

# Die Spermatogenese von *Helix* (*Tachea*) *nemoralis* und *hortensis*.

Von

Dr. Max Kleinert aus Breslau.

Hierzu Tafel 35—38 und 22 Figuren im Text.

Wenn die Chromosomen die Träger der Vererbung sind, wie dies nach ihrem eigenartigen Verhalten bei den Reifungsteilungen und nach den Vorgängen bei der Befruchtung anzunehmen ist, so kann man erwarten, daß auch die merkwürdigen Zahlenverhältnisse des MENDELSchen Gesetzes sich aus der Chromosomentheorie der Vererbung erklären lassen<sup>1)</sup>. Unter den in dieser Richtung gehenden Hypothesen ist in erster Linie die von dem amerikanischen Forscher SUTTON (1903) ausgesprochene Erklärung zu nennen, welche dann auch von BOVERI (1904) angenommen wurde; sie beruht auf der Annahme, daß einzelne Eigenschaften einer Species an einzelne Chromosomen gebunden sein können. Diese Auffassung gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß die Chromosomen bei manchen Tieren von ungleicher Größe unter sich sind, also offenbar auch eine ungleiche Bedeutung haben<sup>2)</sup>. Es ist daher für die Entscheidung über den Wert der Theorie von SUTTON und BOVERI von Wichtigkeit, daß solche Species auf ihre Chromosomen hin untersucht werden, bei welchen man das MENDELSche Gesetz beobachtet hat.

ARNOLD LANG hat bei seinen interessanten Züchtungsversuchen an der Gartenschnecke (*Helix hortensis*) und der Hainschnecke (*Helix nemoralis*) überraschende Bestätigungen des

1) Eine zusammenfassende Darstellung der Chromosomentheorie der Vererbung findet man in der Schrift von H. E. ZIEGLER, Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena 1905.

2) Vergl. die Ausführung von ZIEGLER, Die Chromosomentheorie der Vererbung in ihrer Anwendung auf den Menschen. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 3. Jahrg., 1906. Ferner ZIEGLER, Die Erklärung der MENDELSchen Regel. Zool. Anz., Bd. XXXIII, 1908, p. 177 u. f.

MENDELSchen Gesetzes gefunden. Herr Professor H. E. ZIEGLER stellte mir nun das Thema, die Chromosomen dieser Schnecken in der Spermatogenese zu beobachten.

Ueber die Chromosomen dieser beiden Arten liegen in der Literatur fast gar keine Mitteilungen vor, während hingegen die nahe verwandte Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) öfters untersucht worden ist. Von etwaigen Größenunterschieden der Chromosomen ist aber bei der Weinbergschnecke nichts berichtet worden; auch widersprechen sich die Angaben der einzelnen Autoren in bezug auf die Anzahl der Chromosomen. Um daher über diese Punkte Aufklärung zu erlangen, zog ich auch die Weinbergschnecke in den Kreis meiner Untersuchung.

An dieser Stelle erlaube ich mir, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor H. E. ZIEGLER, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für das große Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegengebracht hat, und die vielseitigen anregenden Aufklärungen bei den komplizierten und schwierigen Verhältnissen.

### Material und Methode.

Das für das Studium der Spermatogenese erforderliche Material verschaffte ich mir in den Monaten Juli und August aus der Umgebung von Jena. Die günstigste Gelegenheit für den Fang der Schnecke bot sich des Morgens oder an Regentagen kurz nach dem Regen.

Die häufigste Art in hiesiger Gegend ist die Gartenschnecke *Helix (Tachea) hortensis*. Die ungebänderte Form kommt viel häufiger vor als die gebänderte. Es entfällt ungefähr eine gebänderte Form auf 10 ungebänderte. Weniger häufig, aber durchaus nicht selten ist die Hainschnecke, *Helix (Tachea) nemoralis*. Man findet sie oft an denselben Stellen wie die vorige Art; sie scheint aber beschattete und feuchte Orte in höherem Grade zu bevorzugen. Bei *Helix nemoralis* trifft man fast ausschließlich die drei- und fünfbänderige Form an. Ungebänderte Exemplare scheinen in hiesiger Gegend sehr selten zu sein; ich fand selten eine zweibänderige, niemals eine ungebänderte Form. Aus diesem Grunde konnte ich auch die Idee nicht durchführen, von jeder der beiden Species je eine gebänderte und ungebänderte Form zu untersuchen.

Den Tieren wurde, nachdem der Kopf abgeschnitten war, die Zwitterdrüse aus der Leber herauspräpariert. Unter physio-

logischer Kochsalzlösung wurden dann die etwa noch anhängenden Leberteilchen sorgfältig entfernt. Darauf kam die zerteilte Zwitterdrüse sofort in das starke FLEMMINGSche Gemisch, wo sie gegen 48 Stunden verweilte. Nach dem Fixieren wurde die Zwitterdrüse 24 Stunden im fließenden Wasser ausgewaschen und in Alkohol von ansteigender Konzentration gehärtet.

Die Dicke der Schnitte betrug 3—10  $\mu$ . Zur Färbung benutzte ich das HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylin. Durch sorgsam ausgeführte Differenzierung mit 2-proz. Eisenalaunlösung erzielte ich sehr klare und deutliche Bilder.

Die Untersuchung wurde ausgeführt mit  $\frac{1}{12}$  homogener Immersion (Zeiß) und den Kompensationsokularen 4, 8, 18. An Stelle des zerstreuten Tageslichtes bediente ich mich meistens einer künstlichen Lichtquelle (Auerbrenner) unter Einschaltung einer sog. Schusterkugel. Die Zeichnungen wurden aus freier Hand angefertigt, wobei die relative Größe der Zellen mittels des Okularmikrometers festgestellt wurde.

### Historischer Abschnitt.

Es würde zu weit führen, wollte ich die zahlreichen Werke über die Spermatogenese der Mollusken anführen. Ich verweise dieserhalb auf die Zusammenfassungen bei früheren Autoren. Hier werde ich mich hauptsächlich auf die Arbeiten beschränken, welche die Gastropoden betreffen und in welchen die Chromosomenverhältnisse behandelt wurden.

Zuerst stellte PLATNER im Jahre 1886 bei der Spermatogenese von *Helix pomatia* fest, daß die ungeteilte äquatoriale Körnchenplatte größerer und kleinerer Spindeln aus 24 Elementen besteht.

Im Jahre 1889 führte derselbe Autor den Nachweis, daß die Zahl der Polhauptstrahlen halb so groß ist als die Gesamtzahl der äquatorialen, chromatischen Elemente. „Es liegt also hier ein feststehendes Verhältnis vor, ein gesetzlicher Zusammenhang.“ Die letzte Teilung der Spermatocyten schließt sich ohne Ruhestadium an die vorhergehende an, wobei die chromatische Substanz direkt wieder in Chromosomen zerfällt. „Bei der letzten Teilung der Spermatocyten findet eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl statt.“ Während also PLATNER bei den früheren Teilungen von *Limax agrestis* 16 Chromosomen als Doppelkugeln vorfand, zeigte die Äquatorialplatte der letzten Teilung

nur 8 Doppelkügelchen. Diese Elemente sind bereits die segmentierten Chromosomen.

ZIMMERMANN (1891) unterscheidet in der Spermatogenese von *Helix pomatia* Spermatogonien, Spermatocyten 1. Ordnung und Spermatozoen. Bei der ersten Generation ist das Protoplasma nur spärlich vorhanden. Die Spindeln sind klein und zierlich. Die Zellen der folgenden Generation sind viel größer und reicher an Protoplasma. „Das Chromatin ist in kleinen, rundlichen, durchlocherten Klümpchen, die durch wenige, aber noch erkennbare, helle, radiäre Linien in einzelne Stückchen getrennt sind, angeordnet. Unter sich sind diese Klümpchen, deren Zahl im Maximum 24 zu betragen scheint, durch feine Fäden verbunden.“ Vor der Einstellung in den Aequator der Spindel verlieren die Chromosomen ihre Durchbohrung und nehmen Hantelform an.

Das folgende Jahr (1892) brachte eine Arbeit von O. VOM RATH „Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Grylotalpa vulgaris* Latr.“, und in welcher er die Bildung der Vierergruppen in der Spermatogenese einiger Mollusken folgendermaßen schildert: „In der Samenbildung von *Helix pomatia* konstatierte ich für die Teilungen der Ursamenzellen die Chromosomenzahl 24, welche bereits von PLATNER als für *Helix pomatia* typisch bezeichnet wurde. Vor der ersten Reduktionsteilung war die Zahl auf 48 verdoppelt und diese 48 Chromosomen waren in Gruppen von je 4 miteinander durch Linien verbunden und zeigten so genau die Bilder, die ich für *Grylotalpa* beschrieben und in Fig. 14 und 15 dargestellt habe, nur waren bei *Helix pomatia* stets 12 Gruppen von je 4 Chromosomen zu zählen. Selbstverständlich sind diese Verhältnisse bei *Helix pomatia* wegen der doppelten Zahl der Chromosomen und der geringen Größe derselben ungleich schwieriger zu erkennen als bei *Grylotalpa*. Durch die erste Reduktionsteilung wird dann bei *Helix pomatia* die Zahl der Chromosomen auf 24 und bei der zweiten Reduktionsteilung auf 12 herabgesetzt.“ Aehnlich liegen die Verhältnisse bei *Limax cinereo-niger*, wo VOM RATH bei den Teilungen der Ursamenzellen 16 Chromosomen feststellte. „Jede der 4 Samenzellen erhält auf diese Weise trotz der zweimaligen Reduktion infolge des Verdoppelungsprozesses bei *Helix pomatia* 12, bei *Limax cinereo-niger* 8 Chromosomen, also die Hälfte der typischen Zahl 24 resp. 16.“

Interessant ist es, mit AUERBACH (1896) das Schicksal der Chromosomen bei *Paludina vivipara* zu verfolgen. Hier unterscheidet AUERBACH 5 Zellgenerationen: Spermatogonien, Spermato-

cyten 1., 2. und 3. Ordnung sowie Spermioblasten. In den Spermatogonien beträgt die Grundzahl der Karyosomen 4. „Am Ende des Schleifenstadiums zerfallen jedesmal die 4 Fäden in 16 Stücke, die sich zu Kügelchen abrunden und vor der Einlagerung in die Faserspindel wieder zu 4 Karyosomen von gedrungener Form vereinigen.“ Weiter sagt AUERBACH: „In der 3. Zellgeneration nimmt dieser Vorgang die Form des Viererstadiums an und findet sich auch die Abweichung ein, daß an der Faserspindel jedes der 4 Karyosomen, statt wie sonst in 2, diesmal in 4 Teilstücke zerfällt, so daß 8 Körperchen nach jedem Pol hinwandern.“ Die Spindel der 4. Generation zeigt wieder 4 Karyosomen, aus denen durch Zweiteilung die Kerne der Spermioblasten hervorgehen. Während nun die haarförmigen Spermatozoen der 5. Zellgeneration den Spermioblasten entstammen, entstehen die wurmförmigen Spermien aus den Spermatogonien, ausnahmsweise aus den Spermatocyten 1. Ordnung. Von ihren Schwesterzellen weichen aber diese Zellen insofern ab, als die 4 Karyosomen an den beiden Polen sich durch Zweiteilung vermehren. Diese Körperchen zerstreuen sich im ganzen Zellraum, zerfallen dann in feine Stäubchen, um schließlich zu verschwinden. „Danach ist und bleibt fernerhin diese Bildungszelle kernlos im weitesten Sinne des Wortes.“ Die zweierlei Samenfäden ordnen sich nun zu gemeinschaftlichen Bündeln an, und zwar so, daß die haarförmigen Spermien allseitig durch wurmförmige von ihresgleichen getrennt sind.

Im Jahre 1897 erschien eine Abhandlung von BOLLES LEE über „Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*“. Dieser Autor teilt die samenbildenden Zellen ein in Spermatogonien, Spermatocyten 1. und 2. Ordnung. Die Teilung der Spermatogonien zeichnet sich vor allem aus durch das Stadium des segmentierten Knäuels. Er besteht infolge Längsspaltung der anfangs vorhandenen 24 Schleifen jetzt aus 48 Elementen und hat so Aehnlichkeit mit einer „Corolle de fleur“. Auf dieses Stadium folgt die merkwürdige „Phase de l'éparpillement des anses“, wo die sekundären Elemente ordnungslos im ganzen Kernraum zerstreut werden. Sie vereinigen sich jedoch bald wieder paarweise und bilden eine Sternfigur, aus welcher durch Konzentration der Chromatinsubstanz 24 Chromosomen hervorgehen: „Il paraît impossible de ne pas en conclure qu'à ce stade les 48 éléments isolés ou apparemment isolés de la phase de l'éparpillement se rassemblent en 24 groupes binaires. Mais quant au mécanisme par lequel ce rassemblement s'effectue, je n'ai pas pu le dévoiler.“

Aller Wahrscheinlichkeit nach setzen sich die neuen zweiwertigen Gruppen teilweise aus heterogenen Elementen zusammen. „Il est possible que cette phase donne lieu à une division réductionnelle qualitative de WEISMANN.“ Die Spermatocyten 1. Ordnung, welche eigentlich nur die letzte Generation der Spermatogonien darstellen, sind größer und kräftiger gebaut und oft langgestielt. Im ruhenden Kern bemerkt man nun das Auftreten von oft schleifenförmigen, gewundenen Chromatinstückchen, deren Zahl 24 beträgt. Aus diesen gehen durch Verkürzung und Verdickung mit nachfolgender Längsspaltung Schwestersegmente hervor, die wieder zu verschieden gestalteten Körpern verschmelzen (Textfig. 3). „Pendant la marche de ce processus de fusion, il se produit des figures d'anneaux ou d'ellipses, et des figures de boules réunies au nombre de quatre, qui sont sans doute les Vierergruppen des auteurs. Mais ces tétrades, comme on pourrait les appeler, ne sont pas des formations quadripartites, elles ne sont jamais que bipartites. Elles ne sont jamais que des formations passagères, des étapes du processus de fusion des segments. Il en est de même de la formation des anneaux ou d'ellipses.“ Nach fortgesetzter Verdichtung der chromatischen Substanz stellen sich diese Elemente als 24 völlig homogene, schiffchenförmige Chromosomen in die Äquatorialplatte ein und unterliegen daselbst einer Querteilung. Zwischen dieser und der nächsten Teilung ist ein unvollständiges Ruhestadium. Die Spermatocyten 2. Ordnung bestehen aus 24 gekrümmten Stäbchen, ohne daß jedoch in den Prophasen eine Längsspaltung voraufgegangen wäre. Die Chromosomen teilen sich der Quere nach. „Cette cinèse est donc une division réductionnelle de WEISMANN, qualitative et quantitative, mais non numérique en même temps. Il n'y a point de réduction numérique dans la spermatogénèse de l'Helix pomatia.“

In demselben Jahre (1897) veröffentlichte GODLEWSKI seine Beobachtungen über das Auftreten mehrfacher bipolarer Mitosen in der Spermatogenese von *Helix pomatia*. Er meint, daß dieser Kernteilungsmodus als normal und der gewöhnlichen einfachen Mitose als gleichwertig zu erachten sei. Die Zahl der Chromosomen, welche zuerst ringförmig, später hantelförmig sind, beläuft sich im äquatorialen Teil jeder Zentralspindel auf 24.

Nach MURRAY (1898), welcher hauptsächlich den Nebenkern von *Helix pomatia* untersucht hat, beträgt die Zahl der Chromosomen in der Äquatorialplatte der ersten wie zweiten Reifungsteilung je 24. In den Spermatogonien dagegen finden sich 48 Paare von Schwesterchromosomen „48 pairs of sister-chromosomes“.

Ganz eigentümlich verlaufen bei *Paludina vivipara* die beiden Reifungsteilungen der Spermatocyten, aus denen die wurmförmigen Samenfäden hervorgehen. Nach MEVES (1901) beträgt die Zahl der Chromosomen in der ersten Reifungsteilung 14. An der zweiten Teilung nehmen nur 4 Chromosomen aktiv teil. Die anderen 10 jetzt bläschenförmigen Chromosomen verhalten sich passiv. Sie werden von einer Kapsel umgeben und gelangen sämtlich in eine Spermatide, um dort unterzugehen. Zum Aufbau des wurmförmigen Samenfadens erhält jede Spermatide nur ein Chromosom, während sich die übrigen in der Zellsubstanz verlieren.

Als Ergänzung hierzu veröffentlichte MEVES im Jahre 1902 eine Arbeit „Ueber olygopyrene und apyrene Spermien etc.“ Darin bezeichnet MEVES nach einem Vorschlage WALDEYERS die haarförmigen Samenfäden als eupyrene „mit ordentlichem Kern versehene“, die wurmförmigen als olygopyrene „mit wenig Kern versehene“. Die Zahl der Chromosomen in den Spermatogonien beläuft sich auf 14. Die Teilung ist eine Aequationsteilung. Die Spermatogonien, die zu eupyrenen Spermien werden, treten wie gewöhnlich in die beiden Reifungsteilungen ein. Auch hier handelt es sich um Aequationsteilungen. Die Spermatogonien dagegen, die sich zu olygopyrenen Spermien entwickeln, wachsen außerordentlich stark heran. In den jungen Spermatocyten liegt dann neben dem Kern ein großes Idiozom mit 2 Zentralkörpern. MEVES nimmt an, „daß die Potenz der olygopyrenen Spermien in bezug auf die Vererbung nur einen Bruchteil der Vererbungspotenz der eupyrenen beträgt“.

Eingehend hat sich PROWAZEK (1902) mit der Spermatogenese von *Helix pomatia* befaßt. In den Spermatogonien treten die Schleifen zuerst in der Zwölfzahl auf, aus denen dann durch Längsspaltung die Normalzahl der Schleifen, nämlich 24 Elemente, hervorgeht. Ausgebildete Spindeln mit kurzen, massigen und gedrungenen Chromatinschleifen konnte PROWAZEK nur in vereinzelten Fällen auffinden. Bei der Umwandlung in die Spermatocyten 1. Ordnung findet zuerst eine Verklumpung und Konzentration der Chromatinelemente in der Kernschleife statt. Dadurch zerfallen die Kernschleifen in 24 längliche, an den Polen etwas unregelmäßig gestaltete, dichte Chromatingruppen, die zuweilen noch die gekrümmte Gestalt der Kernschleifen aufweisen. Diese 24 Chromatinklumpen werden bald darauf „körnig-stäbchenartig“ und spalten sich der Länge nach in 48 Elemente. Letztere legen sich zu Vierergruppen zusammen, die alsdann in der Zwölfzahl vorkommen.

Das Zustandekommen der Vierergruppen erklärt sich PROWAZEK folgendermaßen: „Es wurde einfach immer die eine Quergliederung, die auch in den meisten Fällen so nicht vollends durchgängig war, da achromatische Substanzen gleichsam Fadenbrücken zwischen den Chromatinelementen bildeten, rückgängig gemacht und so entstanden aus den 24 längsgespaltenen Elementen 12 Doppellelemente. Es trat zunächst eine Pseudoreduktion (HÄCKER) ein.“ Weiter schildert PROWAZEK den Verlauf der ersten Reifungsteilung: „Die Zerteilung der Vierergruppen ähnlichen Gebilde erfolgt in etwas variabler Weise, je nachdem die Teilung dieser in der Längsrichtung deutlicher ausgeprägt verblieb (Fig. 20 a) oder sofern sie zu homogenen, sphärischen Körpern verschmolzen sind, worauf die Teilung in der in Fig. 21 a, b und 22 skizzierten ringartigen Weise vollzogen wird.“ Die 12 zweiwertigen kompakten Chromosomenteile treten nun ohne Ruhestadium in die zweite Reifungsteilung ein, wo sie allem Anschein nach der Quere geteilt werden.

In demselben Jahre (1902) veröffentlichte ANCEL seine Forschungen über die „Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia* (Linn.)“. Die Ursamenzellen besitzen 48 Chromosomen. Die Tetraden in den Spermatogonien bilden sich auf die Weise, daß 48 sehr dünne Chromatinfäden sich paarweise der Länge nach zusammenlegen und verschmelzen. Es entstehen so zuerst 24 voluminöse „anses“, aus denen dann durch Verdichtung ihrer Substanz 24 zweiwertige Chromosomen hervorgehen. Die Spermatocyten 1. Ordnung enthalten ebenso wie die Spermatocyten 2. Ordnung 24 Chromosomen, die sich der Quere nach teilen. Die zweite Reifungsteilung geht mit einer qualitativen und quantitativen Reduktion des Chromatins einher.

Noch in demselben Jahre (1902) teilt PROWAZEK ein Vorstadium der Vierergruppenbildung mit, das ihm bei der *Helix*-Spermatogenese entgangen war. Das Chromatin verteilt sich zunächst äußerst fein, fast staubartig und sammelt sich dann zu einzelnen oft gezackten, unregelmäßigen Inseln an. Diese spalten sich frühzeitig der Länge nach und bilden dann durch fortgesetzte Verdichtung die Vierergruppen.

Ganz eigentümlich verhalten sich die Centrosomen in der Spermiogenese von *Enteroxenos östergreni* nach den Angaben von BONNEVIE (1904). Die jüngsten Spermienzellen enthalten 2 Zentralkörnchen, die von einer Sphäre (*Centrotheca* MEVES) umgeben sind. Um diese lagert sich eine Schicht von Mitochondrienkörnchen, die



später den Spiralfaden liefern. Die Centrotheca wandert nach dem vorderen Pol des Kerns und wird zum Perforatorium der Spermie. Das distale Zentralkörnchen wird stäbchenförmig und verlängert sich nach dem Kern zu. Das proximale Zentralkorn spaltet sich zuerst in 2, dann in 4 Körnchen, „Ringkörner“. Diese sind durch feine Fäden unter sich zu einem Viereck verbunden und stehen außerdem mit Kern und Achsenfaden in Verbindung. Nach Beendigung des Längenwachstums legen sich die 4 Körnchen als geschlossene, ringförmige Platte zwischen Hals und Mittelstück. Als Umhüllungsmembran dieser Teile dient das zwischen den 4 Ringkörnern ausgebreitete Cytoplasmahäutchen. Leider hat BONNEVIE die Chromosomen in der Spermatogenese nicht untersucht, wohl aber gibt die Ovogenese darüber Aufschluß. Die Zahl der Chromosomen in den Oogonien beläuft sich auf 34 Elemente: 8 große, 8 kleine und 18 mittlere. Beim Eintritt in die erste Reifungsteilung ergaben sich 4 große, 9 mittlere und 4 kleine Chromosomen.

### Die Spermatogonien.

Die Spermatogonien und die Vermehrungsteilungen  
bei *Helix nemoralis*.

Die Zwitterdrüse von *Helix* stellt ein lappiges Gebilde dar, welches aus zahlreichen Acini besteht und ganz oben in der Leber gelegen ist.

