download unter www.biologiezentrum.at

Spermatologische Studien.

Von

S. Prowazek.

Mit 2 Tafeln und 2 Abbildungen.

I. Spermatogenese der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.).

Obzwar die Spermatogenese der Pumonaten, vor allem der Stylommatophoren, schon mehrfach Gegenstand von Untersuchungen war, wurde in einzelnen Punkten, insbesondere was die „Reductionstheilung" anbelangt, bis jetzt keine Einheitlichkeit in der Problemstellung und Auffassung erzielt; um nun den ganzen Vorgang einer nochmaligen Nachuntersuchung zu unterziehen und soweit als möglich etwas Klarheit in die Fragestellung bezüglich einiger wichtiger Punkte der Spermatogenese der Helix pomatia L. zu erbringen, wurde die vorliegende Arbeit in Angriff genommen. — Sehr gut mit Sublimat und der Perenyschen Flüssigkeit conservirtes Zwitterdrüsenmaterial erhielt ich vom Herrn Privatdoc. Dr. Camillo Schneider, dem ich auch die Anregung für die Bearbeitung der Helixspermatogenese verdanke; es sei mit gestattet, ihm hier meinen Dank auszusprechen. Auf eine gute Conservirung der Zwitterdrüse kommt es bei der Untersuchung der Spermatogenese in erster Linie an; die getreuesten Bilder liefert wohl die Perenysche Flüssigkeit, doch differenziren sich nach dieser Vorbehandlung die fraglichen Mitochondrien und das Idiozom nicht mit der gewünschten Schärfe und Deutlichkeit, wiewohl eine Nachfärbung mit Lichtgrün das Idiozom mehr hervortreten lässt und es zumeist in einer schönen smaragdgrünen Nuance verfärbt. Als weniger geeignet erwies sich das Formolmaterial. Mit Kali-

download unter www.biologiezentrum.at

bichromatessigsäure wurden wohl recht gute Resultate erzielt, doch blieben die Präparate etwas hinter denen, die mit der PERENY'schen Flüssigkeit conservirt wurden, in Bezug auf die Erhaltung des Idiozoms und Spindelrestkörpers zurück. Die sogenannte Basalzelle zeigte dagegen besser ihre netzmaschige Structur, in deren Lückensystemen hie und dort grössere unregelmässige Granulationen sichtbar waren. — Der mir zur Verfügung stehenden Literatur zufolge war J. BROCK (23) der erste, der die Zwitterdrüse entwicklungsgeschichtlich untersuchte und einige irrthümliche Angaben H. ROUZEAUD's bezüglich der Entwicklung des Geschlechtsapparates der Pulmonaten richtigstellte: er fand in der embryonalen Zwitterdrüse Geschlechtszellen oder „Ureier" von 0·75—1 Mm. Durchmesser, die ausnahmslos der Wand der „Zwitterdrüsenalveolen" durchschnittlich zu 2—5 Stück ansitzen und von denen er, ohne ihr weiteres Schicksal beobachtet zu haben, annimmt, dass sie die Mutterzellen der weiblichen und männlichen Geschlechtsproducte sind. Dagegen untersuchte wohl PLATNER (21) zuerst die jüngsten Spermatogonien, dieselben entstammten Zwitterdrüsen von 0·5 Mm. Durchmesser. Der genannte Forscher fand in den Maschen eines faserigen Stützgewebes runde oder ovale homogene Kerne, in denen später Hohlräume auftraten und den Inhalt „in Körnchen segmentiren"; aus ihrem Kern entwickelte sich sodann in der Art einer Vorwölbung der von ihm so genannte „Nebenkern". — An den Wandungen der von mir untersuchten, im Monate Juni conservirten Zwitterdrüsen fielen zunächst zwei Arten von Kernen auf, die einen waren länglich, oval, chromatinreich und gehörten den gewöhnlichen Zellen der Wandung an; die anderen waren etwas grösser, oft eigenartig gefaltet oder eingeschnürt und besassen in einem mehr wandständig ausgebildeten Netzwerke längliche oder verschieden gezackte, sehr distinct sich färbende Chromatinkörner; ausserdem hatten sie mehrere Nucleolen, die meist rundlich waren und eine concentrische Schichtung, die zuweilen ein Centralkorn umschloss, zur Schau trugen. Manchmal lagen zwei, ja drei Kerne in eigenartiger Gestalt so nahe bei einander, dass es gar nicht unwahrscheinlich ist, dass sie am Wege der directen Theilung, die jedoch selbst nicht beobachtet wurde, entstanden sind. Diese Kerne gehören den Basalzellen der Autoren, den „Ammen" im Sinne ZIMMERMANN's, den *ovules mâles* von DUVAL, den *cellules blastophorales* BLOOMFIELD's an; ihr Zellleib ist nicht so strenge abgegrenzt, doch sitzen sie meist mit ihrer flachen, kernnahen Wandung der Zwitterdrüsenwand an, während der übrige Zellleib hügelig in das Lumen der Zwitterdrüse vorspringt und

download unter www.biologiezentrum.at

verschieden gestaltete Körnchen von gelblicher Nuance führt. Meist in ihrer Nähe fand ich die ersten Urgeschlechtszellen, von denen eine auf einem Zelltheilungsstadium in Fig. 1 abgebildet ist. Fig. 2 stellt 5 derartige Zellen mit ihrem netzmaschigen Plasma um dem rundlichen Kern dar. Das nicht besonders deutlich ausgebildete Idiozom lag in der Nähe des Kernes stets auf der freien Zellfläche; die Zellen zeigen schon hier eine polare Differenzirung, die später zu schildernden Aenderungen hernach unterworfen ist. Diese Zellen wandern nämlich zunächst gegen die freie Fläche der Basalzellen und legen sich an diese so innig an, dass man die eigentliche Grenze nicht mehr zu unterscheiden imstande ist; in diesem Falle liegt dann das Idiozom stets an der den Basalzellen zugekehrten Seite — höchstens wird es durch die zahlreichen Zelltheilungen etwas zur Seite geschoben; diese Achsenänderung der Spermatogonie ist aber nur die Folge eines Nährverhältnisses. Die Basalzellen, die phylogenetisch und vielleicht auch ontogenetisch in eine gleiche Reihe mit den Geschlechtszellen zu stellen sind, übernehmen infolge einer Arbeitstheilung die Rolle der Ernährung der stark sich vermehrenden Befruchtungszellen. — Die jungen Spermatogonien zeigen auf Zupfpräparaten minimale amöboide Bewegungen, eine Erscheinung, auf die schon PLATNER aufmerksam gemacht hat, und besitzen so die Fähigkeit, gegen die Basalzelle activ hinzuwandern.

Den Basalzellen oft ganz analoge Zellen findet man an der Peripherie des Eies, das einen zarten, aber immerhin deutlichen Alveolarsaum führt; zuweilen dringen diese Zellen recht tief in das Eiinnere hinein, eine Erscheinung, die in Fig. 69, 70 zur Darstellung gelangte. In Fig. 69 führte die untere Zelle eine deutliche Kernvacuole. Auch hier scheinen diese Zellen eine Art von Ernährung der massigen Eizelle zu besorgen, nur mit dem Unterschiede, dass im ersteren Falle die Spermatogonien gegen jene hinwanderten und förmlich in sie einzudringen bemüht waren. Dort, wo die Spermatogonien gruppenweise in Trauben- oder Aehrenform der mächtigen Basalzelle, deren zahlreiche Chromatinbrocken meist peripher lagern, ansitzen, kommen in der gemeinsamen Stielbildung eigenartige, dunkler sich färbende Faserdifferenzirungen in der Protoplasmamasse zum Vorschein, die gleichfalls auf besondere Nährbeziehungen zu der Basalzelle hindeuten (Fig. 4). Wenden wir nun unser Augenmerk der feineren Structur der Spermatogonien zu. Die Kerne der Spermatogonien sind entweder rund oder mässig oval, führen meist 2 oder auch 3 dunkle Nucleolen,

download unter www.biologiezentrum.at

die in einzelnen Fällen eine centrale Lücke besitzen. Die achromatische Substanz ist sehr feinmaschig vertheilt, und zumeist auf ihren Knotenpunkten findet man die Zahl 100 zumeist übersteigende polygonale, rundliche oder fast asterförmige Gruppen von deutlicherem Chromatin, während in dem sonstigen Gerüstwerk noch feinste Chromatinpartikelchen verstreut sind. Zuweilen birgt der innere Kernhohlraum in der achromatischen Substanz eine helle Lücke. Unterhalb des Kernes lagert das Idiozom, das je nach der Conservirung ein verschiedenes Aussehen besitzt. In lebenden, mit Neutralroth gefärbten Spermatogonien war das Idiozom (Fig. 9 *v*, 26) nächst dem Kern als eine kaum sichtbare helle, unregelmässige Stelle feststellbar; centralwärts färbte es sich oft in einer äusserst zarten rosa Nuance; meist peripher lagerten in einer Art von Rindenschichte grünlich schimmernde Stäbchengebilde von variabler Zahl und Anordnung; sie waren oft auch sternförmig gruppirt und stark sichelförmig gekrümmt, so dass sie zuweilen unregelmässigen Ringen ähnlich waren. — Sie sind aber nicht blos als Verdichtungen einer Rindenschichte aufzufassen, sondern bilden im Gegensatz zu der Ansicht von MURRAY solide, polar sich verjüngende Stäbchengebilde, die oft in der Zelle weit verstreut werden und auf den Metaphasen der Karyokinese grösstentheils verloren gehen.

Nach der Conservirung mit der PERENY'schen Flüssigkeit war das Idiozom mehr compact, führte selten in seiner Substanz Hohlräume und zeigte nur peripher eine dichtere, eben erkennbare Rindenschichte; sehr häufig war es lappig gestaltet und segmentirte zuweilen nach diesen Ausbuchtungen und Lappungen (9 *p*). In Fig. 9 *p* sehen wir die centrale Masse des Idiozoms, von der sich die Rindenschichtelemente abgesondert haben. Wurden die Spermatogonien mit Sublimat conservirt, so kam vornehmlich die Rindenschichte insofern deutlicher zum Ausdruck, als sie sich mit Eisenhämatoxylin schwärzte (Fig. 9 *s*, 7, 8). In dem Idiozom oder in der Mitte von dessen Elementen findet man unter günstigen Umständen die 2 sehr kleinen Centrosomen (Fig. 9), deren Vorhandensein zwar zuerst von BOLLES LEE geleugnet wurde, deren Existenz später aber GODLEWSKI, MURRAY, vor allem aber RATH (sollen nach ihm in der Einzahl vorhanden sein), dann MEVES und KORFF nachgewiesen haben; nach MURRAY rücken zu Beginn der Mitose die beiden Centrosomen auseinander, begeben sich an die entsprechenden Kernpole und vergrössern sich dort, so dass sie bei geringer Eisenhämatoxylindifferenzirung, als grosse schwarze Körner zur Anschauung gelangen; bei weitgehender Differenzirung erscheinen sie

download unter www.biologiezentrum.at

in der Gestalt eines Centralkornes mit seiner „Centriole". Anfangs sind sie sehr klein und erst später unterliegen sie einer Art von „Wachsthum". — Das Plasma der Spermatogonien ist sehr dicht netzmaschig und führt zahlreiche Granulationen — Mitochondrien —, die in lebenden Zellen (Fig. 26) sich mit Vorliebe zu mannigfach geschlungenen Fäden aggregiren; in den mit der PERENY'schen Flüssigkeit conservirten Zellen sind sie schwerer nachweisbar, wogegen sie in dem Sublimatmaterial ohne besondere Mühe constatirt wurden (7, 8, 43, 52). Sie sind nicht vollkommen rund, sondern besitzen eine mehr zackige, unregelmässige Oberfläche. Die Spermatogonien gehen nun eine ganze Anzahl von Theilungen ein, bei denen das Protoplasma eine Massenverminderung zusehends erleidet und bei denen zunächst die achromatischen Substanzen des Theilungsmechanismus als die ersten insofern einer Aenderung unterworfen sind, als sie nicht sofort einer Rückbildung anheimfallen, sondern in einem eigenartig modificirten Zustande durch eine Anzahl von Theilungen erhalten bleiben und die von ZIMMERMANN schon beobachteten und von BOLLES LEE wohl am richtigsten gedeuteten Zellkoppeln (Fig. 4) bilden. Dieselben liegen in dem spitzigen Theile der meist birnförmigen Zellen unterhalb des Idiozoms, mit dem sie häufig verwechselt wurden, und verbinden nicht selten die Spermatogonien auf ihrer Basalzelle zu einer ganzen zusammenhängenden Gruppe; sie nehmen die Farbstoffe verhältnissmässig leichter als die Idiozome auf, schwärzen sich etwas nach der Sublimatconservirung in Eisenhämatoxylin und enden oft in einer Spermatogonienzelle mit einer knopfartigen Anschwellung, in der zuweilen Vacuolensysteme auftreten, und die die protoplasmatische Structur mit ihren radiär gestellten Wänden gleichsam mit einem hellen Hofe umgibt. Im Folgenden wollen wir sie die Spindelrestkörper nennen. — Was die Theilung der Spermatogonien selbst anbelangt, so wurde diese von den Autoren, die sich specieller mit diesen Erscheinungen beschäftigt haben, am zutreffendsten geschildert. Das Idiozom segmentirt zunächst mehrfach im Sinne der schon oben beschriebenen Lappen in längliche oder wieder rundliche und unregelmässige Fragmente (Fig. 6, 9) und wird mit den an die beiden Pole des Kernes wandernden Centrosomen zertheilt; vorgreifend soll hier noch erwähnt werden, dass seine Substanz ganz oder bis auf einzelne unbedeutende Fragmente (Fig. 23, 24, 25, 30 etc.) in modificirter Weise auf den Metaphasen unsichtbar wird; vielleicht sind in einigen dunklen Körnchen und in einer schwimmhautartig um das Centrosom

download unter www.biologiezentrum.at

zwischen den Strahlen stellenweise zeitweilig sich ausbreitenden Substanzmodificationen Theile von ihr vorhanden (Fig. 24); in den Telophasen bilden sich wieder die einer jeden Tochterzelle zugehörigen Idiozome, die aber kleiner und compacter sind, aus. — Auch in den lebenden Zellen konnten auf den eigentlichen Theilungsstadien keine Theile des Idiozoms constatirt werden, wogegen die Mitochondrien eine mehr reihenweise deutliche Anordnung annahmen.

Am häufigsten findet man die Spermatogonien auf dem Knäuelstadium, auf dem sie auch am längsten verharren. Die einzelnen oft zuerst anscheinend in der 12. Zahl auftretenden Schleifen sind selbst gegliedert und führen, sobald die Normalzahl der Schleifen, nämlich 24, die schon PLATNER, ZIMMERMANN, RATH, GODLEWSKI festgestellt haben, ausgebildet wurde, vermuthlich weit über 12 und 14 dunkle Chromosomtheilchen, die in ihrer Längsachse oft mässig ausgebuchtet und durch helle, achromatische Scheiben mit einander verbunden sind (Fig. 11); vor der Längsspaltung der Schleifen bemerkt man eine Art von körnigem Zerfall in diesen Chromatinelementen, die nun zu einander etwas verschoben werden, bis die Schleife von ihrem etwas verdickten Endpol angefangen längsgespalten wird (Fig. 11 *n*, *t*), worauf dann die längsgespaltenen Schleifenelemente weit auseinanderrücken. Die Kernschleifen lagerten im Kernraume stets einseitig gegen das Idiozom, so dass auf dem entgegengesetzten Kernpole eine chromatinfreie Stelle entstand (Fig. 10 *a*); auf den folgenden Stadien drängten sich dann die Schleifen hier so dicht und enge aneinander, dass sie anscheinend zu einer unentwirrbaren Knäuelmasse verschmolzen; sobald nun zu dieser Bildung die Längsspaltung der Schleifen noch hinzutritt, so entstehen ebenso complicirte als schöne Bilder, insofern man eben ein derartiges Stadium von oben zufällig im Präparate zur Ansicht bekommt. Ausgebildete Spindeln, deren Chromatinschleifen kurz, massig und gedrungen sind, fand ich nur in vereinzelten Fällen; dieses Stadium läuft wohl sehr rasch ab.

