

Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese beim Regenwurm (*Lumbricus terrestris* L., Müll.).

Von

Ph. Depdolla.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Marburg.)

Mit Tafel XXIX und einer Figur im Text.

Hiermit lege ich die Resultate einer Untersuchung vor, die sich zur Aufgabe gestellt hatte in erster Linie die Histogenese der Samenfäden und in zweiter die Bildung und Geschichte des Cytophors beim Regenwurm aufzuklären. Die Untersuchungen wurden im hiesigen Zoologischen Institut vom Herbst 1903 bis Ostern 1905 angestellt, und ich erfülle auch hier gern die angenehme Pflicht Herrn Professor Dr. KORSCHULT, auf dessen Anregung dieses Thema in Angriff genommen wurde, für sein Interesse und seine fördernde Teilnahme an meinen Arbeiten meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenfalls bin ich dem I. Assistenten des Instituts, Herrn Dr. C. TÖNNIGES, für freundliche Unterstützung zu Dank verpflichtet.

Literaturübersicht.

Die älteste hier zu erwähnende Arbeit ist die von E. HERING (1857): Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurms, da zuerst in ihr die wahre Natur der Samenblasen festgestellt und zuerst der Hoden des Regenwurms beschrieben wird. Die von HERING zitierten Autoren kannten den wahren Hoden des Regenwurms noch nicht, sondern suchten ihn entweder in den Samenblasen oder hielten diese für Hoden und Ovarien zugleich, daher besteht das Verdienst der HERINGSchen Arbeit in der Feststellung, daß die Hoden als vier eigne läppchenförmige Organe an den Dissepimenten des 10. und 11. Segments hängen, sowie, daß die Entwicklung der Samenelemente in den Samentaschen vor sich geht. Über diese Entwicklung selbst sagt er nichts. Über den Bau der Hoden schreibt er: »Sie erscheinen unter dem Mikroskop als eine von einer zarten Membran umgrenzte Zellenmasse, kompakt und kleinzellig an der Basis, nach dem freien Ende zu locker und aus brombeerförmigen Samenzellen bestehend.«

Die zeitlich nächste Untersuchung ist eine solche über die Spermatogenese. BLOOMFIELD (1880) geht auf die Umbildung der Samenzellen genauer ein und

stellt auch das Vorhandensein des Cytophors fest, der sich als Plasmaansammlung zwischen den sich teilenden Spermatogonien bildet. Seine Tafeln geben ein recht anschauliches Bild von der äußeren Entwicklung der Samenzellen, etwa so, wie man sie an frischem Material bei mäßigen Vergrößerungen verfolgen kann. Die Histogenese beschreibt er nur kurz, er erwähnt, daß sich am caudalen Ende der Zellen eine stark lichtbrechende Kappe von Plasma ansammelt, aus der der Schwanzfaden hervorwächst — jene »Kappe« habe ich als Ansammlung der Mitochondrien festgestellt. Die weitere Entwicklung der Spermatozoen beschreibt er einfach als Längsstreckung von Kopf und Schwanz. Er stellt als Resultate fest, daß der Kopf der Spermatozoen aus dem Kern und der Schwanz aus kernlosem Cytoplasma hervorgeht.

Nur der Vollständigkeit wegen erwähne ich, daß R. S. BERGH (1886) auch den Bau des Hodens beschreibt und Angaben über dessen Zellkerne macht. Ebenso wenig berührt die Dissertation von C. NEULAND: »Die Generationsorgane des Regenwurms« (Bonn 1886) meine nachfolgenden Ausführungen. Auch HESSE (1894) beschäftigt sich mit der Histologie des Hodens, ohne auf die Spermatogenese einzugehen. Interessant ist, daß er die Wanderung der von den Hoden sich abtrennenden Cytophore in die Samenblasen als durch amöboide Bewegungen geschehend erklärt und mit einigen Figuren illustriert.

Gleichzeitig gibt FOOT (1894), gelegentlich ihrer Untersuchungen an den Eiern von *Allolobophora foetida*, die Abbildung eines Samenfadens, der ganz vollständig das Spitzenstück, den Kopf, das Mittelstück mit seinen zwei Körnern und den Schwanz zeigt. In dieser Arbeit, sowie später 1897 und mit STROBEL 1900 weist FOOT die Entstehung des Centrosomas in der Eifurchung aus dem Mittelstück des Samenfadens nach.

E. BALLOWITZ gibt 1894 eine genaue Beschreibung des Regenwurmspermiums, er stellt das Spitzenstück fest, dessen »Grenzpunkt« gegen den Kopf und das »Verbindungsstück«, das sich bei Maceration mit dem Schwanz zusammen vom Kopfe ablöst. Der Schwanz besteht nach ihm aus mehreren Fibrillen und einer plasmatischen Umhüllung.

Die nächste Arbeit ist von den vorhandenen die wichtigste, es ist die Untersuchung von CALKINS (1894, vorläufige Mitteilung und 1895), die als neueste und sehr gründliche Bearbeitung der Regenwurmspermatogenese als Grundlage für meine eigne Untersuchung vor allem in Betracht kommt. CALKINS stellt zuerst die Bildung des Cytophors fest, den er, wenigstens in den Jugendstadien, als »vielkernige Zelle« auffaßt, während BLOOMFIELD ihn aus einer einzigen abgelösten Hodenzelle entstehen läßt. Dann beschreibt er die Reifungsstadien und die Chromatinreduktion der Samenzellen, auf die ich hier nicht weiter eingehen habe. Die letzte Reifungsteilung liefert den Spermatidenkern, der nur die Hälfte des in den Spermatogonien enthaltenen Chromatins enthält. Der verdichtete Spermatidenkern liefert durch Längsstreckung den Kopf des Spermatozoons. Caudal dem Kern aufgelagert liegt die »Archoplasmamasse«, die später das Mittelstück liefert. Aus dem Cytoplasma wächst der Schwanzfaden hervor. Das Archoplasma ist ein dauernder Bestandteil der Zellen und CALKINS beschreibt sein Verhalten während der jüngeren Stadien ausführlich, es ist auffällig, daß er es in den Mitosen nie abgebildet hat. Da nach FOOT (1894) das Mittelstück der Samenfasen von *Allolobophora foetida* die Spindelcentren in der Furchungsspindel der Eier liefert, und das Archoplasma der Samenzellen ins Mittelstück eingeht, sieht es CALKINS an als »sperm center«, also wohl als den Körper, den wir heute Centalkorn,

Centralkörper, Centrosoma nennen. Er läßt aber aus dem Archoplasma, auch unter ziemlich starker Beteiligung seiner Masse, die Zugfasern der Mitosen hervorgehen. Letzteres ist mir unwahrscheinlich, und ich kann die dafür von CALKINS gegebenen Bilder nicht verstehen, da es mir gelungen ist, das Archoplasma als den Mitochondrienkörper festzustellen, der in der Zellteilung sich zu Körnerfäden und einzelnen Körnern auflöst und, ohne sich an der Bildung der Kernspindel zu beteiligen, sich in eigier Weise auf die Tochterzellen verteilt. CALKINS bespricht dann noch ausführlich die Einwirkung der fixierenden und färbenden Agentien auf das Archoplasma, die recht verschieden auftreten und erst heute verständlich werden, nachdem wir durch verschiedene Autoren, ich nenne hier vor allen BENDA (1903, dort auch Literatur), über das Verhalten der Mitochondrien und die Technik ihrer Darstellung aufgeklärt worden sind. Öfters aber sind auch die verschiedenen Dichtezustände, Körnelungen, Reduktionen auf ein kleines Korn usw., die CALKINS nur der Wirkung seiner Agentien zuschreibt, verschiedene Zustände des Mitochondrienkörpers, oder auch Darstellungen allein der Centralkörner.

Die Beschreibung des Archoplasmas veranlaßt CALKINS dann noch zu einer ausführlichen Besprechung der als »Nebenkern« in den Samenzellen benannten verschiedenen Gebilde, über die ein Bericht an dieser Stelle wohl nicht mehr nötig ist.

Die nächste hier in Betracht kommende Arbeit ist die von R. v. ERLANGER (1896). v. ERLANGER gibt an, daß der Hoden, dessen äußere Gestalt er zunächst beschreibt, eine große Anzahl von »Follikeln« enthält, deren jeder aus mehreren kleineren besteht. Er bestätigt die von CALKINS ausgesprochene Ansicht, daß die Zellen in gemeinschaftlichen Verbänden (also Cytophoren) den Hoden verlassen. Ferner stellt er in den Samenmutterzellen einen »Nebenkern« fest, der gewöhnlich kalotten- oder kugelförmig ist und aus netzig verbundenen Körnchen besteht. Er sieht im Nebenkern auch noch ein Körnchen liegen, das sich in den Mitosen an den Spindelenden wiederfindet, und das er als Centrosoma ansieht. In einem Nachtrage zu diesem Aufsatz (1896) gibt er noch an, daß die Elemente des von ihm als Nebenkern bezeichneten Gebildes auch während der Mitosen als Körnchen nachweisbar sind, aber mit Spindelfasern oder Strahlen (im Gegensatz zu der Ansicht von CALKINS) nichts zu tun haben. Es scheint mir sicher, daß sein »Nebenkern« der von mir zu beschreibende Mitochondrienkörper ist, und ich lege besonders auch Wert darauf, daß, nach v. ERLANGERS Beobachtung, der »Nebenkern« sich in den Teilungsstadien ganz wie ich es für den Mitochondrienkörper beobachtet habe, in Körnchen auflöst.

Am Schluß dieses Nachtrages spricht v. ERLANGER die Ansicht aus, die Zellen eines »Hodenfollikels« möchten in den Samenblasen ihren Zusammenhang nicht bewahren. Seine als Hodenfollikel bezeichneten Gebilde können nur als »Cytophore« gedeutet werden, so ist es unverständlich, wie er, auch bei seiner nur flüchtigen Untersuchung der weiteren Samenentwicklung zu dieser Ansicht kommen konnte¹, die im Gegensatz zu der aller andern Arbeiten und vor allem zu den Tatsachen steht, denn die Cytophore dienen gerade als Träger und Ernährer der Samenzellen während ihrer Umbildung in den Samenblasen

¹ Allerdings findet man bei Schnitten durch den Hoden am Rande einzelne, scheinbar isolierte Zellen liegen, die sich von den Cytophoren losgelöst haben. Da aber am Rande des Hodens die Zellen etwas locker an den Cytophoren hängen, kann es leicht geschehen, daß sie sich bei der Präparation lösen.

v. ERLANGERS Arbeit enthält eine Menge wertvoller Beobachtungen, und es ist zu bedauern, daß er sie nicht weiter geführt hat.

FOOT (1898) bespricht in ihrer Arbeit über die Kokons und Eier von *Allolobophora foetida* auch die Spermatozoen dieses Wurms, und beschreibt auch Riesenspermatozoen: »giant spermatozoa«. Die Textfigur, S. 496, die sie dazu gibt, läßt außer dem Spitzenstück keine Differenzierung an den merkwürdigen Samenfäden erkennen, deren Länge die der normalen »2 $\frac{1}{2}$ mal übertrifft«¹. Ich selbst habe viele Strichpräparate von reifen Spermatozoen von *Lumbricus terrestris* L. hergestellt, indem ich den Inhalt der Receptacula seminis verwendete, aber bei genauer Durchsicht dieser Präparate sind mir Riesenformen von Spermien nie zu Gesicht gekommen. Nun wäre es deshalb noch nicht ausgeschlossen, daß speziell *Allolobophora foetida* Riesenspermatozoen besäße, obwohl es dann auffallend sein müßte, daß solche »giant spermatozoa« den nahe verwandten Arten fehlen. Aber die Abbildung FOOTS, sowie ihr Bericht über die vorgefundenen Riesenspermien können mich nicht völlig von dem an sich nicht unwahrscheinlichen Vorkommen solcher Formen überzeugen. Denn es liegt die Vermutung nahe, daß die von FOOT beschriebenen »giant spermatozoa« aus normalen Spermien durch Veränderungen entstanden sind, die sie im Eikokon erlitten haben; FOOT entnahm nämlich die von ihr untersuchten Samenfäden dem Eikokon und sagt selbst (S. 495), daß »the full grown spermatozoa taken from the freshly deposited cocoon were about 2 $\frac{1}{2}$ times the length of those in the immature cocoon«. Dadurch deutet FOOT selbst an, daß die Spermatozoen im Kokon Veränderungen erleiden. Von normal gebildeten Riesenspermatozoen müßte man auch eine distinkte Färbbarkeit erwarten, aber nach FOOT verhalten sich die von ihr beschriebenen Riesenformen gegen Färbungen sehr verschieden. Bei einigen Exemplaren war gar keine Differenzierung zu erhalten, bei andern stellte sich nur der Kopf dar, und zwar allein stark vergrößert, und endlich fanden sich auch Exemplare, die deutlich Spieß, Kopf und Schwanz zeigten. Die größte Zahl dieser »spermatozoa of abnormal growth«, die auch noch erheblich an Größe wechseln, fand sich in den Kokons mit befruchteten Eiern.

Nach diesen Befunden scheint es mir wenig ersichtlich, weshalb FOOT sie mit dem »giant spermatozoa of authors« vergleichen kann, aber sie sagt selbst, »though in this case they appear to be merely hypertrophied spermatozoa« und deutet in einer Fußnote an, daß diese Formen wohl »degeneriert«, also darf man vielleicht sagen: maceriert sind².

Noch einmal beschäftigt sich FOOT, zusammen mit STROBELL (1902) mit den Spermatozoen von *Allolobophora foetida*. Die Photogramme zeigen dieselben Spermatozoenformen, die ich bei *Lumbricus* gesehen habe. Es kommt FOOT und STROBELL hier vor allem darauf an, die Natur der drei Körner des Samenfadens zu erörtern: des Basalkornes am Spitzenstück, des Kornes zwischen Kopf und Mittelstück und des Kornes, das sie am caudalen Ende des Mittelstückes

¹ Nach FOOTS Abbildung, S. 496, aber nur 1 $\frac{1}{2}$ mal.

² Beim Abschluß meiner Arbeit geht mir durch die Güte des Herrn Prof. BUGNION seine und POPOFFS Veröffentlichung »Sur la spermatogénèse du *Lombric*« (1905) zu. In dieser erwähnen die Autoren, daß sie Regenwurmspermien von 40 und von 80 μ Länge gefunden haben. Ich lasse meine obigen Ausführungen trotzdem stehen, weil BUGNION und POPOFF nur die normalen (80 μ langen) Spermien beschrieben, und weil mir beim Studium meiner Präparate nirgends andre als normale Formen begegnet sind, deren Maße aber mit den von BUGNION und POPOFF angegebenen übereinstimmen.

beobachtet haben. Sie sehen alle drei Körner als centrosomatisch an, womit ich mich nach meinen Befunden, wie unten dargelegt werden wird, nicht einverstanden erklären kann. Centrosomatisch ist von diesen drei Körnern nur das Endkorn des Mittelstücks, während ich die beiden am Kopf befindlichen Körner als Chromatinverdichtungen ansehe.

Schließlich veröffentlichten FOOT und STROBELL 1903 ihre Untersuchungen über die Bildung der ersten Furchungsspindel im Ei von *Allolobophora foetida*. Für meine Arbeit ist unter ihren Angaben diejenige wichtig, daß sich an der Bildung des Asters gleich zuerst das distale Centalkorn des Samenfadens beteiligt, und zwar, indem es im Ei in derselben Größe aus dem Mittelstück austritt, in der es (soweit ich meine Zeichnungen mit den Photographien FOOT und STROBELLS vergleichen konnte) nach meinen Befunden in das Mittelstück eingegangen ist.

Vor kurzem erschienen dann noch die Untersuchungen von BUGNION und POPOFF (1905). Da die beiden Autoren auf die Histogenese nicht näher eingehen, darf ich hier auf meine Auseinandersetzungen mit ihren Angaben verweisen, die ich weiter unten, vor allem im Abschnitt B unternommen habe¹.

Aus dem gleichen Grunde erfährt auch die Arbeit von SHINKISHI HATAI (1900) erst unten eingehendere Berücksichtigung.

Ich gehe nunmehr dazu über, die Resultate meiner eignen Untersuchungen darzustellen.

A. Die Ausbildung der Spermatozoen.

Material und Methoden.

Zur Herstellung meiner Präparate verwendete ich fast nur den großen Regenwurm *Lumbricus terrestris* L., Müll.². Präparate, die von Exemplaren der Gattung *Allolobophora* erhalten waren, habe ich ebenfalls durchgesehen und konnte feststellen, daß Struktur und Genese der Samenfäden bei den beiden nahestehenden Gattungen übereinstimmen. Auch die Samenfäden der limnicolen Oligochäten scheinen denen der Regenwürmer in Struktur und Histogenese sehr ähnlich zu sein, so weit sich darüber nach den Abbildungen entscheiden läßt, die VEJDOVSKÝ (1884) und SHINKISHI HATAI (1900), ersterer von der Struktur und letzterer von der Genese der Samenfäden von Limnicolen gegeben haben.

¹ Herr Prof. BUGNION hatte die Güte, mir auch einen Abdruck seiner zweiten Veröffentlichung (1905²) zuzustellen; ich muß aber leider darauf verzichten, auf diese Arbeit näher einzugehen, da dann zu ausgedehnte Einschreibungen bei der Korrektur erforderlich wären. Soweit die erste Veröffentlichung (1905¹) die wichtigen Resultate bringt, habe ich sie auch schon vor Abschluß meiner Arbeit im Text berücksichtigen können.

² Ich bestimmte ihn nach BEDDARD (1895) als *Lumbricus herculeus* Sav. (S. 724), nenne ihn aber nach MICHAELSEN (1900, S. 511) *Lumbricus terrestris* L., Müll.

