region, in welcher die Spermien dünner erscheinen als weiter nach hinten (Fig. 13). Durch Biegungen in dieser Halsregion wird der vordere Kegel der Spermozeugmen hin und her gedreht.

Schwieriger zu beantworten ist die Frage nach der hinteren Begrenzung des Mittelstückes in den reifen Spermien; ist der lange mittlere Teil derselben durch einfaches Längenwachstum des auf früheren Stadien sichtbaren Mittelstückes hervorgegangen, oder ist in diesem Teil mehr als das Mittelstück repräsentiert?

Wie schon oben erwähnt, scheinen die tatsächlichen Befunde zu Gunsten der letzteren Annahme zu sprechen.

Durch einen Vergleich der in den Streichpräparaten vorliegenden Spermatidengruppen mit den reifen Spermazeugmen zeigt es sich nämlich, daß die Länge der Spermatiden — vom vorderen Pol des Zellkörpers bis zum Ende des Schwanzfadens — schon auf frühen Stadien ihrer Umbildung derjenigen der reifen Spermien gleichkommt (Fig. 4—12).

Auffallend ist aber dabei der Unterschied in der Länge des nackten Schwanzfadens. Derselbe ist in den jungen Spermatiden 3—4mal so lang als in den reifen Spermien, und es scheint eine Verkürzung des nackten Schwanzfadens mit einer entsprechenden Verlängerung des verdickten mittleren Teiles der Spermien parallel vor sich zu gehen (vgl. Fig. 4 mit Fig. 7, 11).

---

dem proximalen Centrosoma entstandenen Ringkörnchen innerhalb der Mitochondrienkugeln als ihre Zentralgebilde bestehen (Fig. 52 bis 53). Die Mitochondrienkugeln sind bei Enteroxenos, wie auch bei Paludina und Membranipora, nur von kurzer Dauer; die Ringkörnchen aber sind noch auf späteren Stadien deutlich sichtbar (Fig. 54), und zwar in genau derselben Anordnung wie die entsprechenden Körnchen bei Membranipora (Fig. 38, 42, 43, 50 c).

In der in Fig. 5 abgebildeten Spermiengruppe waren die Schwanzteile der Spermien zuerst ganz glatt, und es ließen sich auf denselben keine besonderen Abschnitte unterscheiden. Bei ihrem Absterben dagegen traten innerhalb eines gewissen Bezirkes eine Reihe kleiner Tropfen von hyaliner, stark lichtbrechender Substanz zum Vorschein. Wie aus der Abbildung hervorgeht, beginnt die Tropfenreihe des Schwanzes in einem gewissen Abstand hinter dem Kopfe, und sie hat in allen Spermatiden ungefähr die gleiche Länge; das tropfenfreie Hinterende des Schwanzes nimmt auf diesem Stadium nur wenig mehr als die Hälfte der Spermien ein.

Fig. 6 zeigt eine Gruppe wenig älterer Spermatiden, in welcher der Absterbungsprozeß etwas weiter fortgeschritten ist. Die Schwanzfäden scheinen hier in auffallender Weise erstarrt zu sein, doch sieht man ungefähr an ihrer Mitte eine eigentümliche Biegung derselben um einen an dieser Stelle liegenden Cytoplasmatropfen herum. Der Winkel dieser Biegung war zuerst ein sehr offener (wie in a, Fig. 6); während der Zeit, in der ich diese Gruppe beobachtet habe, wurden aber die Schwanzfädchen immer schärfer gebogen, bis bei dem völligen Absterben der Spermien das in Fig. 6 dargestellte Bild erreicht war. (Das äußerste Extrem der Biegung ist in dem Spermium b zu ersehen.)

In Fig. 7 endlich sind Spermatiden abgebildet, deren Schwanzteile denjenigen der reifen Spermien sehr ähnlich sind, während sie auf der anderen Seite auch zu den eben beschriebenen jüngeren Stadien Anknüpfungspunkte zeigen. Das relative Längenverhältnis zwischen dem nackten Schwanzfaden und dem verdickten mittleren Teil jedes Spermiums stimmt mit demjenigen der reifen Spermien wohl überein, aber auch hier läßt sich beim Absterben am Uebergang zwischen beiden besprochenen Abschnitten eine auffallende Verdickung und eine Biegung der Fädchen wahrnehmen. Noch in den reifen Spermozeugmen zeigt sich bei ihrem Absterben, und noch mehr bei der Fixation, die Tendenz zu einem Zurückfließen des Materiales des mittleren Abschnittes und einer daraus erfolgenden Verdickung und Biegung dieses Teiles am Uebergang zu dem nackten Schwanzfaden (Fig. 9—11, 14, 28).

Die hier besprochenen Tatsachen glaube ich, wie schon oben erwähnt, in der Weise deuten zu müssen, daß der mittlere Teil der Spermien zwei verschiedene Abschnitte in sich einschließt, erstens das relativ kurze Mittelstück (Fig. 3—5, 8 *Ms*), das auf Grundlage der Centrosomen- und Mitochondrienderivate ge-

bildet worden ist, und zweitens das Hauptstück des Schwanzes, das durch ein Herabfließen cytoplasmatischer Substanz um den schon früh hervorwachsenden langen Schwanzfaden herum entsteht. Ich glaube, in den tropfenförmigen Anschwellungen des Schwanzes der absterbenden Spermatiden (Fig. 5—7) eine Art Gerinnung des Cytoplasma des Hauptstückes zu sehen, die sich in ähnlicher Weise auch bei der Fixierung der Spermozeugmen Ausdruck gibt. Jedesmal wird dadurch die Uebergangsstelle zwischen Haupt- und Endstück des Schwanzes scharf markiert, während nur in seltenen Fällen (Fig. 5) auch die proximale Grenze des Hauptstückes, der Uebergang zum Mittelstück, zum Vorschein tritt. Ein Vergleich zwischen den in Fig. 5—7 dargestellten Spermatidengruppen zeigt, daß das Hauptstück mit der fortschreitenden Entwickelung der Spermatiden an Länge zunimmt, während der nackte Schwanzfaden entsprechend kürzer wird.

Wie schon oben erwähnt, war es mir nicht möglich, Stadien nachzuweisen, die zwischen der in Fig. 7 abgebildeten Spermatidengruppe auf der einen und den reifen Spermozeugmen auf der anderen Seite den Uebergang vermitteln könnten. Zwei Fragen müssen daher noch unbeantwortet bleiben, diejenige nämlich nach dem endlichen Schicksal der auf früheren Stadien (Fig. 3—8) sichtbaren Cytoplasmakugel, und zweitens auch die Frage, wie und mittels welcher Substanz die Zusammenklebung der Spermien geschieht.

Ich finde es doch sehr wahrscheinlich, daß diese beiden Fragen unter sich in engem Zusammenhang stehen, indem die cytoplasmatischen Kugeln eben die Kittsubstanz liefern, die in den Spermozeugmen die einzelnen Spermien verbinden.