Wir wenden uns nun der Betrachtung der Vorgänge vor der ersten Spermatocytenbildung, die sich den geschilderten Stadien anschliesst, zu. Durch die vielen Theilungen wurde die Masse des Spermatogonienzellleibes beträchtlich reducirt und es erfolgt zunächst ein Ruhezustand, auf dem lebhafte Wachsthumsprocesse im Plasma sich abspielen. Die Kerne sind später gross und auffallend blass, das Plasma ist vornehmlich gegen die Basalzelle zu verdichtet.

download unter www.biologiezentrum.at

Als erste Vorbereitung für Umbildung in die Spermatocyte erster Ordnung fällt uns zunächst eine Art von Verklumpung, Disaggregirung und darauf folgende Concentration der Chromatinelemente in der ausgebildeten Kernschleife auf. Sobald diese weiter vorgeschritten ist, zerfallen zunächst in einigen seltenen Fällen die Kernschleifen in 24 längliche, an den Polen etwas unregelmässig gestaltete dichte Chromatingruppen oder -Theile, die häufig noch durch eine fädig ausgezogene, achromatische Substanz verbunden sind (Fig. 12 *a*, *b*). In ihrer Anordnung zeigen sie zuweilen noch die gekrümmte, gewundene ursprüngliche Gestalt der Kernschleifen (12 *b*). Nicht lange verharrt die Kernsubstanz aber auf diesem seltenen Stadium, denn bald kann man die Bemerkung machen, dass sie ihre dichte, klumpige Beschaffenheit aufgibt, körnig-stäbchenartig wird, und nun kann man an günstigen Objecten eine Längsspaltung der 24 Elemente, aus denen auf diese Weise 48 werden, wahrnehmen. Diese selten wahrnehmbaren Vorgänge sind, so gut es eben ging, in den Fig. 13, 14 naturgetreu abgebildet. Das hernach folgende Stadium, das gefunden wurde, bringt Fig. 15 zur Darstellung, ihm schliesst sich dann das der Fig. 16 an.

Wir zählen aber auf diesem häufigen Stadium nun 12 Elemente, die Existenz dieser 12 Zahl von Chromatintheilen steht für mich vollkommen fest; es wurden mehrere Hundert solcher Stadien gezählt, und fast immer werden, sofern man die 1—3 Nucleolen, die bekanntlich auf diesen Stadien länger persistiren, abrechnet, sowie den Umstand berücksichtigt, dass 1—2 Chromatintheile leicht weggeschnitten oder verlagert werden, die Chromatintheile in dieser kritischen Zahl gefunden. Ueberdies kann man durch weitgehende Differenzirung die Nucleolen insofern kenntlich machen, als sie das Eisenhämatoxylin in anderer Weise festhalten und schwarz erscheinen. — Um das Verhältniss dieser Zählresultate nur anzudeuten, so kamen auf 100 gezählte Kerne 71 mit 12, 6 mit 10, 7 mit 14 (2 Nucleolen), 9 mit 13 (1 Nucleole), 5 mit 15 (3 Nucleolen), 1 mit 16, 1 mit 11 Chromatinelementen. — Selbst wenn man der Zahl der Chromatintheile (Segmente, Schleifen) keine weitere Bedeutung beilegt und sie etwa rein als die mechanisch-physikalische Folge der Oberflächenspannungsverhältnisse in der gerüst-schaumigen Structur des Kernhohlraumes und ihrer jeweiligen Aenderung hinzustellen geneigt wäre und so eigentlich in der achromatischen Substanz gewissermassen das ton- und formangebende Princip verkörpert erblicken würde, so muss man dieser regelmässigen Wieder-

download unter www.biologiezentrum.at

kehr von Zahlverhältnissen doch irgend eine tiefere Bedeutung zuschreiben, und es ist so nicht unwahrscheinlich, dass aus den 24, resp. 48 Elementen durch eine Art von Zusammentreten zu Vierergruppen die 12-Zahl entstanden ist; 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 Doppelelemente. Es trat zunächst eine Pseudoreduction (Häcker) ein.

In den seltensten Fällen kann man aber die 4 constituirenden Elemente unterscheiden (Fig. 17 *v*), meist sind es 2 Elemente, die entweder in der Mitte oder an den Polen sich aneinanderlegen und so entweder x- oder o-förmige Gestalten annehmen; dieses Phänomen erscheint vielleicht insoferne weniger verwunderlich, als ja diese Art von „Längsspaltung" gleich bei der nächstfolgenden Theilung sich als von Bedeutung erweist, während die „Quergliederung", all den Spannungsverhältnissen und Aenderungen erfolgreich Widerstand leistend, erst bei der nächstfolgenden, 2. Theilung wirksam wird. — In einer geringeren Zahl von Fällen backen diese je 4 Chromatinelemente gewissermassen zu 12zackigen, stacheligen Kugeln und Scheiben zusammen, die in Fig. 18 dargestellt wurden. Auf diesem Stadium bilden sich im Kerninneren zuweilen auch mehrere siderophile, verschieden gross gestaltete Körperchen aus, die ins Plasma austreten und hier offenbar einem Auflösungsprocess unterliegen. Die dieses „Ruhe"stadium ablösende Spindelbildung der ersten Spermatocytentheilung zeichnet sich vor allem durch sehr deutliche, dunkle, runde Centrosomen (Fig. 20), die zuweilen noch Idiozomtheile umlagern (Fig. 22) oder zwischen deren Polstrahlen sich die schon oben erwähnten dunkleren, feinkörnigen schwimmhautartigen Substanzmodificationen (Fig. 24) ausbreiten, aus. Auf dem Aequator dieser Spindel bemerkt man oft äusserst deutlich die Vierergruppen, die dann durch die folgenden Theilungen einfach geviertheilt werden.

Auch fand nun eine Reduction in der Quantität des Faserapparates statt. Die Zugfasern dieser Spindeln sind im Gegensatz zu den zarten Centralfasern ungemein deutlich ausgebildet und führen in ihrem Verlaufe eine regelmässige charakteristische Körnelung (Fig. 34, 36, 37). Die Zertheilung der Vierergruppenähnlichen Gebilde erfolgt in etwas variabler Weise, je nach-

download unter www.biologiezentrum.at

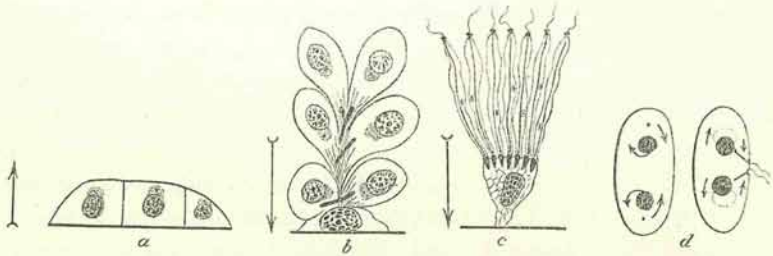
dem die Theilung dieser in der Längsrichtung deutlicher ausgebildet verblieb (Fig. 20 *a*) oder sofern sie zu homogenen, sphärischen Körpern verschmolzen sind, worauf die Theilung in der in Fig. 21 *a*, *b* und 22 skizzirten ringartigen Weise vollzogen wird. Manchmal werden die lange persistirenden Nucleolen auch durch die Spindelfasern als accessorische Elemente gegen die Pole verlagert (Fig. 24, 29). — Bei der Durchschnürung des Zellleibes werden die undeutlichen, erst jetzt sichtbaren Centralspindelfasern gewissermassen zusammengerafft und bilden ein eigenartiges sanduhrförmiges Gebilde, an dessen Einschnürungsstelle zunächst constant grössere längliche Granulationen, denen sich polwärts scheinbar noch weitere feinere Körnchen anschliessen, auftreten und in dieser Weise die Spindelplatte bilden, die dann gerade in der Mitte hernach sich zertheilend an der passiven Spaltung des Faserapparates im wahren Sinne des Wortes sich betheiligt; derartige „Spaltungsstadien" kann man häufig in den Präparaten finden. Doch werden auch in diesem Falle die achromatischen Substanzen, die nun ihre Rolle für immer ausgespielt haben, nicht weiter verwendet und stellen einen neuen Spindelrestkörper dar.

Was nun die Spermatocyten II. Ordnung anbelangt, so bleiben zunächst die 12 zweiwerthigen, compacten Chromosomtheile, ohne in ein eigentliches Ruhestadium zu treten, in der Tochterzelle liegen. bald aber entfalten die aussen dicht an der Kernmembran anlagernden Centrosomen ihre Thätigkeit vom neuen, die Chromosomen werden zuerst einseitig verlagert und hernach bildet sich die zweite Spermatocytenspindel aus, die in Fig. 28, 29, 30, 31, 32. 33, 34 zur Abbildung gelangte. Auch die Reduction im Faserapparat schritt etwas vor, und man kann oft recht deutlich nur 12 Fasern, die zu den Chromosomen hinziehen, zählen (Fig. 33, 35). Auf diesem Stadium tingiren sich gleichfalls in den Zugfasern gewisse Körnelungen, die die dünne Faser mantelartig zu umgeben scheinen, doch bin ich weit entfernt, sie irgendwie mit den Mitochondrien zu identificiren, die besonders auf den mit Sublimat behandelten Zellen in den letzten Stadien der Theilung in sehr dichter Anordnung um das Centrosom herum auftraten (Fig. 43). Bei dieser 2. Spermatocytentheilung werden die länglichen Chromatintheile in der Mitte anscheinend der Quere nach getheilt und jede Zelle erhält 12 Chromosomen (Fig. 34). Die Art der Theilung kann man aber hier schwer bestimmen, da die Elemente rund und sphärisch sind. Bald bildet sich das Idiozom wieder in etwas veränderter, compacter Gestalt aus und nimmt dicht unter dem Centrosom

download unter www.biologiezentrum.at

oder in dessen unmittelbarer Nähe seine Lage ein (Fig. 41 *a b*). Kurze Zeit darauf spielt sich an den Tochterkernen ein eigenartiger Vorgang ab, — das Chromatin wird fein und dicht vertheilt, während einzelne Chromatintheile als dunkle compacte Kügelchen lange Zeit wahrnehmbar sind; gleichzeitig wird in einer thatsächlich im Cytoplasma gelegenen Vacuole der Kernsaft abgeschieden (Fig. 41 *a*). — Bevor wir unsere Aufmerksamkeit den weiteren Vorgängen zuwenden, sei hier noch eines auch in theoretischer Hinsicht wichtigen, das Problem der Zellpolarität berührenden Phänomens gedacht. Man findet nämlich Spermatidenzellen, die zweikernig sind und bei denen eben keine Zelleibdurchschnürung eingetreten ist, eine Erscheinung, die schon E. Godlewski in ihrem ganzen Umfange zutreffend geschildert hat, — sobald sich aber der Achsenfaden des Spermatozoons bei diesen Zellen ausbilden soll, bemerkt man, dass die beiden Centrosomen dicht, ja parallel neben-

Abbildung 1.



einander liegen, während die beiden Kernvacuolen zumeist eine Aussenlage eingenommen haben, ferner sitzen aber die späteren Spermatidenzellen ihrer Basalzelle derart an, dass das Idiozom und das getheilte Centrosom oben oder seitlich liegen, wogegen sie früher gegen die Bazalzelle gerichtet waren. — Es muss also offenbar in den Telophasen eine Drehung wenigstens über 90° eingetreten sein, durch die auch die excentrische oder äquatoriale Lagerung des Idiozoms verständlich wird. Diese polaren Verhältnisse und Aenderungen illustrirt am besten das beiliegende Schema. (Abbildung 1: *a* epitheliale Spermatogonien, *b* diese der Basalzelle ansitzend, *c* reifende Spermatozoen, *d* Drehung.) An dieser Drehung scheinen die peripherstenen Plasmaschichten nicht theilzunehmen, sie werden auch gewissermassen als im entgegengesetzten Sinne orientirt nicht bei „der cytoplasmatischen Umhüllung" des Achsenfadens verwendet. — Bei der Befruchtung er-

download unter www.biologiezentrum.at

folgt auf Grund von analogen Beobachtungen dann eine abermalige Drehung um 180°, so dass das Centrosom im Laufe der Entwicklung eine Umdrehung über meist weit 270° gemacht hat und nun annähernd in seine ursprüngliche Lage zurückkehrt.

Eine solche Rotation bei der Befruchtung beobachtete zunächst genauer WILSON und MATHEWS bei den Echinodermen, wo ich sie auch untersucht habe, aber auch KOSTANECKI und BOVERI machten diesbezügliche Angaben und FICK constatirte eine Drehung des Spermakopfes beim Axolotlei, WIERZEJSKI und KOSTANECKI schliesslich beim Physaei.

Einmal fand ich auch eine dreipolige, eigenthümliche Spindelbildung in einer Spermatocyte, die in Fig. 44 abgebildet wurde.

Mit der Reifung des Samens der Helix pomatia beschäftigten sich in letzter Zeit genauer zwei Autoren, nämlich RATH und BOLLES-LEE. Der erstere gedenkt dieses Vorganges im Anhange zu seiner grundlegenden Untersuchung über die Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris,* mit nur wenigen Worten; auch er nimmt vor der Reductionstheilung eine Verdoppelung der Chromosomentheile auf 48 an, die sich in 12 Gruppen von je 4 Chromosomen sammeln, die dann in der typischen Weise aufgetheilt werden. Dagegen fasst BOLLES-LEE in seiner schönen, ausführlichen Arbeit die Vierergruppen ähnlichen Gebilde als zweiwerthig auf und gibt an, dass die Spalthälften der 24 Chromosomen der Spermatogonie auf einem Stadium so weit von einander entfernt und umgelagert werden, dass es auf späteren Stadien wahrscheinlich ist, dass die Elemente der Aequatorialplatte nicht aus je zwei zugehörigen Spaltelementen zusammengesetzt werden, eine Erscheinung, die dann bei den darauffolgenden Theilungen der Spermatogonie zu einer qualitativen Reduction führen würde. Auch BOLLES-LEE zufolge unterliegen die den Vierergruppen ähnlichen Gebilde, die, wie oben bemerkt, nach ihm nur zweiwerthig sind, einer Verdichtung, so dass sie später nur homogene sphärische Körper darstellen. Diesem Autor zufolge theilen sich die Spermatocyten I. Ordnung vermuthlich der Quere nach, ein Theilungsmodus, dem die 24 Chromosomen der Spermatocyten II. Ordnung sicher unterworfen sind; Nach BOLLES-LEE findet eine qualitative (auf den Theilungsstadien der Spermatogonien), ferner eine quantitative (bei der II. Spermatocytenbildung), aber keine numerische Reduction statt. HAECKER versuchte dann in der letzten Zeit in einem zusammenfassenden Referat die Ergebnisse der Unter-

download unter www.biologiezentrum.at

suchung Bolles-Lees im Sinne des bekannten thierischen Reductionstypus (Gryllotalpatypus) zu deuten.