Wie CALKINS (1895), so konservierte auch ich zunächst die ganzen Geschlechtssegmente und dann die ganzen herauspräparierten Samenblasen, es erwies sich aber bald als günstiger die in den Samenblasen sehr dicht zusammengedrängten Elemente zu isolieren, und ich erreichte dies dadurch, daß ich die herauspräparierten Samenblasen in der Konservierungsflüssigkeit zerriß und zerdrückte, so daß die Flocken ihres Inhalts in der Flüssigkeit umherschwammen. Diese Flocken wurden dann weiter behandelt, in der üblichen Weise in Paraffin eingebettet und geschnitten. Ich erhielt so die klarsten und besten Bilder, da nicht nur die Fixierungsagentien die isolierten Elemente ungehindert und schnell beeinflussen konnten, sondern auch die Zellen an den freiliegenden Cytophoren in allen Einzelheiten sehr klar zu erkennen waren. Strichpräparate stellte ich in der üblichen Weise her, indem ich den Inhalt der Samenblasen und der Receptacula seminis mit einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung und mit dem konservierenden Agens auf dem Objektträger verrieb und dann die Präparate auf dem Paraffinofen eintrocknen ließ. Sie dienten mir, mit Eisenhämatoxylin gefärbt, nur vorübergehend zur Untersuchung der gestreckten Spermatiden und der Spermatozoen, meine endgültigen Resultate habe ich alle durch Schnittpräparate gefunden. Die Dicke der Schnitte betrug 3—4 μ .

Von Konservierungsflüssigkeiten benutzte ich zuerst das HERMANNsche und das ZENKERSche Gemisch, auch Sublimat mit Essigsäure und Alkohol, bis ich zur Untersuchung der Mitochondrien die von BENDA (1903) angegebene schwach essigsäure Chromosmiumsäure mit Nachbehandlung anwendete. Diese letzte Methode gab mir die besten und zur Untersuchung der Genese des Mittelstücks allein brauchbaren Präparate, so daß meine Zeichnungen fast ausschließlich nach Präparaten angefertigt sind, die nach BENDAS Angaben hergestellt worden waren. Nicht nur das Studium der Mitochondrien und der Centalkörner war allein mit Hilfe dieser Methode möglich, sondern das Verfahren stellte auch alle andern Zellteile am besten dar.

Zur Färbung diente mir während der ersten Hälfte meiner Untersuchungen ausschließlich das gebräuchliche Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, weil es mir aber nicht möglich war mit ihm die Entstehung des Mittelstücks zu verfolgen, ging ich zu Gentianaviolett über und endlich zu BENDAS Mitochondrienfärbung mit Eisenbeize, sulfalizarinsäurem Natrium und Kristallviolett, mit deren Hilfe es mir in sehr befriedigender Weise gelang, die Centalkörner und die Mitochondrien und einige Male auch das Sphärenbläschen darzustellen.

Versuche mit Thionin ergaben nur reine Chromatinfärbungen, wie denn gegen fast alle Farbstoffe das Cytoplasma der Spermatiden sich mit seinen Mitochondrien und Centrosomen ganz ablehnend verhielt, so daß ich Präparate besitze, auf denen nur die Kerne dargestellt sind, umgeben von dem ganz undifferenzierten Plasma.

Indem ich nunmehr mit der Darstellung meiner eignen Befunde beginne, weise ich zur besseren Verständigung darauf hin, daß ich mich in der Nomenklatur an die von KORSCHULT und HEIDER (1902) in ihrem Lehrbuch gewählte halten werde, da sie leicht verständlich und vor allem allgemein anwendbar ist.

I. Die Spermatozoen.

Ich beginne meine Darstellung der Histogenese mit der Beschreibung der reifen Spermatozoen; indem ich die Resultate meiner nachfolgenden Darstellung kurz vorweg nehme, gebe ich dabei immer die Genese der einzelnen Teile an¹.

Die Spermatozoen der Regenwürmer sind lange, sehr dünne Samenfäden mit cylindrischem Kopf und ziemlich langem Schwanz, der den Kopf fast dreimal an Länge übertrifft. Bei der Beobachtung in physiologischer Kochsalzlösung erkennt man das Spitzenstück kaum, der Kopf ist am deutlichsten und trägt am hinteren Ende einen kurzen Abschnitt starker Lichtbrechung: das Mittelstück. Schon BLOOMFIELD sah dieses stark lichtbrechende Stück in den Spermatiden. Der Kopf ist wenig oder gar nicht beweglich, der Schwanz schlängelt ziemlich lebhaft. Frisch mit Gentianaviolett gefärbt und so gemessen, ergaben sich folgende Maße, die mit den an konservierten und gefärbten Exemplaren gewonnenen übereinstimmen. Die Spermatozoen besitzen eine Länge von 72 μ , von der etwa 48—50 μ auf den Schwanz, 23 auf den Kopf mit Spitzenstück und Mittelstück entfallen. Die Dicke des Kopfes beträgt etwa 0,6 μ , das ebenso dicke Mittelstück ist 2 μ lang, das lange, spitze, kegelförmige Perforatorium etwa 3 μ . BUGNION und POPOFF (1905) geben für »*Lumbricus agricola*« fast genau dieselben Maße².

¹ Ich übernehme diesen Abschnitt über die reifen Spermatozoen mit mehreren Veränderungen und Erweiterungen aus meiner Mitteilung im »Zoolog. Anzeiger« Bd. XXVII, Nr. 16/17. 1905: Untersuchungen über die Spermatogenese von *Lumbricus terrestris*.

² Ich habe stets nur eine Größe der Samenfäden gefunden, nicht noch eine Riesenform mit 40 μ langem Kopf, wie sie BUGNION und POPOFF erwähnen (1905¹, S. 414 und 1905², S. 390).

Die verschiedenen Färbungen ergaben ein ziemlich gleichmäßiges Bild der Samenfäden¹. Das Spitzenstück bleibt am hellsten, es ist als langgestreckter Kegel dem Kopf vorn aufgesetzt; sein hinteres Drittel ist immer etwas heller gefärbt, als die vordere Spitze, doch noch dunkel umzogen, so daß man den basalen helleren Teil als das Innere eines Bläschens ansehen möchte, was sehr wohl die Ableitung des Spitzenstücks aus dem Sphärenbläschen unterstützen kann, der vordere dunklere Teil des Spießes wäre dann als Verdichtung der Sphärenwandung anzusehen, die erforderlich ist, um die Bohrfunktion möglich zu machen. Das Spitzenstück geht wahrscheinlich aus der Sphäre und nicht einfach aus dem Cytoplasma hervor, wie CALKINS meinte; leider ist die Umwandlung der Sphäre, wie ich weiter unten erwähnen werde, schwer oder kaum zu verfolgen.

Auf seiner Tafel gibt CALKINS das Spitzenstück zu kurz an, während FOOT es in ihren Veröffentlichungen von 1894 schon richtig darstellt.

Der Kopf besitzt an der Grenze gegen das Spitzenstück ein dunkler tingiertes Korn, das nach vorn scharf umgrenzt ist, nach hinten aber allmählich in die chromatische Masse übergeht. Weiter unten werde ich nachweisen, daß dieses Basalkorn (Grenzpunkt, BALLOWITZ 1894) aus Chromatin und nicht, wie FOOT und STROBELL (1902) angeben, aus centrosomatischer Substanz besteht.

Der Kopf, der, wie schon BLOOMFIELD feststellte, aus dem Kern entsteht, ist gleichmäßig dunkel gefärbt und hält jede Kernfarbe mit größter Zähigkeit fest, er stellt einen 18—19 μ langen, 0,6 μ dicken, also recht dünnen Faden dar. Ob er noch eine Umkleidung von Cytoplasma besitzt, ist nicht festzustellen, aber auf ihre Existenz kann man wohl daraus schließen, daß an den fast ausgewachsenen Spermatiden noch ein feiner Saum von Plasma um den Kern sichtbar bleibt, wie er bei den jüngeren Spermatiden von 15—16 μ Kopflänge (Fig. 18) in noch größerer Breite vorhanden ist. »Schon aus theoretischen Gründen«, schreiben KORSCHOLT u. HEIDER (1902, S. 408) »muß es als wahrscheinlich angesehen werden, daß der größtenteils aus dem Zellkern hervorgegangene Spermatozoenkopf noch von einer, wenn auch nur sehr dünnen Protoplasmaschicht umgeben sein muß.« Meine Beobachtung an der fast ausgewachsenen Spermatide dürfte diese Folgerung bestätigen.

Gegen das Mittelstück ist der Kopf auch, wie gegen das Spitzen-

¹ Vergleiche hierzu und zum folgenden die Fig. 17—20 auf Taf. XXIX.

stück, mit einem dunkler gefärbten, aber nie so distinkt wie das Basalkorn, auftretenden Korn abgegrenzt. Da auch dieses unscharf gegen das Chromatin abgegrenzt ist und darin allmählich übergeht, anderseits aber, wie aus der Genese folgt, nicht centrosomatisch sein kann, fasse ich es auf als eine Chromatinverdichtung des Kopfes gegen das Mittelstück. Vielleicht ist an seiner Bildung auch der gleich zu besprechende Mitochondrienmantel beteiligt, der das Mittelstück umhüllt und, wie es scheint, etwas auf den Kopf übergreift.

Das $2\ \mu$ lange Mittelstück erscheint auf den Präparaten, die stärker tingiert sind, fast ganz homogen und oft dunkler gefärbt als der Kopf (Fig. 20). Es ist dabei dann auch um ein geringes dicker, als der Kopf. Bei schwächerer Färbung (Fig. 19) zeigt es am Ende, an der Basis des Schwanzes, ein noch dunkles Korn und gleichzeitig ist es auch ein wenig dünner als der Kopf, wenn auch nicht so dünn, wie es FOOT bei *Allolobophora* 1894 und 1897 abbildet. Nach meiner Feststellung besteht das Mittelstück zum größeren Teil aus dem stäbchenförmigen, bis auf mehr als $1\ \mu$ Länge ausgewachsenen proximalen und aus dem klein gebliebenen distalen Centralkorn, das mit dem proximalen zu dem Centrankörper des Mittelstücks verwächst. Das proximale Centralkorn scheint an Spermatozoen eine etwas geringere Färbbarkeit zu besitzen. Um den Centrankörper des Mittelstücks, nämlich um die zu einem Stab verschmolzenen Centrankörner, bildet die Mitochondrienmasse der Samenzellen eine eng anschließende, strukturlöse Hülle von beträchtlicher Färbbarkeit (Schema Fig. 25). Die Bilder, die FOOT (1894 und 1898) vom Mittelstück gibt, auf denen es als dünnes Stäbchen mit einem vorderen und einem hinteren Korn erscheint, erhielt ich nur bei solchen Konservierungen, die die Mitochondrien nicht korrekt fixierten, sondern wahrscheinlich durch Quellung ganz unsichtbar machten. CALKINS bildet dagegen das Mittelstück ebenso wie auch BALLOWITZ geradeso ab, wie ich es gesehen habe.

Der Schwanzfaden ist $48\text{--}50\ \mu$ lang und sehr dünn, auf Präparaten oft kaum sichtbar und meist nur schwach gefärbt. Eine fibrilläre Struktur, wie sie BALLOWITZ (1894) an ihm feststellte, konnte ich nicht erkennen. Wohl aber ist mir aufgefallen, daß er auf stärker gefärbten Präparaten etwas dicker erscheint, als auf schwächer gefärbten. Diese Tatsache stimmt mit dem Befunde BALLOWITZ' überein, der am Schwanzfaden einen fibrillären Achsenfaden und eine plasmatische Hülle feststellte; ist die plasmatische Hülle einmal wirklich mitgefärbt, was selten vorzukommen scheint, dann erscheint der

Schwanz dicker als gewöhnlich, wo nur der Achsenfaden tingiert ist.

Der Schwanzfaden entwächst den ganz jungen Spermatiden gleich nach der Reduktionsteilung von der Stelle aus, an der das distale Centrakorn der Zellwand anliegt (Fig. 1).

Die Samenfäden des Regenwurmes sind also recht einfach gebaut; ihre Histogenese bietet aber doch eine Reihe interessanter Punkte.

Ich stelle die Histogenese nach den einzelnen Zellbestandteilen gesondert dar.

II. Die Histogenese der Spermatozoen.

1. Der Kern.

Bei der letzten Teilung der Samenzellen liegt das Chromatin in stark gefärbten Chromosomen so dicht zusammen, daß eine Unterscheidung seiner Komponenten mir nie möglich war, ich definiere die betreffenden Mitosen, die ich in Fig. 23 dargestellt habe, als die letzten, also die der Reifungsteilung nur, indem ich die Beschaffenheit des Cytophorplasmas, die Zahl und endlich die Größe der sich teilenden Zellen in Betracht ziehe. Gleich nach der Teilung findet man die Kerne, wie sie (Fig. 1) beginnen, sich aus Tochterplatten in die dann folgenden Ruhekerne umzuwandeln. Noch scheinen in Fig. 1 die Chromosomen der Mitose erhalten zu sein. Die beiden folgenden Fig. 2 und 3 zeigen die Kerne im Ruhestadium, auf dem das Chromatin in kleineren Teilchen im Kern fast gleichmäßig verteilt ist, in Fig. 2 ist auch der stark färbbare Nucleolus dargestellt, der in Fig. 3 wieder fehlt. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich das Chromatin an der Kernmembran mehr angehäuft als im Kerninnern. Ganz ähnlich beschreiben MEVES (1899) für die Spermatiden des Meerschweinchens und NUSBAUM (1900) für die von *Helix lutescens* die Struktur des jungen Spermatidenkerns, auch dort ist ein Nucleolus vorhanden und das Chromatin bevorzugt zeitweise die periphere Lage.

Die erste Veränderung, die sich bei der nun beginnenden Histogenese in der Struktur des Kerns zeigt, besteht in der Verdichtung der färbbaren Substanz. Sie geschieht dadurch, daß die kleinen Chromatinpartikel zusammentreten und, wie in Fig. 3—5 zu sehen ist, durch Vereinigung größere Brocken bilden. Bei diesem Kondensationsvorgang verschwindet der Nucleolus (Fig. 3). Dann rücken die großen, an Zahl wenigen Chromatinbrocken ins Innere des Kerns zusammen

(Fig. 5), so daß die Kernmembran überall nur vom Kernsaft (oder von der achromatischen Substanz) berührt wird. Ebenso beschreibt FLEMMING das Zusammenrücken der Chromatinteile ins Kerninnere bei den Spermatiden von *Salamandra* (1888).

Die im Centrum oder auf der einen Seite des Kernes exzentrisch gelegenen Chromatinbrocken rücken immer näher aneinander, so daß allmählich alle Zwischenräume zwischen ihnen verschwinden und endlich schließt sich das Chromatin zu einem außerordentlich stark färbaren Körper zusammen, der stets eine glatte Oberfläche besitzt, und zuweilen kugelförmig, meist schon etwas birnförmig gestaltet ist (Fig. 5a). Im Innern dieses Chromatinkörpers erkennt man gelegentlich noch eine oder mehrere Vacuolen, oder auch stärker tingierte Körner, die man wohl nur als Anzeichen der fortschreitenden Verdichtung deuten kann, denn sie verschwinden sehr bald und von Körnchen, die etwa nucleolenähnlich sein könnten, ist auch später bei der unten zu besprechenden Chromatinauflockerung nichts zu erkennen.

Das bisher besprochene Stadium des Kernes, auf dem er sich im Ruhezustand und dann in der Verdichtung des Chromatins befindet, nenne ich Stadium I. Von da ab, wo seine völlige Verdichtung stattgefunden hat, rechne ich sein Stadium II, das also mit Fig. 5a beginnt. Auf diesem Stadium II fängt der Kern an zu wachsen und er besitzt dabei eine außerordentlich intensive Färbbarkeit. Man kann Präparate so weit entfärben, daß vom Cytoplasma nichts mehr zu erkennen ist, immer noch behält der Kern seine dunkle Farbe, namentlich wirken Eisenhämatoxylin und Kristallviolett sehr stark auf ihn ein. Diese auffallende Färbbarkeit führte mich lange Zeit irre, indem ich Bilder erhielt, auf denen nur der Kern und ohne Zusammenhang mit ihm der weit ab liegende Mitochondrienhaufen, oder auch der »Außenkörper« zu sehen war; diese Bilder genetisch zu ordnen gelang ganz und gar nicht. Aber auch auf gut gefärbten Präparaten fallen einem zuerst diese Kerne in die Augen und man muß sich hüten, nach ihrer Färbung die Beschaffenheit eines Präparates zu beurteilen.

Die Kerne besitzen bei Beginn des Stadiums II einen Durchmesser von etwa $2,3\mu$ und sind meist schon stumpf birnförmig, die Spitze dem Schwanzfaden zugekehrt (Fig. 6). Diese Birnengestalt behält der Kern nicht lange, sie geht durch Längsstreckung auch des vorderen Kernendes und der Kernmitte bald in die Gestalt eines cylindrischen Stabes mit ellipsoidisch gerundeten Enden über. Durch

weiteres Wachstum, das fast nur auf Kosten seines Querdurchmessers geschieht, erreicht der Kern eine Länge von etwa 7—8 μ (Fig. 8).

Auf dem ganzen Stadium II ist er von einer Kernsaftvacuole umgeben (Fig. 5—9), wie sie auch für *Salamandra* von MEVES (1897) und vorher von FLEMMING (1888) beschrieben worden ist.

Die Kernmembran ist deutlich zu erkennen und liegt bald weiter, bald weniger weit vom Chromatinstab entfernt, meist ist sie aber am caudalen Ende am deutlichsten und fällt hier auch am ersten auf, da hier die Vacuole die Centralkörner und den Mitochondrienkörper vom Chromatin trennt. Nicht immer erscheint sie so scharf, wie ich sie in meinen Figuren gezeichnet habe, sondern oft etwas verwaschen oder verwischt.