Spermozeugmen bei Membranipora membranacea (Taf. XXXIII).

Auch bei Membr. membranacea werden die Spermien zu Spermozeugmen vereinigt, die in wesentlichen Punkten denjenigen der M. pilosa gleich sind. Ich habe zwar ihre Entwickelung nicht in Detaills verfolgt, doch möchte ich hier einige Stadien derselben zum Vergleich heranziehen.

Die reifen Spermozeugmen sind bei Membr. membranacea erheblich größer als bei M. pilosa (vgl. Fig. 11 u. Fig. 15), und die Verklebung der Spermien ist hier auch in etwas verschiedener

Weise geschehen. In der hinteren Hälfte der Spermozeugmen sieht man die Schwanzfäden der sie aufbauenden Spermien zu einem dichten und steifen Bündel vereinigt, während im vorderen Teil die Spermien mehr oder weniger auseinanderweichen (Fig. 15). Doch scheinen sie immer mit ihren vordersten Enden fest verbunden zu sein. [Eine Ausnahme von dieser Regel ist in Fig. 15 abgebildet, wo ein Spermium (*Sp.*) mit seiner vorderen Hälfte vom Bündel völlig abgelöst ist.]

Auch bei Membr. membranacea findet keine merkbare Vorwärtsbewegung der Spermozeugmen statt. Ihre steife hintere Hälfte scheint als eine feste Achse Dienste zu tun, während der vordere Teil unaufhörlich in verschiedenen Richtungen hervorgestoßen und sogleich wieder zurückgezogen wird. Beim Absterben innerhalb des Muttertieres wird die vordere Hälfte der Spermozeugmen krummstabähnlich gebogen (Fig. 16).

Vergebens habe ich im Bau der einzelnen Spermien Strukturen gesucht, die dem verschiedenen Charakter der vorderen und hinteren Hälften der Spermozeugmen zu Grunde liegen könnten. Sie scheinen aber vom Kopfe ab nach dem hinterem Ende völlig gleichförmig zu sein, und es läßt sich auf dem langen Faden keine Trennung in Mittelstück, Haupt- und Endstück des Schwanzes wahrnehmen.

Die Entwickelung der Spermien zeigt jedoch, daß ein Mittelstück hier, wie bei Membr. pilosa, vorhanden, und auch in derselben Weise entstanden ist (Fig. 17—18 u. 48—50). Die Mitochondrienkugeln der jungen Spermatiden treten bei dieser Art besonders schön hervor (Fig. 17, 48), während man auf späteren Stadien anstatt derselben ein verlängertes Mittelstück vorfindet (Fig. 18, 50).

Zuletzt möchte ich noch auf die Figg. 19—20, Taf. XXXIII aufmerksam machen, die eine verschiedene Gruppierung der zu einem Cytophor gehörigen Spermatiden illustrieren; im einen Falle sind ihre Schwanzfäden zu einem Bündel vereinigt, im anderen sind sie auf fünf solche verteilt. Diese verschiedene Gruppierung, die wohl in zufälligen Lagebeziehungen des Cytophors ihren Grund hat, wird wahrscheinlich für die endliche Ausformung der Spermozeugmen von Bedeutung sein. Dadurch würde die variierende Dicke der Spermozeugmen ihre Erklärung finden, indem die meisten wohl durch Verklebung sämtlicher Spermien einer Gruppe entstanden sind, andere aber nur aus einem Teil derselben. Auch die sternförmige Verbindung reifer Spermozeugmen mag in ihrer Entstehung aus einer gemeinsamen Gruppe ihre Erklärung finden.

Die Eier von Membranipora pilosa.

Auf Taf. XXXV sind einige Stadien aus der Entwickelung der Eier bei Membr. pilosa zusammengestellt, in Fig. 55 ein Längsschnitt durch das ganze Ovarium, und in Fig. 56—62 eine Reihe nacheinander folgender Stadien der heranwachsenden Oocyten.

Man sieht in Fig. 55 am Rande des Ovariums die jungen Oocyten und in der Mitte desselben solche, die ihre Wachstumsperiode schon durchlaufen haben. Zwischen diesen Extremen lassen sich auch eine Reihe Zwischenstufen nachweisen.

Die Ovarien sind, wie die Tiere selbst, plattenförmig ausgebreitet, und man wird gewöhnlich im Innern derselben nur eine einzige Lage großer Oocyten vorfinden, während die ganze Oberfläche des Ovariums von ihren kleineren Schwesterzellen gebildet wird.

Schon der erste Blick auf das Ovarium einer Membr. pilosa zeigt einen auffallenden Unterschied zwischen jungen und älteren Oocyten, sowohl in ihrer Form, indem die jungen gleichmäßig abgerundet oder polygonal, die älteren aber unregelmäßig gelappt erscheinen, als auch in der Struktur ihres Cytoplasma (Fig. 55 u. 58a, b).

In Tellyesniczky-Präparaten scheinen die älteren Oocyten ein helleres, mehr vakuolisiertes Cytoplasma zu haben als die jüngeren (Fig. 55—62). Nach Fixation mit Osmiumgemischen zeigt sich aber das Cytoplasma der älteren Oocyten von einer Menge geschwärzter Dotterkugeln dicht angefüllt.

Die jüngsten Oocyten sind, wie erwähnt, am Rande des Ovariums zu suchen (Fig. 55—56), und die Anordnung des Chromatins in gewissen Kernen (Fig. 56a) deutet — in Analogie mit den Verhältnissen bei anderen Formen — darauf hin, daß eine Konjugation der Chromosomen in dieser Region stattfindet.

Während der Wachstumsperiode der Oocyten nehmen ihre Kerne stark an Größe zu (Fig. 56b—58). Es scheint aber keine entsprechende Zunahme ihres Chromatingehaltes stattzufinden, und die Kerne werden während des Wachstums der Oocyten immer blasser. In ihrem Inneren treten die Nukleolen (es ist gewöhnlich neben dem großen auch ein kleiner vorhanden) stets scharf hervor.

Während, nach dem Obigen, der Chromatingehalt des heranwachsenden Kernes auffallend gering ist, findet man im Cytoplasma der jungen Oocyten eine große Menge chromatinhaltiger Körnchen

und Fädchen. Man sieht sie zuerst, bald nach dem Beginn der Wachstumsperiode, als eine Lage kleiner Kugeln, die der Kernmembran außen dicht anliegen (Fig. 56 b); später werden sie in das Cytoplasma zerstreut (Fig. 57 *P*), wo sie vereinzelt oder in Gruppen vorkommen können.

Diese chromatischen Elemente des Cytoplasma, die, nach ihrer ursprünglichen Lage zu urteilen, aus dem Chromatin des Kernes herstammen, repräsentieren einen wohlentwickelten Chromidialapparat der Oocyten, demjenigen entsprechend, der von Goldschmidt (1904) als ein normal auftretender Bestandteil lebhaft funktionierender Zellen nachgewiesen worden ist.