Die Grundbedingung der geschilderten Reduction bildet das Zurückgehen oder gänzliche Ausbleiben der einen Quertheilung (Doppelelemente, Verkettung der einfachen Elemente, Pseudoreduction) die erst in der II. Spermatocytentheilung gewissermassen ausgelöst wird, das Phänomen der Reduction wird aber erst offenbar durch das Ausbleiben der Längsspaltung bei der letzten Spermatocytentheilung, worauf keine Verdoppelung der Chromosomen und so eine Reduction erfolgt. Durch die beiden Theilungen werden die Vierergruppen einfach aufgetheilt. Das Fehlen der Längsspaltung, die nie bei den normalen Theilungsprocessen ausbleibt, ist für die wenigstens hier beobachteten Reductionstheilungen im speciellen höchst charakteristisch und ist gewissermassen als eine Art von Neuerwerbung aufzufassen, während diese Theilungsphänomene selbst im allgemeinen phylogenetisch auf weitverbreitete Erscheinungen des Thier- und Pflanzenreiches, die sich in der Ausbildung von Zwergindividuen (Rhizopoden), Nebenzellen (Spaltöffnungen) und Zwergschwesterzellen offenbaren, zurückzuführen sind. Erst in zweiter Linie wurde, sobald die geschlechtliche Verschmelzung der Kernsubstanzen sich entwickelt hatte, eine Reduction dieser Elemente constant vor der Verschmelzung in der „Reductionstheilung", der eine Längsspaltung abgeht, ausgebildet. Sie ist aber keineswegs in dieser Weise eine Art von Vorbereitung, sondern eine Folge der Kernverschmelzung, und ist bei niederen Organismen auch nicht so strenge auf einen Zeitpunkt vor der Kerncopulation gebunden, sondern kann auch nachfolgen.

Bei den Formen, wo eine doppelte Längespaltung vorkommt, dürfte aber doch eine Reduction in dem Sinne vorliegen, als die eine Längespaltung thatsächlich keine Spaltung ist, sondern nur der Ausdruck einer Parallellagerung der Chromosomen bei der Pseudoreduction.

Wir bemerkten, dass mit der eigentlichen Kernchromosomenreduction noch weitere Reductionen im Zellleibe der Spermatiden vor sich gehen, die durch sie von dem Individualleben des elterlichen Organismus auch gewissermassen abgelöst werden und von nun an ein Sonderdasein führen. Mit der letzteren Thatsache steht vielleicht die von Mathers nachgewiesene chemische Aenderung des Spermachromatins im Zusammenhang. Zunächst gaben die mechanisch wirksamen Elemente in dem Faserapparat, der auch rücksichtlich der

download unter www.biologiezentrum.at

Faserzahl eine Verminderung erfahren hat, successive ihre Function auf, bildeten degenerirende Spindelrestkörper, veränderten sich auch chemisch etc., aber auch Theile von Cytoplasma und des Centrosomas wurden, wie wir später sehen werden, successive aus dem grossen Reigen der Stoffwechselvorgänge ausgeschaltet und fallen einer Art Reduction anheim.

Die nun verkleinerte Spermatide, die ein sehr dichtes, fast körniges Plasma besitzt, führt einen oben schon zum Theil geschilderten, verdichteten Kern, aus dem bald der Kernsaft in der Form von einer Vacuole heraustritt, ferner ein chemisch verändertes, compactes, dichtes, rundes Idiozom, das infolge der Drehung verlagert ist und dem 2 (in einigen Fällen wurden 3 [Fig. 47, 54] gezählt) Centrosomen ansitzen, die hofartig zahlreiche feine, nur nach Sublimatconservirung besser wahrnehmbare Mitochondriengruppen (Fig. 43, 52) umgeben — schliesslich finden wir in dieser Zelle 1 bis mehrere kleinere dichte Spindelrestkörper. Von den Centrosomen (oder vermuthlich von dem einen peripheren) gehen deutliche periphere Strahlungen aus (Fig. 45, 46). Das eine Centrosom legt sich dicht an die Zellmembran und nimmt so fast ein basalkörperchenartiges Aussehen an.

Bald erhebt sich hier eine leichte Plasmatuberkel und anscheinend von dem Centrosom der Wandung entwickelt sich durch rasche Umbildung jener der extracelluläre, schnell wachsende End- oder Schwanzfaden, der zuweilen noch ein kleines Plasmatröpfchen peripher fortreisst; wie wir später sehen werden, geht dieser Faden aber durch das distale Centrosom und den Haupt- oder Achsenfaden von dem proximalen Centrosom aus, dieses rückt nämlich in die Tiefe und zwischen den beiden Centrosomen wird eine Art von cylindrischer Centrodesmose sichtbar; sie ist eben deswegen cylindrisch, weil die beiden Centrosomen auf ihren zugekehrten Seiten eine Kreisgestalt angenommen haben und so eine jede Spindelform in eine Tonnen- und Cylinderform umbilden. Das distale Centrosom wird scheibenförmig, das proximale, das zusehends dem Kern zustrebt, kegelförmig und führt als das länger active und bei der Befruchtung wirksame eine kleine einseitige Strahlung, die aber gewissermassen von einer anderen Seite des Centrosoms erfolgt als die Strahlung nach der Befruchtung des Eies, ein Phänomen, das aus der Art der Drehung sich erklärt (Fig. 48, 49, 50). Eine helle, coronaartige Stelle umgibt diese interessante Bildung, die zusehends wächst und nun sich als ein dunkles, gerades oder mässig gebogenes Stäbchen (Fig. 50, 51 etc.) präsentirt, das

download unter www.biologiezentrum.at

wohl infolge einer Stoffinfiltration und chemischen Umwandlung von Seite der Mitochondrienstraten fast plötzlich eine Affinität an das Eisenhämatoxylin erreicht hat. Die Mitochondrien, die sich derart an dem Ausbau des Achsenfadens betheiligen, entsprechen demgemäss einem vielfach zertheilten Nebenkern. Das Idiozom wurde durch diesen Wachsthumsprocess des sich entwickelnden Achsenfadens zur Seite geschoben und erhielt zuweilen seitlich eine Delle. Das proximale Centrosom wird nun etwas spindelförmig. — Einmal war der Achsenfaden auf der proximalen Seite angerissen, und nun konnte man beobachten, wie von dem proximalen Centrosom ein feines Fädchen — der eigentliche Schwanzfaden — in dem intracellularen Achsenfaden verlief (Fig. 55 *c*). In dem Kern verdichteten sich inzwischen die Substanzen zusehends und der Kernsaft wurde entweder auf dem einen Pol in einer Vacuole abgeschieden oder umgab in einer zonenartigen Lacune den dunklen, in der Mitte nur stellenweise helleren Kern. Sobald das proximale Centrosom die Kernmembran (Fig. 51) erreicht hat, senkt es sich in eine Mulde dieser ein, verbreitet sich in seinem oberen Theile etwas, während ein längerer stäbchenartiger Theil mit einem terminalen Körnchen — dem Centrosom des Spermatozoons — in die Mulde des Kerninneren (Fig. 62) selbst eindringt und unsichtbar wird; aus den übrigen hier geschilderten Theilen des proximalen Centrosomas mit Ausnahme eines kleinen terminalen Körnchens bildete sich derart das sehr kurze Mittelstück, d. i. das Verbindungsstück aus, das den Achsenfaden mit dem Kopftheile des Spermatozoons verbindet, innerhalb dessen Membran nun das eigentliche Centrosom verborgen ist. Durch das Mikrotommesser wird es leicht aus seiner Einsenkung herausgerissen. Vielfache Aehnlichkeit mit den hier geschilderten Verhältnissen besitzt nach den Untersuchungen von H. Plenge der Geisselaufbau der Flagellaten, wo Beziehungen der Geisselbasis mittels eines Verbindungsstückes zu dem Kern festgestellt wurden. Der Achsenfaden wächst rasch und das distale Centrosom nimmt eine Scheibengestalt an, verdickt sich ferner kernwärts etwas, und durch eine Art von Spaltung geht aus ihm ein noch kleineres proximales Körnchen hervor, — beide sind durchlocht, wie man auf diesem Stadium besonders bezüglich des äusseren grösseren, discusartigen, etwas vertieften Centrosomgebildes sicher gut festzustellen in der Lage ist (Fig. 66 *b*). Von dem Kern, der nun ganz dicht ist und entweder eine herzförmige oder preisselbeerartige Gestalt besitzt, hebt sich auf der entgegengesetzten Seite sehr deutlich die Membran ab und gegen ihren terminalen Punkt

download unter www.biologiezentrum.at

wandert ein chromatischer Bestandtheil, vermuthlich das eine Hauptkernkörperchen oder mehrere Nebenkernkörperchen, die aber neben dem ersteren keine wesentliche Rolle spielen; aus ihnen entsteht, sobald sich der Kern streckt, der „Spitzentheil" des Spermatozoonkopfes (Fig. 62, 63), dessen Genese schon GODLEWSKI richtig gedeutet hat. Ich glaube mit Sicherheit aus meinen Präparaten zu entnehmen, dass das Idiozom sich an dieser Bildung nicht betheiligt.

Von diesem Stadium an erfährt die Spermatidenzelle im Sinne des wachsenden Achsenfadens eine bedeutende Streckung, — zuweilen vermag das Plasma diesem mächtigen Wachsthum und der starken Dehnung gar nicht zu folgen, so dass der wachsende Achsenfaden spiralig im Inneren seiner beengenden Behausung aufgerollt wird. Der Spermakopf nimmt nun die in Fig. 60, 65 abgebildete Gestalt an. Um den Achsenfaden verdichtet sich nun das mitochondrienführende (Sublimatpräparat) Plasma und bildet zunächst einseitig einen steil spiralig um den dunklen Faden verlaufenden „Canal" aus, von dessen Ausbildung die Fig. 67 *b*, *c* ein Bild liefern. Der Achsenfaden ist ihm einseitig eingelagert, und er selbst wird nach aussenhin von dem dichten grünlich schimmernden, homogenen, veränderten, Mitochondrienreste führenden Cytoplasmastreifen kantenartig umsäumt (Fig. 67 *c*). Dieser Cytoplasmasaum nimmt bei der richtigen Orientirung stets von dem äusseren vollen Winkel, der von dem hippenartig etwas zum Achsenfaden gekrümmten Spermakopf gebildet wird, seinen Ursprung und umsäumt in leichten Spiralen den Achsenfaden. Das übrige Cytoplasma wird hell, grobmaschig, schliesslich granulös, birgt in sich einzelne siderophile Körner und Zerfallsproducte des Idiozoms und des Spindelrestkörpers und wird schliesslich successive in eigenartiger Tropfenform von dem Achsenfaden abgeschnürt, — ein solcher Tropfen degenerirenden Plasmas streift schliesslich auch den oberen Centrosomentheil sammt seinem späteren Abspaltungsproduct über den Schwanzfaden herunter. Es wird also nachträglich auch noch Plasma und ein Centrosomentheil reducirt, während nur ein kleiner Theil von dem früheren Centrosom, das als formgestaltendes Element bei den Zelltheilungen des elterlichen Organismus eine Rolle gespielt hat, in dem künftigen befruchteten Ei seine wichtige frühere Aufgabe wieder übernimmt. Zuletzt theilte es sich auch noch unabhängig von den diesbezüglichen Veränderungen des Kernes. Auf seine selbständige Natur weisen zahlreiche Beobach-

download unter www.biologiezentrum.at

tungen und Experimente hin. Mit diesem Centrosom, von dem auch der extracelluläre Schwanzfaden seinen Ursprung nimmt, sollten die eigentlichen Basalkörperchen verglichen werden, und es brauchen demnach alle die Einwände die bekannte Lenhossek-Henneguy'sche Hypothese über den Centrosomenursprung der Basalkörperchen immer noch nicht zu erschüttern, sofern sie nur durch die Beobachtung gestützt werden, dass selbst in den Zellen, die die Basalkörperchen führen, Centrosomen gefunden wurden, da auch hier bei der Spermatozoenbildung die beiden Centrosomen gewissermassen zu zwei Körpern verschiedener Dignität umgewandelt werden; das eine Centrosom liefert nämlich das Mittelstück, ferner das künftige Centrosom der Furchungsspindel, das sogenannte „kinetische Centrum" für den Schwanzfaden, das andere Centrosom bildet zunächst eine Stütze für die Hülle, aus der der Achsenfaden hervorgeht und die schliesslich selbst degenerirt. Ja es gewinnt bei einzelnen Zellen, bei denen der Basalkörperapparat noch complicirter gebaut ist, den Anschein, dass man in diesem Punkt auch noch weitere Analogien wird feststellen können. Anders stellt sich die Frage aber dar, sobald wir nach functionellen Analogien zwischen Basal- und Centralkörperchen fahnden und in beiden gleichsam kinetische Centra erblicken, — die ersteren würden dann das kinetische Moment der Cilien und Wimpern, die letzteren das Kinocentrum der Zelle bilden. Wie weit man das Centrosom als ein Kinocentrum auffassen darf, liesse sich gerade im Hinblick auf die zahlreichen sich widersprechenden Beobachtungen und Ansichten darüber streiten, doch wir wollen an dieser Stelle von diesbezüglichen weitläufigen Auseinandersetzungen absehen; in vielen Fällen haben wir uns nur „gewöhnt" es eben als ein Kinocentrum aufzufassen. Andererseits scheinen thatsächlich gerade in unserem Falle einige Beobachtungen und Experimente dafür zu sprechen, dass das Mittelstück des Spermatozoons der Sitz und eigentliche Motor der Bewegung ist.

So gibt Peter für die Spermatozoen von Rana und Salamandra an, dass ihr Bewegungscentrum verschiedenen Experimenten zufolge in dem Mittelstück zu suchen ist; auch Meves berichtet, dass allein abgelöste Schwanzfäden der Samenfäden der Maus keinerlei Bewegungen ausführen, dieselbe Wahrnehmung konnte ich bezüglich der Spermatozoen der Echinodermen und eben der hier eingehender geschilderten *Helix pomatia* machen. Im allgemeinen scheinen trotzdem die Resultate der Experimente nicht für die Annahme eines Kinocentrums im Mittelstück allein zwingend

download unter www.biologiezentrum.at

zu sein, da bei den Operationen dieser so überaus zarten Gebilde tiefeingreifende Schädigungen ihrer molecularen Structur mit unterlaufen, so dass ein hernach erfolgender allgemeiner Stillstand nicht so wunderbar erscheinen dürfte; auch steht ihnen die Angabe von MEVES entgegen, derzufolge die Flossensäume eines abgetrennten Samenfadens des Salamanders ihre Bewegung ungeändert beibehalten. Im gleichen Sinne wäre einiger Beobachtungen von BALLOWITZ zu gedenken.