Fig. 1 (Taf. 35) zeigt die celluläre Wandschicht eines Acinus mit ansitzenden jüngsten Spermatogonien. Dieselben liegen dicht zusammengedrängt in mehreren Reihen übereinander und sind von polygonaler Gestalt. Was ihre Größe anbetrifft, so sind sie mindestens 10  $\mu$  lang und 10  $\mu$  breit. Ihr Kern ist durch eine Membran deutlich gegen das Protoplasma abgegrenzt. Innerhalb des Kerns befinden sich mehrere intensiv gefärbte, verschieden große Chromatinklümpchen, während das Kerngerüst ein ungefärbtes, eher trübes Aussehen aufweist. In unmittelbarer Nähe des Kerns bemerkt man einen lichtbrechenden, pentagonalen oder hexagonalen, homogenen Körper mit stark hervortretender, grell gefärbter Rindenschicht; letztere scheint 5—6 mehr oder weniger stark gekrümmte Stäbchen zu enthalten. Dieses Gebilde ist der „Nebenkern“ der Autoren. Nach PLATNER bildet der Nebenkern bei *Helix pomatia* ein in sich selbst verlaufendes, mehrfach ver-

schlungenes Element. Bei Arion dagegen besteht der Nebenkern nach dem eben genannten Autor scheinbar aus einer Anzahl stark lichtbrechender Stäbchen, die zu einer mehr oder weniger regelmäßigen, eckigen Figur geordnet sind. Die bei beiden Arten so verschiedenen Formen stellen nach PRENANT nur die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien desselben Gebildes dar.

Bereits die frühesten Generationen der Samenzellen stehen mit großen Nährzellen (Basalzellen PLATNERS, Ammen ZIMMERMANN'S, Ovules mâles von DUVAL, Cellules blastophorales BLOOMFIELDS) in Verbindung (Fig. 1, Taf. 35). Im einfachsten Falle sitzen die Spermatogonien mit breiter Basis der Nährzelle auf. Häufiger aber sieht man, daß sich die Spermatogonien in die Länge gestreckt haben und mit einem Halse oder einer Nase in das Protoplasma der Nährzelle eintauchen (Fig. 2, Taf. 35). Dieses Längenwachstum ist insofern vorteilhaft, als die einzelnen Zellen weniger Raum beanspruchen (ZIMMERMANN) und sich daher deren viele um eine Nährzelle anordnen können. Merkwürdig ist die Erscheinung, daß alle Samenzellen, welche um eine Nährzelle gruppiert sind, jeweils demselben Stadium angehören und auch fernerhin die gleichen Umwandlungen durchmachen. PLATNER bezeichnet die Spermatogonien nach dem Auftreten einer Basalzelle als Spermatocyten. „Ein anderer Unterschied aber als der durch diese allgemeine Anordnung bedingte existiert zwischen beiden Zellgattungen nicht.“ Das Beisammenliegen vieler gleichartiger Zellen kommt dem Studium sehr zugute, da durch vergleichende Betrachtungen Irrtümer bezüglich des Aufbaues der Zellen vermieden werden. — Das Protoplasma der Nährzelle ist von hyaliner Beschaffenheit; öfter wird es jedoch von zarten Strängen durchsetzt, die sich sehr fein gegen das übrige Gewebe abheben. Mitunter findet man in dem Protoplasma verteilt zahlreiche verschieden große Kugeln von gelbbrauner Farbe, sogenannte Dotterkugeln (Fig. 2, Taf. 35). Dieselben Gebilde hat auch PROWAZEK als „verschieden gestaltete Körnchen von gelblicher Nuance“ beobachtet. Der Kern der Nährzelle besitzt eine eiförmige, spindelartige oder annähernd kugelige Gestalt und ist ca. 20  $\mu$  lang und 18  $\mu$  breit. Man sieht darin unzählige Chromatinbrocken, dazwischen 1 oder mehrere Kernkörperchen und eine scharf konturierte Kernmembran. Er ist also ein sogenannter hyperchromatischer Kern.

Durch ihren riesigen, stark granulierten Kern unterscheiden sich die Nährzellen sofort von den ähnlich gebauten, aber viel

kleineren Wandzellen (Fig. 1, 2, Taf. 35). Letztere haben einen ovalen, chromatinreichen, ca.  $7 \mu$  langen und  $2,5 \mu$  breiten Kern. Im Gegensatz zur Nährzelle besitzt der Kern der Wandzelle kein Kernkörperchen, auch sind die Chromatinbrocken nicht so reichlich vertreten und daher mehr verteilt. Die Wandzellen liegen stets der Wand des Acinus an, die Nährzellen können eine gleiche oder auch eine mehr zentrale Lage einnehmen. Ich finde daher die Bezeichnung PLATNERS „Basalzelle“ nicht angebracht und ziehe den Namen „Nährzelle“ vor.

Nach PETER hat die chromatische Substanz im Kern der Nährzelle die Aufgabe, die Nährstoffe zu verarbeiten und assimilationsfähig den Samenzellen zu übermitteln. Je feiner nun das Chromatin verteilt ist, desto größer wird die wirkende Oberfläche und somit die Tätigkeit der Nährzelle sein. Meiner Ansicht nach werden die überschüssigen Nährstoffe als Dotterkugeln im Protoplasma aufgespeichert, um nötigenfalls zur Ernährung der Samenzellen zu dienen.

PLATNER läßt die Basalzellen frühzeitig aus der Alveolenwand anliegenden Zellen, Spermatogonien ihrer Form nach, hervorgehen. Auch PROWAZEK betrachtet die Basalzellen als Geschlechtszellen, die infolge einer Arbeitsteilung die Rolle der Ernährung übernommen haben. Ich kann mich den Ausführungen dieser Autoren nicht anschließen, vielmehr stimme ich mit KORSCHULT und HEIDER überein, wonach die Nährzellen durch Vergrößerung einzelner Wandzellen entstehen. Ursprünglich liegen ja auch die Nährzellen der Wand des Acinus an, desgleichen zeigen ihre Kerne annähernd denselben Aufbau und dieselbe intensive Färbbarkeit wie die Kerne der Wandzellen<sup>1)</sup>.

Je mehr sich nun die Samenzellen entwickeln, desto mehr schwindet die Nährzelle. Die chromatische Substanz nimmt ab und verliert stark an Färbbarkeit. Nur die Nucleoli erhalten sich noch einige Zeit, wie PLATNER bei *Arion* beobachtet hat. Nach BLOOMFIELD degenerieren und verschwinden die „blastophoral cells“ höchstwahrscheinlich, nachdem sie ihre Rolle in der Unterstützung und Ernährung der jungen Spermatozoen ausgespielt haben.

1) KEFERSTEIN (1862—1866) läßt die samenbildenden Zellen aus der Nährzelle, „zentrale Mutterzelle“ hervorgehen. In den Tochterzellen bildet sich allem Anschein nach jedesmal ein neuer Kern, während der Kern der Mutterzelle keine Veränderungen einging. Ebenso entwickeln sich DUVALS Spermatoblasten aus den „ovules mâles“, und zwar durch endogene Kernbildung.

Allmählich wachsen die Spermatogonien heran und nehmen eine ovale, keulen- oder birnförmige Gestalt an. Gleichzeitig vergrößert sich der Kern. Das Chromatin breitet sich aus. Die ursprünglich vorhanden gewesenen Chromatinklümpchen sind verschwunden, dafür sieht man in dem Kern ein chromatisches Netzwerk oder Fadenwerk auftreten (Fig. 2—4, Taf. 35). Die einzelnen Fäden bestehen aus hintereinander gelagerten winzigen Körnchen, die oft stärkere Chromatinanhäufungen bilden. Der Kern bekommt dadurch ein Aussehen, wie wenn er mit Ruß bestreut worden wäre. Zentral oder mehr nach der Peripherie zu gelegen findet man ein Kernkörperchen, manchmal sind deren zwei vorhanden. Mitunter ist die äußere Schicht des Nucleolus intensiver gefärbt als die innere.

Die Kernfäden verdicken und verdichten sich nun und bilden dadurch einen dichten Knäuel von ungefähr halbmondförmiger Gestalt, welcher nur den unteren basalen Teil der Kernhöhle ausfüllt (Fig. 5, Taf. 35). Das Protoplasma ist stark konzentriert und umgibt den Kern wie ein schmaler Saum. Dieses Stadium, in welchem die Kernsubstanz eine mehr oder weniger stark einseitige Kontraktion aufweist, bezeichnet man als „Synapsis“. Allmählich lockert sich der Knäuel auf und breitet sich über den größten Teil der Kernhöhle aus; nur an der der Basis entgegengesetzten Seite bleibt noch eine schmale Zone im Kernraum frei (Fig. 6, Taf. 35). Schließlich zerfällt der Knäuel in verschieden große Bogenstücke (Fig. 7, 8, Taf. 35). Der Rest des Knäuels, der, wie in Fig. 7 (Taf. 35) deutlich zu sehen ist, in Gestalt einer mehrfach gewundenen Schleife den Kernraum durchsetzt, spaltet sich in 2 abnorm große Fadenstücke (Fig. 8, Taf. 35). Wir werden finden, daß sich das Schicksal dieser beiden großen Chromosomen durch sämtliche Teilungen hindurch genau verfolgen läßt.

Die oben erwähnten Bogenstücke, zuletzt auch die beiden großen Fäden, verkürzen sich nun durch Konzentration des Chromatins. Es entstehen auf diese Weise verdickte, sanft gebogene oder hakenförmige Elemente. Durch fortschreitende Verdichtung bilden sich schließlich die fertigen Chromosomen als ovale, stäbchenförmige oder mehr rundliche kompakte Körper (Fig. 9—11, Taf. 35). Währenddessen verschwindet auch die Kernmembran. Die beiden großen Fadenstücke haben sich gleichfalls in dicke, wellig verlaufende Bögen umgewandelt (Fig. 9, 10, Taf. 35). Aus diesen gehen dann mehr oder weniger scharf gebogene Winkel hervor, welche Aehnlichkeit mit dem Buchstaben V haben (Fig. 11,

Taf. 35). Im Gegensatz zu den übrigen Chromosomen bilden die beiden großen Chromosomen aber keine so stark verkürzten Körper, sondern sie behalten noch einigermaßen ihre frühere Bogenform bei. Daß die Ausbildung der Chromosomen keine gleichzeitige ist, sehen wir in den Fig. 9 und 10, wo neben fertigen Chromosomen noch verdickte Bogenstücke liegen. Am spätesten aber erreichen die beiden großen Chromosomen ihre Vollendung; sie hinken gewissermaßen nach.

Aehnliche Stadien der Prophasen der Spermatogonienteilung hat DUBLIN bei *Pedicellina* beobachtet. Nur fehlen hier die beiden großen Chromosomen, und ist die Entwicklung der Chromosomen eine gleichzeitige. Man findet daher auf dem einen Stadium, welches Fig. 9 (Taf. 35) entsprechen dürfte, nur verdickte, sanft gebogene, haken-, bzw. winkelförmige Elemente. Auf einer weiteren Phase bilden sich dann kurze gedrungene, mehr oder weniger ovale Stäbchen, ähnlich wie in Fig. 11 (Taf. 35). DUBLIN rechnet nun das erste Stadium zu einer früheren, das zweite zu einer späteren (letzten) Spermatogonienteilung. Auf Grund meiner Untersuchungen bei *Helix nemoralis* neige ich mehr zu der Ansicht, daß es sich auch bei *Pedicellina* nur um aufeinanderfolgende Stadien ein und derselben Teilung handeln dürfte. Gerade die ungleichmäßige Entwicklung der Chromosomen bei *Helix nemoralis* läßt die Uebergänge deutlich erkennen.

In den Prophasen der Teilung liegen die beiden großen Chromosomen nahe der Kernmembran einander gegenüber. Auf diesen Stadien läßt sich auch die Zahl der Chromosomen sicher feststellen, da eine Verklumpung der Chromosomen bei *Helix* nicht stattfindet. Im günstigsten Falle konnte ich 48 Chromosomen, darunter 2 große zählen (Fig. 11, Taf. 35). Zahlen wie 45, 42 und 40 waren nichts Seltenes. Man muß jedoch hierbei bedenken, daß bei der großen Zahl von Chromosomen öfter Teile abgeschnitten werden. Ein Aufsuchen der etwa fehlenden Chromosomen auf den folgenden Schnitten ist bei der Kleinheit der Elemente fast unmöglich und höchst unsicher. Auf der Aequatorialplatte, von der Aequatorialeseite aus gesehen, liegen die Chromosomen sehr dicht zusammen und erschweren dadurch die Zählung. Fig. 12 (Taf. 35) zeigt eine Aequatorialplatte von der Polseite aus gesehen mit 44 Chromosomen; die beiden großen Chromosomen liegen im Gegensatz zu den bisherigen Phasen an einer Seite nahe beisammen.

Bevor ich nun die weiteren Teilungsvorgänge der Spermato-

gonien bespreche, wollte ich noch einmal auf das Verhalten des Nebenkerns zurückkommen, den wir bereits in den jüngsten Spermato gonien haben auftreten sehen. Fast immer findet sich der Nebenkern an der der Basis zugekehrten Seite der Spermato gonie. Je mehr sich nun die Spermato gonien den Metaphasen ihrer Teilung nähern, desto mehr schwindet der Nebenkern. Er nimmt zuerst ein trübes Aussehen an, der deutliche Kontur verliert sich. Gleichzeitig faltet sich die Rindenschicht nach innen, wodurch der Nebenkern die Gestalt eines Sternes enthält. Derselbe besteht meistens aus 6 Zacken, von denen jeder ein sichelförmig gebogenes, intensiv gefärbtes Stäbchen gleichsam als Achse einschließt (Fig. 3, Taf. 35). Bisweilen sind in einem Zacken 2, aber entsprechend kleinere, hinter- oder nebeneinander gelegene Stäbchen nachzuweisen. Die Substanz des Nebenkerns löst sich immer mehr auf, so daß die Stäbchen schließlich frei werden (Fig. 4, Taf. 35). Man findet die Stäbchen dann radienartig um ein Zentrum angeordnet, in dem man günstigenfalls ein rundes, intensiv gefärbtes Körperchen erkennen kann. Dieses Gebilde, welches als Centrosom bezeichnet werden muß, ist von einem hellen Hofe umgeben, liegt aber in einer tieferen Ebene als die Stäbchen. Der helle Hof ist charakteristisch für das Centrosom und unterscheidet dasselbe gegenüber ähnlichen, im Protoplasma vorkommenden, gefärbten Körnchen. Nachdem wir uns so von dem Auftreten eines Centrosoms im Nebenkern überzeugt haben, sind wir in der Lage, den Nebenkern der Autoren als Sphäre bzw. Idiozom (MEVES) zu bezeichnen.

Auch KORSCHOLT und HEIDER schlagen vor, diejenigen Nebekerne, welche eigentümliche stäbchenartige Körper in sich beherbergen und besonders bei den Gastropoden vorkommen, mehr oder weniger mit dem Centrosom in Berührung zu bringen und den als „Sphären“ bezeichneten Gebilden beizufügen. Ebenfalls von einem Idiozom sprechen PROWAZEK und ANCEL. Nach PLATNER wird das Centrosom durch die Windungen des Nebenkerns verdeckt und erst beim Zerfall desselben frei. Dieser Beobachtung PLATNERS muß ich mich anschließen. Dadurch wird es auch erklärlich, daß im intakten Nebenkern bzw. Idiozom von Helix höchst selten ein Centrosom zu entdecken ist. Zuweilen hat PLATNER zwischen den anfangs regellos verteilten Stäbchen des Nebenkerns 2 Centrosomen beobachtet. Desgleichen lassen auch MURRAY und PROWAZEK 2 Centrosomen auftreten. Abweichend von den eben genannten Autoren konnte ich sowohl innerhalb des zerfallenden Idiozoms, als auch nach Schwund der Stäbchen jedesmal nur ein Centrosom nachweisen. Die Zahl der Stäbchen, in welche das Idiozom zerfällt, beträgt gewöhnlich 6—8, manchmal auch mehr, und unterliegt daher

kleinen Schwankungen. Nach PLATNER zerfällt der Nebenkern in eine bestimmte Anzahl von Stäbchen — bei *Helix pomatia* 6, bei *Limax agrestis* 4. — Diese Stäbchen sollen sich durch Längsspaltung verdoppeln und dann in zwei Gruppen um je ein Centrosom ordnen. Diese Stäbchengruppen rücken nun an der Kernmembran entlang, wobei sich zwischen ihnen eine Brücke dunkel gefärbter Substanz ausspannt. Letztere entstammt nach PLATNER ebenfalls dem Nebenkern und wird später zur Spindel. Die beiden Spindelpole werden infolgedessen gebildet durch die beiden Stäbchengruppen, Hauptstrahlen genannt, sowie durch die Centrosomen und Cytoplasmastrahlen. Die Zahl der Polhauptstrahlen soll nun der Hälfte der Chromosomen entsprechen. „Es liegt also hier ein feststehendes Verhältnis vor, ein gesetzlicher Zusammenhang.“ Ebenso wie PLATNER hat auch MURRAY einen Zerfall des Nebenkerns in zwei Gruppen von Stäbchen beschrieben; nur ist die Zahl der Stäbchen nicht konstant. HERMANN dagegen gelangte zu dem Resultat, daß der Nebenkern aus einer bestimmten Anzahl regellos gelagerter Stäbchen „Archoplasmaschleifen“ besteht, und zwar beläuft sich deren Zahl meistens auf 12.

Zufolge meiner Untersuchungen muß ich sagen, daß die Zahl der Idiozom- bzw. Nebenkernstäbchen nicht nur bei *Helix nemoralis* und *Helix hortensis*, sondern auch bei *Helix pomatia* nicht konstant ist; mit dieser Ansicht stehe ich im Gegensatz zu PLATNER und HERMANN, in Uebereinstimmung aber mit ANCEL und MURRAY. Bis auf das Centrosom, welches die Zentralkörperchen liefert, zerfällt das Idiozom vollständig während der Prophasen der Teilung. Ich kann daher weder PLATNER noch AUERBACH beistimmen, welche die achromatische Spindelfigur fast vollständig aus dem Nebenkern hervorgehen lassen, noch ZIMMERMANN, der zu dem Schluß gekommen ist, daß sich der Nebenkern in die Strahlenfigur umwandelt. Nichtsdestoweniger muß ich mich auch gegen die Erklärung von BOLLES LEE und ANCEL aussprechen, daß der Nebenkern bzw. das Idiozom während der Mitose völlig verschwindet und daher überhaupt keine Rolle bei der Bildung der achromatischen Spindel spielt.

Was die Entstehung des Idiozoms anbetrifft, so konnte ich etwaige Anhaltspunkte dafür nicht auffinden. Meist trifft man das intakte oder zerfallene Idiozom an. Selbst in den jüngsten Spermato gonien ist das Idiozom bereits vollständig entwickelt. PLATNER läßt den Nebenkern in den Spermato gonien und Spermato cyten aus dem achromatischen Kernknäuel hervorgehen. Desgleichen leitet BOLLES LEE die Abstammung des Nebenkerns vom Kern ab. Nach PRENANT wandeln sich die Spindelspuren in sogenannte Cytomikrosomen, kurze, gewundene Stäbchen um, die dann den Nebenkern zusammensetzen. AUERBACH und ANCEL schreiben dem Nebenkern bzw. Idiozom einen cytoplasmatischen Ursprung zu.

Um nun auf die Teilung der Spermatogonien, welche wir zuletzt im Stadium der Aequatorialplatte von der Polseite aus betrachtet haben, zurückzukommen, so stellen die Spindeln kleine, zierliche Gebilde dar mit winzigen, distinkt gefärbten Zentralkörpern an ihren Polen. Einen Hof und eine Strahlung um die Zentralkörper konnte ich nicht wahrnehmen (Fig. 13, Taf. 35). BOLLES LEE erkennt die Centrosomen der Autoren nicht an; er bezeichnet sie als „*corpuscules sidérophiles*“, welche durchaus keine Bedeutung haben. In Erwiderung hierauf teilt VOM RATH mit, daß die Sexualzellen von *Helix pomatia* sowohl während der Mitose als auch während der Zellruhe echte Zentralkörper haben. Die „*corpuscules sidérophiles*“ sind wahrscheinlich nichts anderes als ausgetretene Nukleolarsubstanz und von den Zentralkörpern völlig unabhängig und verschiedenartig.

Deutlich sieht man in den Spindeln die Zugfasern, welche zu den Chromosomen führen. Die Chromosomen selbst sind in der Aequatorialplatte bei Seitenansicht so dicht gestellt, daß es schwierig ist, die Zahlenverhältnisse festzustellen. Am äußersten Rande der Aequatorialplatte befinden sich die beiden großen Chromosomen, die die Gestalt eines Hufeisens (Fig. 13, Taf. 35) oder die des Buchstabens V aufweisen (Fig. 14, Taf. 35). Sie sind durch einen kleinen Zwischenraum voneinander getrennt; ihre Einstellung in die Aequatorialplatte ist ganz verschieden und erfolgt ohne bestimmte Regel. In Fig. 13 (Taf. 35) ist der Scheitel des einen Chromosoms gegen den Aequator, der des anderen gegen die Spindelachse gerichtet. In Fig. 14 (Taf. 35) zeigen die Schenkelenden des einen Chromosoms nach dem unteren, die des anderen nach dem oberen Spindelpol. Die beiden großen Chromosomen teilen sich der Länge nach, bei den kleineren jedoch ist es nicht deutlich zu erkennen, ob sie sich in der Längs- oder Querrichtung teilen. Fig. 15 (Taf. 35) zeigt eine Spermatogonie nach der Teilung, wobei die Tochterchromosomen in die Nähe des Pols gerückt sind. Besonders klar sieht man auch die beiden großen Tochterchromosomen mit ihren Verbindungsfasern; sie haben sich später geteilt und sind daher noch nicht so weit vom Aequator entfernt wie die übrigen Chromosomen. In Fig. 16 (Taf. 35) haben sich nun die Chromosomen zur Bildung der Tochterplatten zusammengedrängt. Die beiden großen Chromosomen sind nach einer Seite der Tochterplatte verlagert und ragen aus der Tochterplatte hervor; die entsprechenden Chromosomen jeder Tochterplatte liegen einander gegenüber.



Im Anschluß an die Kernteilung tritt eine Durchschnürung des Protoplasmas ein. Die Spermatogonien vermehren sich durch fortgesetzte Teilungen, wobei auf jede Teilung ein vollständiges Ruhestadium folgt. Aus der letzten Spermatogonienteilung gehen die Spermatocyten hervor.