Das Auftreten einer äußeren Kernsaftvacuole wird öfters beschrieben. Ich führe hier die Untersuchungen von MEVES (1897), HERMANN (1897) und NUSBAUM (1900) an. MEVES beschreibt für *Salamandra maculosa* eine Abhebung der Kernmembran von dem »durch Balkenbildung« verdichteten Chromatin. Die Kernmembran umgibt dann scheidenartig (FLEMMING, 1888) den jungen Kopf, relativ weit von ihm abgerückt; zunächst steht sie mit dem Chromatin noch durch Lininfäden in Verbindung, die sich später auflösen. Solche Fäden, das will ich hier einfügen, treten bei *Lumbricus* nicht auf.

Ob die helle Schicht, die zwischen Kernmembran und Chromatin liegt, nur Kernsaft ist, oder auch achromatische Kernsubstanz enthält, läßt FLEMMING (1888) zweifelhaft, MEVES hält sie für Kernsaft, der infolge der Verdichtung des Chromatins nach außen entweichen mußte. Dieser Ansicht möchte ich mich auch für *Lumbricus* anschließen, weil sie die unten zu besprechende Chromatinauflockerung erklärlicher macht.

HERMANN (1897) und NUSBAUM (1900) führen für die Spermatiden der Selachier und der *Helix lutescens* den Austritt des Kernsaftes durch Verdichtung des Chromatins an, wodurch eine periphere Vacuole entsteht. Bei *Lumbricus* bildet auch CALKINS (1895) schon diese Vacuole ab, auf Taf. XVII Fig. 6, Taf. XVIII Fig. 33 und Taf. XIX Fig. 35, er bespricht sie aber nicht weiter.

Am vorderen, abgerundeten Ende der Kernsaftvacuole befindet sich auf diesem Stadium eine Bildung, die vielleicht mit der Entstehung des Spitzenstücks in Beziehung steht. Es ist dies anscheinend eine Verdickung der Kernmembran auf mehr als das Doppelte, verbunden mit einer etwas stärkeren Färbbarkeit (Fig. 5a—7a). Sie erstreckt sich über fast den ganzen vorderen gerundeten Teil der Kern-

membran und erscheint bei Behandlung der Schnitte mit Gentianaviolett und mit Eisenalizarin, denselben Reagentien, die auch das Sphärenbläschen sichtbar machten. Die Vermutung, daß diese Platte — als solche muß man sich die Verdickung denken — die Berührungsfläche des Sphärenbläschens mit der Kernmembran ist, liegt nahe, aber ich kann sie nicht als gesichert annehmen, da die Verdickung der Membran in größerer Erstreckung gefunden wird, als die Berührung der Kernmembran mit dem Sphärenbläschen (Fig. 5a). Es ist aber darauf hinzuweisen, daß an derselben Stelle später eine Verdichtung des Chromatins an der inneren Membranseite auftritt.

Stadium II des Kernes geht jetzt seinem Ende entgegen und bereitet sich vor auf den Übergang zu Stadium III. Dieser Übergang zeigt sich darin, daß das bis dahin fest zusammengeballte Chromatin anfängt lockerer zu werden. Seine tief dunkle Färbung nimmt etwas ab und man erkennt, selbst bei stärkerer Tinktion der Schnitte, daß das Chromatin in einzelne kleine Teilstückchen zerfällt, zwischen welchen sehr feine helle Zwischenräume sichtbar sind. Diese Auflockerung nimmt ihren Anfang meist am einen Ende des Kernes. Fig. 9 zeigt einen gleichmäßig aufgelockerten Kern. Die dann folgenden Bilder (Fig. 10—11) zeigen die Spermatidenkerne auf dem Stadium III.

CALKINS bildet auf Taf. XIX, Fig. 36 ein paar Zellen mit aufgelockerten Kernen ab, deren körnige Struktur er der angewandten Chromsäurekonservierung zuschreibt. Für meine Untersuchung bin ich aber vor Täuschung durch Reagentienwirkung sicher, weil die Aufhellung der Kerne und die dann folgende feine Verteilung des Chromatins bei Anwendung aller Konservierungen zu beobachten ist (vgl. Fig. 11 und 12). Fig. 10—11 zeigen sehr instruktiv die Veränderungen am Kern, die er beim Übergang vom II. auf das III. Stadium durchgemacht hat. Er ist etwas mehr in die Länge gewachsen und erheblich blasser gefärbt als vorher, ja seine Färbbarkeit nimmt auf Stadium III noch immer mehr ab. Zuerst rührt die schwache Färbung von der sehr feinen, aber keineswegs homogenen Chromatinverteilung her. Die Chromatinstückchen sind sehr klein, kaum erkennbar und liegen bald gleichmäßig, bald in unregelmäßig auftretenden Gruppierungen, zu Halbkreisen, Ringen u. a. verteilt, im Kern. Beim Vergleich von Fig. 10 mit Fig. 9 fällt aber ganz besonders auf, daß die bis dahin so charakteristische Kernsaftvacuole, die das Chromatin umschloß, vollkommen fehlt. Denn es hat hier nicht nur eine Auflockerung des Chromatins stattgefunden, sondern vor allem eine andre Lagerung der

färbbaren Substanz im Kern: das vorher im Innern des Kernes zu einem glatten Stabe vereinigte Chromatin ist an die Innenseite der Kernmembran gewandert, so daß der Kernsaft nunmehr innerhalb liegt und von der färbbaren Substanz mantelartig umschlossen wird (Fig. 12). Ich vermute, daß diese centrifugale Wanderung der färbbaren Substanz ziemlich schnell geschieht, weil die Kerne vor und nach der Aufhellung nur eine geringe Längendifferenz zeigen, und weil ich keine Bilder gesehen habe, die ein allmählich erfolgendes Vorrücken der chromatischen Körner an die Kernmembran zeigten; die Wanderung gleicht daher einer schnellen Zerstäubung des Chromatins.

Ein ähnliches Verschwinden der Kernmembran beschreibt MEVES (1897) für *Salamandra*: »Später ist nichts mehr von ihr wahrzunehmen, sie muß sich entweder aufgelöst, oder, indem der Zellsaft in die Zelle übertrat, sich der Kopfoberfläche dicht angelegt haben. Jedenfalls ist eine Vermischung von Kernsaft und Zellsubstanz eingetreten.« Daß der analoge Vorgang bei *Lumbricus* nur durch die centrifugale Wanderung des Chromatins zu erklären ist, aber nicht durch Verschwinden des Kernsaftes geschieht, geht deutlich aus meinen Zeichnungen (Fig. 12a u. b) hervor.

Der vorher außen vom Chromatin gelegene Kernsaft befindet sich jetzt im Innern, denn ich erhielt oft genug Querschnitte durch die Spermatiden, auf denen das Chromatin an die Kernmembran gelagert sichtbar ist, während sich im Kerninnern ein freier, ungefärbter Raum findet, der dem Kernsaft entspricht. Man vergleiche die Fig. 8a und 12a—b miteinander, in Fig. 8a ist im Innern des dicht kondensierten Chromatins keine Andeutung einer centralen Vacuole zu erkennen, während der außen gelegene Kernsaft sehr deutlich ist, wogegen Fig. 12b die periphere Lage des Chromatins zeigt. Ich will noch hinzufügen, daß in dem kondensierten Zustand das Chromatin des Kernes glatt und rund, man möchte sagen, wie auf der Drehbank geschnitten, daliegt und nicht etwa, wie für *Salamandra* von MEVES (1897) beschrieben wird, durch Fäden oder Hervorragungen mit der Kernmembran in Verbindung steht, also seine centrifugale Wanderung nicht vorbereitet.

Es entsteht nun die Frage nach der Bedeutung dieser Auflockerung des Chromatins und seiner Wanderung aus der centralen in die periphere Lage. Ich kann mir nur folgende Antwort denken: das Längenwachstum des Kernes erfolgt von jetzt ab nur noch unter erheblicher Abnahme seines Querdurchmessers und die centrifugale

Wanderung des Chromatins dient dazu, dieses Längenwachstum und die Verschmälerung des Kerns zu erleichtern. Denn wenn man sich das Chromatin auch als plastisch weich vorstellen muß, ist es doch klar, daß die färbbare Substanz, die später im fertigen Kopf ziemlich starr zu sein scheint — der Kopf zeigt keine oder nur eine sehr geringe Beweglichkeit — eine größere innere Reibung besitzt, wenn sie in einen Stab zusammengepreßt ist und infolgedessen der Veränderung ihres Querdurchmessers einen größeren Widerstand entgegengesetzt, als wenn sie in feinen Teilchen zerstreut locker der Kernmembran anliegt, die sich gegenseitig wenig oder nicht reiben. Der Kernsaft, den ich mir dünnflüssig vorstellen zu müssen glaube, da die Wanderung der Chromatinteile von innen nach außen durch ihn recht schnell stattfindet, dürfte wohl eine nur geringe innere Reibung (Viscosität) besitzen. Bei weiterer Streckung des Spermatidenkerns behindern sich die zerstreuten Chromatinteilchen nicht, sondern rücken nur in demselben Maße, in dem der Kerndurchmesser abnimmt, näher aneinander und leisten keine andre Arbeit, als daß sie den zwischen ihnen befindlichen Kernsaft verdrängen. Da ich also den Kernsaft als ziemlich dünnflüssig ansehe, möchte ich ihn, wie MEVES (1897), nicht als »achromatische Substanz« auffassen, der doch eine größere Festigkeit zugeschrieben werden muß. Daß die Längsstreckung des Kernes überhaupt einer Erleichterung bedarf, ist auch leicht ersichtlich, wenn man sich seine Maße vergegenwärtigt: die annähernd runden Spermatiden besitzen einen Kern von 2,2–2,5 μ Durchmesser und 3–4 μ Länge, während der Kopf der Spermatozoen bei einer Dicke von 0,6 μ eine Länge von etwa 19 μ besitzt.

Auf die andre Frage, weshalb das Chromatin der Spermatidenkerne erst eine Verdichtung im Stadium I und II erfährt und dann erst nachträglich zur Erleichterung des Wachstums aufgelockert wird, statt daß es sich erst nach Erledigung des Wachstums verdichtet, konnte ich keine Antwort finden. Es handelt sich hierbei offenbar um Strukturveränderungen, die auf das engste mit den Wachstums- und Umbildungsvorgängen im Zusammenhang stehen, aber leider nicht ohne weiteres erklärbar sind.

Der Spermatidenkern zeigt nach der Auflockerung und Umlagerung des Chromatins schon die Anlage zu dem dunkler tingierten Korn an der Basis des Spitzenstücks, das zuerst von BALLOWITZ (1894) als »Grenzpunkt« beschrieben und von FOOT und STROBELL (1902) als centrosomal gedeutet wurde. Man sieht nämlich, daß sich an der vorderen Spitze des Kerns mehrere dunkler gefärbte Chromatinteilchen

ansammeln und dort gegen das künftige Spitzenstück hin eine dunkle Kappe bilden, deren Konvexität zunächst nach außen gerichtet ist. Genauer gehe ich hierauf bei Besprechung der Genese des Spitzenstücks ein und verweise einstweilen auf die Fig. 10 und 11.

Stadium III, durch die sehr geringe Färbbarkeit und die feine Verteilung des Chromatins charakterisiert, ist ausgezeichnet durch das bedeutende Längenwachstum der Spermatide, deren Kern während dieses Stadiums von etwa $6-7\ \mu$ auf $16-18\ \mu$ auswächst. Wenn er seine endliche Länge, $18-19\ \mu$ erreicht hat, beginnt der Kern wieder sich stärker zu färben; ein genauer Zeitpunkt für den Beginn dieses vierten Stadiums läßt sich aber nicht finden, weil bereits Kerne von $16\ \mu$ Länge ganz dunkel gefärbt sind, während andre, die mit $18-19\ \mu$ schon die definitive Länge besitzen, noch hell gefunden werden. Letztere Fälle gehören aber zu den Ausnahmen. Das vierte, wieder stark färbbare Stadium des Kerns beginnt damit, daß der Kern vom einen Ende aus sich dunkel tingiert und schließlich ist er, der nunmehr den Kopf des reifen Spermatozoons darstellt, ganz homogen und sehr dunkel gefärbt. Die Kernmembran ist nicht mehr sichtbar, aber man darf nicht annehmen, daß sie verloren gegangen sei, sie ist nur neben dem Chromatin nicht zu erkennen. Ebenfalls ist die zu Beginn von Stadium III gebildete centrale Kernaftvacuole (Fig. 12) verschwunden, denn auf Querschnitten von Spermatozoen, die freilich wegen ihrer Kleinheit nur schwer zu studieren sind, ist von der Vacuole nichts mehr zu sehen. Hier muß ich annehmen, daß der Kernaft durch die Kernmembran hindurch in das Cytoplasma oder ganz aus der Zelle hinaus diffundiert ist. Der Kopf der reifen Spermatozoen, die auch zum Stadium IV des Kerns zu rechnen sind (Fig. 17—20), besteht also fast nur aus Chromatin, das durch enge Zusammenlagerung verdichtet ist und dadurch an Färbbarkeit gewonnen hat.

Nach KR. BONNEVIE (1904) scheint das Chromatin bei Beginn der Histogenese der Spermien von *Enteroxenos östergreni* in eine halbfließende Masse überzugehen und dadurch homogen zu werden, später verdichtet es sich immer mehr, indem »das Volumen des Kerns stark abnimmt, sei es nun, weil er Flüssigkeit an das Cytoplasma abgibt, oder weil sein Inhalt seine chemische Beschaffenheit ändert«. Schließlich wird der Kernraum vollständig ausgefüllt von der nun homogenen Chromatinmasse. Dem gegenüber ist für *Lumbricus* darauf hinzuweisen, daß die Chromatinteile bei der ersten Zusammenlagerung im Stadium I, wie auch bei der zweiten Verdichtung im Stadium

III—IV geformt bleiben, wie aus der Auflockerung beim Verschwinden der peripheren Kernsaftvacuole (Fig. 9) und bei den Spermatozoen aus dem Wiedererscheinen der Chromatinteilchen, bei Quellung der Köpfe durch schlechte Konservierung, hervorgeht (Fig. 21).

Ob die Spermatozoen von einer feinen Cytoplasmaschicht überzogen sind, läßt sich nicht mit Gewißheit angeben, ich möchte es aber, wie oben S. 639 erörtert ist, für wahrscheinlich halten. Denn man erkennt, wie erwähnt, gegen Schluß der Histogenese (Fig. 17—18) auf den mit Eisenalizarin gefärbten Präparaten noch einen feinen Plasmasaum zu beiden Seiten des Kopfes, der bei den ausgewachsenen Spermatozoen nicht mehr sichtbar ist, aber wohl nur wegen seiner Feinheit neben dem dunklen Chromatin nicht erkannt werden kann. Das Cytoplasma, das zu Beginn der Histogenese den Kern und nach Entstehung der Kernsaftvacuole, diese in deutlicher Breite umhüllt, streckt sich beim Wachstum der Spermatide zu einem immer feineren Saume aus, es ist aber möglich, daß außer durch diese Streckung auch noch durch Abfließen zum Cytophor etwas Cytoplasma verschwindet. Immerhin bleibt die plasmatische Hülle um das Chromatin sehr lange sichtbar, und es liegt kein Grund vor, den Kopf der Spermatozoen sich nicht mit KORSCHULT und HEIDER (1902, S. 408) als umkleidet von Cytoplasma vorzustellen.

2. Die Centrankörner.

Es ist mir nicht gelungen, die Umwandlung der Mitosen der Reduktionsteilung (Fig. 23) in die jungen Tochterzellen (Fig. 1) zu verfolgen, und ich habe infolgedessen auch nicht feststellen können, was inzwischen mit den Centrankörnern vorgeht. Der Grund dafür liegt in der Plasmaarmut und der sehr geringen Differenzierbarkeit der ganz jungen Spermatiden und außerdem in dem auffallenden Fehlen aller jener Stadien auf meinen Präparaten, die zwischen Fig. 23 und Fig. 1 liegen müssen, welches Fehlen sich wohl dadurch erklärt, daß die Teleophasen der Mitose nur sehr kurze Zeit dauern und bei der Fixierung deshalb selten festgehalten werden.

Wenn ich nun im nachfolgenden von Centrankörnern der Spermatiden spreche, geschieht es, weil ich die betreffenden Zellorgane aus der Analogie mit den Ergebnissen anderer Autoren als Centrankörner ansehe, denn sie liefern, wie an andern Objekten übereinstimmend beschrieben wird, auch bei *Lumbricus* das Mittelstück und dienen zur Befestigung des Schwanzfadens. Aus meinen eignen Untersuchungen heraus bietet sich als Stütze für die Definition dieser

Körner als Centralkörner die Färbbarkeit und die anfängliche Größe der zu beschreibenden Körner dar, die beide mit denen der Centralkörner in den Mitosen der Reduktionsteilung übereinstimmen (Fig. 23—24 und Fig. 2).

Das jüngste Stadium, dessen Analyse mir möglich war, ist das auf Fig. 1 dargestellte, in dem sich gerade die Tochterplatten auflösen und die Zellen sich noch nicht voneinander getrennt und sich noch nicht radiär zum Cytophor eingestellt haben. Die Centralkörner sind hier nicht sichtbar, weil sie von dem ziemlich stark verdichteten Mitochondrienkörper verdeckt werden. Daß sie aber vorhanden sind ist aus der Existenz des Schwanzfadens zu schließen, der auf den folgenden Stadien immer dort den Zelleib verläßt, wo das distale Centralkorn der Zellwand anliegt. Diese Figur zeigt außerdem aber noch, daß die Zelle nach der Teilung eine Drehung erfährt, denn die Spindelachsen der Mitosen liegen stets tangential zum Cytophor, die Achsen der Spermatiden aber, deren äußere Enden durch die Mitochondrienkörper und die Centrosomen bezeichnet werden, liegen radiär zum Cytophor, so daß die Zellachsen nach der Teilung eine Drehung von 90° durchmachen; man vergleiche Fig. 23 mit Fig. 1, letztere zeigt die Zellen während der Drehung.