Wenden wir uns nun dem zweiten Punkte der besagten interessanten Hypothese zu, dergemäss in den Basalkörperchen der Cilien das Kinocentrum nämlich zu suchen wäre, so wären zunächst folgende Beobachtungen als dagegensprechend anzuführen:

1. In vielen Fällen bewegen sich leicht zuckend die abgelösten Cilien eine kurze Zeit hindurch, mögen nun besondere Basalkörperchen ausdifferenzirt sein oder nicht, in einzelnen Fällen nahm ich demgegenüber bei den Cilien der Anodontakieme nach der Ablösung basalwärts deutliche Basalknötchen wahr, und doch konnte keine Bewegung in diesem Falle festgestellt werden. Der Grad der operativen Schädigung scheint hier sehr massgebend zu sein. In den „Protozoenstudien II", Arbeiten der zoologischen Institute zu Wien, Bd. XII, Heft 3 wurden einzelne Fälle von eine kurze Zeit zuckenden, abgelösten Geisseln und Cilien der Protozoen angeführt. Analoges wurde bei Convolutacilien beobachtet.

COHN berichtet von einem Schlängeln der abgelösten Cirren von *Gonostomum pediculiforme*, zerfaserte Cirrenfibrillen schlagen auch selbständig. Bei *Glenodium cinctum* schlägt die abgelöste Geissel entweder gleich oder erst nach einigen Secunden nach der Verwundungsstarre lebhaft herum und kommt erst nach einer Minute, wie BÜTSCHLI beobachtet hat, zur Ruhe. Aehnliche Fälle beobachtete KLEBS (Trachelomonas), SCHILLING (Peridineae) und FISCHER (Polytoma). Letzteres konnte ich selbst bestätigen. STEIN, MAUPAS und BÜTSCHLI sprechen sich für eine autonome Bewegung der Cilien aus.

2. VALENTIN unterschied eine hakenförmige, trichterförmige, schwankende (pendelförmige) und wellenförmige Bewegung des Ciliengebildes, — bei der ersten Bewegungsart kann man wohl den Sitz der Activität in der Basis des Organoides suchen, was aber wohl nicht mehr so recht angeht, sobald die Bewegung sich nur auf die oberen oder mittleren Cilientheile bezieht. Auch ENGELMANN wies darauf hin, dass unter normalen Verhältnissen jedes Flimmerhaar

download unter www.biologiezentrum.at

an allen Stellen seiner Länge active Beweglichkeit besitzt. — Die aufgefaserten Cirrenenden der Hypotrichen flimmern ganz sicher selbständig, dasselbe gilt von den einzelnen zertheilten Fibrillen der Cirre derselben Infusorien, die sich Engelmann's Beobachtungen zufolge wieder zu einem Ganzen vereinigen sollen und in diesem Zustande weiter schwingen.

Nebenbei sei hier erwähnt, dass bei vielen Infusorien, Ciliaten und Flagellaten „Basalkörperchen" vorkommen, doch mit den Centrosomen gar nicht verglichen werden dürfen, da diese in einer solchen Gestalt ursprünglich hier gar nicht vorkommen; vielmehr entspricht functionell dem Centrosoma sammt der Centralspindel der Metazoen der achromatische Faserapparat sammt besonderen polaren, minutiösen Differenzirungen in dem Neben- oder Kleinkerne der Ciliaten; jene entwickeln sich extranucleär, diese intranucleär. — Nach Plenge endet die Geissel bei der Euglena in der Nähe oder am Pigmentfleck, daneben kommt aber doch ein im Kern von Keuten constatirtes Nucleocentrosoma vor, das mit den anderen Centrosomen der Centralspindel zu vergleichen ist.

Im Sinne der Basalkörperhypothese wären dagegen wiederum einige gegentheilige Beobachtungen verschiedener älterer Autoren geltend zu machen, denen zufolge sich die abgelösten Cilien nicht bewegen; vor allem müssen aber hier die Versuche Peter's angeführt werden, nach denen gerade wieder die Basalkörper Centren der Bewegung wären, — doch scheint mir die Deutung der experimentellen Ergebnisse durchaus nicht so zwingend zu sein, da der Grad und die Art des operativen Eingriffes hier sehr massgebend sind.

Aus diesen wenigen, bei weitem nicht erschöpfenden Angaben ersieht man, dass der physiologische Theil der Frage noch ein offener ist, und dass es zu ihrer Beantwortung noch zahlreicher Experimente — und nur experimentell kann die Frage bezüglich des Motors der Bewegung beantwortet werden — bedarf. Immerhin kann man aber jetzt schon behaupten, dass eine autonome Bewegung den besagten Organoiden zukommt, dass es aber zu der Erhaltung sowie Regelung ihres periodischen Ablaufes und ihres Rhythmus eines besonderen moleculären, basalen protoplasmatischen Mechanismus bedarf, für dessen Annahme die bekannten Versuche Verworn's an Spirostomum, sowie gewisse Beobachtungen Heidenhain's (Zusammenhang der Basalkörperchen bei Helixflimmerzellen), sowie Bütschli's (Condylostomacilien) sprechen würden, die ich

download unter www.biologiezentrum.at

aber zu bestätigen bis jetzt leider nicht in der Lage war. Ob die Basalkörperchen Sitz eines solchen Mechanismus sind, muss bis jetzt auch noch dahingestellt bleiben — vielleicht gehen von ihnen nur besondere submikroskopische Differenzirungen aus, die sich durch elastische Kräfte auszeichnen, denen zufolge die Vorwärtssenkung der Cilie rascher erfolgt als die Rückwärtsbewegung, ein Umstand, der ja locomotorisch sehr wichtig ist. —

Oben wurden schon die eigenartigen Verhältnisse der zweikernigen Spermatiden, bei denen man in den Telophasen ohne Mühe die Rotation um circa 90° aus der gegenseitigen Lagerung der Kernvacuolen abstrahiren kann, geschildert. Eben infolge dieser Drehung kommen dann die beiden Centrosomen in eine merkwürdige parallele Lagerung zu einander, von der auch der sich am Wege einer Centrodesmose aus Mitomfäden zunächst entwickelnde Achsenfaden nicht abweicht; die in die Tiefe rückenden Centrosomen werden aber zuweilen doch von ihrer gesetzmässigen Bahn infolge der Idiozomlagerung oder vielleicht durch die stärkere chemische Beeinflussung von Seite des einen Kernes abgelenkt und strebten nur dem einen Kerne zu (Fig. 58); ja einmal wurde eine eigenartige Ueberkreuzung der beiden Achsenstäbe beobachtet (Fig. 59), durch die das eine proximale Centrosom zu dem anderen Kern verlagert wurde, so dass das entwickelte Spermatozoon eigentlich ein fremdes, nicht zugehöriges Centrosom besass; dies wäre vielleicht im Sinne der Theoretiker, die in dem Centrosom das einzig gestaltende Princip erblicken, rücksichtlich der sich hernach abspielenden Vorgänge von einigem Interesse.

Die fast ausgebildeten Spermatozoen sitzen nun in Büschelform der Basalzelle, die verschiedene Granulationen enthält, an, bald löst sich aber ein derartiges Spermienpaket, das terminal eine Plasmakuppe trägt, die zum grossen Theil der Basalzelle angehört, ab und tritt in das Innere der Zwitterdrüsenhöhlung.

Der Kern der Basalzelle bleibt entweder mit einer Plasmaportion an der Zwitterdrüsenwandung noch haften oder wird mit der schon oben erwähnten Plasmakuppe fortgerissen und degenerirt später an dem Basaltheil des Spermienpaketes.

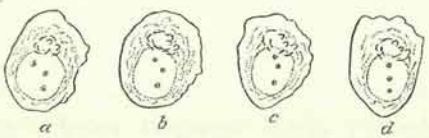
Auch die alte Basalzelle fiel hernach einem Degenerationsprocess anheim, — der Kern wurde gross und blasig aufgetrieben, das Chromatin wurde mehr körnig oder flockig und spärlicher — im Inneren der einzelnen Chromatinbrocken können auch kleine Lücken zuweilen nachgewiesen werden. Das Plasma selbst wurde grob-alveolär und

download unter www.biologiezentrum.at

umgab nur mit einzelnen scheidenartigen Verdichtungen die nun dicht parallel der Basalzelle büschelig aufsitzenden, fast fertigen Spermatozoen (Fig. 60, 68). Der Kopftheil eines ausgebildeten lebenden Spermatozoons wurde in Fig. 64 abgebildet. — Die hier gelieferte Darstellung der Spermatozoenausbildung der *Helix pomatia* stimmt im allgemeinen mit der allerdings nicht ganz erschöpfenden Schilderung der Spermatozoengenese desselben Thieres, die KORFF geliefert hat, und sofern man von einigen Punkten absieht, auch mit den Beobachtungen NUSSBAUM's bezüglich der Spermatozoen von *Helix lutescens* ZIEGL. überein.

Nochmals sei hier am Schlusse der Untersuchung auf die Wichtigkeit der Beobachtungen am lebenden Material hingewiesen; so klar und deutlich wird das Wesen der olivengrünen, kommaartigen, oft stark sichelförmigen, ja rundlichen Idiozomtheile, die schliesslich bei den Theilungen auch schwinden, nie auf den Präparaten erkannt, wie auch die Natur der Mitochondrien,

Abbildung 2.



die anfangs etwas körnig, zackig unregelmässig aussehen, aber auf den Knäuellstadien mehr rundlich sind, in den lebenden Objecten mühelos enthüllt wird. Die erwähnten Idiozomstäbchen sind vielleicht mit den Doppelstäbchen einiger Diatomeaen zu vergleichen, die nach KARSTEN eine besondere Form des Kinoplasmas sind und zur Entwicklung der Strahlung verbraucht werden, eine Angabe, der allerdings die Beobachtungen LAUTERBORN's widersprechen. Die Spermatogonien sitzen oft zu 63 Stück einer Basalzelle, die gelblich-körnchenreich aussieht, auf; gibt man sie auf eine halbe Stunde in eine äusserst dünne $MgCl_2$-Lösung, so wird zunächst ihr Plasma dichter und lichtbrechender, ihre Peripherie schärfer und bestimmter; bringt man sie hernach in eine reine physiologische Kochsalzlösung, so verliert sich nach einiger Zeit die scharfe Umrandung und die Zellen unterliegen langsamen amöboiden Evolutionen, von denen einzelne Stadien circa nach je 1 Minute in der beiliegenden Abbildung skizzirt wurden (*a, b, c, d*).

In Neutralrothlösungen tingirte sich, wie schon oben erwähnt wurde, die helle centrale Partie der Idiozombildung in einzelnen

download unter www.biologiezentrum.at

Fällen blassrosa, nach einer längeren Einwirkung des besagten Vitalfarbstoffes tauchten an diesen Stellen gelbröthliche, unregelmässige, nicht zahlreiche Granulationen auf, die aber anscheinend in keiner Beziehung zu den oft die Zwölfzahl übersteigenden Idiozomstäbchen, die später schwinden, stehen. In den Basalzellen färbten sich einzelne Granulationen.

Nebenbei sei hier noch des grossen, sonst mit Eisenhämatoxylin sich schwarz färbenden Kernkörpers des Eies der *Helix pomatia* gedacht; vor der Reifung treten in ihm einzelne helle Vacuolen auf, die sich mit Lichtgrün schön färben und die schliesslich zu einer grossen Lacune zusammenfliessen, so dass der Kernkörper ein Hohlgebilde mit einzelnen dunklen sphärischen, siderophilen Körpern (Nucleoluli) darstellt (Fig. 72), die aber später wieder einer analogen, vom Centrum ausgehenden Auflösung anheimfallen (Fig. 73).

Die Kernmembran zeigt ein dichtes, minutiöses netzmaschiges Gefüge, dem einzelne Chromatingranulationen anlagern (Fig. 71).

Wien, II. zoologisches Institut, 10. November 1900.

download unter www.biologiezentrum.at

Literaturübersicht.

Die mit * bezeichneten Werke standen mir nicht direct, sondern nur ihre Referate zur Verfügung.

1. G. R. Treviranus. Ueber die Zeugungstheile und die Fortpflanzung der Mollusken. Tiedemann und Treviranus' Zeitschrift f. Physiologie. I. 1824.
2. Prevost und Dumas. Ueber die Samenthierchen verschiedener Thiere (Mém. de la société de physique et d'hist. nat. de Genève. Vol. I, Part. I, pag. 180 u. f., ferner Deutsches Archiv f. d. Physiolog. v. Meckel, 8. Band, pag. 462, 1823.
3. G. Carus. Beiträge zur genaueren Kenntniss der Geschlechtsorgane und Functionen einiger Gasteropoden. Archiv. f. Anat., Physiolog. u. wiss. Med. Tom. XII, pag. 487 bis 499, 1835.
4. T. Siebold. Ueber die Spermatozoen d. Crustaceen, Insecten, Gasteropoden etc. Archiv f. Anat. u. Physiologie, pag. 13—66, 1836.
5. Kölliker. Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und Samenflüssigkeit etc. Berlin 1841.
6. H. Meckel. Ueber den Geschlechtsapparat e. hermaphrodit. Thiere. Archiv f. Anat. u. Physiologie, Tom. XIII—XV, pag. 472—507, 1844.
7. Gratiolet.* Observations sur les zoospermes des Helices. Journ. d. Conchyliologie, Tom. I u. IX, pag. 116—125, 1850.
8. R. Leukart. Zoolog. Untersuchungen. Heft III, Giessen 1854.
9. C. Semper. Beiträge z. Anatom. u. Physiologie d. Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 8. Bd., pag. 340–399, Tom. XVI—XVII, 1857.
10. Keferstein und Ehlers. Beiträge z. Kenntniss d. Geschlechtsverh. v. *Helix pomatia*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 11. Bd., pag. 253—270, Tom. XIX, 1860.
11. Bronns. Classen u. Ordnungen d. Thierreiches. III. Bd., Malacozoa v. Keferstein, Atlas, Tom. CV, 1862—1866.
12. E. Metschnikoff.* Arbeiten d. ersten Versammlung d. russischen Naturforscher. Abth. f. Anat. u. Physiologie, 1868.
13. M. Duval.* Recherches sur la spermatogenese étudiée chez q. Gasteropodes p. R. sc. nat. d. Montpellier. VII. Bd., 1878.
14. M. Duval. R. sur l. spermatogenese étud. ch. q. Gasteropodes. Journ. de Micrographie. Tom. III, 1879.
15. W. Bloomfield. The developement of the spermatozoa. II. Helix and Rana. Anat. Journ. micr. sc. new ser. Vol. 21, pag. 415—431, Tom. XXIV—XXV, 1881.
16. M. Brunn. Untersuchungen ü. d. doppelte Form d. Samenkörper v. Paludina vivipara. Archiv f. mikr. Anat., 23. Bd., pag. 413—499, Tom. XXI—XXII, 1884.