Als Ueberrest der Spindel findet man in den Spermatogonien und Spermatocyten den sogenannten Spindelrestkörper. Derselbe liegt unterhalb des Idiozoms in dem zugespitzten Teil der Zellbasis und stellt ein amorphes, trübes, dichtmaschiges Gebilde dar, welches durch feine Stränge mit dem Protoplasma in Verbindung steht (Fig. 17, Taf. 35). Dieser Spindelrestkörper erhält sich durch mehrere Teilungen hindurch. Bleiben nun mehrere Zellgenerationen durch die Spindelreste verbunden, so kommt es nach BOLLES LEE zur Ausbildung der Zellkoppeln ZIMMERMANN'S. Nach ZIMMERMANN vereinigen die Zellkoppeln die Zellen ein und derselben Gruppe (Familie) (Fig. 18, Taf. 35). Die Bildung der Zellkoppeln hängt von gewissen Bedingungen ab, wie BOLLES LEE mit folgenden Worten sagt: „Toute série de cinèses se succédant à angle droit dans des cellules à fuseau persistant doit donner lieu à la formation d'une chaîne de ponts fusoriaux.“ BOLLES LEE läßt den Spindelrestkörper aus dem äquatorialen Teil der Kernspindel hervorgehen, wobei es zum Auftreten einer Spindelplatte „plaque fusoriale“ kommt. Die Spindelplatte besteht aus einer kleinen Anzahl von Mikrosomen und ist in der Mitte von einem Kanal ausgehöhlt. Letzterer soll nach BOLLES LEE die Reste eines Achsenkanals darstellen, der ehemals die Spindel von einem Pol bis zum andern durchzog. PLATNER bezeichnet den Spindelrestkörper als „fraglicher Körper“, der auch bei gewissen Lepidopteren auftritt und in einem Hohlraum des Protoplasmas liegt. Ebenso ist bei BOLLES LEE der Spindelrestkörper fast immer von einem hellen Hofe (Vakuole) umgeben. Diese Vakuole dient als Unterscheidungsmerkmal zwischen Nebenkern und äquatorialem Spindelrest. „Le moignon fusorial possède presque toujours cette vacuole environnante, le Nebenkern jamais.“ Auch PROWAZEK sah in dem Spindelrestkörper zuweilen Vakuolensysteme auftreten. Ich jedenfalls konnte einen deutlich ausgeprägten Hof um den Spindelrestkörper nicht nachweisen; wohl aber nimmt manchmal das angrenzende Protoplasma eine lockere Fügung und dadurch ein helles Aussehen an. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß in den Spermatogonien und Spermatocyten der Spindelrestkörper aus dem äquatorialen Spindelteil hervorgeht. Der Spindel-

restkörper wäre somit homolog dem später zu besprechenden Nebenkern der Spermatiden.

In dem Protoplasma der Samenzellen findet man öfter kleine gebogene, etwas matt gefärbte Stäbchen, die sogenannten Mitochondrien. Dieselben sind manchmal in großer Zahl vorhanden und laufen mit der Kernmembran oder mit der Spindel parallel (Fig. 30, 31 [Taf. 36], 44 [Taf. 37], Textfig. 15). PROWAZEK hat die Mitochondrien in den Spermatogonien von *Helix pomatia* beobachtet und gefunden, daß sie sich zu mannigfach geschlungenen Fäden aggregieren. Nach MEYER stellen die Mitochondrien in den Spermatogonien von *Paludina vivipara* kleine Körnchen dar, die später den Nebenkern der Spermatiden liefern. Letztere Ansicht kann ich nicht bestätigen, da ich den Nebenkern von dem äquatorialen Spindelrest ableite. Meiner Meinung nach bedeuten die Mitochondrien nichts weiter als die zerfallenen Idiozomstäbchen. Die Lebensdauer der Mitochondrien ist eine ganz verschiedene. Manchmal sind die Mitochondrien nicht einmal in den Spermatogonien mehr nachzuweisen, in anderen Fällen wieder sind sie selbst noch in den Spermatiden reichlich vorhanden. Es scheinen hier gewisse nicht näher zu ergründende Umstände mitzusprechen. Merkwürdig ist die erwähnte Erscheinung, daß die Mitochondrien recht häufig eine Anordnung in bestimmter Richtung zeigen. Ich erachte es nicht für wahrscheinlich, daß ein bestimmter Teil der Spermatiden aus den Mitochondrien hervorgeht, vielmehr scheinen sie sich früher oder später im Protoplasma aufzulösen.

#### Die Spermatogonien und die Vermehrungsteilungen bei *Helix hortensis*.

Ebenso wie bei *Helix nemoralis* sind auch bei *Helix hortensis* die beiden großen hufeisenförmigen Chromosomen vertreten. Die Zahl der Chromosomen beträgt gleichfalls 48, wie Textfig. 1 deutlich zu erkennen gibt. Die Chromosomen haben eine ovale oder mehr stäbchenartige Gestalt. Daneben findet man in den Prophasen der Teilung gebogene oder hakenförmige Chromosomen, welche noch auf einer früheren Entwicklungsstufe stehen und ihren Ursprung aus Bogenstücken erkennen lassen. Beim Eintritt in die Äquatorialplatte der Spindel aber nehmen die kleinen Chromosomen sämtlich eine ovale oder stäbchenartige gestreckte Gestalt an. Die Chromosomen sind wie bei *Helix nemoralis* von verschiedener Größe und zeigen eine ungleichmäßige Entwicklung. Die Teilung der großen

Chromosomen geschieht höchst wahrscheinlich durch Längsspaltung, da aus einem Winkel 2 Winkel entstehen; ich möchte auch bei den kleinen Chromosomen eine Längsspaltung annehmen, obgleich man bei der rundlichen Gestalt derselben darüber nichts Sicheres

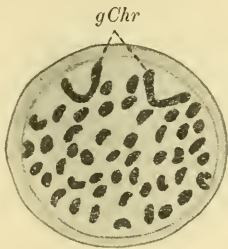


Fig. 1.

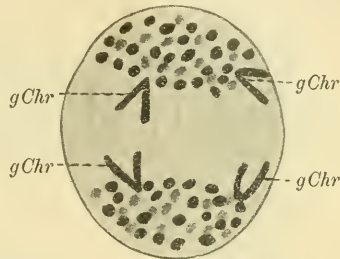


Fig. 2.

Fig. 1 und 2. *Helix hortensis*.

Fig. 1. Chromosomen einer Spermatogonie vor dem Eintritt in die Äquatorialplatte der Spindel.

Fig. 2. Spermatogonie im Diasterstadium.

sagen kann. Textfig. 2 stellt einen Diaster mit den beiden großen Chromosomen dar, die infolge ihrer zuletzt erfolgten Teilung aus der sich bildenden Tochterplatte weit hervorragen. Die Chromosomen scheinen bei *Helix hortensis* etwas kleiner zu sein als bei *Helix nemoralis*, doch sind die Größenunterschiede nur sehr geringe.

### Die Spermatogonien und die Vermehrungsteilungen bei *Helix pomatia*.

Was die Chromosomen bei *Helix pomatia* anbelangt, so treten die beiden großen Chromosomen als solche nicht hervor. Wohl aber sind die einzelnen Chromosomen unter sich verschieden groß und haben fast immer eine hufeisen- oder bogenförmige Gestalt. Die kompakten, ovalen oder stäbchenartigen Chromosomen, wie sie bei *Helix nemoralis* und *Helix hortensis* fast durchweg in den Spindeln angetroffen werden, fehlen hier gänzlich. Es ist somit der Schluß berechtigt, daß die fertigen Chromosomen in den Spermatogonien von *Helix pomatia* auf einer früheren Entwicklungsstufe stehen bleiben, und daß infolgedessen die Ausbildung der Chromosomen hier relativ schneller vor sich gehen muß.

Die Chromosomen entwickeln sich aus 48 verschiedenen großen Bogenstücken, wie wir diesen Vorgang bereits bei den oben genannten beiden Arten kennen gelernt haben.

Abweichend hierzu verhalten sich die Befunde von BOLLES LEE und PROWAZEK. Der erstere Autor läßt zuweilen im ruhenden Kern 24 Schleifen auftreten (Textfig. 3 a). Diese spalten sich der Länge nach — Stadium des segmentierten Knäuels — (Textfig. 3 b). Die 48 Schwesterschleifen zerstreuen sich im Kern — phase de l'epar-

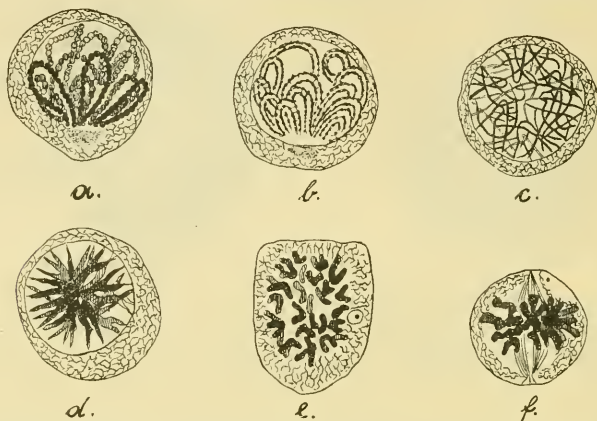


Fig. 3 a—f. Erste Teilungsstadien der Spermatogonien an *Helix pomatia* nach BOLLES LEE.

pillement — (Textfig. 3 c). Darauf vereinigen sich die Schleifen zu zweien und ordnen sich gleichzeitig zu einer Sternfigur an (Textfig. 3 d). Durch Verdickung entstehen 24 Chromosomen (Textfig. 3 e), deren Gestalt ich oben beschrieben habe. Textfig. 3 f zeigt nun die in die Aequatorialplatte eingestellten Chromosomen.

Nach PROWAZEK erscheinen zuerst in den Spermatogonien 12 Schleifen, die sich dann durch Längsspaltung in 24 Elemente verdoppeln.

Eine Längsspaltung der Segmente oder Bogenstücke habe ich nie wahrgenommen. Auch was die Zahl der Chromosomen anbelangt, so konnte ich auf verschiedenen Aequatorialplatten 48 Elemente nachweisen. Ebensovienig wie ich daher die Beobachtungen von BOLLES LEE und PROWAZEK zu bestätigen vermag, ebensovienig kann ich auch die von anderen Autoren, PLATNER, VOM RATH, GODLEWSKI ermittelte Normalzahl der Chromosomen, nämlich 24, anerkennen. Dagegen spricht ANCEL in Uebereinstimmung mit meiner Zählung von 48 Chromosomen. MURRAY hat in den Spermatogonien 48 Paare von Schwesterchromosomen gefunden. Allem Anschein nach hat MURRAY die hufeisenförmigen Chromosomen als Doppel- oder Schwesterchromosomen aufgefaßt.

Textfig. 4 zeigt eine Spermatogonie im Stadium der Aequatorialplatte von der Aequatorialeseite aus gesehen mit schön ausgebildeten, hufeisen- bzw. bogenförmigen Chromosomen. Die Chromosomen teilen sich nun nicht durch einfache transversale

Durchschnürung, vielmehr findet eine Längsspaltung statt, wie wir bereits bei den beiden großen Chromosomen von *Helix nemoralis* und *Helix hortensis* konstatiert haben. Daß eine Längsspaltung

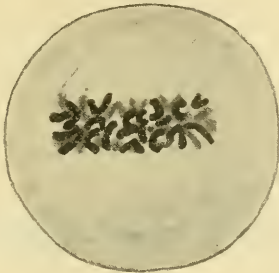


Fig. 4.

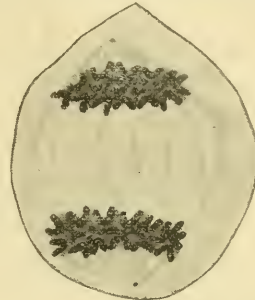


Fig. 5.

Fig. 4 und 5. *Helix pomatia*.

Fig. 4. Spermatogonie im Stadium der Aequatorialplatte, von der Seite gesehen.

Fig. 5. Spermatogonie im Diasterstadium.

der Chromosomen bei *Helix pomatia* wirklich stattfindet, wird durch das Diasterstadium in Textfig. 5 bewiesen. In derselben Figur erkennt man deutlich die Zentralkörper, die davon ausgehenden Zugfasern und zwischen den bereits auseinandergewichenen Tochterchromosomen die verbindenden Verbindungsfasern.

### Die Reifungsteilungen.

#### Knäuelstadium und Tetradenbildung bei *Helix nemoralis*.

Die jungen Spermatozyten erster Ordnung wachsen nun zu ihrer definitiven Größe heran; letztere weicht allerdings nur wenig von derjenigen der Spermatogonien ab.

Im ruhenden Kern ist das Chromatin in feinste Körnchen verteilt, die öfter zu größeren Herden zusammenfließen. Auf einem folgenden Stadium sind die feinsten Körnchen bereits in Abnahme begriffen, dafür ist der Kernraum von vielen kleinen Chromatinkugeln, Mikrosomen, erfüllt. Außer den Mikrosomen sieht man in Fig. 19 noch ein Kernkörperchen, dicht am Kern anliegend das Idiozom und im unteren zugespitzten Teil der Basis den Spindelrestkörper. Die Mikrosomen legen sich nun perlschnurartig aneinander und bilden einen Knäuel. Dieser lockert sich allmählich

auf (Fig. 20) und zerfällt in zahlreiche verschieden große Segmente. Fig. 21 zeigt Bogenstücke von schleifenförmiger oder auch mehr bogenartiger Gestalt. Besonders aber fallen zwei große gewundene

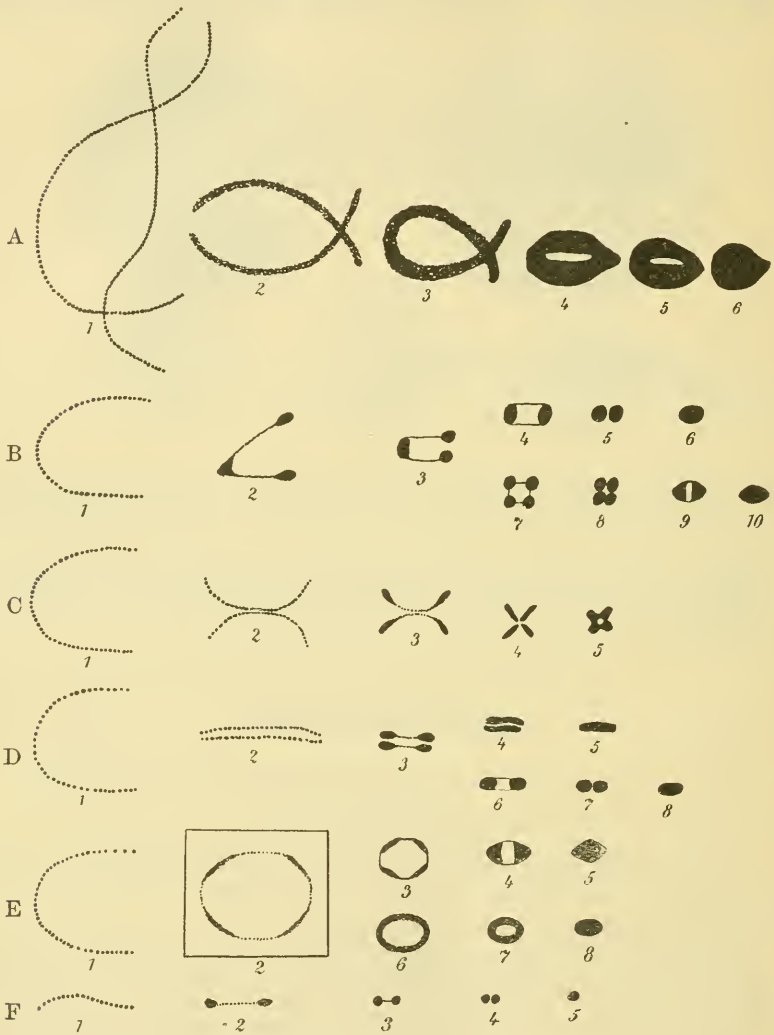


Fig. 6A—F. Vierergruppen bei *Helix nemoralis* (schematisiert).

Fäden auf, welche den Rest des Knäuels darstellen. In dieser Figur beträgt die Zahl der Segmente ungefähr 24; zum Zustandekommen der 24 Vierergruppen müssen aber deren 25 vorhanden sein, da die beiden großen Fäden zusammen nur eine Vierergruppe

bilden. Bei der großen Zahl der Chromosomen ist es jedoch leicht möglich, daß einzelne Elemente auf dem Schnitt nicht getroffen sind, so daß man oft nur eine geringere Zahl bemerkt.

Wir kommen nun zu dem wichtigen Stadium, in welchem die Vierergruppen oder Tetraden gebildet werden, oder welches, sofern solche nicht auftreten, der Zeit der Bildung derselben entspricht. Zunächst muß ich hervorheben, daß ich eine Längsspaltung der Fäden in keinem Falle beobachten konnte. Infolgedessen geht die Bildung der Vierergruppen nicht nach dem gewöhnlichem Schema vor sich, sondern in einer etwas abweichenden Art. Die Vorgänge bieten nicht immer das gleiche Bild, und wir müssen also verschiedene Typen unterscheiden, welche in dem Schema Textfigur 6 zusammengestellt sind. Wir betrachten zuerst das Verhalten der großen Chromosomen, da dieses am leichtesten und sichersten zu verfolgen ist.

Typus A zeigt die allmähliche Umwandlung der beiden großen Chromosomen in eine Vierergruppe bzw. in ein Gebilde, welches einer Vierergruppe entspricht. In Phase 1 findet man die beiden großen gewundenen Fäden übereinanderliegend, und zwar so, daß sie sich zweimal kreuzen. Die beiden Fäden nehmen nun an Länge ab, indem sich das Chromatin gleichmäßig verdichtet; die verkürzten Fadenenden kommen zuerst auf der einen Seite zur Verbindung (Phase 3), dann auch auf der anderen Seite (Phase 4). Der Zwischenraum zwischen den beiden Chromosomen ist nun auf einen schmalen Spalt beschränkt. Es hat sich eine polygonale Figur gebildet, deren zugespitzter und rechts gelegener Teil die reduzierten und verschmolzenen freien Fadenenden der Phase 3 enthält. Schließlich verlieren sich die scharfen Ecken, und aus der polygonalen Figur entsteht ein mandelförmiger Chromatinkörper, der einen engen und kurzen, zentralen Spalt besitzt (Phase 5), allmählich aber in einen kompakten Chromatinklumpen übergeht (Phase 6). Dieser Chromatinklumpen stellt also die fertige große Vierergruppe dar; dieselbe ist von abnormer Größe und Gestalt und sticht dadurch gleich gegen die übrigen Vierergruppen ab. Die Entwicklung der großen Tetrade aus den beiden Fadenstücken läßt sich deutlich in den Fig. 21—25 (Taf. 36) und Textfig. 7—9 verfolgen.

Die kleinen Vierergruppen, mit Ausnahme des Typus F, dessen Vorkommen ungewiß ist, haben einen Bogen als Ausgangsform, der allem Anschein nach zwei Segmenten entspricht.

Im einfachsten Falle, Typus B, geht aus dem Bogen ein

Winkel hervor. Dabei zieht sich das Chromatin am Scheitel des Bogens zusammen. Durch diese Chromatinkontraktion werden die Schenkel wesentlich verkürzt und ihre Enden gleichzeitig einander genähert, der Scheitel aber wird zugespitzt. Es entsteht so die Gestalt des Winkels (Phase 2). Die Chromatinanhäufung am Scheitel entspricht dem Chromatin der beiden Schenkelenden zusammen und ist daher auch massiger. In Textfig. 10 findet man

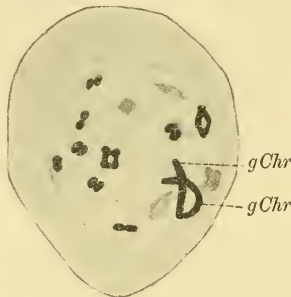


Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.

diese Winkel mit keulenförmigen oder kugligen Chromatinmassen an den Enden der Schenkel und mit verdicktem Scheitel reichlich vertreten. Durch weitergehende Kontraktion des Chromatins erhalten wir Phase 3. Die schmale Verbindungsbrücke zwischen den Chromatinmassen verliert immer mehr an Chromatin und bleibt schließlich nur als dünner achromatischer Faden erhalten.

Aus Phase 3 können nun zwei Reihen von Entwicklungsstufen hervorgehen. In der oberen Reihe, Phase 4, sind die beiden an den freien Enden gelegenen Chromatinkugeln miteinander verschmolzen. Wir erhalten so eine Figur mit zwei ovalen Chromatin-



körpern, die durch chromatische Fäden verbunden sind. Aus Phase 4 kann nun Phase 5 mit den Doppelkugeln und Phase 6 mit einem einzigen Chromatinklumpen entstehen. Was die untere Reihe anbetrifft, so wird die am Scheitel gelegene Chromatinmasse in zwei Chromatinkugeln geteilt (Phase 7). Es ergibt sich infolgedessen eine typische Vierergruppe mit vier Chromatinkugeln, die durch achromatische Fäden untereinander verbunden sind. Durch Zusammenrücken oder schließlich durch Verschmelzung der Chromatinelemente kommt es zur Bildung der Phase 8—10.

Typus C läßt erkennen, daß sich der Bogen (Phase 1) der Quere nach geteilt hat. Die beiden Teilstücke nehmen wieder eine bogenförmige Gestalt an und legen sich mit der konvexen Seite aneinander. Wir erhalten so die Figur eines liegenden X (Phase 2). Von den freien Enden her kontrahiert sich das Chromatin nach dem Zentrum zu, zwischen sich nur eine schmale, chromatinhaltige Verbindungsbrücke lassend (Phase 3). Durch weitere Zusammenziehung des Chromatins ergibt sich ein liegendes Kreuz mit langen, schmalen (Phase 4) oder verkürzten, dicken Armen und einem zentralen Hohlraum (Phase 5).

Ebenso wie im Typus C teilt sich auch im Typus D der Bogen (Phase 1), aber mit dem Unterschiede, daß sich die Hälften hier parallel nebeneinander legen (Phase 2). Durch Verdichtung des Chromatins von den Enden her erhält man eine Figur, die das Aussehen von 2 Hanteln hat (Phase 3). Die Chromatinanhäufungen können nun zu 2 dicken Stäbchen (Phase 4) und diese wieder zu einem einzigen dicken Stabe (Phase 5) verschmelzen. Oder aber die 4 kolbenförmigen Chromatinanhäufungen der Phase 3 können zu 2 gegenüberliegenden Klumpen verschmelzen (Phase 6). Je mehr sich nun die Klumpen einander nähern, desto mehr verschwinden ihre achromatischen Verbindungsfasern; es entsteht dadurch ein Doppelklumpen (Phase 7) und daraus wieder ein kompaktes länglich-ovales Gebilde (Phase 8).