Das früheste Stadium, auf dem ich die Centralkörner sah, zeigt Fig. 2; beide Körner liegen am Schwanzpole der Zelle, etwas seitlich von der Medianlinie. Das eine ist der Kernmembran, das andre der Zellmembran angelegt, und sie liegen bei der geringen Ausdehnung des Cytoplasmas so nahe aneinander, daß sie zusammen leicht das Bild eines Stäbchens ergeben. Bei sehr genauer Betrachtung unter starker Vergrößerung im hellstem Tageslicht, sieht man aber jedes Korn einzeln und zwischen ihnen den Verbindungsfaden, wie es Fig. 2 etwas schematisch zeigt. Der Verbindungsfaden ist ebenso gefärbt, wie die Körner. Von dem distalen, der Zellwand anliegenden Centralkorn geht der Schwanzfaden aus, der hier schon eine ziemlich beträchtliche Länge, etwa von 8 μ besitzt.

Hier möchte ich einige Bemerkungen über die Färbbarkeit der Centralkörner bei *Lumbricus* einfügen. CALKINS (1895) gibt an, daß ihm die Färbung des »Archoplasmas« — das bei ihm wie unten zu zeigen ist, bald die Centralkörner, bald den Mitochondrienkörper bezeichnet — nicht auf Schnitten gelungen sei, sondern nur auf seinen Trockenpräparaten, die er ohne Anwendung von Wärme herstellte. Auch mir gelang die Darstellung des caudalen Körpers auf Schnitten nicht, so lange ich HERMANNSche Lösung und Eisenhämatoxylin

anwendete. Ich benutzte deshalb Strichpräparate, die ich, wie oben angegeben, dadurch erhielt, daß ich die Samenblasenflüssigkeit, mit dem konservierenden Agens verrieben, auf dem Objektträger bei 40—50° C. eintrocknen ließ. Ich fand auf diesen Präparaten nach Eisenhämatoxylinfärbung CALKINS' Archoplasma gerade so, wie er es beschrieben hat. Später gelang mir diese Darstellung auch auf Schnittpräparaten, sei es nun, daß ich jetzt erst lange genug, bis 12 Stunden, in HERMANNscher Lösung fixierte, sei es, daß meine Hämatoxylinlösung nunmehr hinreichend gealtert war. Aber noch immer gelang es mir nicht die vermeintlichen »Centrosomen« genauer zu verstehen und ihre Umwandlung ins Mittelstück zu studieren, da ich auf annähernd gleichen Stadien die merkwürdigsten Veränderungen der Gestalt und Größe des als centrosomal angesehenen Körpers sehen konnte, deren Erklärung mir unmöglich war; außerdem war die vermeintliche Centrosomenmasse, mit derjenigen der Spindelcentren verglichen, viel zu groß. Ich verstand alle diese Erscheinungen erst dann, als mir ein Färbeversuch mit Genitanaviolett zeigte, daß ich bisher die Centrankörner noch gar nicht gesehen, sondern mit ihnen den Mitochondrienkörper verwechselt hatte.

Die befriedigende Verfolgung der Genese des Mittelstücks war mir erst möglich, als ich wußte, daß die Färbung der Centrankörner der *Lumbricus*-Spermatiden am besten mit sogenannten Anilinfarben, wie Gentiana- oder Kristallviolett, zu geschehen hat und daß man sie erst dann am leichtesten färbt, sie am sichersten darstellt und sie vom Mitochondrienkörper deutlich unterscheidet, wenn man zur Fixierung die von BENDA (1903) für die Mitochondrienuntersuchung angegebene Methode benutzt. Wenn ich bei der Doppelfärbung das Kristallviolett so weit auszog, daß der Mitochondrienkörper wieder blaß wurde, sah ich in ihm die beiden Centrankörner liegen, die immer noch deutlich blau gefärbt blieben, wenigstens auf den Stadien, die nicht mehr unmittelbar der Reduktionsteilung folgten. Ebenso färben sich auch der Verbindungsfaden und der Schwanzfaden. Auch BENDA erhielt (1903) »die Centrankörperchen bisweilen violett«. In den Spermatiden von *Lumbricus*, besonders in den älteren, färben sie sich aber viel intensiver blau, als die Mitochondrien, so daß oft genug die Centrankörner die einzigen blau gefärbten Zellteile sind. An Material, das nach BENDAs Methode konserviert war, gelang es mir auch, die Centrankörner mit Eisenhämatoxylin deutlich darzustellen, was bei Verwendung andrer Fixiermittel nicht möglich war.

Die Verfolgung der Centrankörner in der Histogenese bereitete mir keine Schwierigkeiten mehr, nachdem es einmal gelungen war, sie

aufzufinden und von dem »Archoplasma« (CALKINS) oder »Nebenkörper« (v. ERLANGER), also von dem Mitochondrienkörper, durch differenzierende Färbung zu trennen. Ich betone aber noch einmal, daß diese Trennung mit Hilfe von HERMANNScher und ZENKERScher Lösung, oder Sublimatgemischen, und Färbung durch Eisenhämatoxylin nicht möglich ist, sondern die Konservierungsflüssigkeit darf nur schwach essigsauer sein (vgl. BENDA 1903) und die Färbung führt am besten mit Anilinfarben zum Ziele.

Die Geschichte der Centralkörner in den Spermatiden stellt sich nach den durch die geschilderte Färbung gewonnenen Präparaten folgendermaßen dar. Die Centralkörner liegen zuerst, wie oben angegeben und auf Fig. 2 zu sehen ist, an der Zellwand und an der Kernmembran, besitzen noch etwa beide dieselbe Größe und sind in Umfang und Färbbarkeit den Centralkörnern der Reduktionsmitosen gleich. Sie sind miteinander beide durch einen feinen Faden, den Verbindungsfaden verbunden. Dieser Faden ist meist schwer erkennbar, aber doch immer vorhanden, so lange das proximale Centrakorn durch sein Wachstum noch nicht mit dem distalen verschmolzen ist. Welche Entstehung und Bedeutung er habe, weiß ich nicht zu sagen, weil ich ihn in seiner Entwicklung nicht beobachten konnte und er später wieder verschwindet, indem das proximale Centrakorn an das distale heranwächst. Man kann ihn vielleicht vergleichen mit dem »Verbindungsstrang«, den C. THESING (1904) in den Spermatiden von *Scaevurgus* und von *Octopus* beschreibt (S. 107 und 121). Nach ihm sieht man »vom proximalen oder von dem distalen Centrakörper, das zu entscheiden ist unmöglich, einen Strang auswachsen, durch den der distale Centrakörper weiter nach hinten geschoben wird.« — »Der Verbindungsstrang wächst weiter aus und schiebt den distalen Centrakörper stets weiter nach hinten, bis er die hintere Zellmembran erreicht hat.« Ganz ähnlich denke auch ich mir die Entstehung des Verbindungsfadens zwischen den Centralkörnern der jungen Spermatiden von *Lumbricus*, nur kann ich nicht sagen, ob die Centralkörner erst der Peripherie der Zelle oder erst dem Kern anliegen, halte das erste aber nach Fig. 1 für wahrscheinlicher (vgl. auch unten S. 654).

Beim Wachstum der Spermatide behalten beide Centralkörner dieselbe Lage gegeneinander und in der Zelle bei, das heißt, das proximale bleibt am Kern, das distale an der Zellperipherie liegen. In bezug auf die Medianachse der Spermatide erfahren sie aber eine geringe Verlagerung. Zuerst, ehe das proximale Korn sein Wachstum

beginnt (s. u.), liegen beide etwas seitlich von der Mittellinie in dem lateralen Teil des dem Kern zuerst median aufliegenden Mitochondrienkörpers (Fig. 2—4). Dann aber rückt der Fadenkörnerhaufen langsam zur Seite und ebenso wandern die beiden Centralkörner mit ihrem Verbindungsfaden in die Medianlinie, so daß sie jetzt genau in der caudalen Zellspitze liegen, und zwar geschieht diese Wanderung zu der Zeit, in der der Kern seine kompakte Beschaffenheit gewonnen hat und anfängt, sich birnenförmig zu strecken (Fig. 5—7a).

Zugleich beginnt auch schon das Wachstum des proximalen Centralkornes, durch welches dann der größte Teil des Mittelstücks gebildet wird. Fast während der ganzen Histogenese ist nur das proximale Centralkorn als wachsend zu beobachten, während das distale seine Größe vorerst annähernd konstant erhält. Das proximale Centrosoma beginnt sein Wachstum ziemlich früh damit, daß es sich, wie Fig. 3 zeigt, längs der Kernmembran seitlich streckt, bis es etwa eine Länge von $0,5 \mu$ erreicht hat. Dabei nimmt es vorübergehend eine hantelförmige Gestalt an. Dann aber behält es seine Lage und Ausdehnung an der Membran der jetzt gebildeten Kernsaftvacuole und fängt nun an bei gleichbleibender Basis in caudaler Richtung zu wachsen, so daß es allmählich die Gestalt eines abgestumpften Kegels erhält, der mit seiner meist etwas konkaven Basis der Kernmembran kappenförmig aufgesetzt ist (Fig. 5, 6, 7, 8). Durch dieses Wachstum hat es sich auch allmählich immer mehr dem distalen Centralkorn genähert und schließlich zeigt Fig. 9, daß, gerade beim Beginn der Chromatinauflockerung, beide Centralkörner dicht aneinander liegen. So bleiben sie fortan zusammenliegen und sind meist nur schwer als getrennte Körper zu erkennen, jedoch gelingt es auch, sie zu unterscheiden, da zunächst das distale Korn noch ein wenig heller gefärbt ist als das proximale, wohl deshalb, weil es als sehr kleiner Körper die Farbe beim Ausziehen relativ schneller abgibt. Auf meinen Zeichnungen konnte ich diesen Unterschied der Färbung, der sehr gering ist, nicht darstellen, weil ich die Centralkörner, um sie möglichst hervorzuheben, ganz schwarz angeben mußte.

Der Verbindungsfaden zwischen den beiden Körnern ist bei dem Wachstum des proximalen verschwunden, wahrscheinlich dadurch, daß seine Substanz in die des größeren Kornes eingegangen ist.

Ein großer Teil des zukünftigen Mittelstücks wird also durch das wachsende proximale Centralkorn vorgebildet und man sieht auf Bildern vom Stadium III, während der Längsstreckung der Spermatide, die beiden Centralkörner zusammengelagert zu dem — vorläufig noch

nicht fertigen — Centrankörper des Mittelstücks. Von Fig. 9 ab liegt dieser centrosomale »Centrankörper« zuerst noch als stumpfer Kegel dem Kern auf, die Fig. 11 und 13—16 zeigen dann, wie er sich aus dieser Kegelform durch Streckung umwandelt in einen zuerst noch zugespitzten, dann aber cylindrischen Stab, wie ihn Fig. 16 zeigt. Er ist hier etwas dünner als der Kopf und da das fertige Mittelstück bei starker Färbung ein wenig dicker ist als der Spermatozoenkopf, ist zu erwarten, daß es noch durch Beteiligung anderer Elemente aufgebaut wird. Wir werden sehen, daß diese die Mitochondrien sind.

Ob das distale Centrankorn ein erkennbares Wachstum durchmacht, ist mir nicht möglich zu entscheiden, aber wenn es wachsen sollte, geschieht dies nicht vor seiner Vereinigung mit dem proximalen Korn; so lange es noch deutlich isoliert ist, bleibt es gleichmäßig klein, wie noch in Fig. 14 zu sehen ist¹. Nach seiner Verschmelzung mit dem andern kann man sein vielleicht eintretendes Wachstum nicht bestimmen, für ein solches spräche eine unregelmäßig auftretende Einschnürung, die sich im Centralstab zuweilen zeigt und so auftreten kann, als trennte sie ein Drittel des Stabes am hinteren Ende von den vorderen zwei Dritteln. Es finden sich aber auch Einschnürungen an andern Stellen des Stabes, und der Gedanke liegt recht nahe, daß diese Einschnürungen nur künstlich durch irgendwelche Reagentienwirkungen beim Fixieren, Einbetten oder beim Schneiden entstanden sind.

Sind sie nur »Kunstprodukte«, so darf man annehmen, daß das Korn, das in den reifen Spermien an der Schwanzwurzel auftritt, das distale Centrankorn ist, wie es auf Fig. 17—19 und auch auf Fig. 20 zu sehen ist, man sieht an ihm dann aber noch ein geringes Wachstum ohne Formveränderung. Ich will freilich nicht verschweigen, daß mir die Fig. 17 und 18 den Gedanken nahelegen, daß an der Bildung des distalen Mittelstückkorns, des Endknöpfchens, noch Mitochondrien beteiligt sind. Sollte das distale Centrankorn wirklich ein Wachstum durchmachen, so kann dies nur gering sein, denn nach FOOT und STROBELL (1903, Taf. I) tritt es bei der Asterbildung im Ei in derselben Größe auf, mit der es in das Mittelstück eingegangen ist.

Der centrosomale Centralstab des Mittelstücks hat eine endliche Länge (Fig. 16) von etwa 1,5—1,8 μ .

Ein Wachstum der Centrankörner bei der Bildung des Mittel-

¹ Die Fig. 5, 7, 8, 8c, 8d und 9a zeigen das distale Centrankorn etwas zu groß.

stücks wurde oft beschrieben; allerdings meistens ein Hineinwachsen des proximalen Korns oder seines Fortsatzes in den Kern, wie es bei *Lumbricus*, soweit ich feststellen konnte, nicht stattfindet. Von den in der neueren Literatur erwähnten Wachstumsvorgängen sind die von v. KORFF (1899) bei *Helix pomatia* und von SUZUKI (1898) bei den Selachiern beschriebenen noch am meisten dem von mir bei *Lumbricus* beobachteten ähnlich, indem auch dort das proximale Centralkorn ganz erheblich in die Länge wächst. Aber der Unterschied besteht darin, daß die beiden Centralkörner bei *Helix* und bei den Selachiern zunächst der Zellperipherie anliegen und dann das proximale sein Wachstum beginnt. Ich glaube aber, daß zu der Annahme, die oben zur Erklärung des Verbindungsfadens gemacht wurde, auch die nicht in Widerspruch steht, daß die beiden Centralkörner zunächst nicht dem Kern, sondern der Zellperipherie anliegen, was sogar nach MEVES (Referat, 1902, S. 463) allgemeine Regel ist. Man würde die Entstehung des Verbindungsfadens dann durch die Wanderung des proximalen Centralkorns von der Peripherie und aus dem Mitochondrienhaufen (Fig. 1) heraus an den Kern anzunehmen haben. In Fig. 1 sind die beiden Centralkörner unsichtbar, aber nur weil sie von dem hier stark verdichteten Mitochondrienkörper verdeckt sind. In der Nähe des Kernes ist nichts von ihnen zu erkennen, sie liegen also an der Zellperipherie. Die Wanderung des proximalen Korns von der Peripherie zum Kern denke ich mir also geschehend unter Bildung des Verbindungsfadens (vgl. THESING 1904), an dem entlang dann später — und hierfür konnte ich in der Literatur kein Analogon finden — das proximale Centralkorn zum distalen Centralkorn zurückwächst. Wenn man diese und die noch im folgenden angeführten Fälle miteinander vergleicht, liegt die Idee sehr nahe, daß es jedenfalls die Centralkörner (oder eins von ihnen) sind, die, nachdem sie an der Zellperipherie gelegen, den Schwanzfaden haben auswachsen lassen, nunmehr das Bestreben zeigen, dessen Basis durch ihre Vermittelung mit dem Kern oder Kopf in Verbindung zu setzen. Sie erreichen dieses Ziel auf verschiedenen Wegen.

Ein erhebliches Wachstum des proximalen Centralkornes beobachteten auch MEVES (1897) an *Salamandra* und Mc.GREGOR (1899) an *Amphiuma*, doch erst, nachdem es zum Teil in den Kern eingedrungen ist, wohl um sich besser an ihm zu befestigen, während bei *Bombinator* (nach BROMAN, 1900) beide Centralkörner während der Histogenese gleich groß bleiben. Ein stärkeres Wachstum dagegen des distalen Centralkorns findet sich bei *Paludina vivipara*

von MEVES (1902) und bei der parasitären Schnecke *Enteroxenos östergreni* von KR. BONNEVIE (1904) beschrieben.

Für die Genese des Mittelstücks ist jedenfalls auch bei *Lumbricus* festzustellen, daß beide Centralkörner zusammen wenigstens den größten Teil des Mittelstücks bilden.

Wie sich seine Ausbildung in ihren letzten Phasen gestaltet, kann erst besprochen werden, nachdem die Bedeutung und Umwandlung der Mitochondrien beschrieben sein wird, da diese auch am Aufbau des Mittelstücks teilnehmen.

Ich füge hier noch einige kurze Bemerkungen über den Schwanzfaden an. Dieser ist schon an den jüngsten als Spermatiden erkennbaren Zellen vorhanden (Fig. 1), auch sieht man ihn deutlich an frisch beobachteten Spermatiden, die ihn schon als ganz junge kugelige Zellen in Form eines zarten, kurzen Geißelchens, das keine Beweglichkeit zeigt, besitzen. Er scheint, wie aus Fig. 1 zu schließen ist, gleich nach der die Spermatiden liefernden Teilung aus der Zelle herauszuwachsen, in den Reifungsteilungen tritt er noch nicht auf (wie etwa nach Analogie mit *Pygaera* [MEVES, 1902] zu vermuten wäre). Er inseriert unmittelbar am distalen Centralkorn, das der Zellperipherie anliegt (Fig. 2—11). Wann er seine endliche Länge erreicht, konnte ich nicht feststellen, da ich meine Studien zumeist an Schnitten machte, ich meine aber, daß sein Wachstum im Verhältnis steht zu dem der Spermatide. Er erreicht, wie oben mitgeteilt, eine Länge von 48—50 μ .