download unter www.biologiezentrum.at

17. M. Nussbaum. Ueber d. Veränderung d. Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung, ein Beitrag z. Lehre d. Vererbung. Archiv f. mikr. Anatomie. 23. Bd., pag. 155 bis 207, Tom. IX—XI, 1884.
18. H. Rouzeaud.* Recherches s. l. développement d. organes génitaux d. qu. Gasteropodes hermaphrodit. Travaux du laboratoire zoologique de Montpellier 1885.
19. G. Platner. Ueber die Spermatogenese d. D. Pulmonaten. Archiv. f. mikr. Anat. XXV. Bd., pag. 564—581, Tom. XXIII, 1885.
20. A. Prenant. Observations cytologiques sur les élements sem. d. Gasteropodes pulm. La cellule. Tom. IV, pag. 135—177, 1887.
21. G. Platner. Ueber die Entstehung des Nebenkernes und seine Beziehung z. Kerntheilung. Archiv. f. mikr. Anat. 26. Bd., pag. 343, Tom. XIV, 1886.
22. G. Platner. Zur Bildung der Geschlechtsproducte der Pulmonaten. Archiv f. mikr. Anat. 26. Bd., pag. 599, Tom. XXIX—XXX, 1886.
23. J. Brock. Die Entwicklung d. Geschlechtsapparates d. Stylomatophoren, Pulmonaten etc. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. XLIV, pag. 333, Tom. XXII—XXV, 1886.
24. A. Prenant. Note sur la cytologie d. elements séminaux ch. l. Gasteropodes pulmon. C. R. Soc. Biol. Tom. IV, pag. 723—726, 1887.
25. C. Vogt und E. Yung. Lehrbuch d. prakt. vergl. Anatomie. I. Bd., 1888.
26. F. Leydig. Untersuchungen z. Anatomie u. Histologie der Thiere. Bonn 1888.
27. K. W. Zimmermann. Ueber den Kerntheilungsmodus b. d. Spermatogenese v. Helix pomatia. Verhandl. d. anat. Gesellschaft, pag. 187—193, 1891.
28. O. v. Rath. Zur Kenntniss der Spermatogenese v. Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anat. 40. Bd., 1892.
29. J. Rückert. Die Chromatinred. b. d. Reifung d. Sexualzellen. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. III. Bd., 1893.
30. A. Bolles-Lee. La regression d. fuceau caryocinetique. Le corps problem de Platner et le ligament intercellulaire etc. La cellule. Tom. XI, 195.
31. R. Erlanger. Spermatogenetische Fragen. II. Zoolog. Centralblatt, III. Jahrg., Nr. 12, pag. 409—421, 1896.
32. R. Erlanger. Spermatogenet. Fragen. III., IV. u. V., pag. 1, 153 und pag. 265. Zoolog. Centralblatt. IV. Jhrg., 1897.
33. A. Bolles-Lee. Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia. La cellule Tom. XIII, 1897.
34. E. Godlewski jun. Ueber mehrfache bipolare Mitose b. d. Spermatogenese v. Helix pomatia. Anzeig. d. Akadem. d. Wiss. in Krakau. Nr. 2, pag. 69, 1897.
35. E. Godlewski jun. Ueber d. Umwandl. d. Spermatiden in Spermatozoen v. Helix p. Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau. Nr. 7, pag. 263, 1897.
36. E. Godlewski jun. Weitere Untersuch. ü. die Umwandl. der Spermatiden etc. Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau. Nr. 9, pag. 335, 1897.
37. J. A. Murray. Contributions t. a knowledge of the Nebenkern in t. Spermatogenesis of Pulmonata Helix and Arion. Zoolog. Jahrbücher. Abth. f. Anatomie u. Ontogenie d. Thiere. 11. Bd., Tom. XXXII—XXXIII, pag. 427—440, 1898.
38. O. v. Rath. Fehlen d. Sexualzellen d. Zwitterdrüse v. Helix p. die Centralkörper? Zoolog. Anzeiger. 21. Bd., pag. 395, 1898.
39. C. Benda. Ueber die Spermatogenese der Vertebraten u. höherer Evertebraten. Verh. d. phys. Ges. z. Berlin. 1. Th., XVI. Sitzung, 1898, pag. 385 u. XVII. Sitzung, pag. 393, 1897/98.
40. C. Benda. Weitere Mittheilungen über die Mitochondria. Verhandl. der phys. Ges. z. Berlin. Jhrg. 1898/99.

download unter www.biologiezentrum.at

41. V. Häcker. Praxis und Theorie der Zellen- u. Befruchtungslehre. Jena, Fischer, 1899.
42. A. Bolles-Lee. Les „Sphères attractives et le Nebenkern d. Pulmonés". Réponse et certaines objections. La cellule. Tom. XVI, 1899.
43. K. Korff. Zur Histogenese d. Spermien v. Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. 54. Bd., Tom. XVI, pag. 291—296, 1899.
44. J. Nussbaum. Die Entstehung des Spermatozoons aus der Spermatide b. Helix lutescens Ziegl. Anat. Anzeiger. 16. Bd., pag. 171—180, 7. Abb., 1899.
45. V. Häcker. Die Reifungserscheinungen Ergebnisse. und Entwicklungsgeschichte in Merkel und Bonnet. pag. 847—917.
46. T. Meves. Ueber den von La Valetta St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Archiv f. mikr. Anatomie, 56. Bd., 3. Heft, pag. 553—606, Tom. XXVI—XXVII, 1900. In dieser letzteren Arbeit wurde in übersichtlicher Weise die ganze Frage über den Nebenkern kritisch behandelt, so dass ich es, um Wiederholungen zu vermeiden, unterlassen habe, die gerade über diesen Punkt reichhaltig vorhandene Literatur zu besprechen. Dasselbe gilt rücksichtlich der Literatur über die Spermatidenumwandlung in den Arbeiten von Korff und Nussbaum, sowie hauptsächlich bezüglich der Reifung, die einer kritischen Untersuchung schon von Bolles-Lee unterzogen wurde —, auf die historischen und kritischen Excurse der 4 eben genannten Autoren stützte ich mich bei der vorliegenden Untersuchung. Es mag hier nochmals auf ihre literaturhistorischen Ausführungen hingewiesen werden.

Tafelerklärung.

sp Spermatogonie,	*id* Idiozom,
bs Basalzelle,	*nucl* Nucleolen,
spk Spindelrestkörper,	*ax* Achsenfaden.

Fig. 1. Eine in Theilung begriffene, sich entwickelnde Ursamenzelle.

Fig. 2. Fünf sich ausbildende Ursamenzellen; links eine Basalzelle.

Fig. 3. Basalzelle.

Fig. 4. Basalzelle mit ansitzenden Spermatogonien.

Fig. 5. Eine Spermatogonie mit Idiozom und unten ausgebildetem Spindelrestkörperkopf.

Fig. 6. Dasselbe mit zertheiltem Idiozom. (Perény'sche Flüssigkeitsconservirung.)

Fig. 7. Dasselbe nach Sublimatconservirung. Mitochondrien.

Fig. 8. Spermatogonie vor der Theilung mit Mitochondrien. (Sublimat.)

Fig. 9. Idiozom *v* vital; stellt eine viscide, homogene Grundsubstanz mit peripheren Stäbcheneinlagerungen dar; *p* nach der Conservirung mit der Perény'schen Flüssigkeit; 2 Centrosomen; *s* Sublimatconservirung.

Fig. 10*a*. Spermatogonie in Theilung; einseitige Ausbildung des Knäuels. 10*b*. Spaltung der Kernschleifen, die direct auseinanderrücken.

Fig. 11. Stadien der Chromatinanordnung an einer Kernschleife; *n* normaler gewöhnlicher Zustand; *t* Theilung, *rt* Vorbereitung zur Ausbildung der ersten Spermatocyte. — Unregelmässige, körnige Anordnung, die das Stadium Fig. 12 ablöst.

download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 12 *a* und *b*. Kern vor der Entwicklung der ersten Spermatocyte — Kernfaden fragmentirt in 24 theilweise noch zusammenhängende Chromatinconcentrationen.

Fig. 13. Abermalige körnige Zertheilung dieser in 48 Chromosomentheile; *b* einzelne sich zertheilende Chromosomen. (In der Fig. 13 u. 14 etwas zu compact gezeichnet.)

Fig. 14. Dasselbe.

Fig. 15 u. 16. Gruppirung dieser zu 12 Vierergruppen.

Fig. 17. Einzelne Vierergruppen.

Fig. 18. „Verschmelzung" dieser zu 12 Chromatinbrocken.

Fig. 19. Spermatogonie vor der Theilung mit Idiozom und Spindelrestkörper — Ausbildung des „Kernfadens".

Fig. 20, 21, 22. Spindelstadien der ersten Spermatocytentheilung.

Fig. 20 *a* demonstrirt die verschiedenen Typen der „Längsspaltung" der Vierergruppen.

Fig. 21 *a b* stellt einen anderen Typus der Vertheilung der stark „verschmolzenen" Vierergruppenelemente dar.

Fig. 22. Dasselbe Stadium; oben Idiozomreste.

Fig. 23. Centrosom von oben betrachtet mit Idiozomtheilen.

Fig. 24. Centrosomen und oberer Spindeltheil mit 2 Nucleolarresten sowie der eigenartigen Idiozommodification zwischen den Pohlstrahlen.

Fig. 25. Ein späteres Stadium; dasselbe.

Fig. 26. Spermatogonie mit Idiozom; vital. *mch* Mitochondrien„fäden".

Fig. 27. Ausbildung der Spindelplatte.

Fig. 28, 29, 30, 31, 32, 33. Spindelstadien der Spermatocyten II. Ordnung.

In Fig. 29 bemerkt man an dem einen Spindelpol den hinaufgedrängten Nucleolus.

Fig. 34. Demonstrirt die „Quertheilung" der Chromosomen der Spermatocyten II. Ordnung.

Fig. 35. Reduction im Faserapparat der Spindel (bei *a* u. *c* 12 Fasern).

Fig. 36. Dasselbe; die Zugfasern besitzen körnige „Mantelumhüllungen" oder derartige Einlagerungen. (Beim Druck etwas undeutlich.)

Fig. 37, 38, 39, 40, 41. Endphasen der Theilung derselben Spermatocyten.

Fig. 41. Ausbildung des neuen letzten Idiozoms, dem das Centrosom anliegt; unterhalb des Kernes bildete sich die Kernsaftvacuole aus. 41 *b* das Idiozom deutlicher gezeichnet.

Fig. 42. Dasselbe Stadium von oben gezeichnet. Die homogene Stelle ist das Idiozom, darunter (schwarz) der Kern.

Fig. 43. Ein etwas älteres Stadium der Spermatide mit den Mitochondrien um das Centrosom. (Sublimat.)

Fig. 44. Tripolare Spermatocytenspindelbildung.

Fig. 45. Spermatide mit Kernsaftvacuole, excentrischem Centrosoma, das sich in 2 Theile getheilt hat und noch eine periphere Strahlung besitzt.

Fig. 46. Centrosomen desselben Stadiums von oben; mit der Strahlung.

Fig. 47. Spermatide mit 3 (!) centrosomalen Körnchen; von dem einen geht der extracelluläre Schwanzfaden aus.

Fig. 48, 49. Entwicklung des intracellulären Achsenfadens aus Mitomfäden (Centrodermose), das proximale Centrosom führt noch eine Strahlung.

Fig. 50. Achsenfaden schwärzt sich auf diesem Stadium mit Eisenhämatoxylin infolge der Betheiligung der Mitochondrien.

Fig. 51. Achsenfaden mit dem proximalen Centrosom erreicht die Kernmembran.

Fig. 52, 53. Analoge Stadien mit Mitochondrien. (Sublimat.)

download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 54. Illustrirt den früheren Figuren gemäss in mehr übersichtlicher Weise die Ausbildung des intracellulären Achsenfadens.

Fig. 55*a* ist der distale Theil des Achsenfadens mit dem distalen, discusartigen Centrosom, von dem sich kernwärts *(n)* noch ein Theil abspaltet, dargestellt. In 55*b* ist der proximale Achsenfadentheil mit dem aus dem proximalen Centrosom sich entwickelnden Mittelstücke *(m)* abgebildet.

Fig. 55*c* ein angeschnittener Achsenfaden, an dem kernwärts der Schwanzfaden, welcher vom proximalen Centrosom ausgeht, zum Vorschein kam.

Fig. 56, 57, 58, 59. Zweikernige Spermatiden in der Entwicklung. — 56*b*. Ausbildung zweier Achsenfäden, am Wege der Centrodermose.

Fig. 60. Spermatiden, die sich in Spermatozoen umbilden und der zerfallenen Basalzelle ansitzen.

Fig. 61. Degenerirende Basalzelle.

Fig. 62. Kopf eines Spermatozoons in der Ausbildung, *m* Mittelstück, *spl* Spitzentheil.

Fig. 63. Aeltere, fast reife Spermatozoenköpfe.

Fig. 64. Vollkommen ausgebildeter Spermatozoenkopf; vital.

Fig. 65. Spermatide, die sich in ein Spermatozoon umbildet. *ax* Achsenfaden.

Fig. 66*a*. Distaler Theil des Achsenfadens mit dem sich ablösenden Plasmatheil; *b* oberster „Centrosomdiscus" in der Aufsicht; perforirt.

Fig. 67. Ausbildung der cytoplasmatischen Umhüllung des Achsenfadens; das Plasma verdichtet sich vermuthlich auch unter einer weiteren nicht verfolgbaren Umbildung der Mitochondrien und umgibt in einer leichten Spirale als eine Art von Lamelle den Achsenfaden, der in einem Canal dieser Cytoplasmahülle einseitig ruht; bei *b* ist die Entstehung dieses Canals aus Alveolen dargestellt.

Fig. 68. Reifende Spermatozoen, die einer degenerirenden Basalzelle ansitzen.

Fig. 69, 70. Ernährende Zellen des Eies; ein unbedeutendes Eisegment gezeichnet.

Fig. 71. Kernmembranstructur des Eikernes.

Fig. 72, 73. Stadien der sich umbildenden Eikernnucleolen mit „Nucleoluli" (Fig. 73).

Fig. 4, 60, 65, 68 gezeichnet mit Leiz-Mikroskop, Ocular 4; Oelimmersion.

Fig. 1, 2, 6, 7, 8, 10, 19, 22, 26, 27, 28, 29, 30, 33, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 48, 50, 51, 52, 53, 56, 57, 58, 59, 61, 63, 69, 70, 72, 73, gezeichnet mit Ocular 8, Oelimmersion; alle übrigen Figuren mit Ocular (Apochromat) 12.

download unter www.biologiezentrum.at

II. Spermatogenese des Nashornkäfers (Oryctes nasicornis L.).

Wiewohl die Bildungselemente des Spermas der Käfer in vielen Fällen unscheinbar sind und so wenig Hoffnung vorhanden ist, dass all die complicirten Fragen der Spermatogenese bei einer diesbezüglichen Untersuchung die entsprechende Berücksichtigung wegen der Ungunst des Materiales werden erfahren können, so wurde doch die Bearbeitung der Spermatogenese vom *Hydrophilus piceus L.* und *Oryctes nasicornis L.* in Angriff genommen, weil bei der Anwendung der neueren Färbemittel doch einige interessante Beobachtungen gemacht wurden.