Der Chromidialapparat wird dadurch verstärkt, daß jede Eizelle mit einer kleineren Schwesterzelle verschmilzt (Fig. 57 *NZ*). Die Nährzellen gehören der Wandpartie des Ovariums an, und sie werden daher nur selten an Medianschnitten, sehr häufig dagegen an oberflächlichen Schnitten angetroffen. Die Verschmelzung beider Zellen geschieht recht langsam, und man kann noch lange den Kern der Nährzelle im Cytoplasma der rasch heranwachsenden Oocyte deutlich erkennen.

Während der weiteren Entwickelung der Oocyte wird aber ihr Chromidialapparat immer weniger hervortretend; anstatt der Fädchen kommen nur Körnchen vor, die jedoch oft zu Reihen nebeneinander angeordnet liegen; später findet man auch die letzteren nur spärlich vor (Fig. 58 a), bis sie zuletzt völlig verschwinden (Fig. 58 b).

Bald nach dem Verschwinden des Chromidialapparates werden (in Osmiumpräparaten) die ersten Dotterkugeln im Cytoplasma sichtbar. Etwas früher ist schon die Form der Oocyte in der oben besprochenen Weise verändert (Fig. 55, 58 a), indem der früher kugelig gewölbte Zellkörper in einen unregelmäßig gelappten umgebildet worden ist[1]).

Diese Veränderung der Form der Zelle ist immer auch von anderen Veränderungen begleitet, die — wie ich glaube — mit der ersteren in ursächlicher Verbindung stehen. Erstens sieht man auf diesem Stadium den Kern seine kugelige Gestalt aufgeben, um wie der Zellkörper, ein unregelmäßig gelapptes Aussehen anzu-

1) Beim ersten Anblick glaubte ich hier amöboide Zellen vor mir zu haben; es war mir aber bei der Betrachtung der lebenden Zellen nicht möglich, irgendwelche Bewegung derselben zu entdecken.

nehmen, und stets habe ich gefunden, daß die Kernmembran dabei an die auf vielen Stellen tief eingebuchtete Zellmembran stark genähert wird. Zweitens sieht man auch, von demselben Stadium an, die ganze Zelle von einer dünnen Schicht hyaliner Substanz umgeben, in der nach der Fixation eine der Zelloberfläche parallel verlaufende Streifung sichtbar ist (Fig. 55, 58, 59).

Woher stammt diese Substanz, und warum ist ihr erstes Erscheinen an das Stadium der Formveränderungen der Zelle gebunden?

Durch Untersuchung zahlreicher Zellen dieses Stadiums bin ich zu dem Schluß gekommen, daß die eben besprochenen Veränderungen der Oocyte in dem Austreten einer zähflüssigen Substanz aus dem Kern ihren Grund haben. Dadurch werden die Formveränderungen und die starke Verkleinerung des Kernes (Fig. 58—59) erklärt, sowie auch das Auftreten der die ganze Zelle umgebenden hyalinen Schicht. Es ist dies eben die aus dem Kern auf die Zelloberfläche überführte Flüssigkeit (Fig. 58b*), die nach und nach die ganze Zelle umfließt. Die dadurch stark veränderten Druckverhältnisse im Innern, sowie an der Oberfläche der Zelle, genügen wohl, um auch die Formveränderungen des Zellkörpers zu erklären.

Nach dem Austreten des Kernsaftes sieht man den Kern noch eine Zeitlang als eine kleine, helle, unregelmäßig geformte Vakuole, in welcher ein großer, blasser Nucleolus zu erkennen ist (Fig. 55c). Bald verschwindet aber der letztere, die Kernvakuole wird trübe und 11 kleine Chromosomen treten in ihr zum Vorschein; zur selben Zeit sieht man auch die Strahlungszentren der ersten Reifungsteilung ihre Tätigkeit beginnen (Fig. 59)[1].

Die erste Reifungsteilung, die nach dem Obigen schon im Ovarium eingeleitet wird, schreitet doch nur sehr langsam vor. Zwar findet man häufig in den Ovarien Stadien, wie das in Fig. 60 abgebildete; aber die Teilung bleibt in der Metaphase stehen, nicht nur solange die Eier im Ovarium sind, sondern auch während ihres anscheinend recht langen Aufenthaltes im Cölom des Muttertieres.

1) Ich habe diesen Prozeß in Details nicht verfolgen können. Die betreffenden Stadien kamen in meinem Material nur selten vor; auch ließ sich das Chromatin des Kernes während der Wachstumsperiode zu schlecht färben, um eine Verfolgung des Verhaltens der Chromosomen zu erlauben.

Nach dem Loslösen vom Ovarium nehmen die Eier noch erheblich an Größe zu (Fig. 61—62), während ihre Form jetzt in auffallender Weise variiert. Die Eier können schalenförmig ausgehöhlt oder walzenförmig gewölbt erscheinen, oder sie können irgendwelche unregelmäßige Form annehmen (Fig. 61—63); recht häufig werden sie als viereckige Platten vorgefunden, deren Ecken eingebogen sind.

Die Befruchtung findet wahrscheinlich gleich nach dem Loslösen der Eier vom Ovarium statt, und sie ist, wie schon früher erwähnt, stets polysperm. Die Spermien werden in den eben befruchteten Eiern als lange Fädchen vorgefunden, die zu größeren oder kleineren Bündeln vereinigt sind (Fig. 61). Auf späteren Stadien dagegen sieht man sie vereinzelt im ganzen Ei zerstreut und meistens spiralig aufgerollt (Fig. 62).

Auf dem Stadium der Fig. 62 werden die Eier abgelegt, und es ist mit großen Schwierigkeiten verbunden, ihre Entwickelung weiter zu verfolgen. Doch ist es mir einmal gelungen, eine Anzahl freier Eier einzusammeln und eine Zeitlang zu züchten. Ich habe sie dann fixiert und nach Färbung mit Boraxkarmin die ungeschnittenen Eier genau untersucht. Als ich sie aber zuletzt auch schneiden wollte, sind sie beim Einbetten durch einen Unfall verdorben worden. Ich kann daher hier nur meine aus den Totalpräparaten gewonnenen Resultate zusammenstellen.

Bald nachdem die Eier abgelegt sind, werden sie abgerundet, und sowohl die erste als auch die zweite Reifungsteilung werden nun rasch vollendet. Am Ende der zweiten Reifungsteilung wurde an der Seite der im Ei verbleibenden Tochterplatte eine kleine, scharf konturierte Vakuole sichtbar, die ich als den männlichen Vorkern gedeutet habe. Eine Kernbildung auf Grundlage der übrigen Spermienköpfe konnte nicht konstatiert werden. Nach der vollendeten Reifung der Eier wurden auch die ersten Furchungsschritte beobachtet, die allem Anschein nach völlig normal verliefen.

Schluß.