Gegen Färbmittel zeigte er nur geringe Affinität, am besten wirkten Gentiana und Kristallviolett. Bei sehr starker Vergrößerung sieht man ihn als homogenen Faden von sehr geringer, aber noch eben erkennbarer Breite, eine fibrilläre Struktur, wie sie aus der Beschreibung von BALLOWITZ (1894) folgt, habe ich nie an ihm erkennen können. Gewisse Färbungsunterschiede (s. o. S. 640) auf meinen Präparaten stimmen aber überein mit den Befunden von BALLOWITZ.

An lebenden Spermatozoen schlängelt er sich in langen Wellen hin und her, von denen höchstens drei zugleich auf seine ganze Länge fallen. Es ist aber möglich, daß diese Langsamkeit der Bewegung nur daher rührt, daß ich das frische, den Receptaculis entnommene Sperma, in physiologischer Kochsalzlösung beobachtete, denn oft zeigten die Samenfäden in dieser Lösung gar keine Bewegung, sondern schwammen wie leblos, starr umher, vielleicht, weil ihnen diese Flüssigkeit nicht zusagt und sie rasch in ihr absterben.

3. Die Mitochondrien.

Bevor ich die Rolle, die die Mitochondrien in der Spermatogenese von *Lumbricus* spielen, beschreiben kann, muß ich begründen, weshalb ich diese Zellgranula gerade als »Mitochondrien« ansehe. Die Verfolgung ihrer Geschichte war mir nur vom Beginn der Histogenese an lückenlos möglich, aber während der Wachstums- und Reifungsperiode der Samenzellen liegen unter meinen Beobachtungen nur einige wenig zusammenhängende Beobachtungen vor. Auch glaube ich (bei Kristallviolettgefärbung) in einigen Stadien der Samenzellen noch einen »chromatoiden Nebenkörper« gesehen zu haben, den auch CALKINS (1895) Taf. XVIII Fig. 20 (auch Fig. 12?) neben dem »Archoplasma«, also neben dem Mitochondrienkörper, abbildet.

Volle Klarheit über die Wandlungen der Fadenkörner in den jüngeren Samenzellen zu schaffen, war mir also nicht möglich.

Ich glaube aber doch berechtigt zu sein, die nachher zu charakterisierenden Zellgranula als Mitochondrien aufzufassen, weil sie auch während der Teilungsstadien der Kerne, wie schon v. ERLANGER (1896) beobachtete, eine selbständige Existenz führen (während der andre »chromatoide Nebenkörper« verschwindet), vor allen Dingen aber, weil sie am Schluß der Histogenese an der Bildung des Mittelstücks beteiligt sind. Diese zwei Kriterien — neben denen der Färbung — schienen mir zu genügen, um die von BENDA in seinem Referat (1903) und in seinen Veröffentlichungen von 1897—1899 als Mitochondrien charakterisierten Granula der Samenzellen auch bei *Lumbricus* festzustellen.

Die Reaktionen der Mitochondrien in den Samenzellen von *Lumbricus* bedürfen vorerst einer eignen Besprechung. Bei meinen oben beschriebenen Versuchen die Centrankörner darzustellen, färbte ich anfänglich den Mitochondrienkörper der Spermatiden mit. Es lag dies an der Verwendung von Fixiermitteln, die zu stark mit Essigsäure versetzt sind und an der Eisenhämatoxylinfärbung. Erst die Färbung mit Gentiana ließ mich Mitochondrien und Centrankörner different erkennen. Meine im nachfolgenden beschriebenen Untersuchungen über die Fadenkörner habe ich dann an Präparaten angestellt, die fast ausschließlich nach der von BENDA (1903, S. 752) angegebenen Methode fixiert und gefärbt worden sind. Ich habe mit Hilfe dieses Verfahrens die Fadenkörner sehr gut darstellen können und sehe andre Konservierungen als dafür unzureichend an. Allerdings ist das färberische Verhalten der Samenbildungszellen von

Lumbricus insofern eigentümlich, als ihr Cytoplasma im Gegensatz zum Chromatin sich nur sehr schwach färbt (BUGNION und POPOFF [1905] nennen es »hyalin«) und auch die Mitochondrien nur eine geringere Färbbarkeit zeigen. Ich habe infolgedessen auch keine Präparate erhalten, auf denen, wie BENDA angibt und mit Samenzellen der Maus (1903) illustriert, die Mitochondrien der einzige mit Kristallviolett blau oder violett gefärbte Inhalt sind, sondern die Kerne halten namentlich in den Mitosen mit ihren Vor- und Nachstadien, sowie in den wachsenden Spermatiden, die blaue Farbe im Chromatin viel fester, als die Mitochondrien, so daß ich bei meinen Bemühungen die Präparate auszuziehen oft auch den Mitochondrienkörper entfärbte. Auch sind daher die Fadenkörner, wenn sie in den Zellen mit Ruhekernen jüngerer Stadien fein verteilt sind, nicht zu verfolgen. Doch ist es mir gelungen wenigstens den Mitochondrienkörper mit Kristallviolett oder mit Eisenhämatoxylin deutlich körnig und dunkel darzustellen, wobei er einen andern Farbenton erhielt, als die Centralkörner. Auch wenn er nur mit Eisenalizarin gefärbt war, erschien er gekörnelt und im Farbenton mehr braunrot, während das Cytoplasma schwach rötlich gefärbt wurde, so daß sein Studium während der Histogenese ohne Schwierigkeiten geschieht, wogegen es während der Wachstums- und Reifungsperiode der Samenzellen und während der Mitosen nur möglich ist an Präparaten, die, am besten mit Kristallviolett, recht dunkel gefärbt sind.

Das erste sichere Vorkommen von Mitochondrien stellte ich in den größten Mitosen der Samenbildungszellen fest, die ich, als die größten außerhalb des Hodens vorhandenen, für Spermatozyten I. Ordnung ansehe (in Übereinstimmung mit CALKINS). Ich stelle diese Mitosen in Fig. 22 dar. In ihnen findet sich neben dem einen Pole der Spindeln ein dunkler Körper von kugeliger Gestalt und um ihn herum liegt bei der einen Mitose eine Gruppe von feinen, dunkel gefärbten Körnchen. In derselben Zelle ist der Körper durchlöchert und zeigt sich aus Teilstückchen zusammengesetzt. Außerdem findet sich noch eine zweite Körnergruppe vor, die auf der andern Seite der Äquatorialplatte gelegen ist und sich als eine etwas gebogene Reihe von Körnern, einen Körnerfaden, darstellt. In der zweiten daneben liegenden Zelle zeigt der Körper zwar noch keine Auflösungserscheinungen, aber wohl liegt neben der Äquatorialplatte eine Reihe von Körnern: ein Körnerfaden, der anscheinend nach der freien Zellseite hinüberwandern will. Figuren, die ungefähr dasselbe Bild zeigen, sah ich noch öfter. Es ist mir leider nicht gelungen, die

eigentliche Verteilung der Mitochondrien bei Kernteilungen zu verfolgen, da ja Tochterplatten und sonstige Endphasen der Mitosen auf meinen Präparaten auffallenderweise fast gänzlich fehlten. Ein oder zweimal fand ich zwar Tochterplatten mit Spindelfasern, die zur vorstehend beschriebenen Teilung gehörten, aber bei ihnen waren die Mitochondrien nicht klar zu sehen. Ich nehme aber an, daß die beschriebene Anordnung der Fadenkörner in der Mitose dazu dienen soll, die Körner auf beide Tochterzellen möglichst gleichmäßig zu verteilen.

Noch deutlicher ist das bei jenen Teilungsfiguren zu sehen, die als die kleinsten vorhandenen als Reduktionsteilungen aufgefaßt werden müssen. Fig. 23 stellt sie dar. Hier sieht man neben der obersten Äquatorialplatte (1) auf der linken Seite einen Körnerhaufen. Auf der oberen rechten Seite ist nur eine ganz schwache Granulierung bemerkbar¹. Der Haufen ist am stärksten neben der Platte und von hier aus zieht ein durch einzelne Körner gebildeter Körnerfaden bis in die Nähe des rechten unteren Spindelpoles, während neben dem linken oberen nur einige isolierte Körnchen liegen. Bei den beiden andern Spindeln (2 und 3) sind die Körner regelmäßiger um die Chromosomenplatte angeordnet, bei der dritten sogar, wie es scheint, als ein förmlicher Ring. Ich kann nun freilich nicht sagen, ob diese Anordnungen dem Beginn der Mitose angehören, oder dem Übergang zur Trennung der Tochterplatten, da letztere meiner Beobachtung nicht zugänglich waren².

Daher lassen die beschriebenen Figuren verschiedene Deutungen zu. Aus Fig. 22 kann man schließen, daß die Fadenkörner sich von dem vor der Mitose gebildeten Haufen lösen und spontan zur andern Zellenhälfte hinüberwandern. Fig. 23 (1—3) gibt dagegen Anlaß zu einer andern, mehr einleuchtenden Auffassung. Fig. 23 1 scheint die Wanderung der Körner zur Äquatorialplatte und ihren Zusammenschluß zum Ring zu zeigen, während man für Fig. 23 3 annehmen darf, der Körnerring habe sich gebildet und warte nun auf die Trennung der Kernplatten, um mit ihnen in die beiden Tochterzellen abzuwandern. Fig. 23 2 und ebenso Fig. 24 zeigen dasselbe und ich möchte daher und weil auch andre ähnliche Bilder dafür sprechen, vermuten, daß die Mitochondrien sich bei der Zellteilung lose in Körnern zu einem äquatorial liegenden Ring um die Kernplatte ordnen und bei deren Trennung auf beide Zellen verteilt werden, indem der Ring sich, wie die Chromosomenplatte in der Äquatorialebene spaltet.

¹ Die in der Fig. 23 3 nicht mehr darstellbar war.

² Fig. 23 3 scheint der Teilung der Äquatorialplatte am nächsten zu sein.

Fig. 23 1—3 wären dann drei aufeinanderfolgende Stadien der Wanderung und Zusammenlagerung der Körner zum Ring. Mit dieser Auffassung steht auch Fig. 22 nicht in Widerspruch, die man deuten kann als Bildung eines Äquatorialringes von dem sich auflösenden Mitochondrienkörper aus, der als fester Körper vor der Mitose neben dem Kern lag. Es erinnern an dieses Verhalten der Mitochondrien während der Teilung etwas die von MEVES (1900) von den Spermatozytenteilungen bei *Pygaera bucephala* gegebenen Bilder. Auch dort sammeln sich die Mitochondrien neben der Kernspindel in einem losen Haufen (Taf. XVII Fig. 54—56) und werden bei der Teilung in die beiden Tochterzellen mitgenommen (Fig. 57—59a und 61—64).

Ganz anders verhalten sich freilich die Mitochondrien in den Teilungen von Samenzellen bei *Paludina*, wie sie MEVES (1900), und von *Blaps*, wie sie BENDA (1903) angeben, derartige Schleifen oder Stäbchen findet man nicht bei *Lumbricus*, aber wie schon der Vergleich mit *Pygaera* lehrt, sowie aus BENDAS Referat (1903) zu sehen ist, kann diese Verschiedenheit nicht auffallen, da das Verhalten der Mitochondrien sehr variiert.

Für die Zellteilungen bei *Salamandra* gibt BENDA (1899) folgende charakteristischen Punkte an: »Die Körner bleiben stets während der Teilungen erhalten.« — »Nie finden sich innerhalb der Fasern der Centralspindel oder innerhalb der zu den Chromosomen strahlenden Fasern Mitochondria.« Diese beiden Punkte treffen auch für *Lumbricus* zu. Dagegen habe ich weder die Körnerfäden zu den Polstrahlungen angeordnet gesehen, noch feststellen können, daß sie radiär und nach der vom Kern abgewandten Seite hingedrängt worden wären. Das ist aber dadurch erklärt, daß die Fadenkörner in den Samenzellen von *Lumbricus* vor den früheren Teilungen als geschlossener Körper auf der einen Kernseite liegen und anderseits dadurch, daß sie sich bei der letzten Teilung sehr bald in der beschriebenen Weise um die Äquatorialplatte anordnen.

Wie ich schon oben andeutete, müssen meine Mitteilungen über die Mitochondrien in den jüngeren Samenbildungszellen aphoristisch bleiben, denn die Untersuchung der Fadenkörner in den ruhenden Zellen ist kaum möglich, da sie dann durch ihr geringeres Färbvermögen an Darstellbarkeit verlieren. Da sie aber in zwei aufeinanderfolgenden Teilungen erscheinen, während sie inzwischen verschwinden, und da sie auch von andern Autoren, nämlich durch CALKINS und v. ERLANGER als Nebenkörper oder Archoplasma festgestellt sind und endlich, da sie, wie gleich zu beschreiben sein wird, sich am

Aufbau der Spermatozoen beteiligen, darf man sie als konstanten Bestandteil der Samenzellen von *Lumbricus* ansehen. Daß die auftretenden Mitochondrienkörper identisch sind mit dem »Nebenkörper« v. ERLANGERS und dem »Archoplasma« CALKINS', ergeben die Beschreibungen und Abbildungen dieser Autoren, die ganz auf den von mir als Mitochondrienhaufen angesprochenen Körper zutreffen.

Nahezu vollständig sind meine Beobachtungen über die Beteiligung der Fadenkörner am Aufbau der Spermatozoen. Ich beginne auch diese Darstellung bei jenem Stadium, das durch Fig. 1 wiedergegeben wird. In diesen noch etwas zusammenhängenden Zellen liegen die Fadenkörner in je einem fest geschlossenen körneligen Körper von Sichelgestalt am Schwanzende der Zelle. Es ist bemerkenswert, daß er hier, gleich nach der Mitose, an den entgegengesetzten Zellpolen festgepreßt ist, sich aber später dann lockert; man wird dadurch auf den Gedanken geführt, die Fadenkörner teilten sich, wie oben vermutungsweise gesagt wurde, im Äquatorialring und zögen sich dann, spontan oder durch irgendeine Kraft gezwungen, möglichst weit in die entgegengesetzten Zellpole zurück. So gibt auch KR. BONNEVIE (1904) für *Enteroxenos* an, daß die Fadenkörner bald nach der letzten Reifeteilung in einem dichten Haufen am Schwanzende der Spermatide liegen, später aber eine Auflockerung erfahren.

Zuerst umhüllt der Mitochondrienkörper die Centrosomen, wie bei *Enteroxenos* (BONNEVIE, 1904) und bei *Paludina* (MEVES, 1900), deren Anwesenheit auf diesem Stadium nur daraus geschlossen werden kann, daß der Schwanzfaden aus der am Mitochondrienkörper befindlichen Zellwand auswächst. Ob die Fadenkörner zuerst auch die Sphäre umgeben, wie MEVES (1900), BENDA (1899) und BONNEVIE (1904) angeben, konnte ich nicht feststellen, weil mir die Sphäre erst später und nur selten zu Gesicht kam. In dem Fadenkörnerhaufen der eben geteilten Zellen (Fig. 1) ist von einer Sphäre jedenfalls nichts zu sehen.

Auf dem nächsten Stadium gewinnt dann der Mitochondrienkörper eine erhebliche Auflockerung und Ausdehnung, so daß er noch einmal soviel Raum einnimmt, als vorher, und wenn er heller gefärbt ist, erkennt man in ihm jetzt leicht die Centrosomen. Er erfüllt als körniges Gebilde fast den ganzen Raum zwischen Kernmembran und Zellwand, indem seine Hauptmenge genau terminal liegt und als ein bald mehr, bald weniger starker, meist stumpfer Ausläufer zur Seite hinzieht (Fig. 2). Seine Umrisse sind nur bei ganz dunkler Färbung scharf zu erkennen. Ich muß aus meinen Zeich-

nungen den Schluß ziehen, daß die geringen Lagenänderungen, die der Mitochondrienkörper während des Kernstadiums I zeigt, ohne bestimmte Regeln erfolgen, da sie nur von der Zellengestalt abhängen, die ihrerseits je nach der Lagerung zwischen den Nachbarn wechselt (Fig. 3—6). Dabei aber zieht sich der Körnerhaufen bald von den beiden Centralkörnern und ihrem Verbindungsfaden zurück, wie Fig. 3—5 zeigen, so daß sie jetzt neben ihm stets leicht erkennbar sind. Es erfolgt nun, nachdem der Kern sein kondensiertes Stadium erreicht hat und sich zu strecken beginnt, die Wanderung der Centrosomen genau in die Längsachse der Zelle (Fig. 6—8), und gleichzeitig damit fängt der Mitochondrienkörper an, sich weiter zur Seite zu begeben (Fig. 7—8). Er streckt einen Ausläufer zur Seite der Spermatide und seine Hauptmenge wandert in der Richtung dieses Ausläufers neben den Kern. Da diese Lageveränderung gleichzeitig mit der Längsstreckung der Spermatide geschieht, dürfte die Bewegung des Körnerhaufens nur passiv erfolgen, denn am hinteren Ende der Zelle bleibt für ihn eben kein Platz mehr. Aber man muß beachten, daß er sich von den Centralkörnern nur ganz wenig entfernt, so daß er später bei der Bildung des Mittelstücks zur Hand ist, und gerade dann, während sich das Plasma der Spermatide immer dünner auszieht, unter Zurückhaltung einer Cytoplasmamenge jenes »Bläschen« (Fig. 13—18) am Hinterende der Spermatide bildet. Wenn ich auch geneigt bin, die Bewegungen und Gestaltveränderungen des Mitochondrienkörpers mehr für passiv als aktiv anzusehen, möchte ich ihm doch nach dieser Beobachtung eine gewisse eigne Direktive zuerkennen.