Im Typus E legen sich die freien Enden des Bogens zu einer geschlossenen Figur zusammen. Durch Kontraktion des Chromatins bildet sich dann Phase 2; diese Figur ist nur hypothetisch, jedoch als wichtiges Bindeglied zwischen den folgenden Stadien unerlässlich. Indem sich das Chromatin immer mehr verdichtet, lassen sich daraus annähernd polygonale Körper mit einer kompakten, wetzsteinförmigen Vierergruppe als Endphase ableiten, wie Phase 3—5 in der oberen Reihe zeigt, oder aber man erhält eine zweite

(untere) Reihe mit elliptischen Gebilden und einer kompakten, ovalen Tetrade im letzten Stadium (Phase 6—8).

Eine Ausnahme von den bisher beschriebenen Typen macht der Typus F, wo ein gebogenes Stäbchen die Ausgangsform der Vierergruppe darstellt. Zwar ist dieser Entwicklungsmodus nicht häufig und daher auch nicht sichergestellt, doch muß er der Vollständigkeit halber erwähnt werden. Das Chromatin verdichtet sich von den beiden Enden des Stäbchens (Phase 1) her, wodurch es zur Bildung einer hantelartigen Figur (Phase 2, 3), einer Weckenform (Phase 4) oder eines mehr oder weniger rundlichen Klumpens (Phase 5) kommt.

Die eben genannten Entwicklungsstadien der kleinen Tetraden findet man in den Fig. 21—26 (Taf. 36) und Textfig. 7—11 mehr oder weniger reichlich vertreten. In günstigen Präparaten



Fig. 11.

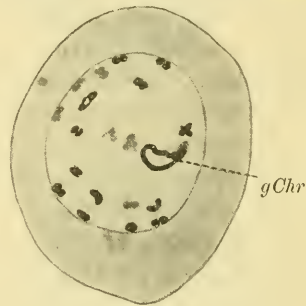


Fig. 12.

sieht man die Vierergruppen durch feine achromatische Fäden unter sich verbunden. Hin und wieder erkennt man eine deutliche Verklumpung der Vierergruppen (Textfig. 11), oder eine Auflockerung der Chromatinmasse in Kügelchen. Der ursprünglich glatte Kontur der Tetraden nimmt alsdann ein stacheliges Aussehen an (Fig. 24, 26, Taf. 36 und Textfig. 8). Irgendwelche Einwirkungen der Fixierungsflüssigkeit mögen diesen Zustand hervorrufen.

Von Interesse dürfte noch Fig. 24 sein. Hier bemerkt man an der Basis der Zelle, nicht weit von der Kernmembran entfernt, einen dunklen, trüben Körper, das in Auflösung begriffene Idiozom; die Idiozomstäbchen sind bereits verschwunden. In unmittelbarer Nähe befindet sich das dem Idiozom entstammende Centrosom, von einem hellen Hof umgeben.

Was die Zahl der Vierergruppen anbetrifft, so konnte ich auf den Querschnitten bis 20 Elemente nachweisen. Wie wir aber

weiter sehen werden, sind deren 24 vorhanden. Es entspricht daher eine Vierergruppe immer 2 Chromosomen der Spermatogonien. Es findet sich also auch hier das Gesetz bestätigt, daß die Zahl der Vierergruppen die Hälfte der Normalzahl der Chromosomen beträgt. Die Tetraden sind also zweiwertig, jedoch vierteilig. Durch die beiden Reifungsteilungen kommt ein Viertel jeder Vierergruppe in das Spermatozoon. Diese Vierteiligkeit der Tetraden bringen besonders die Phasen 7, 8 des Typus B, die Phasen 3, 4, 5 des Typus C, die Phase 3 des Typus D und die Phase 3 des Typus E zum Ausdruck (Textfig. 6).

Bis jetzt habe ich nur die Befunde beschrieben. Von ihrer theoretischen Verwertung wird an einer späteren Stelle die Rede sein, an welcher die Frage behandelt wird, inwiefern in diesen Vorgängen eine qualitative Reduktion zu sehen ist.

#### Knäuelstadium und Tetradenbildung bei *Helix hortensis*.

Bei *Helix hortensis* ist der Entwicklungsgang der Tetraden derselbe wie bei *Helix nemoralis*. Textfig. 12 stellt eine Spermatoocyte mit Vierergruppen dar. Die beiden großen Fäden, aus denen die große, klumpige Vierergruppe hervorgeht, haben sich bereits verdichtet und zu einer länglichen Schleife zusammengelegt. Die zahlreichen verschieden großen Tetraden sind durch feine, achromatische Fäden verbunden. Im überwiegenden Maße ist hier die Weckenform der Vierergruppen vertreten, doch sieht man auch Vierergruppen, die dem Typus B, C und D des Schemas angehören. Am unteren, der Basis der Zelle zu gerichteten Teil der Kernmembran bemerkt man einen trüben, verwaschen aussehenden Körper, den letzten Ueberrest des zerfallenen Idiozoms; die Stäbchen selbst sind bereits verschwunden, ohne sich erst noch in Mitochondrien aufgeteilt zu haben.

#### Knäuelstadium und Tetradenbildung bei *Helix pomatia*.

Bei *Helix pomatia* zerfällt der Knäuel gleichfalls in verschieden große Segmente von bogen- oder stäbchenförmiger Gestalt (Textfig. 13). Jedoch machen sich die beiden großen Fäden, welche die große Tetrade bei *Helix nemoralis* und *Helix hortensis* gebildet haben, nicht bemerkbar. Infolgedessen dürfte sich auch die Zahl der Segmente nicht wie bei den eben genannten Arten

auf 25, sondern nur auf 24 belaufen. Auffällig ist allerdings die Erscheinung, daß bei der so nahe verwandten *Helix pomatia* die große Vierergruppe nicht hervortritt. Im übrigen aber weicht der Typus und die Entstehungsweise der Vierergruppen in nichts von dem bisher Gesagten ab. Wie wir bereits in unserem Schema dargelegt haben, entwickeln sich die Vierergruppen durch fortgesetzte Verkürzung der Bögen und entsprechende Verdichtung des Chromatins, wobei meistens eine Knickung der Bögen oder ein Zusammenschließen der freien Bogenenden erfolgt. In Textfig. 14 findet man die auf diese Weise gebildeten Vierergruppen wieder. Besonders schön sind hier die winkelförmigen Entwicklungsstadien der Vierergruppen mit kolbenförmigen Enden und verdicktem

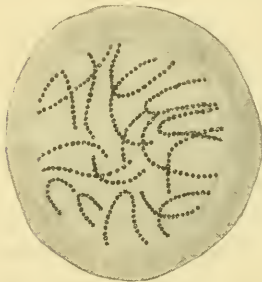


Fig. 13.

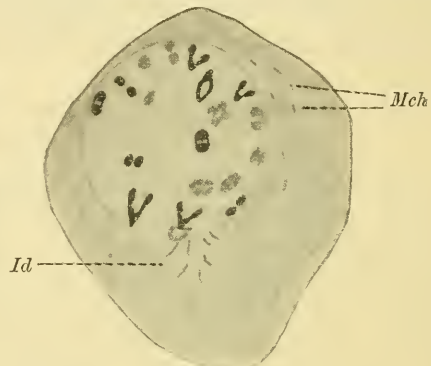


Fig. 14.

Scheitel zu sehen. Auch die übrigen Formen entsprechen den verschiedenen Möglichkeiten, welche durch das Schema der Textfig. 6 dargestellt sind. — Das Idiozom ist bereits in Stäbchen zerfallen; ein Teil dieser Stäbchen scheint sich schon in die Mitochondrien, die mit der Kernmembran parallel verlaufen, aufgeteilt zu haben. Die Zahl der Vierergruppen beträgt ebenso wie bei den beiden vorigen Arten 24.

Interessant ist es, an dieser Stelle die Angaben der verschiedenen Autoren über die Entwicklung und die Zahl der Tetraden bei *Helix pomatia* zusammenzustellen. VOM RATH nimmt eine Verdoppelung der 24 Chromosomenteile auf 48 an, aus denen durch Zusammenlegen von je 4 Chromosomen 12 Vierergruppen hervorgehen. Ähnlich läßt PROWAZEK durch Längsspaltung von 24 oft gezackten, unregelmäßigen Chromatininseln 48 Elemente entstehen; diese bilden dann durch fortgesetzte Verdichtung 12 Vierergruppen. BOLLES LEE beschreibt in den Spermatozyten das Auftreten von 24, oft schleifenförmig gewundenen Chromatinstückchen;

aus diesen entstehen durch Verkürzung und Verdickung mit nachfolgender Längsspaltung je zwei Schwestersegmente, welche dann 24 Tetraden bilden. Nach ANCEL bilden sich die 24 Vierergruppen auf die Weise, daß 48 sehr dünne Chromatinfäden sich paarweise zusammenlegen, verschmelzen und schließlich verklumpen. VOM RATH und PROWAZEK fassen die Vierergruppen als vierwertige Elemente auf, BOLLES LEE und ANCEL dagegen als zweiwertige. Ich muß mich den Ansichten der letzteren beiden Autoren anschließen, wonach die Vierergruppen zweiwertig sind (d. h. jeweils aus zwei Chromosomen entstanden sind). Hinsichtlich der Entstehungsweise der Vierergruppen kann ich keinem der genannten Autoren völlig zustimmen. Eine Längsspaltung der 24 Chromatininseln, wie PROWAZEK angegeben hat, habe ich nie feststellen können. Ebenso wenig kann ich die Befunde von BOLLES LEE anerkennen. Einigermaßen muß ich den Beobachtungen ANCELS Recht geben, insofern als je zwei sehr dünne Chromatinfäden sich zwecks Bildung der Vierergruppe paarweise zusammenlegen, verschmelzen und verklumpen. Jedoch erscheinen keineswegs 48 Fäden, wie ANCEL meint, sondern meistens repräsentieren die Bogenstücke schon je zwei verbundene Fäden (vergl. mein Schema, Textfig. 6).

#### Erste Reifungsteilung bei *Helix nemoralis*.

Die Kernmembran der Spermatocyte 1. Ordnung wird nun unsichtbar. Die Vierergruppen machen eine Drehung um  $90^\circ$  und stellen sich alsdann in die Aequatorialplatte der Spindel ein. In geeigneten Fällen kann man die Zentralkörper und die Polstrahlung der Spindel deutlich erkennen. In der Aequatorialplatte, von der Spindelseite aus gesehen, findet man die ausgebildeten Formen der Vierergruppen, wie im Schema angegeben, als mehr oder weniger kompakte, wecken- oder wetzsteinförmige Gebilde wieder. Die große Tetrade liegt recht häufig am äußeren Rande der Aequatorialplatte. In Fig. 27 (Taf. 36) sieht man eine Aequatorialplatte, von der Spindelseite aus gesehen, mit der großen klumpigen Tetrade an der linken äußeren Seite und den sich nach rechts zu anschließenden viel kleineren Tetraden. Ich konnte hier insgesamt nur 16 Tetraden zählen, da die volle Zahl derselben bei dieser Seitenansicht der Spindel nicht sicher festzustellen ist. Einerseits stehen die Tetraden viel zu dicht beieinander, andererseits aber werden bei der großen Anzahl öfter Chromosomen durch das Messer weggenommen. Einen genauen Einblick in die Zahlenverhältnisse der Chromosomen erhält man, wenn man die polare Ansicht der Aequatorialplatte berücksichtigt. Fig. 28 (Taf. 36) zeigt eine solche Aequatorialplatte mit der vollständigen Chromosomenzahl; es ergeben sich daselbst 24 Tetraden von wechselnder Größe,

wobei die große klumpige Tetrade deutlich ins Auge fällt. BOLLES LEE hat bereits im Anschluß an *Helix pomatia* die samenbildenden Zellen von *Helix nemoralis* untersucht, jedoch ist ihm dabei die große Tetrade nicht aufgefallen. Dies erklärt sich dadurch, daß dieselbe öfter abgeschnitten ist. Ferner aber erwartet man nicht, daß bei *Helix nemoralis* und (wie wir auch weiter sehen werden) bei *Helix hortensis* so immense Abweichungen in bezug auf die Größenunterschiede der Tetraden im Vergleich zu der so nahe verwandten *Helix pomatia* eintreten könnten. Auch ich hatte anfangs Schwierigkeiten, die großen Chromosomen als solche zu erkennen, da ich sie zuerst als Verklumpungen mehrerer Chromosomen auffaßte.

Es erfolgt nun eine Teilung der Tetraden, indem sie sich der Quere nach durchschnüren. Jedoch verläuft dieser Teilungsprozeß nicht gleichmäßig; die große Tetrade teilt sich immer zuletzt. Hier findet auch nicht eine einfache Durchschnürung statt, sondern der Teilung gehen eigentümliche Vorbereitungen voraus. Man findet in Fig. 29 (Taf. 36) die einzelnen Hälften der kleineren Tetraden bereits mehr oder weniger beträchtlich voneinander entfernt; sie werden noch durch die Verbindungsfasern zusammengehalten, durch die Wirkung der Zugfasern aber nach den Polen hingezogen. Nur die große Tetrade zeigt noch keine Durchschnürung, wohl aber schon die Vorbereitungen dazu; sie hat sich nämlich bedeutend in die Länge gestreckt. Dieser Längsstreckung folgt nun eine zentrale Spaltung, wodurch der Klumpen die Gestalt eines Rhombus mit manchmal körnig zerfallenen Seiten annimmt (Fig. 30, Taf. 36). Jetzt erst erfolgt eine Durchschnürung in transversaler Richtung; es entstehen auf diese Weise zwei Hälften von der Gestalt eines spitzen Winkels (Fig. 31, Taf. 36). Die beiden Schenkel eines jeden Winkels sind dazu bestimmt, die beiden großen Chromosomen der letzten Reifungsteilung zu bilden. Wie dieser Teilungsmodus theoretisch aufzufassen ist, davon wird später die Rede sein. Einzelne Tochterchromosomen lassen bereits deutlich eine teilweise Spaltung erkennen, die für die zweite Reifungsteilung von Wichtigkeit ist. In Fig. 29—31 (Taf. 36) bemerkt man daher neben rundlichen oder sphärischen, einheitlichen Tochterchromosomen auch hufeisenförmig oder winklig gebogene, zweiteilige Elemente. In Fig. 31 und 32 (Taf. 36) sind die Teilungsprodukte soweit auseinandergerückt, daß sie in unmittelbarer Nähe der Pole liegen. Die Chromosomen drängen sich in den Tochterplatten dicht zusammen, so daß es unmöglich ist, die einzelnen

Elemente zu erkennen. Nur die beiden großen Tochterchromosomen, welche zuletzt ihr Ziel erreicht haben, treten noch deutlich hervor. Man findet sie in Fig. 32 (Taf. 36) an der gleichen Seite jeder Tochterplatte als zwei winklig gestaltete Elemente wieder.

Während dieser Teilungsvorgänge hat sich die Zelle erheblich in die Länge gestreckt und teilt sich nach Ausbildung der definitiven Tochterplatten in zwei gleiche Hälften (Textfig. 15). Wir erhalten so die Spermatocyten 2. Ordnung.

Bemerkenswert ist noch in den Fig. 30, 31 (Taf. 36) und Textfig. 15 die reichliche Anwesenheit von Mitochondrien. Sie



Fig. 15.

nehmen stets eine bestimmte Richtung ein und sammeln sich in Fig. 30 (Taf. 36) am oberen Teil der Spindel zu einer asterähnlichen Figur an.

### Erste Reifungsteilung bei *Helix hortensis*.

Bei *Helix hortensis* verhält sich die erste Reifungsteilung ebenso wie bei *Helix nemoralis*.

Textfig. 16 zeigt eine schöne Aequatorialplatte mit 24 Tetraden. Besonders deutlich tritt die große Tetrade hervor; die übrigen kleineren Tetraden sind unter sich verschieden groß. In Textfig. 17 haben wir eine seitliche Ansicht der Aequatorialplatte vor uns. Die große Tetrade lagert hier nicht am äußersten Rande, wie dies häufig vorkommt, sondern ist etwas davon entfernt. Die anderen Tetraden haben eine Wecken-, bzw. Wetzsteinform und stehen ebenso wie die große Tetrade durch Zugfasern mit den Zentralkörpern in Verbindung. Wie Textfig. 18 zeigt, teilt sich

die große Tetrade auch hier wieder zuletzt, indem sie in 2 winkelförmige Hälften zerfällt. In Textfig. 19 bemerkt man eine Spermatocyte 1. Ordnung, die im Begriff ist, sich in 2 Spermatocyten 2. Ordnung durchzuschneiden. An derselben Seite jeder Tochterplatte liegt die große Tetrade. Durch die eigentümliche Gestalt

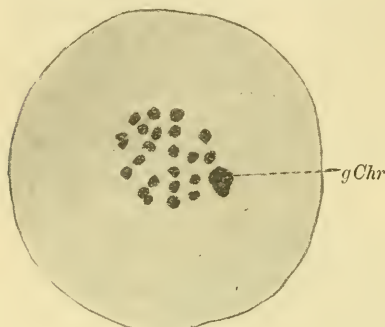


Fig. 16.



Fig. 17.

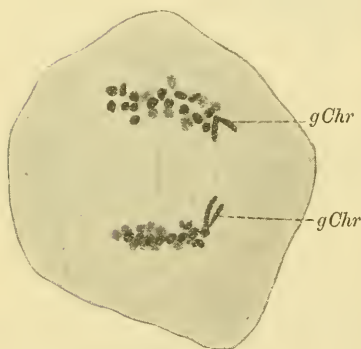


Fig. 18.

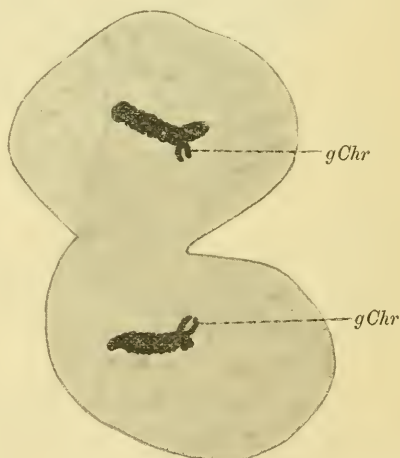


Fig. 19.

Fig. 16—19. *Helix hortensis*.

Fig. 16. Erste Reifungsteilung, von der Polseite der Spindel her gesehen.

Fig. 17. Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung, von der Seite gesehen.

Fig. 18. Diasterstadium.

Fig. 19. Spermatocyte 1. Ordnung im Begriff, sich in 2 Spermatocyten 2. Ordnung durchzuschneiden.

und die isolierte, vorgeschobene Stellung fällt sie sofort in die Augen. Zwischen beiden Tochterplatten haben sich die Verbindungsfasern noch deutlich erhalten.



Erste Reifungsteilung bei *Helix pomatia*.

Bei *Helix pomatia* ist die große Tetrade in der ersten Reifungsteilung nicht nachzuweisen. Die Tetraden, deren Zahl 24 beträgt, zeigen eine stufenweise abnehmende Größe (Textfig. 20). Ueber diese Größenunterschiede haben sich die Autoren bisher nicht geäußert. Auch in bezug auf die Zahlenverhältnisse und den Teilungsmodus gehen die Angaben der Autoren auseinander.

Nach VOM RATH stellt die erste Reifungsteilung eine Reduktionsteilung dar, wodurch die Zahl der Chromosomen auf 24 herabgesetzt wird. Nach BOLLES LEE gibt es keine Zahlenreduktion in der Spermatogenese von *Helix pomatia*. Er zählt daher ebenso wie in den Spermatogonien auch in den Spermatozyten 24 Chromosomen, die sich der Quere nach teilen. PROWAZEK läßt je nach ihrer Bildungsweise eine Längs- oder Querteilung der Chromosomen zu. Im Gegensatz zu BOLLES LEE unterscheidet ANCEL eine Zahlenreduktion der Chromosomen. Die 24 Chromosomen unterliegen einer Querteilung. Ich schließe mich den Beobachtungen ANCELS an, wonach in der Spermatogenese von *Helix pomatia* eine Zahlenreduktion und eine Querteilung der 24 Tetraden in der ersten Reifungsteilung stattfindet. Ich fasse also die erste Reifungsteilung als eine Aequations-, die zweite als eine Reduktionsteilung auf. Ich komme auf diese Frage zurück.

Mehrfach bipolare Mitosen (also mehrere Spindeln in einer Zelle), wie sie GODLEWSKI und PROWAZEK beschrieben haben, konnte ich außer bei *Helix pomatia* auch bei *Helix nemoralis* und *Helix hortensis* zuweilen feststellen. Ich halte sie für anormale Vorkommnisse.

Zweite Reifungsteilung bei *Helix nemoralis*.

Ohne daß ein Ruhestadium vorhergeht, schließt sich an die erste Reifungsteilung die zweite an. Die Chromosomen, die vorher dicht zusammengedrängt waren, weichen auseinander und stellen sich in die Aequatorialplatte der Spindel ein. Die Gestalt der



Fig. 20. *Helix pomatia*. Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung von der Polseite her gesehen.

Chromosomen ist im Gegensatz zur ersten Reifungsteilung eine einheitliche, mehr weckenförmige. An der einen Seite der Aequatorialplatte findet man wieder das große Chromosom; dasselbe besteht im einfachsten Falle aus 2 stäbchenförmigen Hälften (Fig. 33, Taf. 36), die aber auch eine klumpige Beschaffenheit (Fig. 34, Taf. 36) annehmen können. Die übrigen Chromosomen lassen unter sich Größenschwankungen erkennen. Durch die Gegenwart des eigentümlich gestalteten großen Chromosoms, das meistens seitenständig ist, und durch das fast gleichartige Aussehen der übrigen Chromosomen sind die Spermatocyten 2. Ordnung leicht als solche zu erkennen. Die Zahl der Chromosomen ist von der polaren Seite der Aequatorialplatte sicher zu bestimmen und beträgt 24 (Fig. 35, Taf. 36). Die Teilung erfolgt in transversaler Richtung. Das große Tochterchromosom ist in Fig. 36 (Taf. 36) an der gleichen Seite jeder Tochterplatte als keulenförmiges Gebilde wahrzunehmen.

#### Zweite Reifungsteilung bei *Helix hortensis*.

Die zweite Reifungsteilung bei *Helix hortensis* nimmt denselben Verlauf, welchen wir schon bei *Helix nemoralis* kennen gelernt haben.



Fig. 21.

Textfig. 21 zeigt deutlich die 24 verschieden großen Chromosomen vor dem Eintritt in die Aequatorialplatte der zweiten Reifungsteilung. Die Chromosomen besitzen eine wecken- oder hufeisenförmige Gestalt und lassen bereits eine Spaltung in 2 Hälften erkennen. Am rechten unteren Rande der zukünftigen Aequatorialplatte liegt das große winkelförmige Chromosom, dessen Schenkel eine körnige Struktur aufweisen.