Von der genaueren Untersuchung der Spermatogenese des *Hydrophilus* sah ich aber bald ab, da in den Hoden dieses Käfers zahlreiche degenerative Stadien angetroffen wurden und man sich nicht der Hoffnung hingeben durfte, dass auch die übrigen Verhältnisse eine einwandsfreie Deutung zulassen werden. Demgemäss werden die Zellvorgänge beim *Hydrophilus* hier nur vergleichsweise und gelegentlich erwähnt. — Ich erhielt im Jänner einige Nashornkäfer *(Oryctes nasicornis L.)*, die schon fast vollkommen geschlechtsreif waren, obzwar der Käfer erst im Juni, höchstens Juli zur Paarung kommt. Die Hoden des *Oryctes* werden von 6 weisslichen Hodenkörpern, die gewissen Malvenfrüchten nicht unähnlich sehen, gebildet; nach Burmeister gehört diese Bildung in die Gruppe der *Testiculi capitato-verticillati.*

Ein solcher Hodenkörper zerfällt in mehrere segmentartig angeordnete Fächer, zwischen denen einzelne Tracheenäste und Muskelfasern hinziehen, die sich oft centralwärts gleichsam aufpinseln und die die mit dem Sarcolemma im Zusammenhang stehenden Quermembranen der Zwischenscheiben oft mit ausserordentlicher Schärfe zur Anschauung bringen (Fig. 1).

In den besagten Fächern findet man nun die samenbereitenden Elemente, und zwar ruhen die reifenden Spermatogonien meist peripher, während die fast fertigen Samenpakete gegen das Centrum, wo der Samenleiter seinen Ursprung nimmt, gelagert sind.

download unter www.biologiezentrum.at

I. Die Spermatogonien besitzen eine blattartige oder mandelförmige Gestalt (Fig. 3) und ordnen sich rosettenförmig mit ihrer sich verjüngenden Spitze gegen das Centrum der jeweiligen Follikel an, die äusserlich von 2 Zellen gebildet wird. Diese Zellen besorgen wohl auch die Ernährung der samenbereitenden Elemente, da bei den sich abspielenden Processen das Chromatin später sehr dicht aggregirt und vielleicht auch chemisch umgebildet wird, wogegen die achromatischen Differenzirungen ganz specielle Gestaltungen annehmen und einem ganz einseitig gearteten Geschehen unterworfen werden und so die Ernährung der Zelle nicht in dem entsprechenden Masse zu besorgen imstande sind.

Diese 2 Zellen möchte ich aber nicht völlig den bekannten Basalzellen etwa der Mollusken gleichsetzen, da gegen diese letzteren die Spermatogonien selbständig zuwandern und mit ihnen gewissermassen copuliren, wogegen die hier geschilderten Zellen die Spermatogonien selbstthätig umhüllen und eine Art von „Kapsel" um sie bilden. Wir wollen diese Zellen hier im Sinne La Valette St. George's Cystenzellen nennen; ihr Kern entspricht wohl dem *noyau satellite* der *cellule reste* Gilson's, er hat eine mehr oder weniger ausgesprochene ovoide Gestalt und sein Chromatin ist sammt den grösseren Nucleolen peripher gelagert und in charakteristischer Weise gehäuft. Das Plasma ist mässig alveolär und führt verschiedene lösliche fettartige, glänzende Einlagerungen. Beim *Hydrophilus* liegen die erwähnten chromatischen Elemente in einer eigenen napfförmigen oder plattenartigen Gestalt peripher der Kernmembran an — in degenerirenden Cystenkernen, die verhältnissmässig gross sind, findet man die Nucleolen in zackiger, strahliger Form, die oft eine centrale Lücke führt, wogegen das Chromatin zu einzelnen Tröpfchen und Kügelchen zusammengeflossen und derart angeordnet ist, dass es einer Rosenkranzschnur nicht unähnlich ist (Fig. 73).

Die Spermatogonien der *Oryctes* sind durch folgende Eigenschaften charakterisirt: Der Zellkern ist rund oder mässig oval, enthält zwei bis mehrere unregelmässige Nucleolen, das Chromatin ist stellenweise gehäuft, sonst aber ziemlich fein zertheilt. Dem Plasma kommt eine äusserst zarte, dichte Netzstructur zu, der gehäuft Granulationen von einer bestimmten Grösse anlagern und wohl mit den Mitochondrien Benda-Meves' zu vergleichen sind; auf späteren Stadien der Spermatogonienentwicklung werden sie gegen eine bestimmte Stelle der Zelle mehr angehäuft und färben sich mit Orange in einer charakteristischen Nuance. Von dem Vorhanden-

download unter www.biologiezentrum.at

sein eines Idiozoms konnte ich mich bei den kleinen Objecten nicht vollkommen überzeugen. Auch die Centrosomen sind auf diesen Stadien schwer aufzufinden, in den Fällen, in denen es gelang, sie festzustellen, präsentirten sie sich in der Gestalt eines Diplosomas. Gegen die Spitze der syringenblattartigen Gestalt der Zelle findet man eine fast structurlose, höchstens nur hie und da fein fibrilläre Plasmadifferenzirung, die mit den Spindelrestkörpern zu vergleichen ist.

Vor der Theilung sammelt sich das Chromatin zu einzelnen Inseln, die nach und nach sich zu ganzen Chromatinsträngen herausdifferenziren, welche gurtenartig die inneren Wandungen des Kernes in einer bestimmten Richtung (Fig. 4 *a* und *b*) umziehen; später verdichten sie sich stark, und ihre Oberfläche, die früher feinzackig und fast wabig vertieft erschien, wird dicht und gleichartig. Auf einem Zwischenstadium legen sie sich in besonders bezeichnender Weise einseitig an die Kernwand an, so dass zuweilen, sofern ein derart gehäufter Kernfaden von oben zur Ansicht gelangt, das Bild einer Rosette (Fig. 6) dem Beschauer dargeboten wird. Durch eine frühzeitige, wohl präformirte Segmentirung des Kernfadens entstehen 12 Chromosomen, die sich hernach selbst noch verdichten und verkürzen. — Sobald sich die Spermatogonienspindel ausgebildet hat, zerstreuen sich die mitochondrienartigen Granulationen im Plasma, aggregiren sich aber auch zuweilen stellenweise und wandern später gegen die Pole, wo sie sich sodann anhäufen. Nach der polaren Wanderung der Tochterchromosomen färben sich bemerkenswerther Weise einzelne Fasern der Centralspindel mit Eisenhämatoxylin besonders deutlich und bald tritt peripher an der Aussenseite einer jeden Faser eine längliche dunkle Faserdifferenzirung auf, die sich später anscheinend in 2 körnige Theile spaltet und als Spindelplatte oder Spindelschnürring die Centralspindel geradezu durchschnürt.

Dabei werden nicht selten die Fasern in der Weise zusammengedrängt, dass sie sich als einzelne Partien des Spindeldoppelconus lange erhalten (Fig. 15, 16). Vorgreifend möchte ich erwähnen, dass bei der II. Spermatocytentheilung die „Spindelplatte" besonders deutlich ausgebildet ist (Fig. 44), dabei verhalten sich die centralen Fasern meist anders als der periphere Fasermantel der Centralspindel, sie vereinigen sich nämlich zu einer dicht faserigen, mit Orange sich färbenden, zuweilen auch mit Eisenhämatoxylin sich schwärzenden Säule (Fig. 45). — Durch fortgesetzte Theilungen wurden die Spermatogonien verkleinert,

download unter www.biologiezentrum.at

hernach vertheilt sich wieder in den kleineren runden Zellkernen das Chromatin und es beginnt eine neue Wachsthumsphase.

II. Vor dem Uebergang in die erste Spermatocyte sondert sich abermals das Chromatin in unregelmässige, schon geschilderte Portionen, aus denen durch fortgesetzte Concentration 6 Kernschleifentheile hervorgehen, die eben nur infolge ihrer Lagerung manchmal geknickt oder hufeisenförmig gebogen sind (Fig. 17—21).

Wenn wir an der Individualitätshypothese der Chromosomen festhalten, müssen wir annehmen, dass aus den 12 Chromosomen jetzt 6 Elemente in der Weise entstanden sind, dass an 6 Stellen der Kernschleife die Quertheilung unterblieben ist, oder dass sonstwie je 2 Elemente „verlötheten".

Von einem „Zugrundegehen des Chromatins" kann ich wenigstens nichts wahrnehmen und kann auch keine zwingende Beobachtung anstellen, derzufolge ich das jetzt entstandene Chromosom mit den früheren bezüglich seiner Individualität nicht vergleichen sollte. Auch für eine Nebeneinanderlagerung spricht kein beobachtetes Bild; würde in diesem Falle die Längsspaltung eintreten, so müssten dann vier Schleifenelemente nebeneinander liegen, solche Stadien wurden aber nicht gesehen. Für eine Ausbildung dieser Schleifenstücke als 6 Doppelchromosomen spricht auch die gelegentliche Beobachtung bei *Helix* sowie ihre eigene Grösse. Auf einzelnen späteren, selten sichtbaren Stadien bemerkt man nun eine undeutliche Längsspaltung dieser Elemente und ich glaube den Uebergang in die Ringform (Fig. 23—25), die man hernach findet, einfach aus einer Verkürzung des jedesmaligen, längsgespaltenen Doppelelementes zu erklären, wobei die freien Enden gegeneinander stammend, miteinander verlöthen (Fig. 23—25 und Fig. 27). Auf diesen Stadien wurde nur eine Längsspaltung constatirt. Allerdings findet man auch Ringe, die „unvollkommen" schliessen, und man wäre geneigt — wie ich dies ursprünglich auch gethan habe — zumal die Längsspaltung schwerer auffindbar ist, an eine einfache Schliessung des Doppelelementes zu einer Ringform ohne Spaltung zu glauben, dann käme man aber im Hinblick auf die ursprünglichen Chromosomenzahlen bei der Vierergruppenbildung und der hernach sich einstellenden Theilung mit den Zahlenverhältnissen nicht aus und müsste eventuell die Individualitätshypothese fallen lassen, gegen die bis jetzt nach meiner Ansicht nur wenige, nicht ganz zwingende Beobachtungen sprechen. In diesem Sinne ist wohl einerseits der Abfolge von Mitosen und Amitosen bei pflanzlichen Zellen unter künstlichen Bedingungen nach den Untersuchungen von Pfeffer-

download unter www.biologiezentrum.at

NATHANSOHN, sowie der Merogonien von DELAGE zu gedenken, bei denen die gezüchteten Larven schliesslich in ihren Zellen genau so viel Chromosomen wie die normalen Larven besitzen. Im gleichen Sinne wäre es höchst wichtig, künstlich erzeugte parthenogenetische Seeigellarven zu untersuchen. Die Zahl der Chromosomen ist dann von diesem Gesichtspunkt aus nur der physikalisch-mechanische constante Ausdruck der Vertheilungsmöglichkeit „ruhender" Granulamassen und der Anhäufung dieser in dem sphärischen Kern. Demgegenüber ist einzuwenden, dass Aetherversuche im Sinne PFEFFER's an regenerirenden Salamanderschwänzen nach den Untersuchungen von E. BRÜCKE nicht gelangen, und dass die Chromosomenzahl des normalen Seeigeleies bis jetzt auch noch nicht über alle Zweifel festgestellt zu sein scheint (BOVERI). — Da ferner jene offenen Ringe nur selten zur Anschauung kamen, dafür aber nicht selten Bilder wie in Fig. 27* sichtbar wurden, ja einigemale charakteristische Achterfiguren der Chromosomen, die nach RATH bei vielen Objecten Prophasen der Ringform sind, beobachtet wurden, so nehmen wir hier den oben geschilderten Entstehungsmodus aus längsgespaltenen Doppelelementen an.

Das Charakteristische dieser „Reduction" liegt nach den vorliegenden Untersuchungen in der Entstehung des Doppelelementes (die aber nicht direct beobachtet, sondern abstrahirt ist), in dem beobachteten Ausfall eines Ruhestadiums zwischen den beiden Theilungen und in dem Ausfall der Längsspaltung bei der letzten Theilung, die bei manchen Objecten noch erhalten sein mag, hier aber anscheinend verloren gegangen ist, denn in der mittleren hellen Zone einiger bisquitförmiger Chromosomen der letzten Theilung erblicke ich keine Längsspaltung, sondern fasse sie als den Ausdruck einer mechanischen Zertheilung eines sphärischen Chromosoms auf. Diese Vorgänge bedeuten aber nur eine quantitative Herabsetzung der Chromatinmassen, da die fragliche Substanz überall gleichartig zu sein scheint und sich nur durch einen eigenartigen Stoffwechsel und die Productionsmöglichkeit einer Wachsthums- und Regenerationssubstanz oder wenigstens Vorbereitung dieser (Versuche mit kernlosen Zellen) auszeichnet. Die Entstehung der Doppelelemente kann man sich vielleicht zum Theil aus einer Schwächung des activen achromatischen Structurapparates, der nicht mehr eine so feine Differenzirung erlangt sowie aus einer physiologischen Aenderung des Plasmas, derzufolge die einzelnen in diesem Sinne gleichsam passiven Elemente untereinander haften, zu erklären suchen. Hier

download unter www.biologiezentrum.at

sei nur der Analogie halber die Beobachtung von Stolc erwähnt, der bezüglich der *Pelomyxa* angibt, dass durch die Aushungerung ihres Plasmas der chemische Zustand dieses geändert wird und ein klebriger Stoff sich niederschlägt, durch den die Kerne und Glanzkörperchen agglutiniren; ich glaube auch, dass bei der Copulation der Amöben rücksichtlich der Kerne zunächst dasselbe der Fall ist. Eine derartige oder ähnliche Annahme dürfte hier nicht so absurd erscheinen, zumal das Chromatin durch die vielen Theilungen dicht zusammengehäuft war und so im Sinne der Hypothese von Peter, Grobben, Paulcke u. A. seiner ernährenden Thätigkeit nicht so ohneweiteres nachkommen konnte.

Auch die bei der zweiten Theilung ausfallende Längsspaltung hängt einerseits mit diesem Phänomen zusammen, sowie weiter mit dem Umstande, dass der Kern nicht mehr in das Ruhestadium übergeht, sondern von da an immer mehr und mehr sich verdichtet und die achromatischen Structuren so nicht mehr die Gelegenheit besitzen, sich allseitig an den Kernfaden anzuheften und ihn zur Spaltung zu bringen. Auf diese Weise hätten wir den Schwerpunkt der Erklärung in eine bis jetzt allerdings nicht vollkommen scharf fassbare Definition einer physiologischen Aenderung in der achromatischen activen Substanz verlegt, gleichzeitig aber dabei die phylogenetische Entwicklung der Reductionserscheinung etwas berücksichtigt, die wir auf erschöpfte, zur Zwergzellenproduction neigende Zellelemente, die der Conjugation oder Copulation zustreben, zurückführen. Eine Reduction nach der Vereinigung der Kerne, die bei manchen Protophyten eintritt, fassen wir als eine Folge eines nur noch gleichsam weitergeführten Erschöpfungszustandes auf.

III. Die erste Spermatocytentheilung ist durch Folgendes charakterisirt:

Die Spindel neigt häufig der mehr oder wenig ausgeprägten Tonnengestalt zu. Die Chromosomen sind in der in Fig. 29—32 dargestellten Weise zweireihig angeordnet; um dieses Stadium hinreichend gut wahrzunehmen, bedarf es ganz vorsichtiger, guter Eisenhämatoxylindifferenzirungen, da die Elemente eben dicht aneinandergelagert sind. Zu einem jeden derartigen Doppelchromosom ziehen mehrere Mantelfasern, die oben dicht zusammenschliessen, gegen das Chromosom aber gleichsam aufsplittern. Man kann 6 derartige „Zugfasergruppen" unterscheiden. Die Spindel krönen in der Zweizahl auftretende Centrosomen, die bald senkrecht zu dieser Spindel die nächste Centralspindel bilden. Ursprünglich lagerten

download unter www.biologiezentrum.at

sie auf dem Ring- und Vierergruppenstadium dicht der Kernwand an, so dass sie meistens nur durch die Strahlung kenntlich waren. Die beiden Centrosomen auf den Polen der Spindel sind in den meisten Fällen windschief (Fig. 33) zu einander gestellt, eine Erscheinung, die für eine künftige theoretische Ausdeutung der polaren Verhältnisse der Zelle vielleicht von Bedeutung sein wird.