Die seitliche Abwanderung gibt dem Körnerhaufen verschiedene Formen, die besonders auffallend erscheinen, wenn man mit HERMANNscher oder ZENKERScher Lösung konserviert und dann mit Eisenhämatoxylin gefärbt hat. Dann stellt sich der Körnerhaufen als Komma, als halber Kreisbogen und in ähnlichen Gestalten dar, und ehe ich seine wahre Natur erkannt hatte, waren mir diese sonderbaren Formen des vermeintlichen Centrosomakörpers höchst rätselhaft. Bei sorgfältiger Konservierung nach BENDAS Methode treten diese Figuren nicht mehr auf, sondern man sieht den Körper nur einfach zur Seite wandern, wie es Fig. 5—8 zeigen; jene Ringe und Bogen sind sicher nur durch schlechte Konservierung erzeugt worden.

Während eines größeren Teiles der Histogenese liegt nun der Mitochondrienhaufen, so lange die Längsstreckung dauert, neben dem caudalen Kernende, bald etwas mehr nach vorn verschoben, bald mit

einem spitzen Ausläufer noch bis an das distale Centrosom reichend, immer aber in der Nähe des zukünftigen Mittelstücks. Seine Konsistenz kann wechseln, er erscheint manchmal dichter, manchmal lockerer, und dem entspricht seine bald hellere, bald dunklere Färbung. Meist findet man ihn als dunkleren, mondsichelförmigen Körper am hinteren Ende des Kerns, dem er seine konkave Seite zukehrt, Fig. 8—9 und 8a.

Auf dem Stadium, das den Übergang zur Kernauflockerung darstellt, liegt der Körnerhaufen auch oft etwas weiter nach vorn verschoben (Fig. 10), während aber der aufgehellte Kern weiter in die Länge wächst, verlagert sich der Mitochondrienkörper wieder nach hinten zurück (Fig. 11) und berührt mit seiner nach hinten ausgezogenen Spitze von jetzt ab dauernd den Centrosomakörper (Fig. 11, Fig. 13—18). Von jetzt ab beginnt ebenfalls für die Mitochondrien ein Stadium geringerer Färbbarkeit, in dem sie gleichzeitig eine Lageveränderung durchmachen, die aufs deutlichste zeigt, daß sie bestimmt sind, am Aufbau des Mittelstücks teilzunehmen.

Durch die fortdauernde Längsstreckung der Spermatide (Fig. 11 bis 17) zieht sich das den Kern und die Mitochondrien umschließende Cytoplasma immer dünner aus und ist bald nur noch als sehr feiner Saum neben dem Kern sichtbar. Hinten am Schwanzende der Spermatide bleibt noch eine größere Menge von Cytoplasma erhalten, die die Mitochondrien und Centralkörner wie ein Bläschen umhüllt (Fig. 13—17 und auch noch Fig. 18). Dieses »Bläschen« bildet auch CALKINS (1895, Fig. 37 auf Taf. XIX) mit einem darin liegenden Stäbchen von Archoplasma ab, das vielleicht dem centrosomatischen Centralkörper des Mittelstücks, vielleicht aber auch dem schlecht konservierten Mitochondrienkörper entspricht. Einen Hohlraum besitzt dieses »vesicle« aber nach meiner Beobachtung nicht, man darf es also nicht als Bläschen bezeichnen. Bis zur Bildung dieser Plasmakugel lag der Mitochondrienkörper nur auf der einen Seite der Spermatide als länglicher Körper (Fig. 8a) von etwa kommaförmigem Querschnitt, jetzt aber fängt er an, sich in die Breite zu dehnen, indem er zu einem etwa dreieckigen Schildchen auswächst. Dieses Schildchen (Fig. 14 zeigt es im optischen Längsschnitt) kehrt dem Kern seine konkave Seite zu, den breiteren Rand nach vorn (Fig. 13 und 15), und wendet seine Spitze so nach hinten, daß sie ganz in der Nähe des distalen Centralkorns liegt. Nach vorn reichen die Mitochondrien eine Strecke weit auf den Kern hinauf. Schließlich legen sie sich so, immer noch schwach färbbar, um das Kernende

und das jetzt zu $1,5 \mu$ ausgewachsene centrosomatische Mittelstück herum, daß sie es fast umgreifen. Die größere Menge bleibt dabei aber immer auf der einen Seite angehäuft. Man könnte dann ihre Lagerung um das hintere Spermatidenende vergleichen mit der einer Hand, die einen ziemlich dicken Stab ganz an seinem Ende noch gerade umschließt. Der Körnerhaufen ist dann 2μ lang und bedeckt zunächst vom Kern eine Strecke von $0,5-1 \mu$ (Fig. 15). So liegen die Mitochondrien am Ende des III. Kernstadiums, sie sind jetzt im Begriff, in das Mittelstück einzugehen. Fig. 17—20 zeigen, wie das geschieht.

Nachdem das centrosomatische Mittelstück zu seiner endlichen Länge ausgewachsen ist, wobei Fig. 17 und 18 eine geringere Färbbarkeit des proximalen Centralkorns zeigen, verliert die die Fadenkörner noch umgebende Plasmamasse an Volum und der Mitochondrienhaufen nähert sich dem Centrosomakörper. Dabei nimmt er an Umfang erheblich ab, und in dem Maße, als die Plasmablase sich verkleinert und endlich verstreicht, verschwindet auch der Mitochondrienhaufen (Fig. 17—18); vorher aber erstreckt er sich ziemlich gleichmäßig über die ganze Länge des Mittelstücks und zeigt sich etwas in seine einzelnen Körner aufgelöst. Er reicht auch jetzt noch etwas nach vorn auf den Kern herauf, und seine Grenze nach vorn ist wenig scharf. So gestaltet nimmt er schließlich immer mehr ab und verschwindet endlich ganz. Gleichzeitig aber gewinnt das Mittelstück erheblich an Färbbarkeit und ist auf stark tingierten Präparaten dunkler als der Kern (Fig. 19 zum Teil). Auf letzteren ist es auch außerdem noch um ein geringes dicker als der Kern (Fig. 20), während es auf schwach gefärbten Präparaten (Fig. 19) etwas dünner als der Kern erscheint. Einmal sah ich auch ein Wandern von Körnern aus dem Körper ans Mittelstück (Fig. 17).

Diese Tatsachen führen zu dem Schluß, daß die Mitochondrien die Umhüllung des Mittelstücks am Samenfaden der Regenwürmer bilden. Ehe ich zur Unterstützung dieser Ansicht Parallelen aus der Literatur anführe, wiederhole ich noch einmal: die dauernde Lage des Mitochondrienkörpers in der Nähe des Centrosomakörpers, um und entlang an diesem, seine körnige Auflösung am Schluß der Histogenese, und endlich sein allmähliches Verschwinden unter gleichzeitiger Zunahme der Färbbarkeit und der Dicke des Mittelstücks lassen keine andre Deutung zu, als daß die Fadenkörner sich als Hülle um das Mittelstück legen, wobei sie noch etwas auf den Kopf übergreifen.

Für *Paludina vivipara* beschreibt MEVES (1900) die Entstehung einer spiraligen Hülle¹ um den Achsenfaden aus Mitochondrien: »sie bilden eine cylindrische, auf dem Querschnitt viergeteilte Umhüllung des die Achse des Mittelstückes bildenden Centralkörperstabes.« Ziemlich genau trifft diese Angabe, abgesehen von der Vierteilung auf Querschnitten, für die Struktur des Mittelstückes bei *Lumbricus* zu. BENDA bildet (1903) die Bildung der Spiralhülle um den Achsenfaden bei der Maus ab und KR. BONNEVIE (1904) beschreibt die Anordnung der Mitochondrien als spiralige Hülle um den centrosomalen Teil des Mittelstückes. Für weitere Analogien verweise ich auf die Referate von MEVES (1902) und BENDA (1903).

Meine Beobachtungen bestätigen also das, was CALKINS (1895) über die Entstehung des Mittelstückes angibt, nämlich, daß es aus dem »Archoplasma« hervorgeht. Dabei ist mir der Nachweis gelungen, daß das »Archoplasma« aus Mitochondrien und den Centralkörnern besteht und daß beide an dem Aufbau des Mittelstückes teilnehmen.

FOOT und STROBELL (1902) halten auch noch das dunkle Korn, das auf der Grenze zwischen Mittelstück und Kopf liegt, für centrosomatisch und zum Mittelstück gehörig. Ich habe aber nirgends eine Bildung dieses Kornes gesehen, obwohl ich mein Augenmerk auf jede Entstehung richtete, die seine Abstammung von centrosomatischer Substanz hätte wahrscheinlich machen können. Außerdem ist es nur gegen das Mittelstück, nicht aber gegen den Kern scharf abgegrenzt (Fig. 18, 19), und ich glaube es daher als eine Verdichtung des Chromatins an der Grenze gegen das Mittelstück ansehen zu müssen, die erst spät auftritt, aber ebenso aufzufassen sein wird, wie die, welche das Basalkorn des Spitzenstückes liefert.

Die Struktur des Mittelstückes zu erläutern, dient die schematische Fig. 25: außen liegt der Mitochondrienmantel, innen das centrosomatische Mittelstück und hinten am distalen Centralkorn setzt der Schwanzfaden an. Nach vorn greift der Mitochondrienmantel noch eine Strecke weit auf den Kern über, dort vielleicht sich durch Überdeckung des Kernes mit beteiligend an der Bildung des scheinbaren Kornes, das zwischen Kopf und Mittelstück liegt.

4. Das Spitzenstück.

Über die Entstehung des Spitzenstückes liegen unter meinen Beobachtungen nur einzelne Daten vor, deren Unvollkommenheit durch

¹ Eine spiralige Struktur der Fadenkörnerhülle konnte ich bei *Lumbricus* niemals erkennen.

die Armut der Spermatiden an Cytoplasma und durch die geringe Färbbarkeit, die dies mit seinem Inhalt besitzt, verursacht sind.

CALKINS läßt das Spitzenstück beim Regenwurmspermatozoon aus dem Cytoplasma hervorgehen; über das Basalkorn des Spitzenstücks gibt er nichts an. BALLOWITZ (1894) beschreibt dieses Korn als Grenzkorn, ohne über seine Natur etwas auszusagen. FOOT und STROBELL halten es für centrosomatisch, vom Spitzenstück sagen sie nichts.

Die Entstehung des Spitzenstücks aus der Sphäre scheint mir nach meinen Beobachtungen bei *Lumbricus* sehr wahrscheinlich zu sein und ich befinde mich dabei in Übereinstimmung mit den Befunden anderer Autoren an den verschiedensten Objekten. Ich nenne hier nur MEVES (*Salamandra* 1897), MCGREGOR (*Amphiuma* 1899), MEVES (*Cavia* 1899), BROMAN (*Bombinator* 1900) und TÖNNIGES (*Lithobius*, in KORSCHULT und HEIDER 1902) sowie KR. BONNEVIE (*Enteroxenos* 1904).

In den Spermatiden von *Lumbricus* sah ich oft auf jenem Stadium I, dem ersten Kondensationsstadium des Kernes, vorn an der Kernmembran ein rundes, helles, stark lichtbrechendes Bläschen mit scharfer Kontur gelegen. Es ist nur an der Kernmembran etwas abgeplattet und immer heller gefärbt als das Cytoplasma, dazu homogen, so daß es als richtiges Bläschen anzusehen ist. In Fig. 3, 4, 5 a, 7 a ist es abgebildet und ich sah es auch auf einem der Fig. 6 entsprechenden Stadium (Fig. 5 a). Von da ab ist es nicht mehr aufzufinden; ich will nicht behaupten, daß es verschwinde, aber auf den Stadien, die der Längsstreckung des Kernes entsprechen, konnte ich es nie sicher sehen, wenn ich auch einige Male glaubte das gestreckte Bläschen gefunden zu haben.

MEVES (1897) beschreibt, wie die Sphärensubstanz bei *Salamandra*, bevor sie sich an den vorderen Kernpol lagert, zum Bläschen, dem Sphärenbläschen wird. Da ich nun auch am vorderen Kernpol ein Bläschen finde, dessen Herkunft mir unklar geblieben ist, da auch an andern Objekten die Sphäre, die das Spitzenstück liefert, vacuolisiert beobachtet ist [ich erinnere an die Arbeiten BROMANS (1900) und MCGREGORS (1899)] und da endlich das Spitzenstück, wenn es — leider unvermittelt — am Ende der Histogenese (Fig. 17) auftritt, ganz so aussieht, als besäße es in seinem hinteren Drittel eine Vacuole, ein Bläscheninneres, so bin ich vielleicht zu der Annahme berechtigt, daß auch bei *Lumbricus* das Spitzenstück der Samenfäden aus der Sphäre hervorgeht.

Eine etwas genauere Beobachtungsreihe erzielte ich über die Entstehung des Basalkornes am Spitzenstück. Wie ich schon

anführte, sehen FOOT und STROBELL (1902) dieses Basalkorn (Grenzpunkt, BALLOWITZ, 1894) als ein Centrosoma an. Sie sagen darüber (S. 322): »For the present the only evidence in the egg, indicating that we may expect to find a centrosome in the spine and in the middle-piece is that the cytoplasm of the egg reacts to both spine and middle-piece, this reaction being expressed by two morphologically similar structures, the fertilization cone and the sperm aster, these two structures in turn resembling morphologically the asters of the maturation spindles, each of which contains a centrosome.« Und weiter, S. 323: »if we interpret the three small bodies in the spermatozoön of *Allolobophora* as centrosomes, it involves the unauthorized assumption that the centrosome of the spermatid divides, part being destined to the apex of the head and part for the middle-piece of the spermatozoön, these centrosomes being the equivalent of the one centrosome left in the egg after the formation of the second polar body.«

Das Basalkorn des Spitzenstücks erzeugt also demnach eine Strahlung im Ei und man müßte es als ein Centrosoma ansehen, wenn die im zweiten Zitat ausgesprochene Vermutung richtig wäre, daß sich von dem Centralkorn (oder den Centralkörnern) der Spermatide ein Teil abtrennte, um nach vorn an die Spitze der Spermatide zu wandern. Nun habe ich eine solche Teilung der Centralkörner nirgends gesehen, sie müßte denn vor dem Stadium meiner Fig. 1 erfolgt sein, dann aber fehlt auch bei der sehr deutlichen Färbung, die die Centralkörner mit Kristallviolett erfahren, jede Andeutung von centrosomaler Substanz am vorderen Kernpol, ich habe nie auch nur eine Spur von ihr dort gesehen.

Außerdem aber geben meine Beobachtungen — wie ich oben schon wiederholt andeutete — Anlaß, das Basalkorn des Spitzenstücks als Bildung des Kernchromatins anzusehen.

Zunächst besitzt die Kernmembran schon bei Anwesenheit der Vacuole eine gewisse Dicke am Vorderende, als sei ihr dort vorn ein kleines, wenig stärker gefärbtes Plättchen tangential angelegt. Vor allem aber sammeln sich bei der Auflockerung des Chromatins und seiner Wanderung an die Kernmembran am vorderen Ende der Membran einige Chromatinkörner, die erstens etwas größer als die im übrigen Teil des Kerns vorhandenen sind und sich zweitens stärker färben. Diese Chromatinverdichtung ist längere Zeit, während des weiteren Wachstums der Spermatide mit hellem Kern sichtbar, Fig. 10 und 11 zeigen sie gleich nach ihrer Bildung. Sie stellt sich

dann dar als chromatische, der Kernmembran innen angelegte Kappe, die ihre konkave Seite dem Kerninnern zukehrt. Sie ist längere Zeit sichtbar, meist kann man an ihr recht gut die Zusammensetzung aus Chromatinkörnchen erkennen.

Wie sich diese Kappe zum Korn, dem Basalkorn umwandelt, habe ich nicht gesehen, aber folgendes Verhalten reifer Spermatozoen spricht dafür, daß beide in Zusammenhang miteinander stehen. Durch Konservierung von Spermatozoen, die aus dem Receptaculum entnommen waren, mit Sublimatalkohol und Essigsäure auf einem Strichpräparat, hatte ich Samenfäden mit stark gequollenen Köpfen erhalten (Fig. 21). Die Spitzenstücke waren nicht gequollen, sondern hatten ihre natürliche Gestalt beibehalten. Ebenso aber blieb auch das Basalkorn unverändert und die Kernmembran wurde von ihm etwas abgehoben, so daß es etwas isoliert im Kern lag und man den Eindruck gewinnen mußte, es werde dargestellt durch eine Delle, die das Spitzenstück im Kern einbuchtet und deren Innenseite mit Chromatin stärker besetzt ist. MEVES (1897) und MCGREGOR (1899) erwähnen bei *Salamandra* und *Amphiuma* ein solches Eindringen des Spitzenstücks in den Kern, die wohl der besseren Verfestigung dient, da nun das Basalkorn durch jene Chromatinansammlung vorgebildet wird, liegt der Gedanke nahe, daß das Basalkorn als Korn erscheint, weil es die Basis des in den Kern eingedrungenen Spießes halbkugelig mit einer Schale von Chromatin umhüllt. Diese Deutung ist jedenfalls genetisch besser von Tatsachen unterstützt, als die von FOOT und STROBELL; die Angaben dieser beiden Autorinnen über die Bildung eines »aster« vom Vorderende des Kernes aus, muß ich dabei freilich auf sich beruhen lassen. In ihrer Arbeit von 1903 geben sie über die Entstehung des Asters aus dem Spitzenstückkorn nichts an, sondern vermuten, daß dies Korn bei der Reifungsspindel eine Rolle spielen dürfte.