#### Zweite Reifungsteilung bei *Helix pomatia*.

Die zweite Reifungsteilung schließt sich unmittelbar an die erste an. Wohl tritt hier das große Chromosom nicht als solches hervor, doch zeigen die Chromosomen unter sich eine verschiedene Größe. In Textfig. 22 sieht man deutlich größere Chromosomen und kleinere. Die Zahl der Chromosomen beträgt 24.

Nach PLATNER ist die zweite Reifungsteilung eine Reduktionsteilung; jedoch findet dabei eine Verminderung der 24 Chromosomen um die Hälfte statt. VOM RATH spricht ebenso wie in der ersten so auch in der zweiten Reifungsteilung von einer Reduktionsteilung, wobei die Zahl der Chromosomen (24) auf die Hälfte herabgesetzt wird. Nach PROWAZEK läßt sich die Art der zweiten Reifungsteilung schwer bestimmen. Die 12 zweiwertigen Chromosomen werden anscheinend der Quere nach geteilt. BOLLES LEE und ANCEL bezeichnen die zweite Reifungsteilung als qualitative und quantitative Reduktionsteilung, wobei eine Querspaltung der 24 einwertigen Chromosomen stattfindet. Auch ich halte die zweite Reifungsteilung für eine qualitative Reduktionsteilung (s. unten).

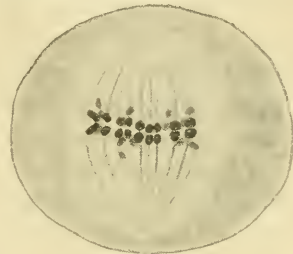


Fig. 22.

### Die Ausbildung der Samenzelle.

#### Die Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon bei *Helix nemoralis*.

Die Spermatocyten 2. Ordnung schnüren sich durch und liefern die Spermatiden. Diese machen nun bis zur völligen Ausbildung der Spermatozoen eine Reihe von Umwandlungen durch, worüber die Ansichten der Autoren teilweise recht verschieden sind.

Von der letzten Teilung her liegen die Chromosomen anfangs dicht zusammen ohne Kernmembran. Allmählich aber entstehen aus den Chromosomen größere und kleinere Brocken, welche sich nach der Bildung der Kernmembran in dem Kern verteilen. Die Chromatinbrocken, deren Zahl natürlich eine ganz variable sein kann, sind unter sich noch durch feine achromatische Fäden verbunden (Fig. 37, Taf. 37). Später tritt zur Vervollständigung des Spermatidenkerns ein Nucleolus hinzu (Fig. 42, Zelle a, b, c, Taf. 37). Wir sehen also, daß erst ein echter Kern vorhanden sein muß, bevor der eigentliche Entwicklungsprozeß des zukünftigen Spermatozoonkopfes aus dem Spermatidenkern vor sich gehen kann. Der Kern besitzt zuerst eine ovale Gestalt, vergrößert sich aber später und wird bläschenförmig, wobei auch die Kernmembran deutlich hervortritt. In dem großen Kernraume verteilt sich das

Chromatin in der Art, daß man häufig nur spärliche Brocken an der Kernmembran und im Inneren zerstreut findet (Fig. 41, Taf. 37).

Bei der letzten Karyokinese erfolgte bei der Teilung des Zellleibes auch die Teilung des äquatorialen Spindelteils. Bevor aber eine vollständige Durchschnürung des Spindelkörpers stattfindet, bildet sich eine sog. Spindelplatte, oder, wie GODLEWSKI sagt, ein Zwischenkörper. Dieses Element hält noch einige Zeit die Tochterzellen in Verbindung. Durch sein Auftreten sind nach BOLLES LEE die ersten Anzeichen für die Rückbildung der Spindelfasern gegeben. Die Spindelplatte baut sich nach BOLLES LEE aus den Fasern der regressiven Spindel in Gestalt von zahlreichen Mikrosomen auf und hat nur den Zweck, die Spindelfasern zu durchschneiden. Auch PROWAZEK hat diese Spindelplatte beobachtet und aus „mehreren größeren, länglichen Granulationen“ zusammengesetzt gefunden. Manchmal konnte ich zwar eine Formation der Spindelplatte aus Körnchen erkennen; in anderen Fällen aber liegen diese Körnchen wieder so dicht zusammen, daß eben die Spindelplatte ein ununterbrochenes Stäbchen darstellt, wie ich auch in Fig. 37 (Taf. 37) abgebildet habe. Man sieht daselbst auch in jeder Tochterzelle die Hälfte eines Spindelkörpers. Dieser Spindelrest läßt anfangs noch eine fibrilläre Struktur erkennen; die einzelnen Fasern weichen nach der Zellperipherie besenartig auseinander, sind aber im Äquator durch die Spindelplatte zusammengeschnürt. PROWAZEK hat in diesem Falle zutreffend von einem „eigenen sanduhrförmigen“ Gebilde gesprochen. Nach und nach verliert der Spindelrest seine faserige Beschaffenheit, verdichtet sich (Fig. 39, Taf. 37) und stellt schließlich einen homogenen, rundlichen oder polygonalen Körper dar, dessen Wandschicht stark verdickt ist und aus Stäbchen zusammengesetzt zu sein scheint (Fig. 40, 41, Taf. 37). Dieser Anblick von Stäbchen beruht aber nur auf optischer Täuschung, wie BOLLES LEE angibt. Ich muß mich seiner Ansicht anschließen. Das Zustandekommen dieser scheinbaren Stäbchen erkläre ich mir dadurch, daß sich die Spindelrestmasse an der Peripherie stärker verdichtet. Den soeben beschriebenen, vieleckigen, lichtbrechenden, homogenen Körper, der also aus dem äquatorialen Spindelrest seinen Ursprung genommen hat, bezeichnet man als echten Nebenkern. Nach KORSCHULT und HEIDER betrachtet man dasjenige Gebilde als echten Nebenkern, welches nach erfolgter Teilung der Samenzellen aus den Resten der Spindel- oder Verbindungsfasern hervorgeht. Dadurch nun, daß die ursprünglich vorhanden ge-

wesene Faserung verloren geht, die Gestalt regelmäßig und abgerundet wird, kommt das einigermaßen kernartige Aussehen des Nebenkerns zustande. Worauf auch PLATNER, PRENANT und GODLEWSKI bereits aufmerksam gemacht haben, kann die Lage des Nebenkerns in den sich umwandelnden Spermatischen eine ganz verschiedene sein.

Was die Bildungsweise des Nebenkerns anbetrifft, so hat PLATNER mitgeteilt, daß bei der letzten Teilung der Spermatozyten die Spindelfasern sich nach dem Äquator zusammenziehen und dabei miteinander verschmelzen. Es kommt so zur Formation zuerst dreieckiger oder hakenförmiger Gebilde, zuletzt einer geschlossenen Figur. Weiter sagt PLATNER: „Die Trennung erfolgt nun in der Regel nicht durch einfache Lösung im Äquator, sondern so, daß es zu einer Knickung kommt.“ Auch v. ERLANGER spricht sich dafür aus, daß bei *Paludina vivipara* der Nebenkern der Spermatischen der haarförmigen Spermatozoen aus dem Spindelrest bei gleichzeitiger Bildung eines Zwischenkörpers hervorgeht. GODLEWSKI, desgleichen NUSSBAUM bei *Helix lutescens* bezeichnen den Nebenkern als ein Produkt der Zentralspindel. BOLLES LEE leitet den Nebenkern von dem polaren Teil der Zentralspindel her. PROWAZEK spricht nicht von einem Nebenkern, sondern von einem Idiozom, dem 2, manchmal 3 Centrosomen ansitzen. Nach v. KORFF umgibt dieses Idiozom sogar 3 Centrosomen auf der Kernseite. Nun kommt es allerdings vor, daß die Centrosomen oft in unmittelbarer Nähe des Nebenkerns oder zufälligerweise selbst auf demselben liegen. Aus dieser Lagerung läßt sich aber durchaus kein Zusammenhang zwischen diesen Gebilden und dem Nebenkern herleiten, wie auch GODLEWSKI richtig betont hat. Nach GODLEWSKI nimmt der Nebenkern an der Zusammensetzung des zukünftigen Samenfadens keinen wesentlichen Anteil und zerfällt zuerst in zwei, zuletzt in mehrere Teile. Auch NUSSBAUM schreibt, daß der Nebenkern absolut keine Rolle spielt und spurlos verschwindet; vorher tritt noch in der Mitte des Nebenkerns eine Vakuole auf, die zum Zerfall in mehrere kleine Stücke beiträgt.

Nach PLATNER wird der Nebenkern mit zur Bildung der spiralförmigen Hülle des Achsenfadens verwandt, indem er sich in dem Protoplasma, woraus diese hervorgeht, allmählich auflöst. Desgleichen läßt PRENANT den Nebenkern an der Bildung der beiden Spiralfäden des Achsenfadens teilnehmen. Soweit ich erkennen konnte, erhält sich der Nebenkern verschieden lange. Schließlich aber verschwindet er spurlos, nachdem er sich oft zuvor in mehrere abgeplattete oder rundliche Stücke zerteilt hat. Jedenfalls aber findet ein Zerfall des Nebenkerns in Stäbchen wie beim Idiozom nicht statt. Da sich nun der Nebenkern im Proto-

plasma auflöst, so trägt er indirekt mit zur Bildung der protoplasmatischen Umhüllung des Achsenfadens bei, wie auch PLATNER und PRENANT zum Ausdruck gebracht haben.

Nachdem wir jetzt den Ursprung und die Bedeutung des Nebenkerns kennen gelernt haben, können wir ohne Unterbrechung die Entwicklung des Spermatozoons verfolgen. Vorausschicken möchte ich noch, daß bei der Bildung der Samenfäden alle Bestandteile der Spermatiden eine Veränderung erleiden. Man kann aber in ihrem Verlaufe einen bestimmten zeitlichen Zusammenhang nicht feststellen, wie bereits GODLEWSKI berichtet hat.

Nach der zweiten Reifungsteilung findet man in den jungen Samenzellen die beiden Centrosomen von einem gemeinsamen hellen Hofe umgeben, in der Nähe der Zellmembran gelegen. Von diesen beiden Centrosomen ist das distale bedeutend größer als das proximale (Fig. 38, Taf. 37). Die Centrosomen entfernen sich nun voneinander, wobei das proximale dem Kern, das distale der Zellperipherie zustrebt (Fig. 39, Taf. 37). Gleichzeitig sieht man zwischen beiden Körperchen eine zarte protoplasmatische Verbindungslinie auftreten, die zur Zellperipherie annähernd senkrecht steht (Fig. 40, Zelle b, Taf. 37). Diese Verbindungslinie (intracellulärer Teil des primären Samenfadens nach PLATNER) stellt die erste Anlage des Achsenfadens dar. Das distale Centrosom zeigt jetzt eine zentrale Durchbohrung und nimmt das Aussehen eines Ringes an; von ihm geht ein feiner protoplasmatischer Schwanzfaden (extracellulärer Teil des primären Samenfadens nach PLATNER) ab (Fig. 42, Zelle c, Taf. 37). Je mehr sich nun die Centrosomen nach der entgegengesetzten Richtung entfernen, desto länger und schärfer konturiert wird der Achsenfaden. Das proximale Centrosom spitzt sich zu, um auf diese Weise die Kernmembran zu durchbohren; man findet es in den Fig. 42, Zelle b, c und 43 (Taf. 37) als eine in den Kernraum hineinragende, stiftartige Verlängerung wieder. Das proximale Centrosom bildet das Mittelstück und verbindet den zukünftigen Samenfadenkopf mit dem Achsenfaden.

In den folgenden Zeilen sei es mir gestattet, die Beobachtungen der einzelnen Autoren über die Zahl und das Verhalten der Centrosomen anzuführen. Nach GODLEWSKI besitzen die Spermatiden nur ein Centrosom, das die Gestalt des Buchstabens T hat und an der Spitze eines Zugfaserkegels liegt. „Dieser Kegel verbindet den Samenfadenkopf mit der Ansatzstelle des Achsenfadens (dem Centrosoma); er verdient also den Namen ‚Verbindungsstück‘ (Mittelstück).“ Der Achsenfaden selbst ist protoplasmatischen Ursprunges und zeigt

an seinem distalen Ende mitunter eine beträchtliche knopfförmige Anschwellung, aus der ein dünnes Fädchen hervorwächst. v. KORFF unterscheidet in den Spermatiden von *Helix pomatia* 3 Centrosomen, die die Ecken eines kleinen gleichschenkligen Dreiecks bilden. Der an der Spitze desselben gelegene Zentralkörper ist meistens kleiner als die beiden anderen und liegt der Zellwand dicht an. Auf einem folgenden Stadium bemerkt man nur zwei hintereinandergelegene Zentralkörper. Aus dem distalen Zentralkörper geht der extracelluläre Schwanzfaden hervor, der proximale dagegen verlängert sich in ein Stäbchen und verbindet sich schließlich mit dem Kern. Nach SUZUKI verhalten sich die Zentralkörper bei den Selachiern ebenso wie MEVES und v. KORFF bei der Samenbildung von *Helix pomatia* nachgewiesen haben. NUSSBAUM beschreibt in den Spermatiden von *Helix lutescens* 2 Centrosomen, die durch eine cytoplasmatische Centrosomose verbunden sind. Das größere, proximale Centrosom zeigt in Seitenansicht etwa die Form eines T; es besteht nämlich aus einer basalen, abgerundeten Scheibe und einem senkrecht dazu gestellten Stab. Das proximale Centrosom dringt in den Kern ein und bildet den Achsenteil des Mittelstückes. Der Achsenfaden entsteht auf Kosten des Cytoplasmas und des distalen Centrosoms. PROWAZEK fand in den Spermatiden von *Helix pomatia* meistens 2 an der Peripherie gelegene Centrosomen. Zwischen beiden bildet sich eine Art zylindrischer Centrosomose; sie stellt den Haupt- oder Achsenfaden dar. Der extracelluläre Schwanzfaden geht nach PROWAZEK durch das distale Centrosom und den Achsenfaden von dem proximalen Centrosom aus. Nach BOLLES LEE existiert überhaupt kein Centrosom. Ein Mittelstück fehlt. Der Achsenzylinder ist keine einfache Faser; er besteht vielmehr aus zwei Fasern, welche in eine körnige Substanz eingelagert sind; das Ganze ist von einer „membrane anhiste“, dem Endolemma umgeben.

Nach v. ERLANGER erinnert die Struktur des Achsenstranges in den wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara* an den Bau der quergestreiften Muskulatur. Der Achsenstrang besteht nämlich aus einer Anzahl hintereinander gereihter Kästchen oder Alveolen und ist von einem gleichfalls gekästelten, protoplasmatischen Mantel umgeben. Seine terminale Endigung stellt ein Endplättchen dar, welches ein Büschel von 12 Wimpern trägt. Das Endplättchen geht aus dem Zentralkörper der Tochterzelle hervor.

Die weiteren Vorgänge bei der Bildung des Spermatozoenkopfes bestehen in der Verdichtung des Chromatins und der Längsstreckung des Zelleibes. Der bläschenförmige Kern hat wesentlich an Umfang abgenommen (vergl. Fig. 40 und 43, Taf. 37). Die Chromatinbrocken haben sich zu einer dichten Chromatinmasse zusammengelegt. Auf irgendwelche chemische Einwirkungen muß es zurückgeführt werden, daß das Chromatin sich nicht distinkt blau gefärbt, sondern einen mehr grauen Farbenton angenommen

hat (Fig. 43, Taf. 37). Am vorderen Ende des Kerns hebt sich die Membran ab und läßt an ihrem äußersten Punkte ein kleines, stark gefärbtes Körnchen (Spitzenknöpfchen) erkennen, welches später zum Spitzenstück wird (Fig. 43, Taf. 37). Der Kern nimmt nun eine kegelförmige Gestalt an. Stark färbbar bleibt eine dichte, basale Platte, welche mit dem stiftartigen, proximalen Centrosom bezw. Mittelstück die Figur eines umgekehrten T bildet. Fig. 44 (Taf. 37) läßt diese Verhältnisse recht deutlich erkennen. Das Spitzenknöpfchen ist von einer hellen, chromatinfreien Kappe umgeben. Merkwürdig sind noch die zahlreichen Mitochondrien, welche den Achsenfaden begleiten. Durch fortgesetzte Streckung des Spermatidenkerns erhalten wir einen annähernd zylindrisch geformten Samenfadenskopf. Die Kopfkappe hat die Gestalt eines Dreiecks angenommen und ist durch eine schmale Chromatinbrücke gegen den eigentlichen Samenfadenskopf abgegrenzt. An der äußersten Spitze der Kopfkappe liegt das jetzt zum Spitzenstück gewordene Spitzenknöpfchen (Fig. 45, Taf. 37). Das Chromatin färbt sich dunkler an der Basis und den Rändern des Spermienkopfes. Der Nebenkern, der durch diese Bildungsprozesse eine variable Lagerung erhalten hat, beginnt zu verblässen (Fig. 45, Taf. 37). Auf dem letzten Stadium zeigt der Spermatozoonkopf das Aussehen einer mehr oder weniger gekrümmten Sichel. Das Mittelstück ist in die Chromatinsubstanz des Spermienkopfes aufgenommen und dadurch unsichtbar geworden. Auch die Kopfkappe ist verschwunden und das Spitzenstück bildet die unmittelbare Fortsetzung des Kopfes (Fig. 46, Taf. 37).

Ueber den Ursprung des Spitzenstückes gehen die Ansichten der Autoren auseinander. GODLEWSKI und NUSSBAUM lassen das Spitzenstück aus dem Nucleolus, PROWAZEK aus dem Hauptkernkörperchen hervorgehen. PRENANT hält es nicht für ausgeschlossen, daß der Spitzenknopf aus einer Verdichtung des vorderen Teils der Kernmembran gebildet wird. Nach PLATNER wird in den kleinen Spermiosomen von *Paludina vivipara* das Centrosom zum Spitzenstück. Meiner Meinung nach trägt weder der Nucleolus noch das Centrosom zur Bildung des Spitzenstückes bei; denn das Spitzenknöpfchen ist viel zu klein, als daß sein Ursprung auf die genannten Elemente zurückgeführt werden könnte. Ich halte es wie PRENANT für möglich, daß das Spitzenstück durch Verdichtung des vorderen Teils der Kernmembran entsteht.



Der Spermienkopf geht also aus dem Spermatidenkern hervor, wie wir bisher gesehen haben<sup>1)</sup>.

Der Achsenfaden nimmt fortwährend an Länge zu; infolgedessen erfährt auch der Zelleib eine auffällige Längsstreckung und Verdünnung. Das Protoplasma beginnt vom Kopf aus den Achsenfaden einzuhüllen (Fig. 46, Taf. 37). Hierzu sagt PLATNER treffend: „Das Protoplasma zieht sich dabei an dem Achsenfaden herunter, ihn so mit einer Hülle umkleidend.“ Diese Hülle bildet sich nach PLATNER zu zwei gewundenen Fäden um, welche den primären Samenfaden bezw. Achsenfaden dicht umschließen. Außerdem besitzt *Helix* noch einen dritten Faden, Spiralfaden genannt; auf Grund des Vorhandenseins oder Fehlens dieses Spiralfadens lassen sich PLATNER zufolge die verschiedenen Schneckenarten in zwei Klassen teilen. Mit dem Wachstum des Achsenfadens verschwindet auch das distale Centrosom, ohne eine Spur zu hinterlassen. Der Schwanzfaden geht also jetzt unmittelbar in den Achsenfaden über. v. KORFF, NUSSBAUM und PROWAZEK haben beobachtet, daß sich das distale Centrosom vor seinem Untergange noch in ein größeres und kleineres Körperchen spaltet. Trotzdem ich bei *Helix nemoralis*, *Helix hortensis* und *Helix pomatia* genau auf diese Verhältnisse geachtet habe, konnte ich nie eine Spaltung des distalen Centrosoms erkennen.

Fig. 47 (Taf. 37) stellt ein fertiges Spermatozoon dar. Das Protoplasma hat sich vollständig und dicht um den Achsenfaden gelegt, nicht aber um den also nackt bleibenden Schwanzfaden. Der Schwanz des Samenfadens besteht demnach aus dem Achsenfaden mit Umhüllung, Hauptstück genannt, und dem nackten Schwanzfaden, Endstück genannt. Er ist protoplasmatischen Ursprunges (bei indirekter Beteiligung des Nebenkerns) und macht zahlreiche Windungen. Der Kopf hat eine ausgesprochen sichelförmige Gestalt; seine äußerste Partie wird durch das Spitzenstück gebildet. Die Länge des definitiven Spermatozoons beträgt ungefähr 450  $\mu$ . Die Dicke des Schwanzes nimmt von vorn nach

1) Im Gegensatz hierzu schreibt KEFERSTEIN, daß das Zoosperm aus der Bildungszelle ohne Beteiligung des Kerns entsteht. Dergleichen leitet v. LA VALETTE ST. GEORGE die Entwicklung des Spermienkopfes bei *Helix pomatia* und *Clausilia* von dem Nebenkern ab. DUVAL verwechselt auch den Nebenkern (*corps céphalique*) mit dem Kern.

hinten ab, so daß also der Schwanz im hintersten Teile stark verjüngt ist<sup>1)</sup>.

Die ausgebildeten Spermatozoen sitzen nun in Büscheln der degenerierenden Nährzelle auf. Schließlich gelangen sie in die Samenkanälchen. In einem besonderen, drüsenreichen und erweiterten Abschnitt des Vas deferens, der sog. Patronentasche, werden die Spermatozoen in Spermatophoren eingeschlossen. Bei der Begattung nun findet ein gegenseitiger Austausch dieser Spermatophoren statt.

Bei *Helix nemoralis*, *Helix hortensis* und *Helix pomatia* kommt nur eine Art von Spermatozoen vor<sup>2)</sup>. Zweierlei Formen von Samenfäden, haar- und wurmförmige, haben DUVAL, PLATNER, M. v. BRUNN, AUERBACH, v. ERLANGER und MEVES bei *Paludina vivipara* beobachtet. M. v. BRUNN bezeichnet die haarförmigen Samenfäden als homolog denen der übrigen Tiere, die wurmförmigen dagegen stellen ein für den Hoden von *Paludina* „charakteristisches Novum“ dar. Nach genanntem Autor sowie nach v. ERLANGER spielen die wurmförmigen Samenfäden keine Rolle bei der Befruchtung. AUERBACH schreibt den kernlosen wurmförmigen Samenfäden die Bedeutung zu, daß sie auf die Weiterentwicklung der haarförmigen einen Einfluß ausüben sollen. MEVES rechnet mit der Wahrscheinlichkeit, daß die wurmförmigen Samenfäden vielleicht nur zu bestimmten Zeiten und unter besonderen Umständen zur Befruchtung gelangen. Ferner haben zweierlei Spermatozoen konstatiert: SCHENK bei *Murex brandaris*, M. v. BRUNN bei *Murex trunculus*, *Dolium galea*, BROCK bei einigen *Cypraea*-Arten und SCHENK noch bei *Cerithium vulgatum* und *Nassa mutabilis*. Nach BROCK haben sich die doppelten Spermatozoen erst innerhalb der Prosobranchier entwickelt, denn gerade bei den niedrigst stehenden Formen fehlen die wurmförmigen Spermatozoen, bei den höheren Abteilungen dagegen werden sie immer zahlreicher.