Die Polyspermie tritt bei Membranipora so regelmäßig auf, daß sie zweifellos als eine physiologische Erscheinung betrachtet werden muß. Bei einer näheren Betrachtung der Umstände, unter welchen sie auftritt, scheint es auch hervorzugehen, daß die Polyspermie hier nicht nur, wie von Rückert (1899) angenommen,

durch ihre Unschädlichkeit begründet ist, sondern daß sie in diesem Fall auch wirklich für die Erhaltung des Organismus von Bedeutung sei.

Darauf deutet vor allem die Spermiogenese hin, die in der Bildung der Spermozeugmen resultiert. Diese Anpassung, die wieder eine polysperme Befruchtung zu sichern scheint, ließe sich kaum erklären, wenn die Polyspermie an und für sich bedeutungslos wäre.

Es ist zwar von Selenka (1887) für die paarweise Verkuppelung der Spermien bei Opossum die Vermutung geäußert, daß dieselbe in einer Verstärkung der Bewegungsfähigkeit der Spermien ihre Bedeutung hat. Auch Ballowitz (1895) hat sich in Betreff der Spermosyzygien der Dytisciden dieser Annahme angeschlossen, obwohl er darauf aufmerksam macht, daß eine Verkuppelung der Spermien zu langen Reihen, wie sie bei Colymbetes auftritt, wohl auch notwendigerweise zu einer polyspermen Befruchtung führen muß.

Ich halte es zwar auch für wahrscheinlich, daß die Bewegungsfähigkeit der Spermien in den erwähnten Fällen durch eine Verkuppelung derselben verstärkt werden mag. Doch wird eine solche Annahme als Erklärung für die Spermozeugmenbildung bei Membranipora kaum ausreichen.

Erstens scheinen die Spermien hier keine Verstärkung ihrer Bewegungsfähigkeit nötig zu haben; sie sind schon bei ihrer Reifung den im Cölom flottierenden Eiern bis zur Berührung genähert, und wenn auch zwischen den verschiedenen Individuen einer Kolonie Kreuzbefruchtung stattfinden sollte, so wäre doch der von den Spermien zurückzulegende Abstand bedeutend kürzer als bei so vielen anderen Formen, wo dieselben ihre Arbeit ohne Verkuppelung ausführen können.

Auch das Eindringen der Spermien in die Eier würde durch eine Verkuppelung, wie die bei Membranipora gefundene, kaum erleichtert werden. Wenn auch die Bewegungsfähigkeit der Spermien verstärkt geworden wäre, so würde zur selben Zeit das Eindringen in das Ei entsprechend erschwert sein, indem die relativ breiten Spermozeugmen einen um so viel größeren Widerstand repräsentieren als die schlanken Einzelspermien.

Endlich bekommt man durch Betrachtung der lebenden Tiere den Eindruck, daß die Bewegungsfähigkeit der Spermozeugmen keineswegs größer ist als diejenige der Spermien. Sie scheinen in der Tat einer raschen Vorwärtsbewegung kaum fähig zu sein, während auf der anderen Seite die einzelnen Spermien bei der

Auflösung der Spermozeugmen sich außerordentlich lebhaft und, wie es scheint, mit relativ großer Kraft bewegen können.

Die Spermozeugmenbildung bei Membranipora ist nach dem Obigen für die Befruchtung kaum von wesentlichem Nutzen, und wir sind so darauf hingewiesen, in der Weiterentwickelung des Eies die Bedeutung dieser eigentümlichen Anpassung zu suchen.

Bei meiner, zwar recht unvollständigen, Untersuchung der abgelegten Eier konnte ich, wie schon oben erwähnt, keine aus den überschüssigen Spermienköpfen entstehenden „Nebenkerne" wahrnehmen. Aber auch ohne eine solche Entwickelung mochten die stark chromatinhaltigen Spermaköpfe für die Weiterentwickelung des Eies von Bedeutung sein, und zwar als Grundlage eines neuen Chromidialapparates.

R. Hertwig (1903) hat durch seine Lehre von der „Kernplasmarelation" unsere Aufmerksamkeit darauf hingelenkt, daß zwischen Cytoplasmamenge und Kerngröße einer Zelle eine gewisse Relation besteht und bestehen muß, so daß die erstere nicht über gewisse Grenzen gesteigert werden kann, ohne auch von einer Steigerung der letzteren begleitet zu werden, und umgekehrt. Eine beträchtliche Verschiebung dieses Verhaltens zur einen oder zur anderen Seite würde die Lebensenergie der Zelle herabsetzen und zuletzt zu ihrem Tod führen.

Dann wurde von Goldschmidt (1904), auf Grundlage eigener und anderer Untersuchungen, der Satz ausgesprochen, daß (p. 71) „jede tierische Zelle ihrem Wesen nach doppelkernig" ist, indem sie „einen somatischen und einen propagatorischen Kern" enthält.

„Die beiden Kernarten sind gewöhnlich in einem Kern, dem Amphinucleus, vereinigt", — „eine völlige Trennung ist selten, am häufigsten eine Trennung in einen vorwiegend propagatorischen, aber doch gemischten Kern, den Zellkern im gebräuchlichen Sinne, und die Hauptmasse des somatischen Kernes, den Chromidialapparat."

Der Chromidialapparat ist nach Goldschmidt in lebhaft funktionierenden Zellen am schönsten entwickelt, und er wird „bei erschöpfender Inanspruchnahme der Zellfunktion" (p. 79) selbst verbraucht. Er wird aber (p. 80) „von seinem im Zellkern liegenden Teil aus neu ergänzt".

Goldschmidt berührt auch die Frage von der „Beziehung des Chromidialapparates zur Kernplasmarelation" (p. 80). Die Gewebezellen von Ascaris sind ein Beispiel von großen Zellen mit relativ sehr kleinen Kernen, und „so liegt es nahe, die Annahme

zu machen, daß durch den stark ausgebildeten Chromidialapparat dieses Mißverhältnis kompensiert wird" (p. 80).

Von dem von diesen beiden Forschern vertretenen Gesichtspunkt aus glaube ich auch die Polyspermie bei Membranipora betrachten zu müssen.

Die Oocyten dieser Art verhalten sich während der Wachstumsperiode wesentlich anders als diejenigen vieler anderer Formen, z. B. der Mollusken.

Bei den letzteren nehmen die Oocytenkerne stark an Chromatingehalt zu, und es besteht während der ganzen Wachstumsperiode anscheinend ein normales Verhältnis zwischen Chromatin- und Cytoplasmamenge. Am Ende dieser Periode findet eine Diminution des somatischen Chromatins statt (Bonnevie 1905, 1906), während das propagatorische Chromatin die beiden Reifungsteilungen durchläuft, um in dem befruchteten Ei die Grundlage des weiblichen Vorkernes zu bilden. In den Vorkernen findet wieder eine Neubildung somatisches Chromatins statt, bis auch in dieser Zellgeneration die für die Art typische Kernplasmarelation wiederhergestellt worden ist.