Bei Coleopterenspermien beschreibt BALLOWITZ (1890) ein Basalkorn am Spitzenstück und leitet es auch vom Chromatin her, durch dessen Verdichtung er es sich entstanden denkt. MEVES (1897) beschreibt für *Salamandra* die Bildung einer Verdichtung an der Basis des Spitzenstücks, »zuerst ist, wie gesagt, das Sphärenbläschen einer Delle des Kernes angelagert. Soweit beide, Kern und Sphärenbläschen, einander anliegen, tritt nun zwischen ihnen an der Oberfläche des letzteren eine dünne schalenförmige Schicht einer Substanz auf, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz färbt. Nach den mir vorliegenden Bildern hält es schwer, zu entscheiden, ob diese Substanz

zum Kern oder zum Sphärenbläschen gehört«. MEVES glaubt diese Substanz besser vom Sphärenbläschen ableiten zu müssen, für *Lumbricus* liegt es näher, das Basalkorn als Chromatinbildung anzusehen.

Da ich die Entstehung des Spitzenstückes aus der Sphäre vermute, aber nicht lückenlos beweisen kann, wäre die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß sich das Basalkorn ähnlich bildete, wie das centrale Korn in der Sphäre der Säugetiere, dem M. v. LENHOSSÉK (1898) besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat, nämlich durch Verdichtung der Sphärensubstanz, indem es wie bei *Mus decumanus* »plötzlich, wie durch einen Schöpfungsakt in der bis dahin homogenen Sphäre auftaucht« (M. v. LENHOSSÉK 1898, S. 280).

Das Auftauchen des Kornes bei *Lumbricus* könnte mir leicht entgangen sein und ich könnte seine Entstehung auch ähnlich so erklären, wie LENHOSSÉK die des Sphärenkornes der Säugetiere, wenn ich nicht die oben beschriebene Verdichtung des Chromatins am vorderen Kernende gesehen hätte. Außerdem färbt sich das von mir beobachtete Korn sehr intensiv mit Eisenhämatoxylin, was für das Sphärenkorn bei *Mus decumanus* nach LENHOSSÉK durchaus nicht zutrifft.

Ich rechne also das Basalkorn nicht zum Spitzenstück, sondern zum Kern und glaube deshalb von der Auseinandersetzung mit Autoren, die das ganze Spitzenstück aus dem Kern hervorgehen lassen (z. B. HERMANN, 1897, bei den *Scalchiern*) absehen zu können. Näheres darüber findet man bei M. v. LENHOSSÉK (1898) S. 286 ff. und in KORSCHULT und HEIDERS Lehrbuch S. 501 und 522—523. Die geringen von mir gefundenen Andeutungen über die Genese des Spitzenstückes geben mir kein Recht, in eine Diskussion darüber einzutreten.

Eine Entscheidung der Frage nach der Funktion des Basalkornes, über welche ich nichts anzugeben weiß [wogegen FOOT und STROBELL (1902) dem Korn eine Bedeutung für die Reifung oder Befruchtung des Eies (1902 und 1903) zuschreiben] kann aus der Betrachtung der Genese des Kornes nicht getroffen werden, man wird sie nur von einer genauen Untersuchung des Befruchtungsvorganges erwarten dürfen, wie sie von FOOT und STROBELL (1903) begonnen worden ist.

5. Der Außenkörper der Spermatiden.

An den Schluß meiner Angaben über die Histogenese der Samenfäden von *Lumbricus* stelle ich den Bericht über einen bisher nirgends erwähnten Anhang an den jüngeren Spermatiden, den ich den »Außenkörper« nennen möchte und den ich nur der Vollständigkeit wegen beschreibe. Seine Herkunft und seine Bedeutung konnte

ich nicht feststellen, und kann über die jedenfalls unbedeutende Rolle, die er spielt, nur einige Vermutungen aussprechen. Auch wäre es schon deshalb nicht nötig, näher auf ihn einzugehen, weil er eine gänzlich isolierte Erscheinung darstellt, denn bei der Durchsicht der spermatogenetischen Literatur habe ich nirgends die Beschreibung eines ihm ähnlichen Gebildes gefunden. Zwar beschreiben BALLOWITZ (1894) und PICTET (1891) bei *Sepia* und VOINOV bei *Cybister* (1903) Anhänge an den Köpfen reifer Spermatozoen, die aber nicht als Vergleichsobjekte herangezogen werden können, da sie erst in späteren Stadien auftreten, als der Anhang bei *Lumbricus*, der zudem schon am Ende des Stadium II abfällt.

Der »Außenkörper« tritt schon früh auf, nachdem der Kern der jungen Spermatide eben seine Reduktionsteilung durchgemacht hat und wird während der Kernrestitution in Gestalt einer kleinen, höchstens $0,5 \mu$ Durchmesser besitzenden Kugel, am seitlichen Rande des hinteren Zellendes sichtbar, vom Schwanz stets deutlich entfernt. Überall, wo er auftritt, liegt er dem Mitochondrienhaufen direkt benachbart. Er ist an fast allen Zellen sichtbar, kann aber auch nicht selten fehlen, wie z. B. an der Zelle, die in Fig. 4 gezeichnet ist. Während der Stadien I und II der Spermatide wächst er um ein geringes, so daß seine stark färbbare Kugel einen Durchmesser von etwas mehr als 1μ erreicht. Man kann ihn daher bei flüchtigem Zusehen leicht mit dem dann fast ebenso großen proximalen Centralhorn verwechseln. Während dieses Wachstums umgibt er sich mit einem helleren, anscheinend plasmatischen Hof, der von dem Stadium der Fig. 5 an konstant ist.

Manchmal tritt auch der zumeist kugelige Körper als gestrecktes, cylindrisches Stäbchen auf, wie er auf der rechten Hälfte von Fig. 7 dargestellt ist. Diese Stäbchenform habe ich aber nur selten gefunden, meist ist er kugelig oder kurz cylindrisch, wie man nötigenfalls durch Heben und Senken des Tubus feststellen kann.

Über seine Färbbarkeit ist zu bemerken, daß er durch Eisenhämatoxylin fast gar nicht, nur bei bester Konservierung, viel besser aber durch die sogenannten Anilinfarben dargestellt wird. Gentianaviolett gibt ihm das Aussehen eines hellen Scheibchens mit scharf umzogenem Rand, aber ohne dunkel gefärbtes Inneres (Fig. 5a) und nur Kristallviolett färbt ihn stark und in der beschriebenen und abgebildeten Weise und zwar wird Kristallviolett von ihm sehr lange festgehalten, denn auch, wenn man das Präparat stark auszieht, bleibt er längere Zeit blau gefärbt, als das Chromatin.

In Fig. 8 ist der Außenkörper am Ende seines Wachstums dargestellt und ich erinnere daran, daß hier auch das Stadium II der Spermatide seinem Ende zugeht. (Ausnahmsweise liegt er in Fig. 8 nicht neben dem Mitochondrienhaufen.) Während der Spermatidenkern seine Auflockerung beginnt, zeigt auch der Außenkörper auffallende Veränderungen. In Fig. 8 *c* verlängert er sich und in Fig. 8 *d* liegt auch seine stark färbbare Kugel noch weiter vom Zellleibe entfernt, an der Spitze eines etwa kegelförmigen, schwächer gefärbten Gebildes, das mit seiner Basis dem Mitochondrienhaufen anliegt. Fig. 9 *a* zeigt dann die Veränderung, die der Körper zuletzt durchmacht, während sich Stadium III des Kerns vorbereitet: er löst sich körnig auf, indem er sich dabei noch weiter in die Länge streckt. Andre Zellen an demselben Cytophor zeigen den (hier nicht gezeichneten) Beginn des Zerfalls.

Diese Auflösung in Körnchen muß wohl als Beginn der Ablösung vom Körper der Spermatide angesehen werden, denn Zellen, die eine größere Länge zeigen, besitzen den Außenkörper nicht mehr, ich habe ihn niemals an Spermatiden gesehen, die eine Länge von mehr als 7–8 μ besaßen und weiter als die in Fig. 10 dargestellte entwickelt waren. Der Außenkörper tritt also nur an jungen Spermatiden auf und fällt bald wieder ab.

Es entsteht nun die Frage, welche Bedeutung man ihm zuschreiben soll. Man könnte vermuten, daß durch ihn Zellmasse aus der Spermatide austritt, um sich als plasmatische Hülle um den Schwanzfaden zu legen. Aber niemals sah ich den Außenkörper sich dem Schwanzfaden nähern und der Schwanz tritt schon vor der Abstoßung des Außenkörpers in stärkerer Breite auf, wenn man ihn intensiv färbt (Fig. 9 *a*).

So möchte ich zum Versuch einer Erklärung darauf hindeuten, daß der Außenkörper dort an der Außenseite der Zelle entsteht, wo der Mitochondrienhaufen liegt (Fig. 2) und daß er mit diesem Haufen wandert (Fig. 2, 3, 5–7 *a*, 8 *a*, 8 *c*–8 *d* und 9 *a*). Der Mitochondrienkörper nimmt, während der Außenkörper wächst, an Größe ab, aber an Dichtigkeit zu und scheint von etwa Fig. 9 ab weniger Masse zu besitzen, als etwa in Fig. 2–4. Sein Zusammenhang mit dem Mitochondrienkörper scheint mir daher kaum zweifelhaft zu sein, und ich glaube vielleicht annehmen zu dürfen, daß er durch Abgabe von Masse aus dem Mitochondrienkörper entsteht. Da er bald zerfällt, und zwar dann, wenn der Mitochondrienkörper sich anschickt die oben beschriebene Umhüllung des Mittelstücks zu liefern, liegt der

Gedanke nahe, daß der Außenkörper eine gewisse überflüssige Menge der Mitochondrien darstellt, die aus dem Zellplasma ausgestoßen wird, weil ihre Verwendung beim Aufbau des Mittelstücks nicht mehr möglich sein würde. Mit dieser Annahme würde auch die unregelmäßig wechselnde Gestalt des Außenkörpers erklärt sein. Außerdem spricht auch noch hierfür, daß der Außenkörper nicht bei allen Spermatiden auftritt, denn seine Bildung wird nur dann nötig sein, wenn zuviel Mitochondrienmasse in einer Zelle vorhanden ist, und dieser Fall kann ganz wohl einmal eintreten, da, wie oben gezeigt, die Verteilung der Mitochondrien bei der Teilung der Spermatocyten II. O. etwas dem Zufall überlassen zu sein scheint. — Ich lege dieser Erklärung aber keinen großen Wert bei.

B. Der Cytophor.

1. Einleitung.

Neben der Histogenese der Samenfäden untersuchte ich noch die Herkunft und die morphologische Bedeutung des Cytophors, wobei ich feststellen wollte, ob der Cytophor beim Regenwurm den Wert einer Zelle hat oder nicht. Daraus ergab sich die Frage nach seiner Kernhaltigkeit.

BLOOMFIELD (1880) gibt an, daß der Cytophor kernlos sei, sagt aber S. 83: bei seiner Bildung bleibt zwischen den sich teilenden »Spermatoblasten« eine Plasmapartie übrig, die »may or not may be nucleated«. Späterhin betont er wieder die Kernlosigkeit des Cytophors. Ebenso stellt CALKINS (1895) fest, daß der Cytophor durchaus kernlos bleibt. CALKINS gibt dementsprechend dem Cytophor eine isolierte Stellung unter den bei der Spermatogenese vorkommenden Hilfsbildungen.

Nach BLOOMFIELD wäre der Cytophor mit den Hilfszellen der alimentären Spermatogenese, der SERTOLISchen Zelle und den Fußzellen in der Keimdrüse der Mollusken zu vergleichen. CALKINS weist diesen Vergleich zurück.

Solange man den Cytophor als kernlose, nur der Verbindung der Samenzellen miteinander dienende Plasmamasse ansieht, müßte man ihm eine Stellung in der Nähe der Nematodenrhachis anweisen, von der ihn nur die Tatsache trennen würde, daß bei der Rhachis ein fortlaufender Plasmastrang ununterbrochen die ganze Reihe der Samenzellen trägt, während die Cytophore einzelnen Plasmastücken vergleichbar wären, die sich von der Rhachis losgelöst hätten und mit

ihren Samenbildungszellen eine Zeitlang eine selbständige Existenz führten. Mir ist aber nicht bekannt, daß irgendwo eine Rhachis Teilstücke abspaltete, Segmente, die dann als Cytophore umherflottierten.

Sollte der Cytophor aber kernhaltig sein, so wäre er mit der VERNONschen Zelle der Insekten vergleichbar (GRÜNBERG, 1903) vorausgesetzt, daß seine Entstehung auch aus einer Keimzelle geschähe.

Am meisten Ähnlichkeit besitzt der Cytophor noch mit den ebenso genannten Gebilden, welche JENSEN (1883) bei dem Opisthobranchier *Triopa* und bei dem Tubificiden *Clitellio* beschrieben hat, die aus kernhaltigen Zellen hervorgehen (oder aus ihm bestehen?). Diese bei *Clitellio* und *Triopa* auftretenden Nährzellen, die zur Bildung eines Cytophors sich auflösen, würden ohne Schwierigkeit mit den auch anderweit beschriebenen, sich auflösenden Nährzellen der Spermatogenese zu vergleichen sein. Um so eher, als ebenfalls bei andern Anneliden und zwar bei Limnicolen die Auflösung von Samenbildungszellen zur Entstehung eines Cytophors führt, wie SHINKISHI HATAI (1900) beschrieben hat. Ich erinnere dabei an die Auflösung von indifferenten Keimzellen und abortiven Spermatogonien, die TÖNNIGES (1902) bei *Lithobius* beschreibt, sowie an die Auflösung von Spermatogonien, die nach THESING (1904) den Cytophor bei Cephalopoden liefert und endlich an die Auflösung von Spermatogonien unter dem Einfluß der Apicalzelle bei *Bombyx mori* (GRÜNBERG, 1903).

In allen diesen Fällen handelt es sich um eine Auflösung von indifferenten Zellen oder Samenbildungszellen und weil dadurch bei *Clitellio*, *Limnodrilus* und *Vermiculus*, sogar ein richtiger Cytophor entsteht, lag für mich der Gedanke nahe, seine Bildung bei *Lumbricus* durch ähnliche Vorgänge zu erklären. Denn, wie erwähnt, auch bei den Tubificiden beschreibt SHINKISHI HATAI (1900) die Bildung des Cytophors durch Zerfall von Spermatogonien.

Ich begann also die Untersuchung in der Hoffnung, auch für *Lumbricus* die Bildung des Cytophors aus einer Nährzelle nachweisen zu können, und es gelang mir Tatsachen zu finden, die es sehr wahrscheinlich machen, daß der Cytophor der Regenwürmer aus einer selbständigen kernhaltigen Zelle hervorgeht, die später zerfällt und mit ihrem Plasma als Trägerin der Samenzellen dient.

2. Material und Methoden.

Ich begann die Untersuchung über den Cytophor an denselben Präparaten, an denen ich die Histogenese studiert hatte. Da aber die ersten Bildungsstadien der Cytophorgruppen im Hoden zu suchen

sind, fertigte ich Schnitte durch diesen an. Schnitte durch die in toto konservierten Geschlechtssegmente gaben keine befriedigenden Bilder vom Hoden und ich konservierte deshalb den frei herauspräparierten Hoden. Zwar ist es selbst mit starken Lupen schwer den Hoden an den lebendfrischen Geweben zu erkennen, aber es gelang mir doch, eine genügende Anzahl von Präparaten zu erhalten.

Um mir die Auffindung des Hodens zu erleichtern, verwendete ich zu diesen Studien Exemplare von *Allolobophora*, da bei dieser Gattung die Hoden freiliegen, und nicht, wie bei *Lumbricus* von der medianen Samenkapsel überdeckt werden. Ich nahm *Allolobophora terrestris* Sav.¹, die fast dieselbe Größe besitzt, wie *Lumbricus terrestris* L., Müll., habe aber zur Kontrolle auch Präparate von *Lumbricus terrestris* durchgesehen und dabei gefunden, daß die Kerngröße in den Hoden beider Species übereinstimmt, wie auch das sonstige Bild des Hodens, soweit das meine für die Darstellung der Hoden leider mangelhaften Präparate von *Lumbricus terrestris* erkennen ließen, bei beiden Species übereinstimmt. Deshalb dürfen wohl auch die andern Verhältnisse identisch sein.

Bei der gewöhnlichen Fixierung mit HERMANNScher Lösung und Färbung mit Eisenhämatoxylin stellte sich aber der Hoden als ein großer Zellenhaufen ohne Zellgrenzen dar, so daß es nicht möglich war, zu entscheiden, wann und auf welche Weise die Vereinigung der Zellen zum Cytophor erfolgte. Deshalb arbeitete ich mit einer Versilberungsmethode, die mir sehr befriedigend gelang, nämlich der von M. C. DEKHUYZEN (1889), die die Zellgrenzen im Hoden in der gewünschten Deutlichkeit sichtbar machte und außerdem, wohl durch die Verwendung der 3%igen Salpetersäure, die Zellen und Zellkerne ausgezeichnet darstellte. Die Färbung der, 3–4 μ dicken, Schnitte durch diese versilberten Hoden geschah mit Eisenhämatoxylin und Gentianaviolett. Die so erhaltenen Präparate liegen meiner Darstellung zugrunde.