Von den Centrosomen gehen in den Plasmaleib meist zwei besonders ausgebildete Strahlenzüge, die die Wand der Zelle gewissermassen manchmal etwas gegen das Zellumen einziehen. Die Mitochondrienansammlungen haben sich inzwischen vertheilt und nehmen eine charakteristische Anordnung gegen die Centrosomen an, — sie scheinen sich zum Theil auch chemisch verändert zu haben, da sie sich auf diesen Stadien etwas dunkler färben.

IV. Vor der zweiten Spermatocytentheilung wurde kein Ruhestadium des Kernes angetreten. Bald ordnen sich die 6 zweiwerthigen Elemente im Aequator einer Spindel, die bedeutend schlanker, zierlicher gebaut ist, vor allem aber eine Reduction in ihrem Faserapparat anzeigt. Die Mantelfasern sind einfach und gleichmässig. Die äquatorialen Elemente werden anscheinend der Quere nach getheilt und wandern polwärts, so dass jedes Theilproduct 6 Chromosomen erhält. Zuweilen sieht man allerdings auf der Durchschnürungsstelle eine helle Stelle, die eben eine Folge der einfachen Zertheilung des massigen rundlichen Chromosoms zu sein scheint. Nach weitgehenden Differenzirungen findet man manchmal unter dem Chromosom ein zartes „Gleitfäserchen" für dieses, also eine durchgehende Faser (Fig. 41 f.). Unter den vielen Spermatocytenspindeln bemerkte man zahlreiche, die ein auffallend rundes, auch färberisch differentes, blasses „Chromosom" enthalten, das sich viel später als die anderen, unter einer charakteristischen Ringform offenbar der Länge nach theilte. In einigen wenigen Fällen fand ich 2 derartige Chromosomen. Durchschnittlich kamen auf 100 Spindeln 60 Spindeln mit einem Ringchromosom, 2 mit 2 derartigen Chromosomen und die übrigen legten kein differentes Verhalten an den Tag, — aus diesem typischen wohl nicht zufälligen Verhalten muss man schliessen, dass 2 innerlich verschiedene Spermatozoen hier vorkommen.

Henking wies bei *Pyrrhocoris apterus L.* darauf hin, dass bei der letzten Theilung der Spermatocyten das Chromatin ungleich getheilt wird, und zwar derart, dass die eine Spermatide nur 11 Chromosomen erhält, die andere dagegen ausser den 11 Schwesterchromosomen noch ein ungetheilt bleibendes Chromatinelement. Man

download unter www.biologiezentrum.at

wäre geneigt, diese Einrichtung irgendwie mit der bei den Insecten häufig vorkommenden Polyspermie in Einklang zu bringen, derzufolge nur die eine Art von Sperma befruchtend wirkt, während der anderen eine derzeit nicht näher definirbare Aufgabe zukommt. (Unwillkürlich wird man dabei an die jüngst beobachtete „Doppelbefruchtung" der Pflanzen erinnert.) Mehrere Spermatozoen dringen nach Blochmann in das Ei der *Musca vomitoria* ein, Polyspermie kommt nach Voeltzkow hier gleichfalls vor, das gleiche gilt für *Pieris brassicae* nach Henking, manchmal soll sich hier auch ein zweites Spermatozoon in einen männlichen Pronucleus umgestalten.

Meissner und Leuckart weisen gleichfalls auf Polyspermien bei den Insecten hin. In das Fliegenei dringen meist 4 Spermatozoen ein, 2 von ihnen sollen sich nach Henking stark aufblähen, sodann verlieren sie ihre Färbbarkeit und „lösen sich auf". Von den Spermakernen ist nichts zu sehen, „sobald die Protocyten aufgetreten sind und ausser den beiden Wolken, in welchen nun die freigebildeten Kerne liegen, findet sich nichts dergleichen im Ei". Er weist auch die Ansicht, als ob sich die Samenfäden direct in die genannten Zellen umgewandelt hätten, zurück, weil ja „das gesammte Chromatin der Fliegenkörper männlichen Charakter haben müsste". Auch bei *Pyrrhocoris* ist die Polyspermie nicht schädlich, es sind hier bis 50% polysperm; bei *Agelastica alni* dringen bis 7 Spermafäden in den Dotter ein, dasselbe gilt von anderen Käfern sowie von *Lasius* etc. Bei *Colymbetes* und vielen Schwimmkäfern ist nach Ballowitz in der Gestalt der Doppelspermatozoen geradezu eine Einrichtung für die Polyspermie geschaffen; in diesem Sinne sind neue Untersuchungen dringend nothwendig, zumal die sogenannte Doppelbefruchtung bei den Pflanzen (Nawaschin) zu so interessanten Resultaten geführt hat.

V. Histogenese der Samenfäden. Nach diesen Theilungen sind die Zellgrenzen im Gegensatz zu den früheren Stadien auffallend scharf und erinnern fast an die Verhältnisse der Epithelien. Das Chromatin der getheilten Kerne wird zunächst klumpig geballt, frühzeitig taucht aber peripher ein dunkles Körnchen auf, das von da an stets sichtbar bleibt, es ist dies der Nucleolus. An den Spindelfasern, von denen einige auffallend stark sind, bildete sich die schon früher geschilderte Spindelplatte aus. Die mitochondrienartigen Granulationen verbinden sich zu einer anfangs nicht scharf abgegrenzten, äusserst feingerüstigen Plasmadifferenzirung, dem Nebenkern (Bütschli, La Valette St. George), der bei der Conservirung mit Pikrinsublimatosmiumessigsäure sich zu einem

download unter www.biologiezentrum.at

manchmal concentrischen oder hyalinen Körper, der sich später in zwei Theile theilt, umbildet (Fig. 51—53). Von dem Centrosom, das auch hier die Gestalt eines Diplosomas besitzt, geht peripheriewärts ein äusserst feiner Endfaden aus; über die ersten Bildungsstadien des anderen vorläufig intracellulären Achsenfadens konnte ich kein klares Bild erhalten, da er aber auf seinen späteren Stadien auf seinem distalen Ende ein minutiöses Körnchen trägt, proximal aber das kernwärts wandernde Centrosom oder einen Theil dieses führt, so glaube ich dieselbe Bildungsgeschichte des Achsenfadens wie bei der *Helix* annehmen zu müssen. — Er würde also äusserlich aus den der Centralspindel entsprechenden Mitomfäden, die sich zwischen der proximalen und distalen Centrosomhälfte ausspannen, entstehen. Der eine Centrosomtheil würde nach der Leistung dieser mechanischen Function degeneriren — er würde reducirt werden.

Der Spindelrestkörper stellt zunächst ein konisches fibrilläres, mit Orange sich färbendes Gebilde dar, das sich aber bald zusehends zu einem rundlichen Körper verdichtet, der sich von der Peripherie an manchmal auch schwärzt. Später findet man ihn knapp neben dem Achsenfaden, wogegen der oben schon erwähnte Nucleolus nach einigen Verschiebungen definitiv auf die Gegenseite wandert und sich hier an der Bildung der dunklen Granulation im Spitzentheil des Spermatozoonkopfes betheiligt. Auch diese Erscheinung deutet auf eine wichtige „Umpolarisirung" in der Spermatide hin. Der Kern nahm inzwischen eine ovoide Gestalt an und das Chromatin zertheilte sich, wenn auch dicht, gleichsam staubartig im Kerninnern, worauf der Kernsaft in der Art einer Kernvacuole (Fig. 58—64) nach aussen successive abgeschieden wurde und so eine von nun an continuirliche Chromatinverdichtung ins Werk setzte. Der Nebenkern erscheint auf überlebenden Objecten als eine olivengrünliche verdichtete Kugel, die später sich etwas umformt und streckt; anfangs verläuft der Achsenfaden gleichsam an der Oberfläche dieses Gebildes, das bald durch ihn durchgeschnürt und in zwei Hälften zerlegt wird; später gewinnt der Nebenkern fibrilläres Aussehen und es gehen aus ihm zwei fadenförmige Differenzirungen, die den Achsenfaden begleiten, hervor. Den Achsenfaden selbst möchte ich mit der Stützfaser im Sinne Ballowitz' vergleichen. Es ist von besonderem Interesse, dass diese die Bewegung vermittelnden, offenbar contractilen Fadendifferenzirungen ursprünglich eine körnige Vorstufe besitzen, die vielleicht mit der der Bindegewebsfasern u. a. zu vergleichen, wenn

download unter www.biologiezentrum.at

auch nicht ihr gleichzusetzen wäre. Das Mitosoma oder der Spindelrestkörper erleidet von da an eine beständige Verdichtung und schwindet später.

Sobald die Spermatidenköpfe diese Verdichtungen erfahren und die Achsenfäden sich ausgebildet haben, nehmen jene in der Cyste eine wandständige Lagerung an, worauf durch den Schlag und die Bewegung der Schwanzstücke der Spermatozoen diese sich einfach mechanisch gleichsam abdrücken und sich wegen der nicht vollkommen ovalen, sondern wegen der Convergenz der Fächer ovoiden Gestalt der Cyste fächerartig anordnen. Von dieser Zwischenstufe führen sodann alle Stadien zu der parallelen paketartigen Anordnung der Spermatozoen, die in erster Linie also ein Ausdruck der mechanischen Verhältnisse ist; erst in zweiter Linie kommt ein physiologisches Verhältniss dabei zum Ausdruck, indem der den Nucleolus bergende Spitzentheil in das Plasma der Cystenzelle geradezu eintaucht, wie schon PETER und GROBBEN für andere Objecte betont haben. Das weit umgewandelte Plasma der Spermatide wird dann längs des Achsenfadens in ziemlich hyaliner Beschaffenheit gleichsam in Tropfenform abgestreift.

Von den lebenden Objecten, die besonders lehrreich sind und an denen man all die Etappen der Bildung des Nebenkerns von seiner körnigen Mitochondriennatur angefangen bis zu seiner zweifachen fibrillären, fast definitiven Gestalt verfolgen kann, ist nichts wesentlich Neues zu berichten, die Bilder stimmen im allgemeinen mit denen überein, die LA VALETTE ST. GEORGE von *Phratora vitellinae* geliefert hat. Das fertige Spermatozoon hat einen nadelförmigen Kopf mit einem zuweilen etwas gebogenen Spitzentheil; etwas seitlich entspringt das Hauptstück des Schwanzes, das sich, wie die Macerationspräparate zur Genüge ergeben, aus einem Achsentheil oder der Stützfaser, einer mässig krausenartigen Saumfaser und noch einer fibrillären Differenzirung zusammensetzt. Diesen Bildungen liegen aber noch feinere Fibrillenelemente zugrunde. Dieses Hauptstück läuft proximal mässig zugeschärft aus; vor der Endigung tritt auf überlebenden Objecten einseitig oder allseitig zumeist eine minutiöse blasige Auftreibung auf; an ihrem Ende glaube ich in einzelnen Fällen einen überaus zarten kurzen Endfaden, der dem Schwanzfaden oder Endfaden der Helixspermie entsprechen würde, wahrgenommen zu haben (Fig. 68). Sobald die Spermatozoen länger im Wasser verweilen, bilden sich proximal eigenartige Oesen an ihnen aus, oder das Schwanzstück wird ganz knäuelartig aufgewunden. Die Bewegung des Spermatozoons wird vom Mittelstück

download unter www.biologiezentrum.at

aus regulirt, obzwar sie den eigenen Bestandtheilen des Schwanzstückes auch zukommt, denn oft bemerkt man, dass schon erschlaffende Spermaschwänze blos von ihrem letzten Drittel angefangen schlagen. Auch BALLOWITZ nimmt an, dass beim Schwimmkäfer an den Geisseln der Spermatozoen die Bewegungen durch selbständige Contractionen der einzelnen kleinsten Abschnitte ausgelöst werden. Auch kopflose Geisseln führen demselben Autor zufolge lebhafte Bewegungen aus. Der Schwanztheil des Spermatozoons schlägt circa 200mal pro Minute — und ist imstande, durch einen Schlag gerade noch zwei menschliche Blutkörperchen fortzubewegen, das Gewicht eines Blutkörperchens vom Menschen beträgt nach WELCKER 0·00008 Mgrm. (also 0·00016 Mgrm.). Sobald der Schlag der Geissel langsamer wird, bemerkt man oft, wie über sie zum mindesten 8 Wellen dahinlaufen, die später immer flacher und flacher werden, zum Schlusse hören auch sie auf und die Geissel zuckt 1—3mal periodisch in immer längeren und längeren Intervallen.

In dem Vas deferens beobachtet man zuweilen eine parasitische Cercomonasform, vor allem aber streng ovale, äusserst hyaline Zellen, die peripher einen linsenförmigen, granulationenarmen Kern enthalten (Fig. 69). Central führen sie in besonderen Alveolen einige Granulationen, die sich mit Neutralroth auch färben. Zuweilen haften ihnen degenerirte Geisseln der Spermatozoen an. Lässt man sie länger in der physiologischen Kochsalzlösung liegen, so wird oft plötzlich die Oberflächenspannung streng local vermindert, und es treten hyaline Tropfen aus, die zuweilen auch morgensternartige oder hirschgeweihartige Gestalten annehmen. Sie waren fast den hyalinen Pseudopodien der polysperm befruchteten kernlosen Seeigeleistücke, die hernach wieder eingezogen wurden, ähnlich. Ueberhaupt findet man bei den Degenerationsvorgängen der Seeigeleier und der Myxomyceten ähnliche Erscheinungen.

Auf den Schnitten zeigten die oben besprochenen Zellen eine grobmaschige Gerüststructur und einen mehr oder weniger degenerirenden Kern, der oft peripher weit vorgeschoben war (Fig. 70—72) und manchmal eine Kernvacuole enthielt. Ich wäre geneigt, diese Zellen als degenerirende Cysten- oder Follikelzellen aufzufassen.

Abgeschlossen Ende Februar 1901.

---

download unter www.biologiezentrum.at

Literatur.