Bei Membranipora dagegen verhalten sich die Kerne ganz anders. In den jüngsten Oocyten scheint zwar ihr Chromatinreichtum zur Zellgröße in einer richtigen Relation zu stehen (Fig. 56a); es scheint aber während des Wachstums der Oocyten keine entsprechende Zunahme von Chromatin in den Kernen stattzufinden, und die letzteren werden auf nacheinander folgenden Stadien als immer größere, von hyaliner Flüssigkeit gefüllte, kugelige Blasen gefunden, in denen außer einem anscheinend achromatischen Netzwerk nur ein großer Nucleolus (an früheren Stadien neben dem großen auch ein kleiner) vorgefunden wird. Ausgeschlossen ist es wohl nicht, daß auch das aus den Chromosomen herstammende Chromatin des Kernes diesem Nucleolus angefügt ist. Daß aber das Wachstum des letzteren kein entsprechendes Wachstum des ersteren bedeutet, geht am Anfang der ersten Reifungsteilung deutlich genug hervor; man sieht auf diesem Stadium (Fig. 58) den großen Nucleolus vakuolisiert und völlig abgeblaßt, und die 11 kleinen Chromosomen treten bei dem Zusammenbruch der Kernvakuole (Fig. 59) als einziger chromatischer Bestandteil des Kernes wieder zu Tage.

Während aber innerhalb des Kernes kein somatisches Chromatin zum Vorschein tritt, haben wir im Cytoplasma der Oocyten einen wohlentwickelten Chromidialapparat vorgefunden. Er

trat zuerst in Form von größeren und kleineren Chromatintropfen auf, die über der äußeren Oberfläche des Kernes zerstreut waren (Fig. 56); später aber wanderten sie ins Cytoplasma hinaus und konnten hier als Pseudochromosomen zu Gruppen vereinigt oder vereinzelt vorkommen (Fig. 57).

Der Chromidialapparat wurde aber hier wie in anderen Zellen nach und nach verbraucht, ohne daß in diesem Falle eine Ergänzung von dem Kerne aus konstatiert werden konnte — und die Folge war, daß der auf früheren Stadien so wohlentwickelte Chromidialapparat bald verringert wurde, bis man zuletzt in der heranwachsenden Oocyte keine Spur mehr von demselben vorfinden konnte (Fig. 58).

Das Verschwinden des Chromidialapparates fällt mit dem Stadium des Auftretens von Kernsaft auf der Oberfläche der Zelle ungefähr zusammen; und ihm folgt das (nur in Osmiumpräparaten sichtbare) Erscheinen von Dotterkugeln unmittelbar nach. (Fig. 58 b repräsentiert das Stadium der ersten Dotterkugeln.)

Schon jetzt scheint zwischen Zellleib und Chromatingehalt ein auffallendes Mißverhältnis zu bestehen, und doch ist das Wachstum der Oocyte noch lange nicht beendet. Die Eizelle nimmt noch innerhalb des Ovariums erheblich an Größe zu (Fig. 59, 60), und nach dem Loslösen vom Ovarium wird die Größe der Eier noch auf ungefähr die doppelte gesteigert (Fig. 61, 62), bevor sie das Cölom des Muttertieres verlassen. Die 11 kleinen Chromosomen, in der Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung eingestellt, scheinen eine viel zu geringe Chromatinmenge zu repräsentieren, um die für den Stoffwechsel der Zelle günstige Kernplasmarelation aufrecht zu halten.

Als eine Folge dieses Mißverhältnisses mag vielleicht die außerordentliche Langsamkeit der ersten Reifungsteilung aufgefaßt werden. Unter den Hunderten von Eiern, die ich beobachtet habe, wurde nur ein einziges gefunden, in dem diese Teilung beinahe vollendet war; in allen anderen war die Teilung in der Metaphase oder frühen Anaphase stehen geblieben (Fig. 61, 62).

Viel mehr auffallend ist jedoch die Form der Oocyten, die an diejenige amöboider oder degenerierender Zellen erinnert, und die auch wahrscheinlich mit der abnormen Kernplasmarelation in ursächliche Verbindung zu setzen ist. — Wenn auch, wie oben angenommen, die erste Veranlassung zu einer Formveränderung der jungen Oocyten durch eine Austretung von Kernsaft gegeben wurde, so hätten sie doch, allem Anscheine nach, Zeit genug ge-

habt, sich inner- oder außerhalb des Ovariums wieder abzurunden. Statt dessen scheinen die im Cölom flottierenden Eier von Membr. pilosa jede Elastizität verloren zu haben, so daß sie, wenn sie durch Kontraktion oder Bewegungen des Muttertieres zufällig deformiert werden, jedesmal diese Form behalten (s. Fig. 61—63).

Bei der polyspermen Befruchtung wird eine normale Kernplasmarelation wiederhergestellt, indem hierdurch der Oocyte ein neuer Chromidialapparat zugeführt wird. Jedes Spermium enthält ja nämlich in seinem winzig kleinen Kopf eine ähnliche Chromatinmenge wie diejenige, die vor der Befruchtung in der großen Oocyte vorhanden war. Und während nun, allem Anschein nach, ein Spermakern den männlichen Vorkern liefert, sind die übrigen als die Träger des für den Stoffwechsel der Zelle nötigen somatischen Chromatins zu betrachten und haben als solche, auch wenn sie sich nicht zu Kernen entwickeln, eine wichtige Rolle auszuführen.

Die physiologische Polyspermie bei Membranipora (möglicherweise auch bei anderen Formen) würde nach der hier vertretenen Auffassung nicht als ein isoliertes Phänomen dastehen, sondern sie wäre zwischen den vielen verschiedenen Anpassungen einzuordnen, die in einer günstigen Ausbildung der somatischen Teile des Eies ihr Ziel zu haben scheinen.

In den allgemein bekannten Fällen solcher Anpassungen werden eine Anzahl junger Eizellen zu Gunsten einer ihrer Schwesterzellen, der heranwachsenden Oocyte, geopfert, entweder indem sie als Nährzellen in dieselbe aufgenommen werden, oder indem sie, wie bei Dytiscus (Giardina 1901), einen Teil ihres Chromatins zu derselben abgeben. In unserem Fall, bei der physiologischen Polyspermie, wird die harmonische Weiterentwickelung des befruchteten Eies in ganz ähnlicher Weise gesichert, nur geschieht es diesmal auf Kosten von Zellen des anderen Geschlechtes.

Januar, 1907.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Auerbach, L., 1893, Ueber merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marginalis. Sitz.-Ber. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin.

Ballowitz, E., 1886, Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoen. Anat. Anz., Bd. I.

— 1895, Die Doppelspermatozoen der Dytisciden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LX.

— 1906, Ueber Syzygie der Spermien bei den Gürteltieren. Ein Beitrag zur Kenntnis der Edentatenspermien. Anat. Anz., Bd. XXIX.

Barrois, J., 1877, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, Lille.

Bloomfield, J. E., 1880, On the Development of the Spermatozoa. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XX.