### Die Reduktionsfrage.

Wegen der großen theoretischen Bedeutung, welche der Reduktionsfrage zukommt, soll sie in einem besonderen Abschnitt

1) Nach dem Abschluß meiner Arbeit wurde ich noch auf die Arbeit von KOLTZOFF aufmerksam (KOLTZOFF, Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellforschung, herausgegeben von GOLDSCHMIDT, Bd. 2, 1908, Heft 1), in welcher angegeben wird, daß der Chromatinteil des Kopfes von drei, auch am lebenden Objekt erkennbaren elastischen Spiralfasern umwunden wird.

2) Die oben beschriebene Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen trifft in derselben Weise auch für *Helix hortensis* und *Helix pomatia* zu.

behandelt werden. Dabei mag noch im voraus bemerkt werden, daß die qualitative Reduktion das Wesentliche ist; denn die quantitative Reduktion, d. h. die Tatsache, daß die Sexualzellen die halbe Normalzahl der Chromosomen erhalten, steht ja außer allem Zweifel. Infolge der quantitativen Reduktion erhält jedes Individuum die Hälfte seiner Chromosomen vom Vater und die andere Hälfte von der Mutter. Wenn die Chromosomen von ungleicher Größe sind, so erhält das Individuum 2 Sortimente solcher Chromosomen, das eine vom Vater und das andere von der Mutter. Von jeder Größenstufe gibt es also 2 Chromosomen, wie ja auch im vorliegenden Fall bei der Garten- und Hainschnecke jeweils 2 große Chromosomen vorhanden sind, von welchen das eine vom Vater, das andere von der Mutter herkommen muß.

Das Wesentliche der qualitativen Reduktion liegt darin, daß jedes Spermatozoon von den beiden Chromosomen einer Größenstufe jeweils nur an dem einen Anteil hat, also entweder einen Teil des väterlichen oder einen Teil des mütterlichen Chromosoms erhält. Daraus ergibt sich dann, daß bei den Nachkommen verschiedene Mischungen großelterlicher Chromosomen entstehen<sup>1)</sup>; infolgedessen ist die geschlechtliche Fortpflanzung an sich schon eine Quelle von Variation, und darin liegt die große theoretische Bedeutung der qualitativen Reduktion.

Betrachten wir den vorliegenden Fall, und fassen wir zunächst die beiden großen Chromosomen ins Auge, so ist es evident, daß sie sich zu einem Gebilde zusammenlegen, welches einer Vierergruppe entspricht. Eine Zeitlang sind die beiden Teile noch deutlich erkennbar, dann bilden sie scheinbar einen rundlichen Klumpen. Dieser wird bei der ersten Reifungsteilung in 2 Teile zerlegt, deren jeder bei der zweiten Reifungsteilung wieder in 2 Teile zerfällt.

Man kann mit aller Wahrscheinlichkeit annehmen, daß durch die eine dieser beiden Teilungen die beiden vereinigten Chromosomen getrennt werden. Entweder entsprechen die Winkel, welche man in Fig. 31 (Taf. 37) sieht, den beiden ursprünglichen Chromosomen der Fig. 22 u. 23 (Taf. 36), in welchem Falle die erste

1) Ueber dabei entstehende Kombinationen und ihre relative Häufigkeit verweise ich auf ZIEGLER, Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena 1905 und Die Chromosomentheorie der Vererbung in ihrer Anwendung auf den Menschen. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 3. Jahrg., 1906.

Teilung eine Reduktionsteilung ist, oder die Winkel der Fig. 31 sind jeweils aus 2 Stücken von beiden Chromosomen gebildet, in welchem Falle die zweite Teilung als Reduktionsteilung anzusehen ist. Welcher dieser beiden Fälle zutrifft, ist schwer zu entscheiden und macht für das Resultat keinen Unterschied: Jede Samenzelle erhält nur eine Hälfte von einem der beiden großen Chromosomen.

Ähnliche Ueberlegungen kann man auch bei den kleineren Chromosomen anstellen. Bei B, C und D der Textfig. 6 sind offenbar in dem ursprünglichen Bogen 2 Chromosomen enthalten, wie die folgenden Phasen zeigen.

Wenn man sich entscheiden soll, welche der beiden Teilungen die Reduktionsteilung ist, so halte ich es für das Wahrscheinlichste, daß die zweite Teilung diese Aufgabe erfüllt. Man kann ohne Schwierigkeit Fig. 30, (Taf. 37) mit Textfig. 6, Typus A, Phase 4 in Beziehung setzen; in diesem Fall werden durch die erste Reifungsteilung jeweils die Hälften der beiden Chromosomen nach den Polen geführt; demnach stellt die erste Reifungsteilung eine Aequationsteilung, die zweite eine Reduktionsteilung dar, da bei letzterer die beiden Hälften getrennt werden.

Eine ähnliche Auffassung läßt sich auch aus der Betrachtung der kleineren Chromosomengruppen rechtfertigen. So entspricht bei Textfig. 6, B jeder Schenkel des Winkels einem Chromosom, und es ist wahrscheinlich, daß bei der ersten Teilung jeweils dieses Chromosom halbiert wird. Ähnliches gilt für die Fälle C—E. Nur der Fall F, welcher der seltenste und unsicherste Fall ist, läßt sich schwer in diesem Sinne auffassen.

Schließlich wäre noch die Frage zu erörtern, inwiefern die vorliegende Beobachtung zur Erklärung der MENDELSchen Regel dienen kann. Ich verweise in dieser Hinsicht auf folgende Ausführungen, welche in der Mitteilung von H. E. ZIEGLER enthalten sind. „Sobald man die Annahme macht, daß die Vererbung eines einzelnen Merkmals nicht von allen Chromosomen, sondern nur von denjenigen einer bestimmten Kategorie oder Größe abhinge, läßt sich die MENDELSche Regel ohne Schwierigkeit erklären. Wenn 2 Varietäten gekreuzt werden, welche in einem Merkmal verschieden sind, so erhalten die Nachkommen erster Generation jeweils ein Sortiment der Chromosomen vom Vater, ein anderes von der Mutter, sie müssen also untereinander gleich sein und die betreffende Eigenschaft des Vaters und der Mutter in gemischter Art zeigen, oder nur in der Art des Vaters oder der

Mutter, letzteres dann, wenn das Merkmal der einen Varietät *ceteris paribus* von stärkerer Vererbungskraft, also „dominant“ ist. Die Sexualzellen dieser Generation erhalten infolge des Reduktionsvorganges teils Chromosomen des Vaters, teils solche der Mutter; in der folgenden Generation müssen also dreierlei Individuen entstehen, teils solche, bei welchen das betreffende Chromosomenpaar aus 2 großväterlichen Chromosomen besteht und welche folglich das großväterliche Merkmal haben, teils solche, welche aus entsprechenden Gründen das großmütterliche Merkmal zeigen, teils solche, welche in dem betreffenden Chromosomenpaar ein großväterliches und ein großmütterliches Chromosom haben, folglich sich wie die vorhergehende Generation verhalten. Die Wahrscheinlichkeitsrechnung zeigt, daß die Zahlen dieser 3 Formen von Individuen sich wie 25 : 25 : 50 verhalten müssen, was der MENDELschen Regel entspricht“. — „Machen wir die Hypothese, daß die großen Chromosomen die Bänderung der Schale bedingen, und nehmen wir an, daß wir ein Exemplar vor uns haben, welches aus der Kreuzung einer gebänderten und einer ungebänderten Schnecke hervorgegangen ist, so hat das eine der beiden großen Chromosomen die Tendenz der Fünfbänderigkeit, das andere die Tendenz zur Bänderlosigkeit. Infolge der Reduktion entstehen zweierlei Sexualzellen, erstens solche, welche nur eine Hälfte des ersteren Chromosoms bekommen, und zweitens solche, welche nur eine Hälfte des anderen enthalten. Folglich müssen durch die Befruchtung 3 Sorten befruchteter Eizellen entstehen, erstens solche mit 2 Chromosomen der ersteren Art, zweitens solche mit beiden Arten von Chromosomen, drittens solche mit 2 Chromosomen der zweiten Art. Die Wahrscheinlichkeitsrechnung ergibt, daß die relativen Häufigkeiten dieser 3 Sorten von Eizellen sich verhalten wie 25 : 50 : 25. Es erklärt sich demnach, daß bei den Nachkommen die MENDELsche Regel zutage tritt.“

### Zusammenfassung.

Bei *Helix nemoralis* und *Helix hortensis* enthalten die Spermatogonien 48 Chromosomen, unter denen sich 2 besonders große winkel- oder hufeisenförmige Chromosomen befinden. Bei *Helix pomatia* findet man 48 Chromosomen, welche in bezug auf die Größe unter sich nicht gleich, aber auch nicht so auffällig verschieden sind. Bei *Helix nemoralis* und *Helix hortensis* teilen sich die beiden großen Chromosomen der Länge nach, bei den kleineren Chromosomen ist es nicht deutlich zu erkennen, ob sie

sich in der Längs- oder Querrichtung teilen. Bei *Helix pomatia* sind die Chromosomen fast durchweg von winkel- oder bogenförmiger Gestalt und teilen sich der Länge nach.

Für die Reifungsteilungen gilt Folgendes.

Bei *Helix nemoralis* und *Helix hortensis* gehen die 24 Vierergruppen aus 24 verschieden großen Segmenten des lockeren Knäuels hervor. Die Segmente haben eine bogen- oder schleifenförmige Gestalt. Bei *Helix nemoralis* und *Helix hortensis* befinden sich unter den Segmenten 2 große Fäden. Jedes Segment liefert eine Vierergruppe, die beiden großen Fäden aber zusammen und zuletzt eine klumpige, große Vierergruppe. Die Vierergruppen sind verschieden groß und besitzen im ausgebildeten Zustande meist eine wecken-, wetzstein-, kreuzförmige oder klumpige Gestalt. Bei *Helix pomatia* entstehen die 24 Vierergruppen wahrscheinlich aus 24 verschieden großen Segmenten.

Was die erste Reifungsteilung anbetrifft, so rücken die Teilhälften der beiden großen Chromosomen am langsamsten nach den Tochterplatten hin.

Die zweite Reifungsteilung schließt sich unmittelbar an die erste an; die 24 verschieden großen Chromosomen besitzen hier eine ziemlich gleichförmige, weckenartige Gestalt; nur das große Chromosom besteht aus zwei stäbchenförmigen oder klumpigen Hälften. Die Chromosomen teilen sich der Quere nach, das große Chromosom teilt sich zuletzt.

Betreffs der Reduktionsfrage verweise ich auf den vorhergehenden Abschnitt.

Das Idiozom bezw. der Nebenkern der Autoren besitzt in den Spermatogonien und Spermatozyten eine polygonale Gestalt und enthält im Zentrum ein Centrosom, in der Rindenschicht aber eine variable Anzahl von Stäbchen, die zur Zahl der Chromosomen in keinem bestimmten Verhältnis steht. Die Idiozomstäbchen lösen sich meiner Ansicht nach häufig in die Mitochondrien auf, die, ohne irgendeine Rolle gespielt zu haben, früher oder später verschwinden.

Der Spindelrestkörper in den Spermatogonien und Spermatozyten geht möglicherweise aus dem äquatorialen Teil der Spindel hervor. Indem die Zellen bei mehreren aufeinanderfolgenden Teilungen durch die Spindelrestkörper verbunden bleiben, kommt es zur Ausbildung der „Zellkoppeln“ ZIMMERMANN'S.

Der echte Nebenkern in den Spermatischen entsteht aus dem äquatorialen Teil der Spindel bei gleichzeitiger Bildung einer

Spindelplatte. Der Nebenkern hat eine polygonale Gestalt und ist nur scheinbar aus Stäbchen zusammengesetzt. Er nimmt indirekt Anteil an der Entwicklung des Samenfadens, insofern als er sich in dem Protoplasma, welches die Hülle des Achsenfadens bildet, auflöst.

Die Spermatiden enthalten 2 Centrosomen, das proximale wird zum Mittelstück, das distale, etwas größere, wird ringartig durchbohrt und verschwindet später spurlos.

Der Achsen- wie der Schwanzfaden sind protoplasmatischen Ursprunges.

Der Kopf des Spermatozoon geht aus dem Spermatidenkern hervor.

Das Spitzenstück entsteht möglicherweise durch Verdichtung des vorderen Teils der Kernmembran.

Der Schwanz besteht aus dem Achsenfaden mit protoplasmatischer Umhüllung, dem sog. Hauptstück, und dem nackten, zugespitzten sog. Endstück.

---

Zum Schluß möchte ich noch anführen, daß zwischen der fünf- und der dreigebänderten Form von *Helix nemoralis* sowie zwischen der ungebänderten und der gebänderten Form von *Helix hortensis* kein Unterschied in der Spermatogenese besteht.

---

### Literaturverzeichnis.

Die mit einem \* bezeichneten Schriften waren mir nicht zugänglich.

- 1902 ANCEL, P., Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia* (Linn.). Arch. de Biologie, T. XIX.
- 1902 — Sur les premières différenciations cellulaires dans la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. Bibliographie anatom., T. XI, Fasc. 1.
- 1902 — La réduction numérique des chromosomes dans la spermatogénèse d'*Helix pomatia*. Bibliographie anatom., T. XI, Fasc. 2.
- 1902 — Sur le Nebenkern des spermatocytes d'*Helix pomatia*. Bibliographie anatom., T. XI, Fasc. 3.
- 1894 AUERBACH, L., Spermatologische Mitteilungen. 72. Jahresber. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur, Breslau.
- 1896 — Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXX.
- \*1898 BENDA, C., Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertbraten. II. Teil. Die Histiogenese der Spermien. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1897/98.
- \*1899 —, Weitere Mitteilungen über die Mitochondrien. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1898/99.
- 1881 BLOOMFIELD, J. E., On the development of the spermatozoa. Part II. *Helix* and *Rana*. Quart. Journ. of Micr. Sc., New Ser., Vol. XXI.
- 1895 BOLLES LEE, A., La régression du fuseau caryocinétique. La Cellule, T. XI, Fasc. 1.
- 1896 — Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des *Helix*. La Cellule, T. XI, Fasc. 2.
- 1897 — Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*. La Cellule, T. XI, Fasc. 1.
- 1899 — Les „sphères attractives“ et le Nebenkern des Pulmonés. Réponse à certaines objections. La Cellule, T. XVI, Fasc. 1.
- 1902 — Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique. La Cellule, T. XX, Fasc. 1.
- 1903 — La structure du spermatozoïde de l'*Helix pomatia*. La Cellule, T. XXIII, 1904.
- 1903 BONNEVIE, K., Zur Kenntniss der Spermio-genese bei den Gastropoden (*Enteroxenos östergreni*). Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904.



- 1905 BONNEVIE, K., Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*. Anat. Anz., Bd. XXVI.
- 1901 BOVERI, Th., Zellenstudien. Heft 4. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena.
- 1904 — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz. Jena.
- 1887 BROCK, J., Ueber die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier. Zool. Jahrb., Bd. II.
- 1862—1866 BRONN, H. G., Die Klassen und Ordnungen des Tierreichs, fortgesetzt von W. KEFERSTEIN. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III, Abt. 5.
- 1884 BRUNN, M. v., Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII.
- 1884 — Weitere Funde von zweierlei Samenkörperformen in demselben Tiere. Zool. Anz., Bd. VII.
- 1879 DUVAL, M., Recherches sur la spermatogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes pulmonés. Journ. de Micrographie, T. III, No. 1 und 2.
- 1880 — Etudes sur la spermatogénèse chez la Paludine vivipare. Journ. de Micrographie, T. IV, No. 8—9 und No. 10—11.
- 1896/97 ERLANGER, R. v., Spermatogenetische Fragen. Zool. Centralbl., Bd. III und IV.
- 1898 — Bemerkung über die wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*. Anat. Anz., Bd. XIV.
- 1897 GODLEWSKI, E. jun., Ueber mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von *Helix pomatia* L. Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, No. 2.
- 1897 — Ueber die Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen bei *Helix pomatia* L. Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, No. 7.
- 1897 — Weitere Untersuchungen über die Umwandlungsweise der Spermatiden in Spermatozoen bei *Helix pomatia*. Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, No. 9.
- 1902 GOLDSCHMIDT, R., Referat: MEVES, F., Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Zool. Centralbl., No. 23.
- 1850 GRATIOLET, P., Observations sur les zoospermes des Hélices. Journ. de Conchyliologie, T. I.
- 1906 GROSS, J., Ueber einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. Biol. Centralbl., Bd. XXVI.
- 1899 HÄCKER, V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.
- 1907 — Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse u. Fortschritte d. Zool., Bd. I, Heft 1.
- 1894 HEIDENHAIN, M., Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, p. 690—694.

- 1906 HEIDER, K., Vererbung und Chromosomen. Jena.
- 1891 HERMANN, F., Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, p. 585.
- 1906 HERTWIG, O., Allgemeine Biologie. Jena.
- 1883 JENSEN, O. S., Recherches sur la spermatogénèse. Arch. de Biol., T. IV.
- \*1892 KOEHLER, P., Recherches sur la double forme des spermatozoïdes chez le Murex. Recueil Zool. Suisse, T. V.
- 1908 KOLTZOFF, K. N., Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellforschung, herausgegeben von Dr. GOLDSCHMIDT. Bd. II, Heft 1.
- 1899 v. KORFF, K., Zur Histogenese der Spermien von *Helix pomatia*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV.
- 1902 KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.
- 1900 LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Erste Lieferung. Mollusca. Jena.
- 1904 — Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* und *Helix nemoralis*. Festschrift für ERNST HAECKEL. Jena.
- 1905 — Ueber die MENDELSCHEN Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Verh. d. Schweiz. Naturforschend. Gesellsch. Luzern.
- 1898 v. LENHOSSÉK, M., Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI.
- \*1868 METSCHNIKOFF, E., Arbeiten d. erst. Vers. d. russ. Naturforsch., Abt. f. Anat. u. Physiol.
- 1900 MEVES, F., Ueber den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVI.
- 1901 — Ueber die sog. wurmförmigen Samenfäden von *Paludina* und über ihre Entwicklung. Verh. d. Anat. Ges. auf der 15. Vers. in Bonn.
- 1902 — Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXI.
- 1898 MURRAY, J. A., Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the spermatogenesis of Pulmonata — *Helix* and *Arion*. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. XI.
- 1884 NUSSBAUM, M., Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII.
- 1899 — Die Entstehung des Spermatozoon aus der Spermotide bei *Helix lutescens* Ziegl. Anat. Anz., Bd. XVI.
- 1899 PETER, K., Die Bedeutung der Nährzelle im Hoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIII.
- 1885 PLATNER, G., Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV.

- 1886 PLATNER, G., Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI.
- 1885 — Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI.
- 1886 — Ueber die Befruchtung bei *Arion empiricorum*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII.
- 1886 — Die Karyokinese bei den Lepidopteren. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Hist., Bd. III, No. 10.
- 1889 — Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII.
- 1888 PRENANT, A., Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La Cellule, T. IV, Fasc. 1.
- 1902 PROWAZEK, S., Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XIII.
- 1902 — Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese. Zool. Anz., Bd. XXV.
- 1892 VOM RATH, O., Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllo-talpa vulgaris* (Latr.). Arch. f. mikr. Anat., Bd. XL.
- 1895 — Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVI.
- 1898 — Fehlen den Sexualzellen von *Helix pomatia* die Zentralkörper? Zool. Anz., No. 561 u. 563.
- 1904 RETZIUS, G., Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. Biol. Unters., Neue Folge, Bd. XI, No. 1, Stockholm.
- 1874 SCHENK, S. L., Die Spermatozoen von *Murex brandaris*. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXX.
- 1903 STEPHAN, P., Le développement des spermies apyrènes de *Cerithium vulgatum* et de *Nassa mutabilis*. Bibliograph. anat., T. XII, Fasc. 3.
- 1904 STRASBURGER, E., Ueber Reduktionsteilung. Sitz.-Ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wissensch., Bd. XVIII.
- 1903 SUTTON, W. S., The chromosomes in heredity. Biological Bullet., Vol. IV, p. 237.
- 1898 SUZUKI, B., Notiz über Entstehung des Mittelstücks der Samen-fäden von Selachiern. Anat. Anz., Bd. XV, 1899.
- 1867 V. LA VALETTE ST. GEORGE, A., Ueber die Genese der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III.
- 1874 — Ueber die Genese der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. X.
- 1891 WEISMANN, A., Amphimixis. Jena.
- 1907 WILKE, G., Die Spermatogenese von *Hydrometra lacustris* L. [Diss.] Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVII.
- 1905 ZIEGLER, H. E., Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena.
- 1906 — Die Chromosomentheorie der Vererbung in ihrer Anwendung auf den Menschen. Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol., 3. Jahrg., 1906, p. 802.

- 1908 ZIEGLER, Die Erklärung der Mendelschen Regel. Zool. Anz.,  
Bd. XXXIII, No. 7 u. 8.
- 1891 ZIMMERMANN, K. W., Ueber den Kernteilungsmodus bei der  
Spermatogenese von *Helix pomatia*. Verh. Anat. Gesellsch.,  
Bd. V.
- 1906 ZWEIGER, H., Die Spermatogenese von *Forficula auricularia*.  
[Diss.] Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XLII.

## Erklärung der Abbildungen.

### Allgemeine Bezeichnungen.

<i>Sp</i> Spermatogonie		<i>Kn</i> Kern der Nährzelle
<i>N</i> Nebenkern		<i>Kw</i> Kern der Wandzelle
<i>Id</i> Idiozom		<i>C</i> Centrosom
<i>Nu</i> Nucleolus		<i>gChr</i> großes Chromosom
<i>Mch</i> Mitochondrien		<i>Ax</i> Achsenfaden

### Tafel 35.

Alle Figuren beziehen sich auf *Helix (Tachea) nemoralis*.

Fig. 1. Nährzelle mit ansitzenden jüngsten Spermatogonien.

Fig. 2. Nährzelle mit langgestreckten Spermatogonien.

Fig. 3, 4. Spermatogonien mit chromatischem Fadenwerk und zerfallendem Nebenkern (Idiozom).

Fig. 5. Spermatogonie im Synapsisstadium.

Fig. 6. Spermatogonie im Stadium des lockeren Knäuels.