Neben den zusammenfassenden Referaten in Merkel und Bonnet's Jahresberichten und den einschlägigen Capiteln in dem Buche: „Theorie und Praxis der Zell- und Befruchtungslehre" von Haecker wurden benützt:

1. O. Bütschli, Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwicklung der Samenfäden etc. Ztschr. f. wiss. Zoolog., Bd. XXI, pag. 402—415, 1871.
2. O. Bütschli, Nähere Mittheilungen über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden. Ztschr. f. wiss. Zoolog., Bd. XXI, T. XL—XLI, pag. 526—534, 1871.
3. C. Grobben, Beiträge zur Kenntniss d. männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden. Arbeit. a. d. zoolog. Institute d. Universität Wien, T. I—VI, T. I, 1878.
4. G. Gilson, Etude comparée de la Spermatogenèse chez les Arthropodes. — La Cellule, Tome I, 1884.
5. B. Carnoy, La cytodiérèse chez les arthropodes. La Cellule, Tome I, 1895.
6. La Valette St. George, Spermatologische Beiträge. 4. Mittheilung, pag. 1 bis 13. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXVIII, 1886.
7. La Valette, Spermatologische Beiträge, pag. 426. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXX, 1887.
8. E. Ballowitz, Untersuchungen über die Structur der Spermatozoen etc. I. Coleopteren, pag. 317, T. XII—XV. Ztschr. f. wiss. Zoolog., Bd. L, 1890.
9. H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. II. Ueber Spermatogenese etc. bei *Pyrrhocoris apterus L.* T. XXXV—XXXVII, pag. 685—736. Ztschr. f. wiss. Zoolog., Bd. LI, 1891.
10. H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge etc. III, pag. 1—274, T. I—XII. Ztschr. f. wiss. Zoolog., Bd. LIV, 1892.
11. O. Rath, Zur Kenntniss der Spermatogenese v. *Grylotalpa vulg.* Archiv f. mikr. Anat., Bd. XL, pag. 102, 1892.
12. K. Toyama, On the Spermatogenesis of the Silk Worm. Bull. Coll. Agricult. Univ. Tokyo. Vol. 2, pag. 125—157, citirt nach d. Neapler Jahresbericht 1894.
13. N. Cholodkovsky, Zur Frage über die Anfangsstadien d. Spermatogenese bei den Insecten. Zoolog. Anzeiger, XVII. Jgg. 1894.
14. K. Toyama (Nogakushi), Preliminary note on the Spermatogenesis of Bombyx mori. Zoolog. Anzeiger, XVII. Jgg., 1894.
15. E. Ballowitz, Zur Kenntniss der Samenkörper d. Arthropoden. Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol., Bd. XI, 5. Heft, 1894.
16. E. Ballowitz, Die Doppelspermatozoen d. Dyticiden, T. XXIII—XXVI, pag. 456—495. Ztschr. f. wiss. Zoolog., Bd. LX, 1895.

download unter www.biologiezentrum.at

17. V. Wilcox, Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and Cicada tibieen. Bulletin of the Museum of comparat. Zoology a. Harvard college, Vol. XXVII, Nr. 1, Cambridge 1895.
18. O. Rath, Neue Beiträge zur Frage d. Chromatinreduction in d. Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVI, pag. 168, T. VI—VIII, 1895.
19. C. Paulmier, Chromatin Reduction in the Hemiptera 514—520. Anat. Anzeiger, Bd. XIV, 1898.
20. V. Wilcox, Chromatic tetrads. Anat. Anzeiger, pag. 194—198, Bd. XIV, 1898.
21. K. Peter, Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LIII, pag. 180—209, T. XI, 1899.
22. K. Grobben, Ueber die Anordnung d. Samenkörper zu Bündeln im Hoden vieler Thiere sowie deren Ursachen, pag. 104. Zoolog. Anzeiger, Bd. XXII, 1899.
23. F. Meves, Ueber den von La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Archiv f. mikr. Anat., Bd. LVI, 3. Heft, T. XXVI—XXVII.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Muskelfaser mit deutlichen Zwischenscheibenmembranen zwischen den Hodenfollikeln.

Fig. 2. Spermatogonien mit 2 Cystenkernen.

Fig. 3. Spermatogonie mit Spindelrestkörper und Centrosomen.

Fig. 4, *a* und *b*. Kerne dieser vor der Theilung.

Fig. 5. Nebenkern-Mitochondriendifferenzirung aus einem späteren Spermatogonienstadium. In der Ausbuchtung liegt der Kern.

Fig. 6. Chromatinfaden eines Spermatogonienkernes vor der Theilung; einseitig gelagert; von oben.

Fig. 7. 11 (12) Chromatinelemente des Spermatogonienkernes.

Fig. 8. Theilung derselben.

Fig. 9—13. Weitere Zertheilungsstadien der Spermatogoniespindel.

Fig. 14. Ausbildung der Spindelplatte.

Fig. 15 u. 16. Reste der Spindelplatte.

Fig. 17—21. 6 Chromatinelemente vor der 1. Spermatocytentheilung.

Fig. 22. Spaltung dieser. Bei * deutlich.

Fig. 23—27. Ausbildung der Ringe.

Fig. 27. Nähere Details der Ringbildung, bei *r* ein offener Ring.

Fig. 28. Uebergang zu der Vierergruppenbildung.

Fig. 29. Erste Spermatocytentheilung, *c* = Cystenkern. In der Mitte ein Spindelrestkörpertheil.

Fig. 30—32. Theilung der 1. Spermatocyte.

Fig. 33. Orientirung der Centrosomen an der Spindel dieser Zellen.

Fig. 34. Zwischenstadium der 6 zweiwerthigen Elemente, die aus der 1. Theilung hervorgegangen.

Fig. 35. Analoges Stadium.

Fig. 36—42. Zweite Spermatocytentheilung, bei *x* ist das eigenthümliche differente Ringchromosom, das bei den Spindeln von 36, 38 und 40 fehlt.

Fig. 43. Product dieser Theilung.

download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 44. Unterschied in den Centralspindelfasern als Peripherfasern und „Säulenfasern", daneben ein Querschnitt.

Fig. 45. Dasselbe, nur abnorm bei + Spindelplattenanlage.

Fig. 46. Spindelplattenstadium der Centralspindel.

Fig. 47. Zweite Spermatocyte mit einigen differenten Centralfasern.

Fig. 48—50. Verdichtung des Kernes, Ausbildung des Nebenkernes, Ausbildung des Achsenfadens bei 48 u. 49.

Fig. 51—53. Spermatiden mit Pikrinsublimatosmiumessigsäure conservirt. Veränderung des Nebenkernes, der bei 53 mit dem Achsenfaden allein gezeichnet wurde.

Fig. 54. Analoges Stadium.

Fig. 55—57. Ausbildung des Achsenfadens. Kernvacuole.

Fig. 58—64. Weitere Verdichtung des Kernes. Schwinden der Kernvacuole. Ausbildung der Kopfspitze. Eindringen des *nu* = Nucleolus in diese, daneben der Spindelrestkörper oder Mitosoma *(m)*. Umwandlung des Nebenkernes in fibrilläre Differenzirungen um den Achsenfaden (Saumfaser u. a.).

Fig. 65. Anordnung der Spermien in der Cyste.

Fig. 66—67. Dasselbe bei 66. „Eintauchen" der Köpfe in die Cystenzellsubstanz.

Fig. 68. Reife Spermatozoen: *a* normal, *b* Oesenbildung unter Wassereinfluss, *c* Zerfall des Schwanztheiles in die drei charakteristischen Fasern, *d* Endtheil der Schwanzfaser nicht aufgefasert mit dem vermuthlichen Endfaden. *e f*.

Fig. 69. Zellen, die vermuthlich den degenerirenden Cysten- oder Follikelzellen entsprechen. *a b c d* Veränderung ihrer Peripherie nach längerem Verweilen in der physiologischen Kochsalzlösung.

Fig. 70—72. Dieselben Zellen mit Eisenhämatoxylin gefärbt 70 von der Seite.

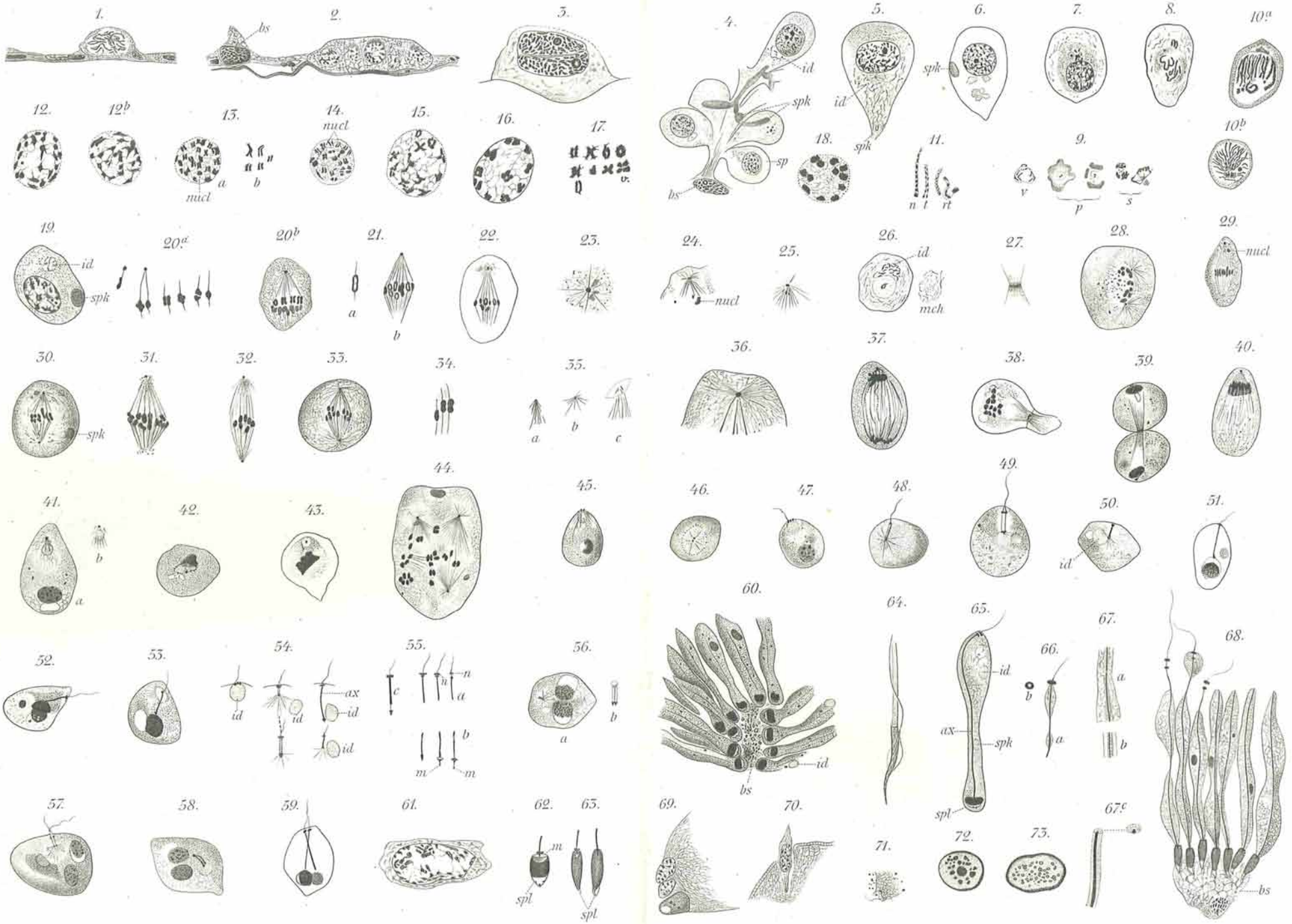
Fig. 73. Degenerirender Cystenzellkern vom Hydrophilus mit „Chromatinfaden" und Nucleolen.

Alle Bilder nach Eisenhämatoxylinpräparaten (zum Theil Orange- und Bordeauxrothnachfärbung) entworfen. Ocular 8 und Obj. Oelimmersion Apertur 1·30.

Nur Fig. 2, 65 und 67 Ocular 4.

Druck von Gottlieb Gistel & Cie. in Wien.

download unter www.biologiezentrum.at

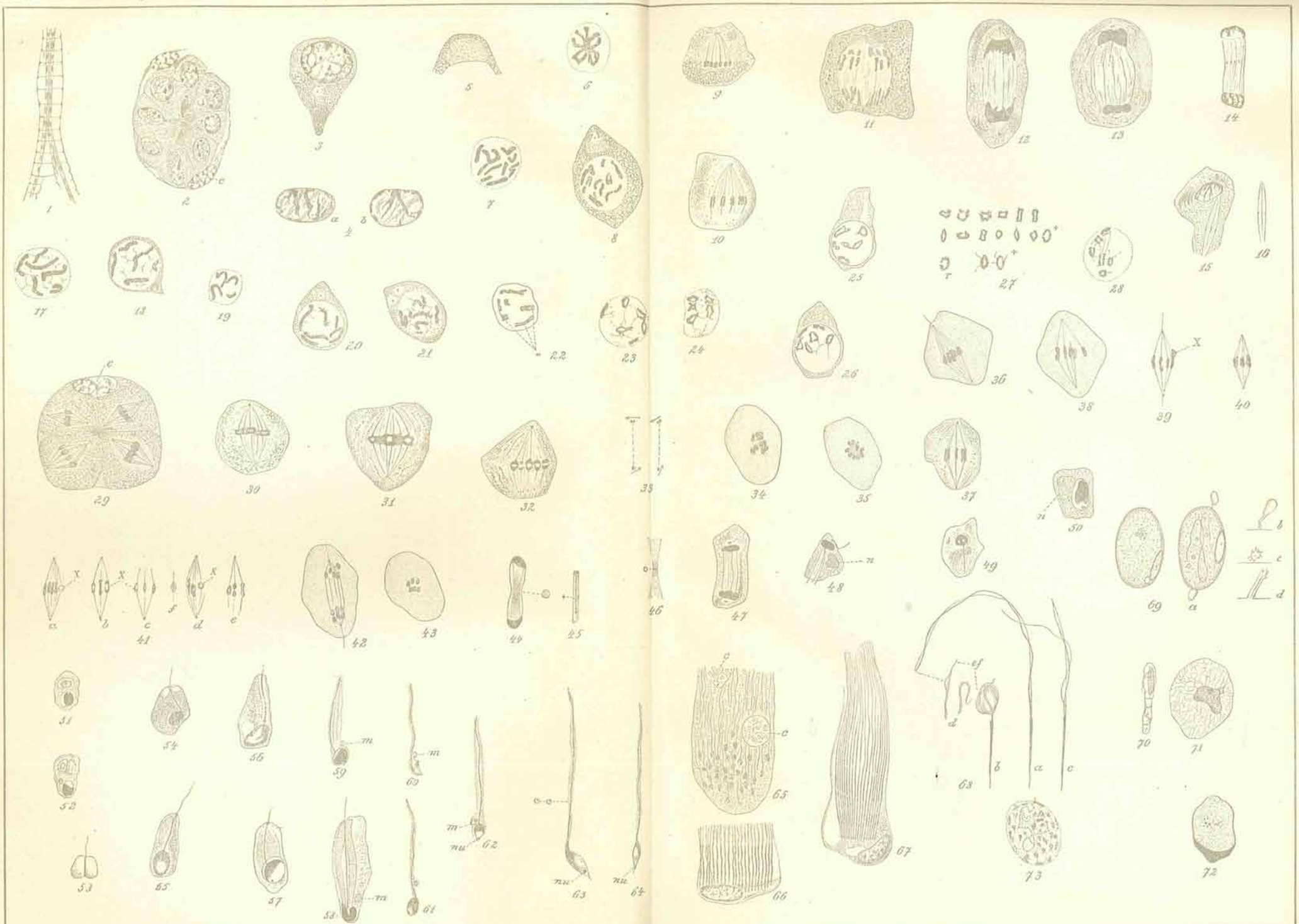


Autor. del.

Verlag von Alfred Hölder, k.u.k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

download unter www.biologiezentrum.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 13

Autor(en)/Author(s): Prowázek Stanislaus von Lanov

Artikel/Article: Spermatologische Studien. 197-236