Bonnevie, K., 1904, Zur Kenntnis der Spermiogenese bei den Gastropoden (Enteroxenos östergreni). Biol. Centralbl., Bd. XXIV.

— 1905, Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Anat. Anz., Bd. XXVI.

— 1906a, Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Jen. Zeitschr., Bd. XLI.

— 1906b, Physiologische Polyspermie. Arch. f. Mathem. og Nat.-vid., Bd. XXVII.

Boveri, Th., 1892, Befruchtung. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. I.

Braem, F., 1897, Die geschlechtliche Entwickelung von Plumatella fungosa. Bibl. Zool., H. 23.

Braus, H., 1895, Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies. Jen. Zeitschr., Bd. XXIX.

Bugnion, E. et Popoff, N., 1905, La spermatogénèse du Lombric terrestre. Arch. de Zool. exp. et générale, T. III.

Calkins, G. N., 1895, The Spermatogenesis of Lumbricus. Journ. of Morph., Vol. XI.

Fick, R., 1893, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVI.

Giardina, A., 1901, Origine dell'oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. XVIII.

Goldschmidt, R., 1904, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XXI.

Henking, H., 1892, Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten, III. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIV.

Hertwig, R., 1902, Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenkunde, H. 1.

— 1903, Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Biol. Centralbl., Bd. XXIII.

Jensen, O. S., 1883, Recherches sur la spermatogenèse. Arch. de Biol., T. IV.

Korotneff, A., 1888, Beiträge zur Spermatologie (Alcyonella fungosa). Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI.

Korschelt, C. u., Heider, K., 1903, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.

Kräpelin, K., 1892, Die deutschen Süßwasser-Bryozoen. Abh. Nat. Ver. Hamburg.

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

— 1902, Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXI.

— 1902, Struktur und Histogenese der Spermien. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. XI.

Michaelis, 1897, Die Befruchtung des Tritoneies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII.

Oppel, Alb., 1892, Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIX.

Retzius, G., 1904—06, Biol. Untersuchungen, Bd. XI—XIII.

Rückert, J., 1899, Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. z. 70. Geburtstag von C. v. Kupffer, Jena.

Selenka, 1887, Opossum, Wiesbaden.

Waldeyer, W., 1902, Die Geschlechtszellen. (Hertwig, Handb. d. Entwickelungslehre d. Wirbeltiere.)

Figurenerklärung.

Für alle Figuren gelten die folgenden Bezeichnungen:

A Achsenfaden
C Centrosomen
CA Chromidialapparat
Ch Chromosomen
Cp Cytophor
D Darm
E Endstück } des Schwanzes
H Hauptstück }
Ha Hals
K Kern, Kopf
M Muskel
Mk Mitochondrienkugeln
Ms Mittelstück
Mt Mitochondrien
NZ Nährzellen
Oe Oesophagus
P Perforatorium
R.I Reifungsspindel I
Rk Ringkörnchen
S Schwanz
Sp Spermien
Spt Spermatiden
Spz Spermozeugmen
T Tentakeln.

Tafel XXXII.

Spermozeugmen von Membranipora pilosa.

Fig. 1. Reifes Individuum von M. pilosa mit Spermozeugmen und Spermatiden verschiedener Entwickelungsstadien. Vergr. 90 : 1.

Fig. 2. Gruppe von Spermozeugmen. Vergr. ca. 430 : 1 (ohne Zeichenapparat).

Fig. 3 — 14 sind alle nach Streichpräparaten ausgeführt. Vergr. ca. 1150 : 1. Fig. 3, 9—10 und 14 nach Fixation mit Osmiumdämpfen, die übrigen ohne Fixation.

Fig. 3. Aus einer Gruppe junger Spermatiden mit kurzen Mittelstücken und ohne sichtbare Perforatorien.

Fig. 4. Cytophor mit Spermatiden, etwas älter als die vorigen. Die Perforatorien sind umgeschlagen.

Fig. 5. Aelteres Stadium. Die Verbindung der Spermatiden mit dem Cytophor ist nicht mehr so innig. Beim Absterben sind auf einer begrenzten Strecke des Schwanzfadens (das Hauptstück) tropfenförmige Anschwellungen zum Vorschein gekommen.

Fig. 6. Eben abgestorbene Spermatidengruppe. Am hinteren Ende des Hauptstückes sieht man auf jedem Schwanzfaden eine große kugelige Anschwellung.

Fig. 7. Gruppe nahezu reifer Spermien in loser Verbindung mit dem nun stark verkleinerten Cytophor.

Fig. 8. Abnorme Spermatidengruppe. Man sieht zwei kleine Cytophoren, an denen je 3 Spermatiden angelagert sind, und zwischen beiden eine losgerissene Spermatide. Ein dünnes Fädchen verbindet das Perforatorium der letzteren mit denjenigen zweier anderen Spermatiden.

Fig. 9—10. Reife Spermozeugmen nach Fixation mit Osmiumdämpfen.

Fig. 11—12. Spermozeugmen verschiedener Dicke beim Absterben ohne Fixation.

Fig. 13. Vorderes Ende eines lebenden Spermozeugma. Hinter der Kopfreihe ist eine kurze hellere Partie sichtbar, die von den Halsteilen der Spermien gebildet worden ist.

Fig. 14. Spermozeugma in Auflösung begriffen (Osmiumdämpfe).

Tafel XXXIII.

Spermozeugmen von Membr. membranacea.

Fig. 16 ist nach einer noch lebenden Kolonie (Vergr. 430 : 1), die übrigen Figuren nach Streichpräparaten (Vergr. ca. 1150 : 1) gezeichnet.

Fig. 15. Spermozeugma von Membr. membranacea in Auflösung begriffen. Ein Spermium (*Sp*) hat sein vorderes Ende völlig frei gemacht, was sonst nur selten der Fall ist.

Fig. 16. Gruppe eben abgestorbener Spermozeugmen aus dem Cölom des Muttertieres.

Fig. 17. Junge Spermatiden mit deutlich sichtbaren Mitochondrienkugeln (*Mk*).

Fig. 18. Aeltere Spermatiden mit Perforatorium und verlängertes Mittelstück. (Die Schwanzfäden sind in diesen beiden Figuren kurz abgeschnitten.)

Fig. 19—20. Cytophoren mit Spermatiden, die in verschiedener Weise gruppiert sind.

Tafel XXXIV.

Entwickelung von Spermien und Spermozeugmen.

Alle Zeichnungen sind nach Hermann-Präparaten ausgeführt. Vergr. in Fig. 21—28 ca. 1200 : 1, in den übrigen ca. 3000 : 1.

Fig. 21. Spermatocyten II. Ordnung von Membr. pilosa, in charakteristischer Anordnung mit den Kernen peripher gelegen und dem Cytoplasma in der Mitte.

Fig. 22. Zweite Reifungsteilung. Die Zellen sind jetzt wieder abgerundet und liegen zu einem unregelmäßigen Haufen vereinigt.

Fig. 23. Junge Spermatiden in radiärer Anordnung.