Fig. 7, 8. Spermatogonien im Stadium des zerfallenen Knäuels.

Fig. 9, 10. Spermatogonien in den Prophasen der Teilung.

Fig. 11. Spermatogonie vor dem Eintritt in die Aequatorialplatte der Spindel. Man beachte an Fig. 10 u. 11 die zwei großen Chromosomen.

Fig. 12. Spermatogonie im Stadium der Aequatorialplatte, von der Polseite aus gesehen.

Fig. 13, 14. Spermatogonien im Stadium der Aequatorialplatte, von der Aequatorialseite aus gesehen.

Fig. 15. Spermatogonie in der Anaphase.

Fig. 16. Spermatogonie im Diasterstadium.

### Tafel 36.

Fig. 17. Spermatogonie mit Idiozom und Spindelrestkörper.

Fig. 18. Jüngere und ältere Spermatogonien durch Zellkoppeln verbunden.

Fig. 19. Junge Spermatocyte 1. Ordnung.

Fig. 20. Spermatocyte im Stadium des lockeren Knäuels.

Fig. 21. Spermatocyte im Stadium des zerfallenden Knäuels.

Fig. 22—25. Spermatocyten mit Vierergruppenbildung.

Fig. 26. Stachlig aufgelockerte Vierergruppen.

Fig. 27. Erste Reifungsteilung, von der Aequatorialebene der Spindel her gesehen.

### Tafel 37.

Fig. 28. Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung, von der Polseite her gesehen.

Fig. 29. Spermatocyte 1. Ordnung, in der die Tochterchromosomen auseinanderzuweichen beginnen.

Fig. 30. Spermatocyte 1. Ordnung, in der die große Tetrade sich zu teilen beginnt.

Fig. 31. Spermatocyte 1. Ordnung, in der die große Tetrade sich geteilt hat.

Fig. 32. Diasterstadium der ersten Reifungsteilung.

Fig. 33, 34. Spindelstadium der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 35. Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung, von der Polseite gesehen.

Fig. 36. Spermatocyte 2. Ordnung im Diasterstadium.

Fig. 37. Spermatiden vor ihrer Durchschnürung. Reduzierter Faserapparat der Spindel mit Bildung einer Spindelplatte. Die rechte Hälfte der Figur ist ergänzt.

Fig. 38. Spermatide mit den beiden Centrosomen.

Fig. 39. Spermatide mit sich verdichtendem äquatorialen Spindelrest und auseinanderweichenden Centrosomen.

#### Tafel 38.

Fig. 40, 41. Spermatiden mit Nebenkern und Bildung des Achsenfadens. Das distale Centrosom ist ringförmig durchbohrt.

Fig. 42. Nährzelle mit Spermatiden. Das stäbchenartige proximale Centrosom hat die Kernmembran durchbohrt (Zelle b, c). Von dem ringförmig durchbohrten distalen Centrosom geht der Schwanzfaden aus (Zelle c).

Fig. 43. Langgestreckte Spermatiden mit Spitzenknöpfchen.

Fig. 44. Spermatide, die sich in das Spermatozoon umbildet, mit zahlreichen Mitochondrien.

Fig. 45. Reifende Spermatozoen mit Spitzenstück.

Fig. 46. Reifende Spermatozoen. Ausbildung der protoplasmatischen Umhüllung des Achsenfadens. Das distale Centrosom ist spurlos verschwunden.

Fig. 47. Fertige Spermatozoen.

---

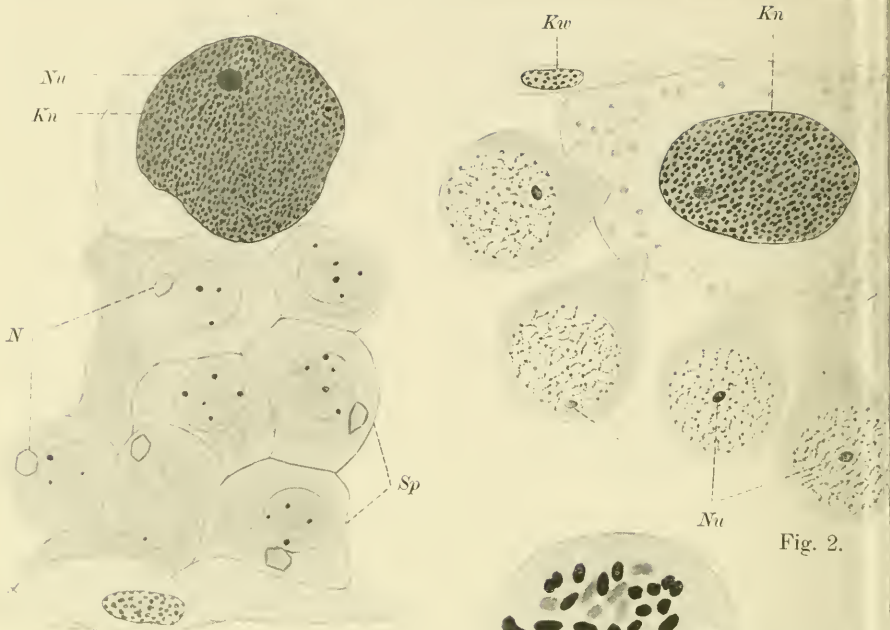


Fig. 1.

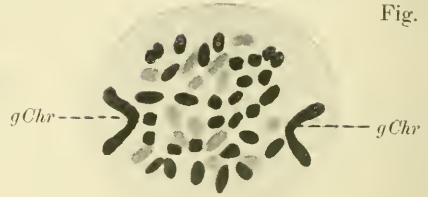


Fig. 11.

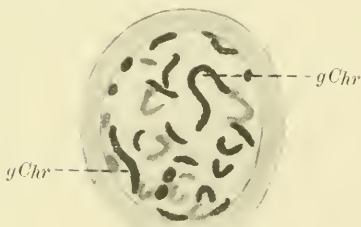


Fig. 9.



Fig. 12.



Fig. 10.

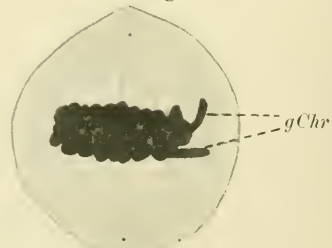


Fig. 13.

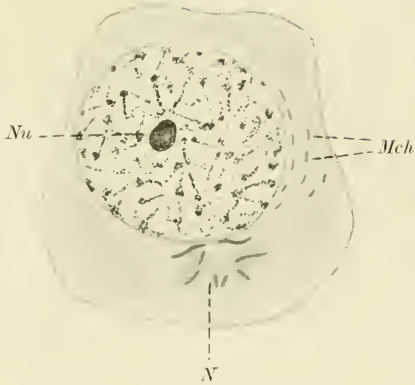


Fig. 3.



Fig. 5.

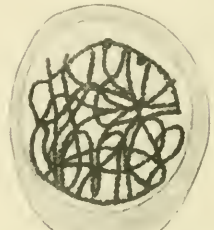


Fig. 6.

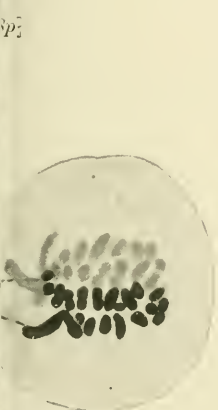


Fig. 14.

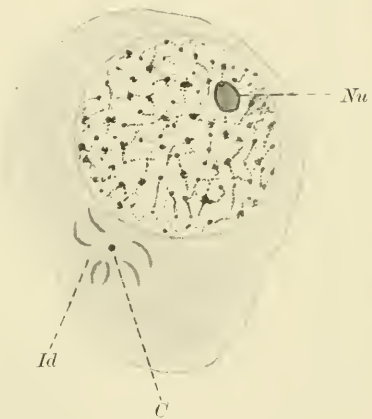


Fig. 4.



Fig. 7.

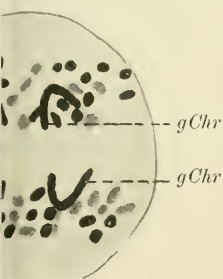


Fig. 15.

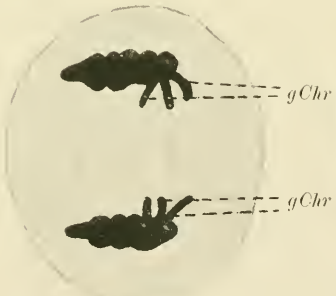


Fig. 16.

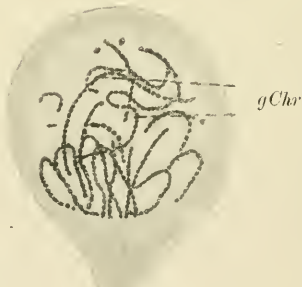


Fig. 8.





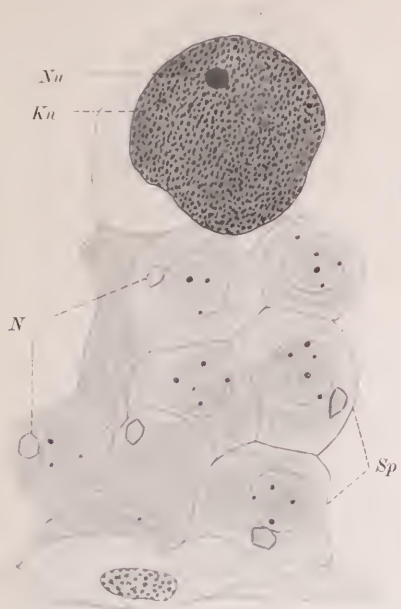


Fig. 1.

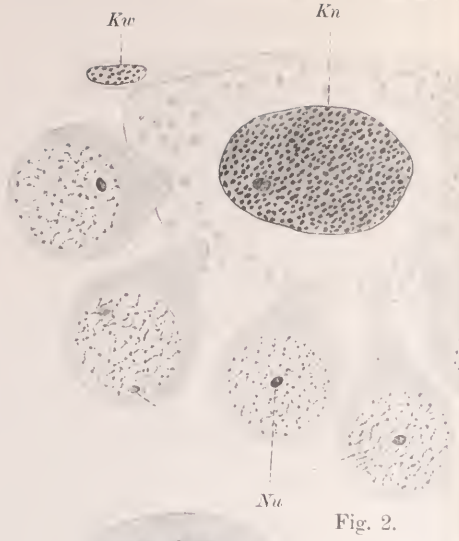


Fig. 2.



Fig. 3.

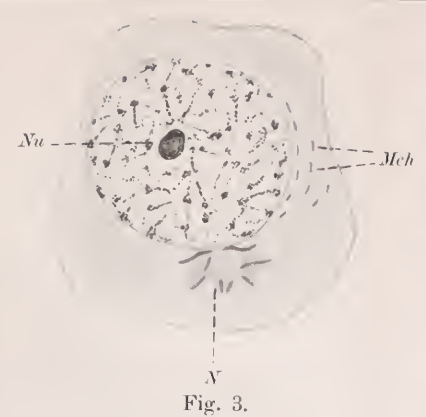


Fig. 4.



Fig. 5.

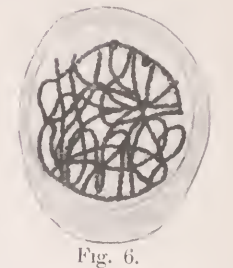


Fig. 6.

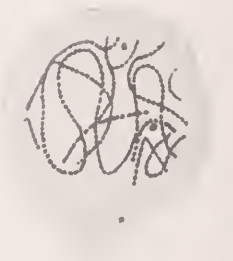


Fig. 7.



Fig. 11.

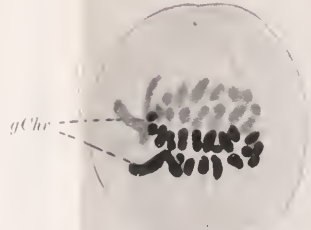


Fig. 14.

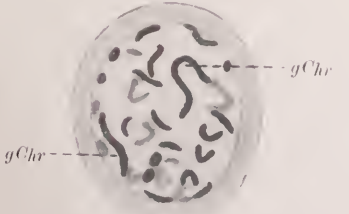


Fig. 9.



Fig. 12.



Fig. 10.

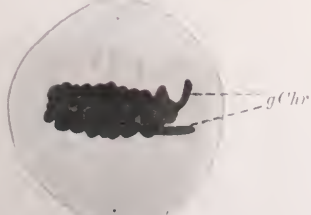


Fig. 13.

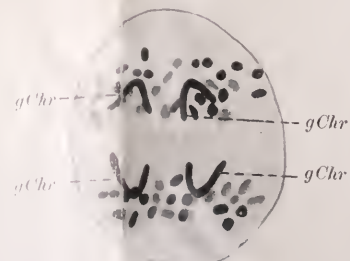


Fig. 15.

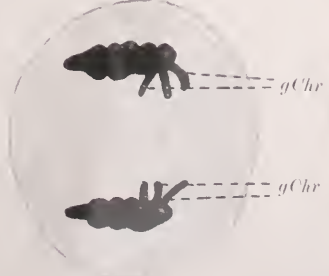


Fig. 16.

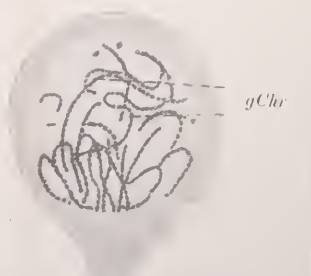


Fig. 8.





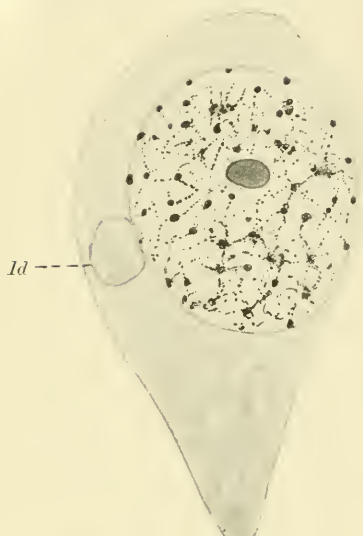


Fig. 17.

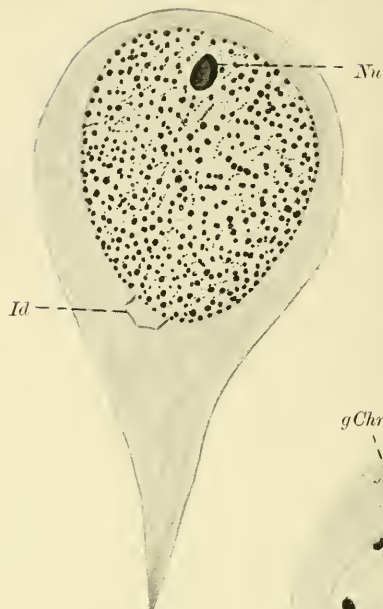
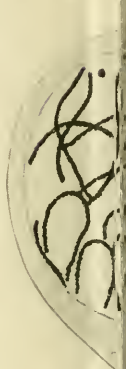


Fig. 19.



*gChr*

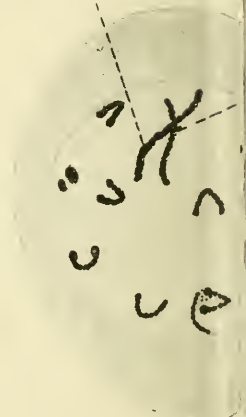


Fig. 23.

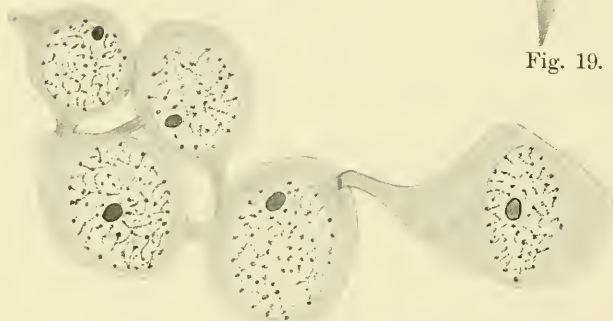


Fig. 18.

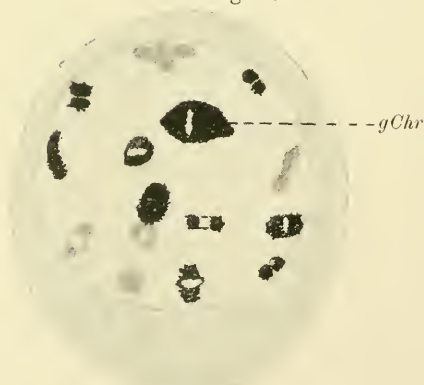


Fig. 26.

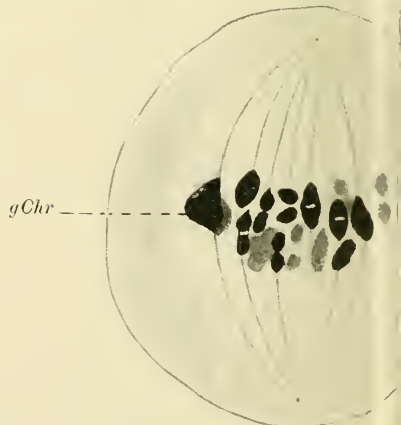


Fig. 27.

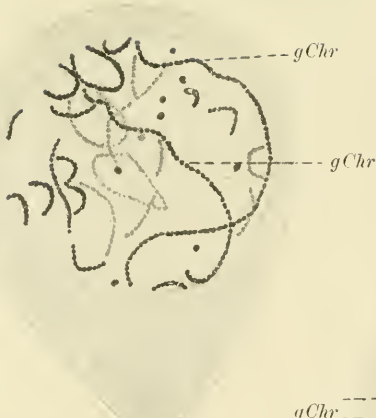


Fig. 21.

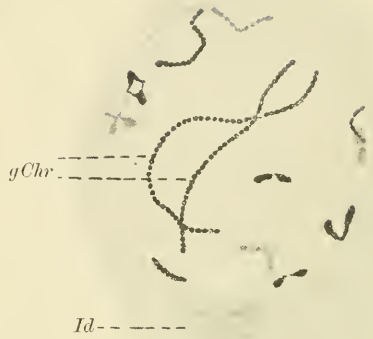


Fig. 22.



Fig. 24.

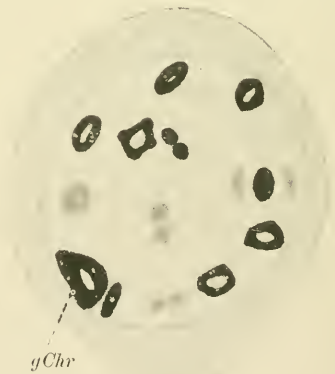


Fig. 25.





Fig. 17.

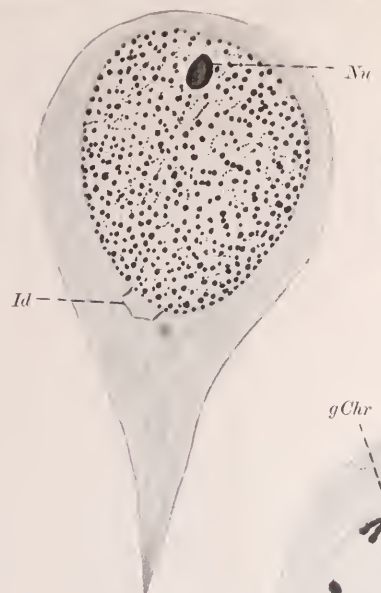


Fig. 19.



Fig. 20.

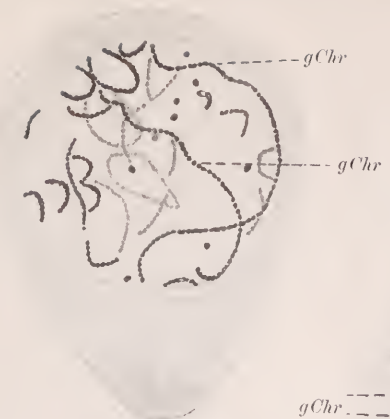


Fig. 21.

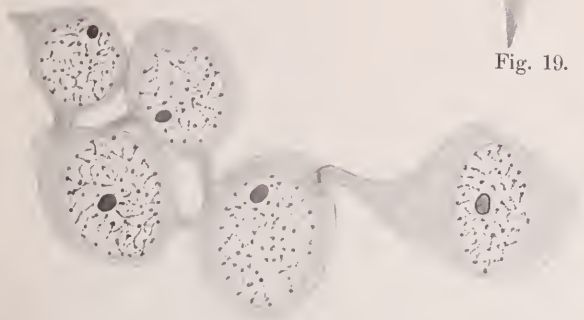


Fig. 18.

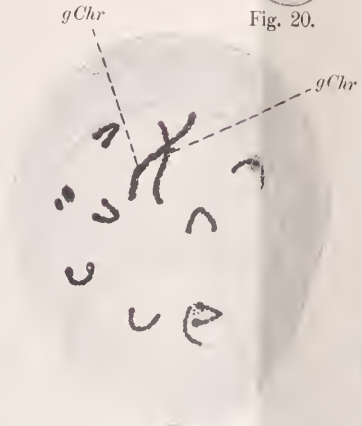


Fig. 23.

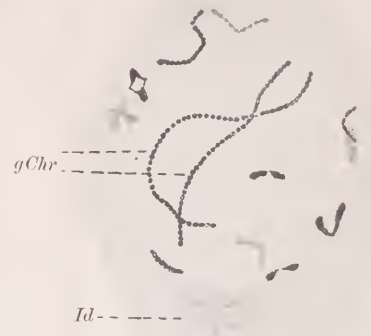


Fig. 22.

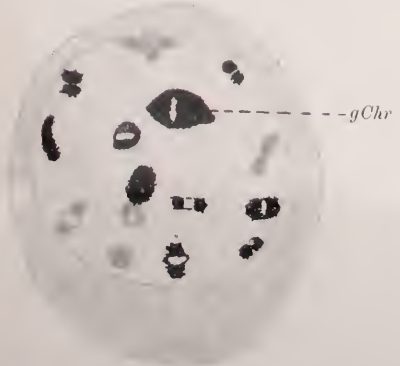


Fig. 26.

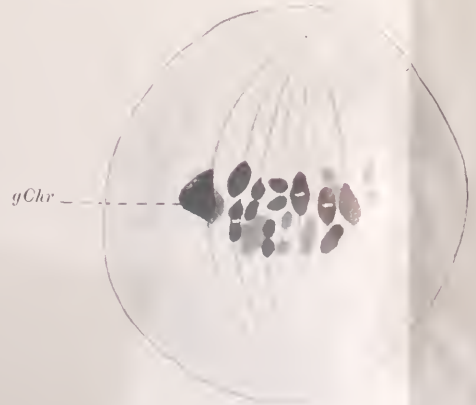


Fig. 27.



Fig. 24.