Fig. 24. Bildung des Cytophors durch Abschnürung der zentral gelegenen cytoplasmatischen Teile der Spermatiden.

Fig. 25—27. Drei spätere Stadien aus der Spermiogenese.

Fig. 28. Reifes Spermozeugma.

Fig. 29—34 zeigen eine Reihe Stadien aus der Spermiogenese bei Membr. pilosa, unter stärkerer Vergrößerung (ca. 3000 : 1). Man sieht die Spermatocyten bis zum Ende der zweiten Reifungsteilung in unregelmäßigen Gruppen liegen, ohne sichtbare, cytoplasmatische Verbindungsbrücken.

Fig. 29. Prophase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 30. Metaphase derselben.

Fig. 31. Telophase derselben.

Fig. 32. Metaphase der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 33. Anaphase derselben.

Fig. 34. Telophase derselben.

Fig. 35—45. Eine Reihe nacheinander folgender Stadien aus der Umbildung der Spermatiden von Membr. pilosa.

Fig. 46. Vorderes Ende eines Spermozeugma.

Fig. 47. Aus dem hinteren Teil eines Spermozeugma, um den Uebergang vom Haupt- zum Endstück des Schwanzes zu zeigen.

Fig. 48—50. Junge Spermatiden von Membr. membranacea.

Fig. 51—54. Junge Spermatiden von Enteroxenos östergreni, die das Verhältnis zwischen Ringkörnchen und Mitochondrienkugeln demonstrieren.

Tafel XXXV.

Entwickelung der Eier bei Membr. pilosa.

Fig. 56 ist nach Hermann-Material ausgeführt; die übrigen Figuren nach Fixation mit Tellyesniczkys Flüssigkeit. Vergr. (Fig. 55 und 63 ausgenommen) ca. 1200 : 1.

Fig. 55. Längsschnitt durch ein Ovarium. Vergr. 570 : 1.

Fig. 56. Randpartie eines Ovariums. Links junge Oocyten auf dem Stadium der Chromosomenkonjugation; rechts Oocyten im Anfang ihrer Wachstumsperiode.

Fig. 57. Oocyten aus der Wachstumsperiode mit Nährzellen (*NZ*) und mit wohlentwickeltem Chromidialapparat (*CA*).

Fig. 58. Zwei Oocyten auf dem Stadium der ersten Auflösung der Kernmembran. In der unteren Zelle der Chromidialapparat nicht mehr nachweisbar.

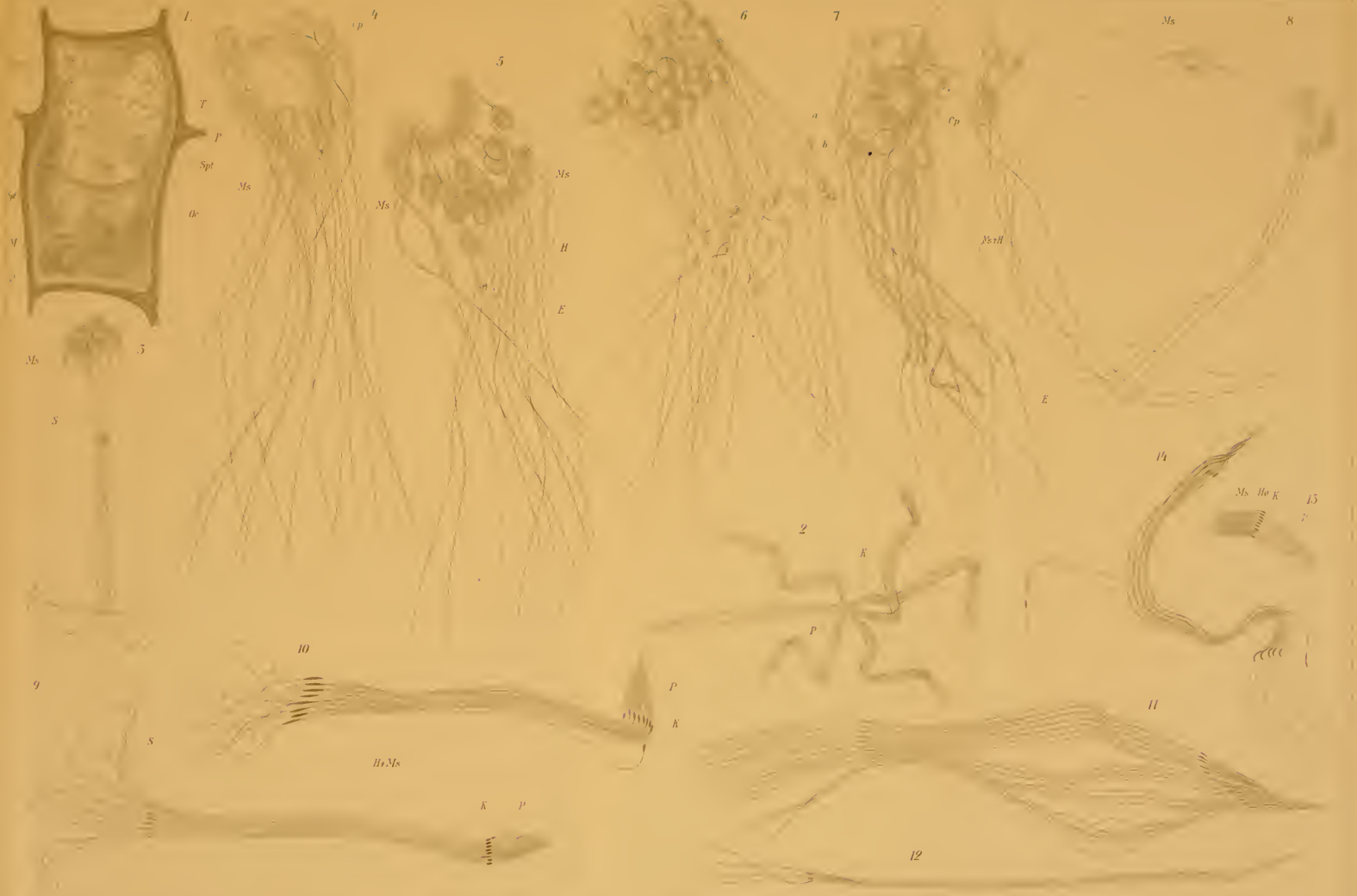
Fig. 59. Frühe Prophase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 60. Ovarialei in der Prophase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 61. Eben befruchtetes Ei aus dem Cölom des Muttertieres. Erste Reifungsteilung.

Fig. 62. Befruchtetes Ei auf dem Stadium des Ablegens. Erste Reifungsteilung.

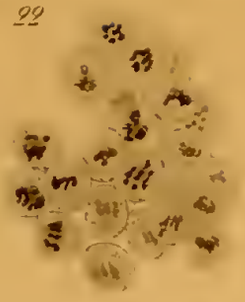
Fig. 63. Ei nach dem Leben gezeichnet. Vergr. 420 : 1.

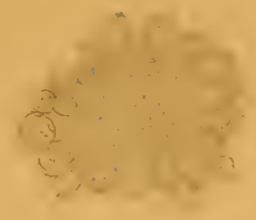


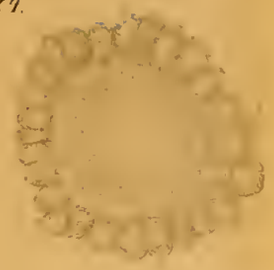
Gustav Fischer

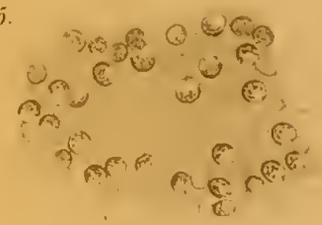
15.
S
K
P
Sp
16.
19
Ms
18
20
17
Mk

21.


22


23


24.


25.

26.

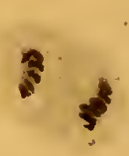
27.

28.

29.

30.

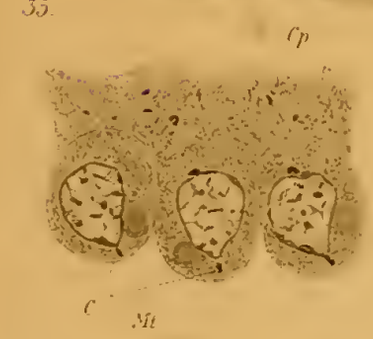
31.


33.

32.

34.

P
42.


35.
Cp
C
Mt

36.
Cp
Mt

37.
Mk

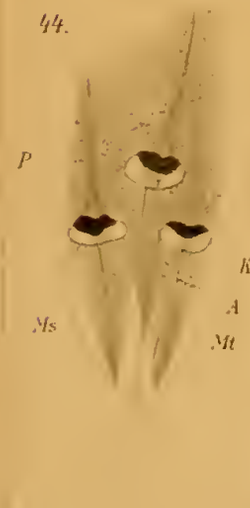
38.
Rk

39.
A
Mt

40.

41.

43.
Rk


44.
P
K
A
Ms
Mt

45.
P
K
Ms.

46.
P
K

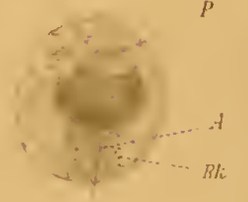
47.
48.
Mt
K
Mt
Rk
A
49.

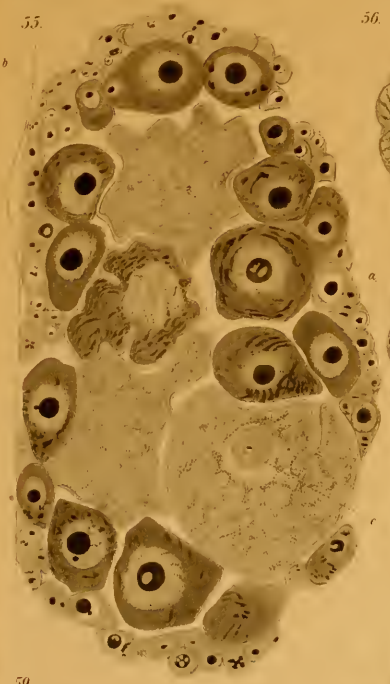
50.
c
b
a
Rk
Mt
Mk

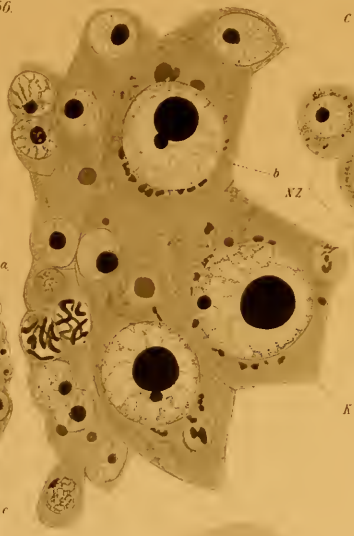
51.
C

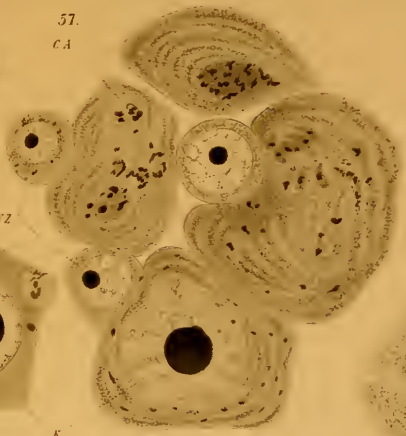
52.
Mt
C

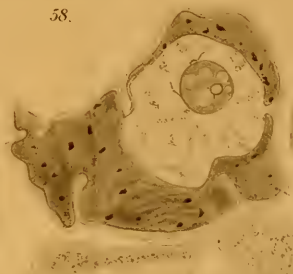
53.
P
Mk
A
Rk

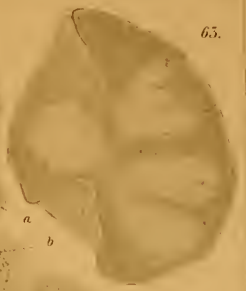

54.
P
A
Rk

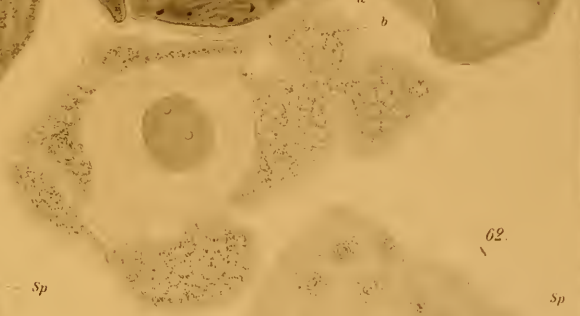

55.
b
a


56.
b
XZ
a


57.
CA
K

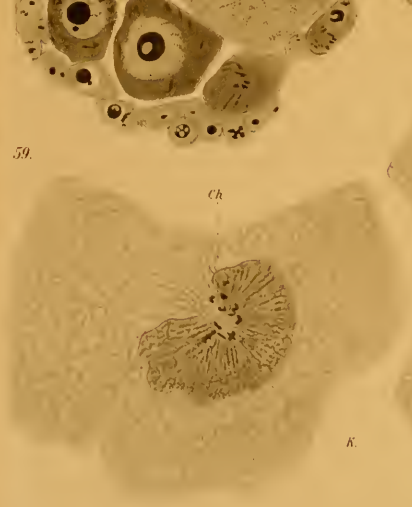

58.
a
b


65.


62.

61.
Sp
RI.
Sp
RI.
RI

Sp
Sp


59.
Ch
K.

60.

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): Bonnevie Kristine

Artikel/Article: Untersuchungen über Keimzellen. II. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen. 567-598