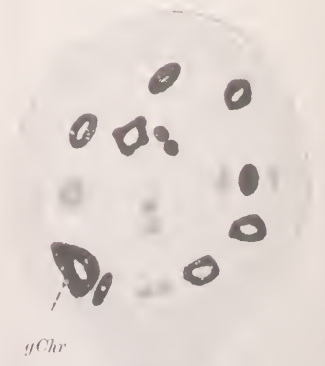
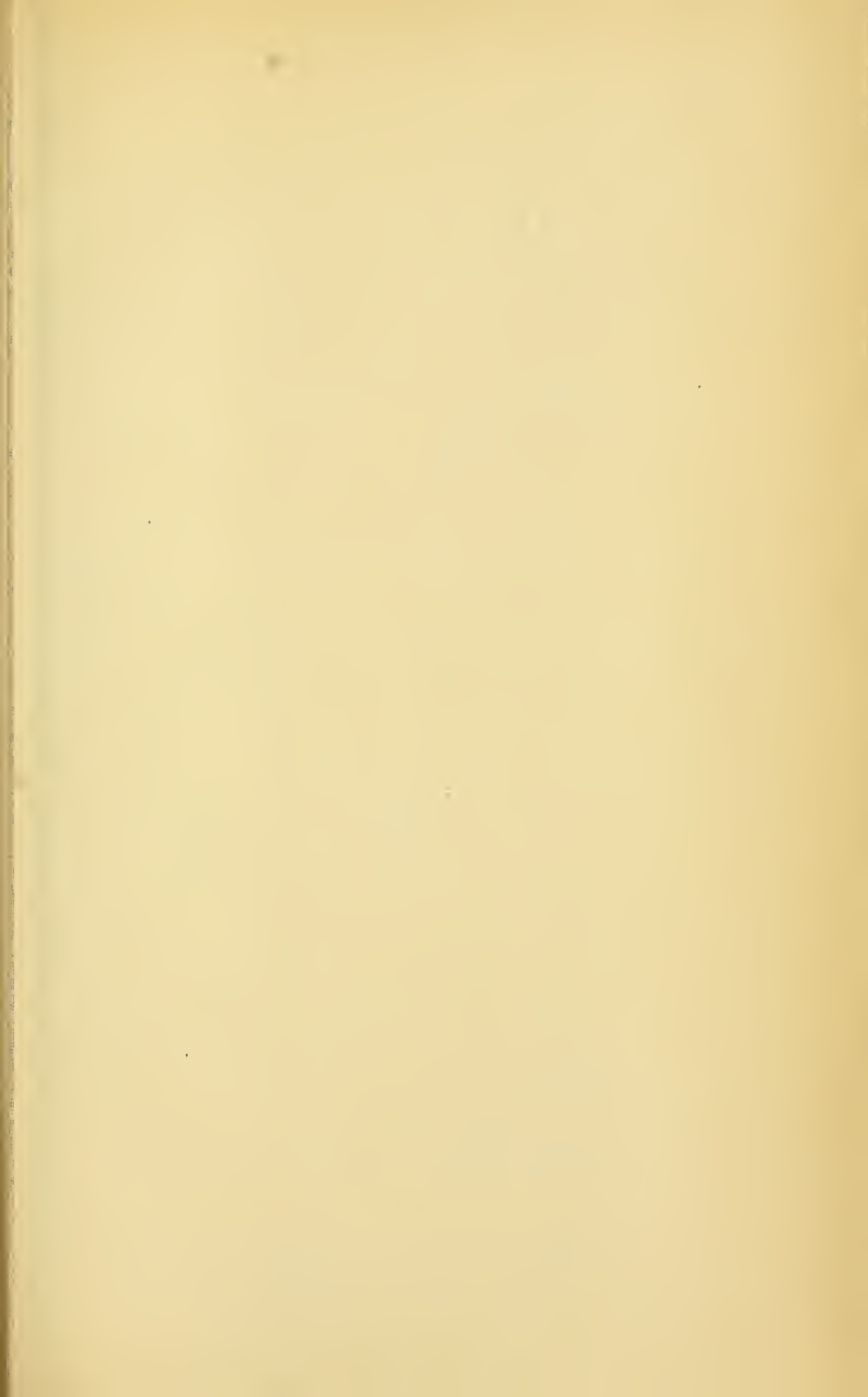


Fig. 25.







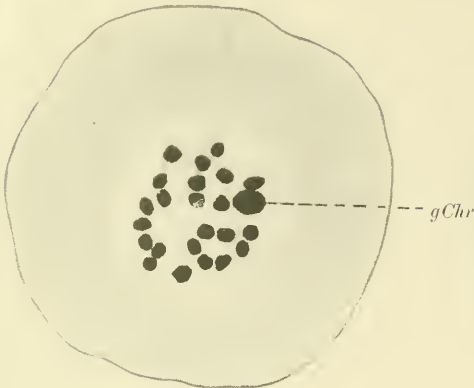


Fig. 28.

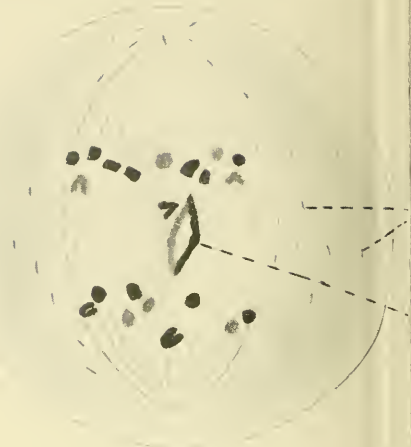


Fig. 30.

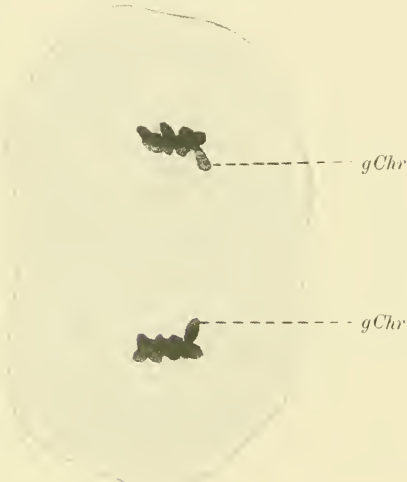


Fig. 36.



Fig. 29.



Fig. 37.

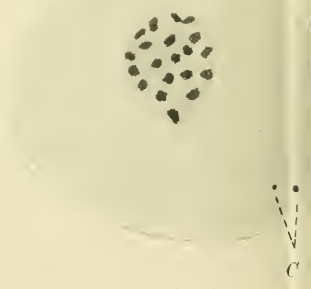


Fig. 38.

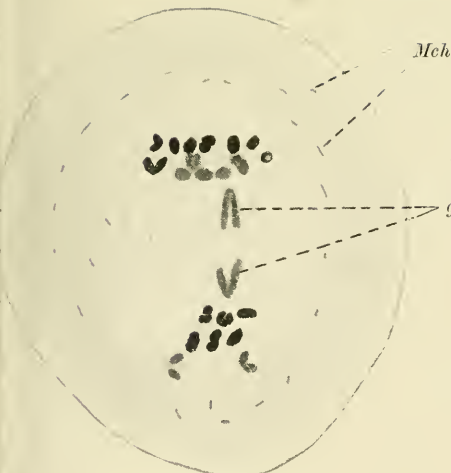


Fig. 31.

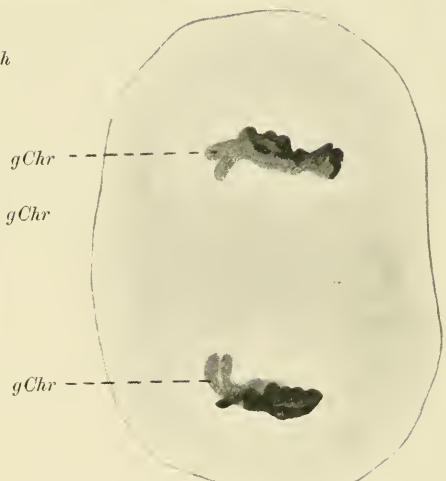


Fig. 32.

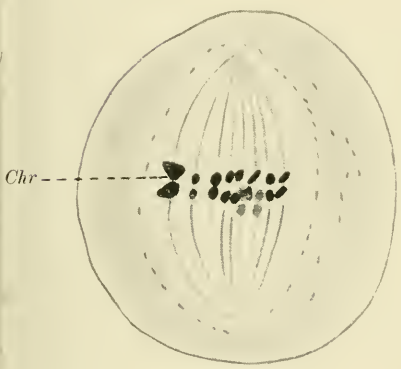


Fig. 34.

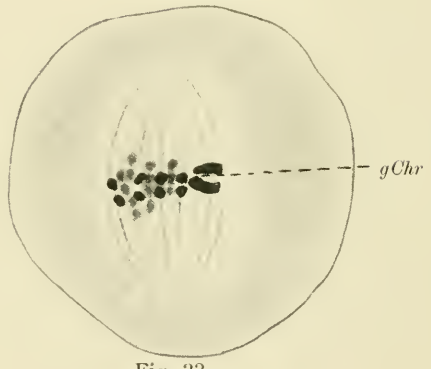


Fig. 33.



Fig. 39.



Fig. 35.



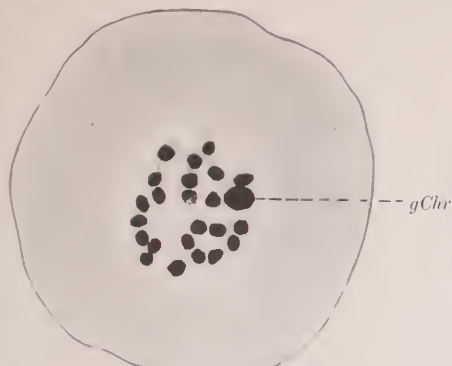


Fig. 28.

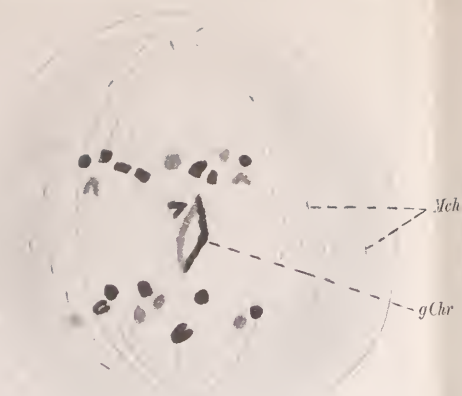


Fig. 30.

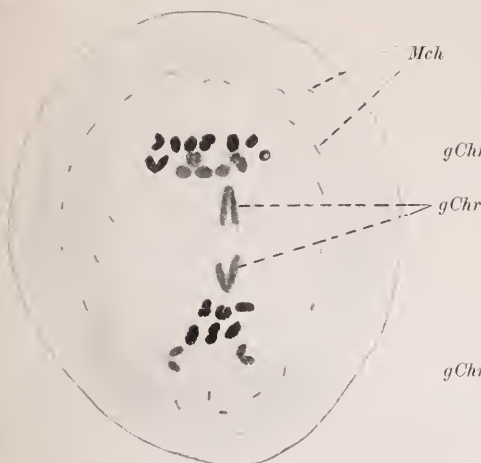


Fig. 31.

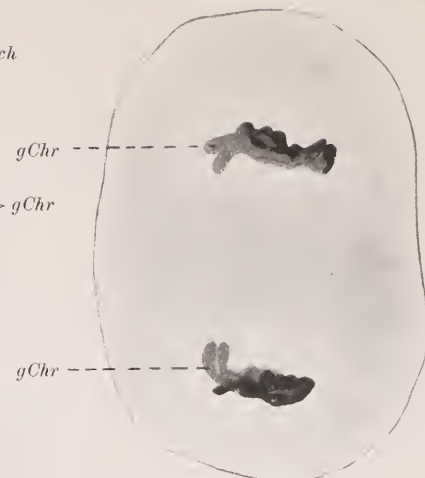


Fig. 32.

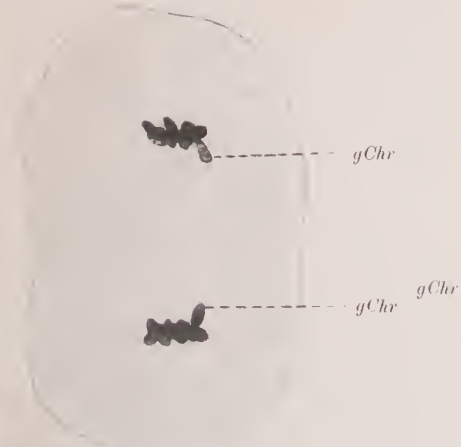


Fig. 36.

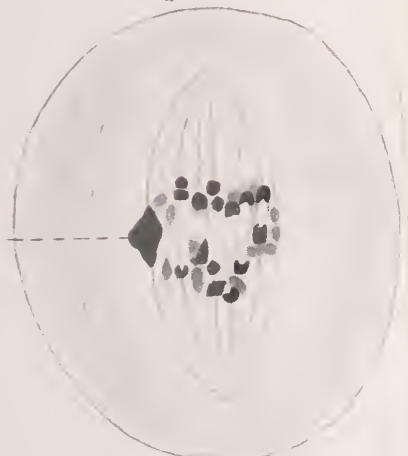


Fig. 29.

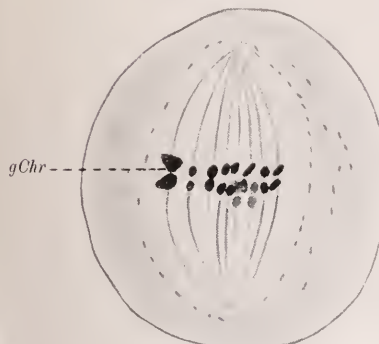


Fig. 34.

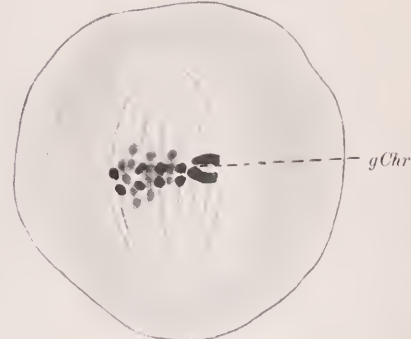


Fig. 33.



Fig. 37.

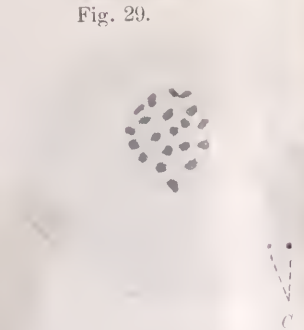


Fig. 38.

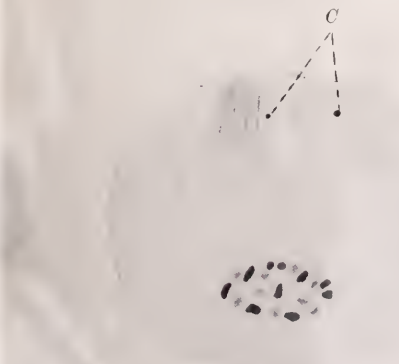


Fig. 39.



Fig. 35.

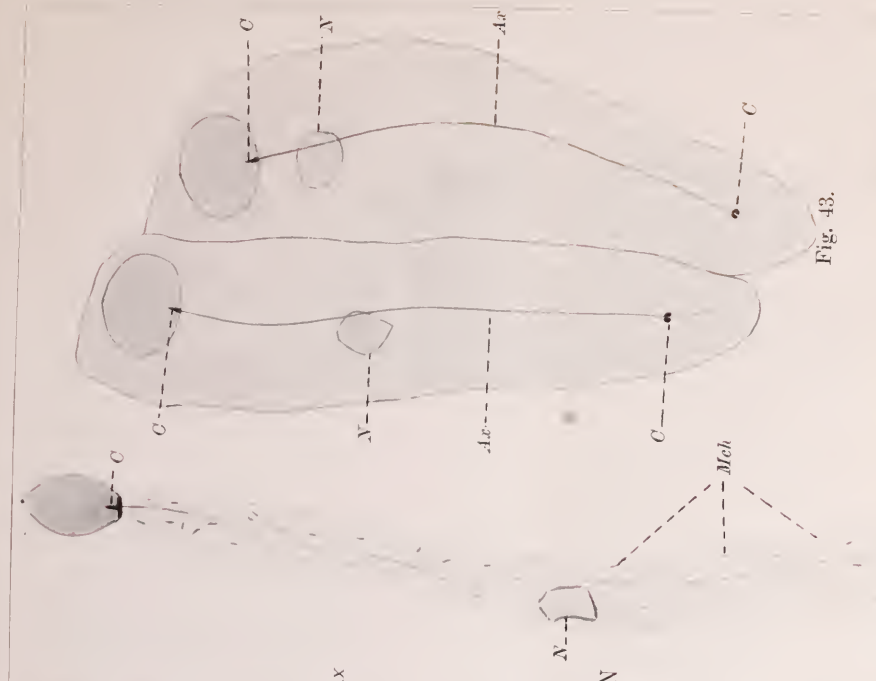


Fig. 43.

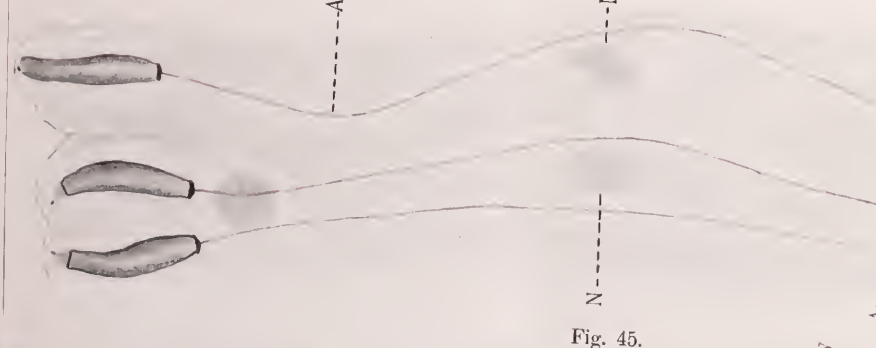


Fig. 44.

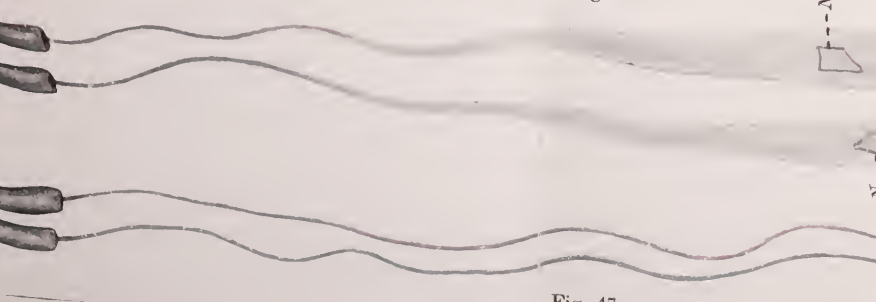


Fig. 45.



Fig. 46.

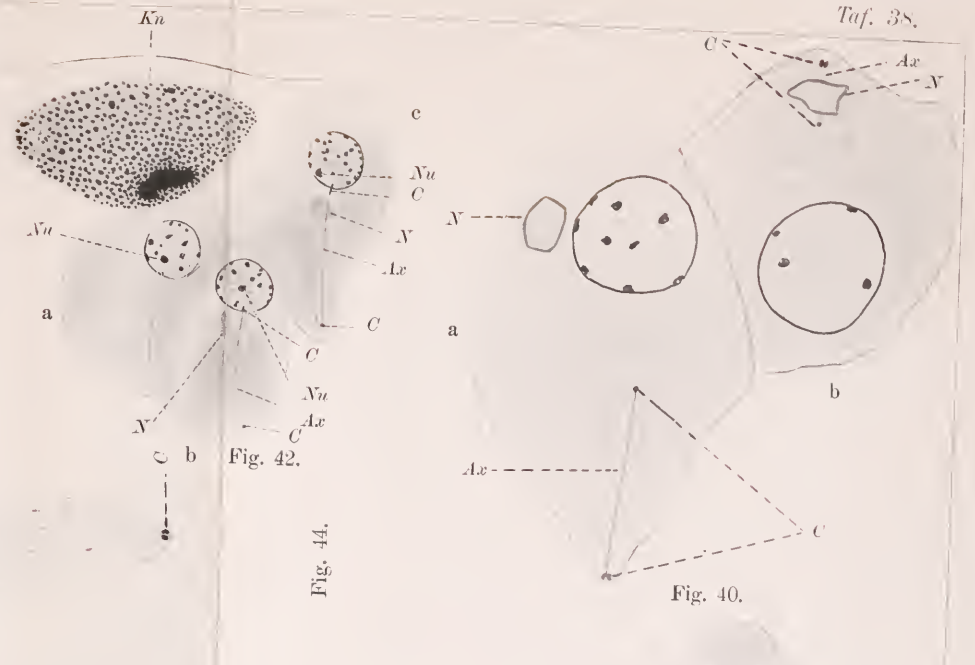


Fig. 40.

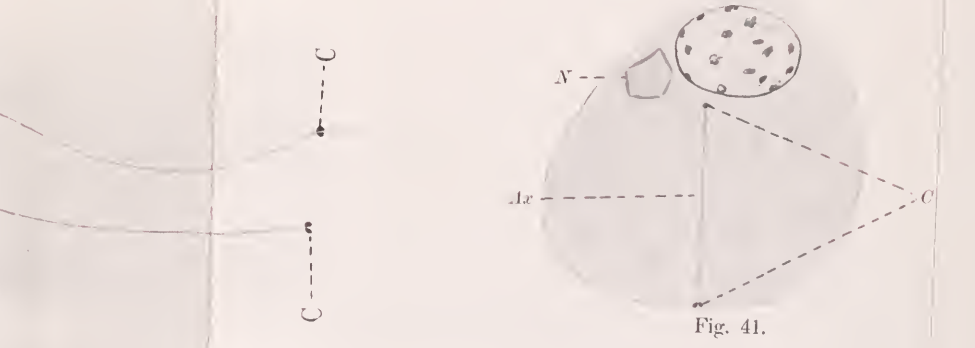


Fig. 41.



Fig. 42.

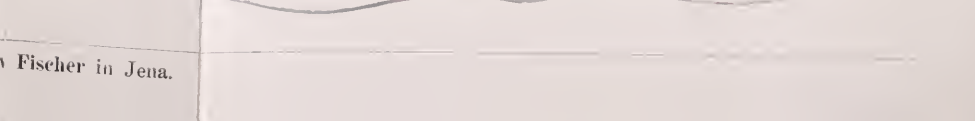


Fig. 43.

Kleinert del.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [NF\\_38](#)

Autor(en)/Author(s): Kleinert Max

Artikel/Article: [Die Spermatogenese von Helix Tachea nemoralis und hortensis. 445-498](#)