3. Die Entstehung des Cytophors.

Ein Schnitt durch den Hoden, wie ihn meine Textfigur zum Teil wiedergibt, läßt deutlich zwei verschiedene Arten von Kernen

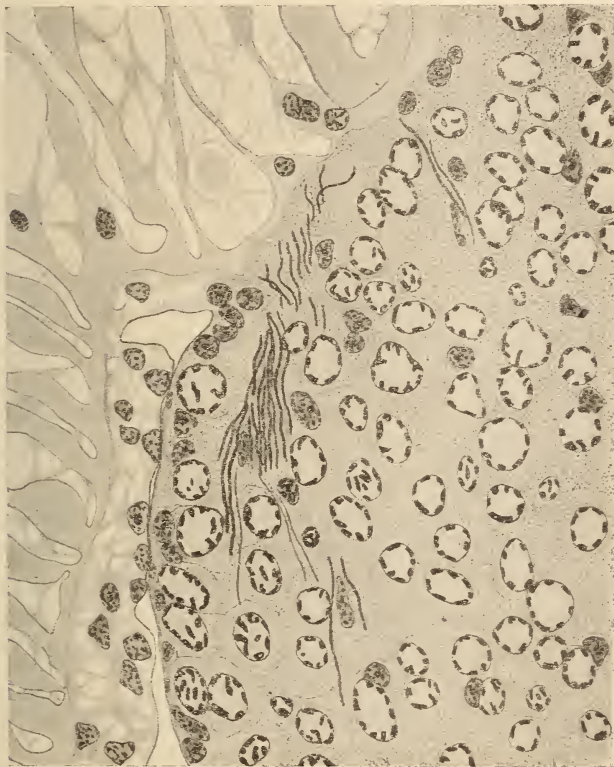
¹ *Allolobophora terrestris* Sav. heißt nach Lief. 10 des Tierreichs: W. MICHAELSEN, Oligochaeta, 1900, S. 483 jetzt *Helodrilus (Allolobophora) longus* (Ude), ich glaube aber der Verständlichkeit wegen den ersteren Namen beibehalten zu müssen.

erkennen, die sich durch ihre Größe und Färbung unterscheiden. Am Rande des Hodens, dort wo er an das Dissepiment und an seine »gefäßreiche Hälfte« (BUGNION und POPOFF, 1905) angrenzt, liegen mehrere kleinere, dunklere Kerne zusammengedrängt, während im Innern des Hodens und weiter nach dem freien Hodenrande zu die großen hellen Kerne von etwa 6—7 μ Durchmesser vorherrschen. Diese sind offenbar die Geschlechtskerne, denn sie gleichen in der Struktur denen, die am Rande des Hodens und später an den freien Cytophorgruppen zu finden sind. Ich sehe sie mit v. ERLANGER (1896) als Spermatogonienkerne an. Jeder Kern ist mit einer nicht unbeträchtlichen Menge von sehr fein granuliertem Cytoplasma umgeben, und die Kerne selbst zeichnen sich dadurch aus, daß ihr Chromatin in größeren Brocken stets nur an der Kernmembran liegt, während der Binnenraum des Kerns sehr hell ist, heller als meine Zeichnung angibt. Nucleolen fehlen. In der Nähe des freien Hodenrandes befinden sich diese Zellen häufig in Teilung, und während etwaige Mitosen im Innern des Hodens nur einzeln auftreten, werden sie dort immer nur gruppenweise gefunden. Schon daraus geht hervor, daß, wie auch v. ERLANGER (1896) angegeben hat, sich die Hodenzellen zu Gruppen — Follikel nennt sie ERLANGER — zusammenordnen, daß also die Cytophorbildung im Hoden erfolgt.

Für die Bildung des Cytophors schienen nur zwei Möglichkeiten gegeben zu sein: entweder das Spermatogonienplasma gab bei jeder Teilung einen die Tochterzellen verbindenden Rest ab, wie es W. VOIGT (1885) bei *Branchiobdella* beobachtete, und wie es auch BLOOMFIELD (1880) für *Lumbricus* beschrieben hat, oder mehrere Zellen ordneten sich spontan zusammen und schieden das Cytophorplasma zwischen sich ab, indem sie teilweise zusammenflossen. Endlich konnte bei dieser Zusammenordnung der Zellen auch noch eine Nährzelle tätig sein, die durch ihren Zerfall das Cytophorplasma bildete.

Da ich zuerst nur vereinzelt liegende Mitosen, dann aber in der nächsten Generation die erwähnten Teilungsgruppen gefunden hatte, mußte ich annehmen, daß die Spermatogonien sich ziemlich schnell zusammenordneten und mußte die Entstehung des Cytophorplasmas aus Resten bei den Spermatogonienteilungen, wie sie VOIGT (1885) beschreibt, für *Allolobophora* ablehnen. Aber auch das Zustandekommen der Plasmamasse des Cytophors durch freiwillige Vereinigung der Spermatogonien schien mir wenig Wahrscheinlichkeit für sich zu haben.

Jetzt wurde ich auf die kleinkernigen Hodenzellen aufmerksam, die, wie oben erwähnt, sich an der Insertionsstelle des Hodens häufiger finden. Sie sind sehr plasmaarm, so daß man ihr Cytoplasma oft kaum nachzuweisen vermag; ihr Kern mißt etwa 3μ im Durchmesser und ist im Gegensatz zu den meist kugeligen Sexualkernen immer unregelmäßig gestaltet: eiförmig, einseitig zugespitzt, oder auch wohl dreieckig. Sie sind im Grundton dunkler gefärbt,



Schnitt durch den Hoden von *Allolobophora terrestris* Sav., versilbert, Eisenhämatoxylin. Comp.-Oc. 6, Immers. 1/18; etwas kombiniert; gegen das Original verkleinert.

als die Geschlechtskerne, besitzen in der Regel ein Kernkörperchen (das in der Figur nicht überall hervortritt) und ihr Chromatin ist stets netzförmig in kleinen Stücken im ganzen Kern verteilt. Ihre Kernmembran ist weit stärker und dunkler, als die zarte helle der Sexualkerne¹. Sie finden sich am häufigsten an der Insertionsstelle

¹ Leider erscheint sie in meiner photographisch reproduzierten Figur nicht stärker, eher schwächer, als die der Sexualkerne.

des Hodens, wo sie ziemlich dicht beieinander liegen, und sie besitzen in Größe, Struktur und Färbbarkeit große Ähnlichkeit mit den Kernen, die in der »partie vasculaire« (BUGNION und POPOFF, 1905) des Hodens, die die linke Seite der Textfigur darstellt, auftreten.

Ihnen ähnlich sind auch außerdem jene länglich gestreckten Kerne, die zwischen den dunkelgefärbten Bindegewebsfasern des Hodens liegen. Ich darf also wohl annehmen, daß diese Kerne und ihre Zellen wesentlich verschieden sind von den größeren hellen Spermatogonien. Ich kann die Frage nicht entscheiden, woher sie stammen und ob sie vielleicht die Elemente des Keimepithels, also die Ursamenzellen darstellen, dazu würden entwicklungsgeschichtliche Studien nötig sein, möchte aber nicht annehmen, daß diese kleinen Zellen, wie sie im ausgebildeten Hoden vorliegen, durch Teilung in Spermatogonien übergehen, weil ich nur große Mitosen gesehen habe, die aus den Spermatogonienzellen hervorgehen.

Ich nenne die kleinen dunkelkernigen Zellen »interstitielle Zellen« und glaube mit einiger Gewißheit annehmen zu dürfen, daß sie als Nährzellen und als Cytophormutterzellen dienen.

Dabei stütze ich mich auf folgende Beobachtungen. Die interstitiellen Zellen liegen nur an der Wurzel des Hodens gehäuft, weiter innen im Hoden treten sie immer nur einzeln auf. Und zwar finden sie sich nur in der Region zwischen der Hodenwurzel und der Teilungszone¹ der Spermatogonien. Dort, wo die Sexualkerne sich gruppenweise teilen, verschwinden die interstitiellen Zellen. Etwaige Einzelmitosen sind, wie erwähnt, so groß, daß sie nicht von den nur 3 μ messenden Kernen der interstitiellen Zellen abstammen können.

Anderseits findet man, wie in der Textfigur dargestellt ist, häufig die kleinen Kerne an die großen angelegt, so daß man annehmen muß, diese Zusammenlagerung geschähe zu einem bestimmten Zweck, nicht nur etwa zufällig. Die rechte Seite der Figur, sowie auch die obere Hälfte der Fig. 26 auf Taf. XXIX zeigen mehrere an die Sexualkerne angelagerte interstitielle Zellen.

Gelegentlich liegen auch wohl zwei kleine Kerne an einem großen, aber bedeutungsvoller ist es, wenn man sieht, wie zwei Spermatogonienkerne an einer gemeinsamen interstitiellen Zelle liegen, wie auf der rechten Seite in der Mitte der Textfigur, oder wenn gar drei Sexualzellen sich im Halbkreis um eine interstitielle Zelle legen. Von ganz besonderer Bedeutung ist dann ein Bild, wie es Fig. 26

¹ Diese Teilungszone beginnt etwa in der unteren rechten Ecke meiner Figur.

gibt, nämlich, daß hier — wie auch an andern Stellen, aber oft nicht so deutlich — fünf oder sechs Spermatogonien sich im Kreise um eine central gelegene interstitielle Zelle gruppiert haben und dadurch zu zeigen scheinen, wie der Cytophor im Entstehen begriffen ist. Daß alle im Kreis gelagerten Spermatogonien wirklich sich um die centrale Zelle gruppieren, geht daraus hervor, daß ihre Zellgrenzen radiär auf die interstitielle Zelle zulaufen, was nicht der Fall sein würde, wenn die kreisförmige Anordnung hier nur zufällig entstanden wäre.

Diese Ursprungsstadien des Cytophors findet man nur in der Region der $6,6 \mu$ großen Spermatogonienkerne, denn in der Vermehrungszone treten stets schon Gruppen von Mitosen auf.

Ich glaube annehmen zu dürfen, daß die interstitiellen Zellen mit ihren dunklen Kernen, die sich meist so eng an die Spermatogonienkerne anlegen, eine ernährende Funktion besitzen, und es wäre leicht denkbar, daß die Sexualzellen, die ja schon hier deutlich differenziert sind, auf die ernährende Hilfe der interstitiellen Zellen angewiesen sind. Deshalb legen sie sich nahe an diese heran, eine zweite, dritte gruppiert sich dazu, bis die interstitielle Zelle von Spermatogonien ganz umschlossen ist.

Dicht vor der Vermehrungszone der Spermatogonien, dort, wo sie durch gemeinschaftliche Teilungen in die Zellen mit nur etwa 5μ messenden Kernen übergehen, findet man dann Bilder, die auch die kreisförmige Anordnung der großkernigen Zellen zeigen, ohne daß in der Mitte ein Nährzellenkern zu sehen ist. Dafür liegt im Centrum der radiär angeordneten Gruppe eine Zelle, die von einem unregelmäßigen, dunklen, meist von größeren und kleineren Körnern gebildeten Körper erfüllt ist (Fig. 27). Dieser Körper ist kaum etwas andres, als der Zerfallskörper einer interstitiellen Zelle mit dem darin liegenden Kernrest. Denn die Lage der ihn umgebenden Spermatogonien ist dieselbe, wie in Fig. 26 und die noch vorhandene centrale Zellgrenze deutet auf eine Zelle, die die Größe der interstitiellen Zellen besessen hat¹.

In dieser Zone verschwinden aber die interstitiellen Zellen, ohne daß, wie oben gesagt, ihre Umwandlung in Sexualzellen durch Wachstum oder Teilung anzunehmen ist. So bleibt denn nur die Annahme übrig, daß die in der Mitte einer kugeligen Spermatogoniengruppe

¹ Kontrolle auf den benachbarten Schnitten ergab, daß unter und über diesem Körper wieder Spermatogonien liegen, also, daß er kugelförmig von ihnen umschlossen ist.

gelegene interstitielle Zelle zerfällt und dadurch den Spermatogonien zur Nahrung dient oder sie wenigstens untereinander verbindet.

Es folgen nun die gruppenweise auftretenden Mitosen der Spermatogonien, in deren Mitte ich leider vergebens nach einer interstitiellen Zelle oder deren Rest suchte, ich habe diese aber auch deshalb nicht gefunden, weil eine Analyse dieser Mitosengruppen kaum möglich war, denn die Kernspindeln liegen in verschiedenen Richtungen durcheinander und erlauben auf den einzelnen Schnitten kaum eine Orientierung.

Genauer ließen sich dann wieder die Zellen untersuchen, die in der Nähe des freien Hodenrandes liegen. Die durch die Teilung etwa auf 5μ verkleinerten Spermatogonienzellen zeigen ein verändertes Aussehen (Fig. 28). Die Kerne sind dunkler gefärbt, das Chromatin ist in kleineren Stücken und mehr netzähnlich verteilt und häufig findet sich ein Nucleolus. Auch ist das Cytoplasma dunkler und körneliger, als bei der vorhergehenden Generation. In der Mitte der Gruppe sind keine Zellgrenzen mehr sichtbar, sondern die Zellen fließen zusammen in die gemeinsame Masse des dunklen, körnigen Plasmas, das jetzt als Cytophorplasma zu bezeichnen ist. Das Cytophorplasma ist zuweilen etwas zerklüftet, zeigt aber auch im Centrum eine dunklere Färbung, die vielleicht den Überrest der ehemals hier liegenden interstitiellen Zelle darstellt. Damit hat die Cytophorbildung das Stadium erreicht, auf dem sich die Gruppen vom Hodenrande loslösen und in der medianen Samenkapsel oder in den Samenblasen frei herumflottieren.

Am Rande der Hodenschnitte ist die Sonderung in Cytophorgruppen meist sehr deutlich zu sehen und auf einem Sagittalschnitt durch die Geschlechtssegmente von *Lumbricus terrestris* L., Müll. (der wegen seiner schlechten Färbung zur näheren Untersuchung ungeeignet war) sah ich sehr deutlich, wie sich der Hoden an seiner der Leibeshöhle zugewendeten Seite in Cytophorgruppen auflöst, und wie diese Gruppen in die Samenkapsel fortwandern. HESSE (1894) hat gesehen, daß diese Wanderung amöboid geschieht.

Im folgenden will ich eine theoretische Erörterung über die morphologische Bedeutung des Cytophors anschließen.

Für *Tubifex* gibt NASSE (1882) an, daß der Cytophor ähnlich so, wie es BLOOMFIELD (1880) für den Regenwurm beschreibt, aus den Plasmaresten der Spermatogonien bei deren Teilungen zusammenfließt. Für die Tubificiden (*Limnodrilus Gotoi* und *Vermiculus limosus*) gibt aber SHINKISHI HATAI (1900) eine andre Entstehungsweise des Cytophors an, die im wesentlichen mit der von JENSEN (1883) für den Tubificiden *Clitellio arenarius* beschriebenen übereinstimmt, näm-

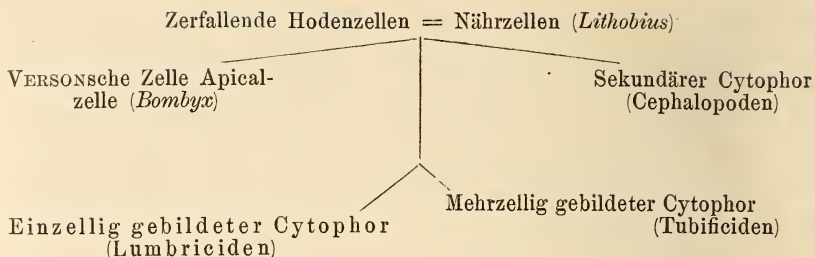
lich, daß die im Innern der entstehenden Cytophorgruppe gelegenen Spermatogonien zerfallen und so das Cytophorplasma liefern¹. Die Angaben von CALKINS (1895) lassen nicht deutlich erkennen, wie er sich das Cytophorplasma denkt, wahrscheinlich faßt er es als Innenplasma der vielkernigen Zelle (»multinucleated cell«) auf, die nach ihm, mag sie zwei oder bis 20 Kerne besitzen, die Anfangsstadien des Cytophors darstellt.

Ich möchte annehmen, daß die erst später kernlosen Cytophore der Tubificiden und der Lumbriciden immer aus zerfallenden indifferenten oder abortiven Hodenzellen hervorgehen und erkläre mir die große Abweichung der Angaben von BLOOMFIELD und NASSE aus der Verwendung primitiver Methoden — Zerpupfen der Hoden und Samenblasen, Beobachtung in Jodserum —, weil neuere Arbeiten, soweit mir bekannt, die Angaben jener älteren Autoren nicht wiederholen. VOIGT (1885) gibt zwar auch eine Entwicklung des Cytophors aus den Plasmaresten der sich teilenden Spermatogonien an und die Methode seiner Untersuchung — Beobachtung am lebenden intakten Wurm — läßt eine Kritik nicht zu, aber *Branchiobdella* ist in ihrer systematischen Stellung doch schon recht weit von den (limnicolen und terricolen) Oligochäten entfernt, so daß bei ihr sehr wohl ganz andre Vorgänge in der Spermatogenese entwickelt sein können, ohne unsre Betrachtungen über die Cytophorbildung der Oligochäten zu beeinflussen.

So wäre denn für die Regenwürmer und für ihre limnicolen Verwandten die Cytophorbildung aufzufassen als Zerfall von Hodenzellen und damit verliert der Cytophor seine isolierte Stellung und darf in die Nähe der zerfallenden Spermatogonien gestellt werden, die bei den Cephalopoden (THESING, 1904) einen von den Samenzellen erst später benutzten sekundären Cytophor bilden oder auch in die Nähe der sich zugunsten der Geschlechtszellen auflösenden indifferenten Zellen oder abortiven Spermatogonien, die TÖNNIGES (1902) bei *Lithobius* beschrieben hat.

Ich glaube meine Ansicht über die Stellung des Cytophors der Regenwürmer am besten in einem Schema darstellen zu können, mit dem ich allerdings nicht eine Systematik der Nährzellen, sondern nur eine Veranschaulichung des oben Gesagten geben will.

¹ Nach HATAI gelangen Spermatogonien in das Innere des freischwimmenden Cytophors (»cluster«) und degenerieren dort, während die außenliegenden sich weiter entwickeln.



Eine Eigenart des Cytophors bei den terricolen und limnicolen Oligochäten ist es aber, daß die Zerfallsprodukte der einen oder der vielen Zellen, die ihn bilden, nicht von den Samenbildungszellen aufgezehrt werden, sondern längere Zeit hindurch als Cytophorplasma die Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden tragen. Diese besondere Funktion erklärt sich daraus, daß die Samenbildung bei den genannten Tieren an den frei in der Leibeshöhle oder vielmehr in den Samenblasen flottierenden Zellen vor sich geht, die eines »sperm-blastophore«, eines Trägers oder »Kissens« (»cushion«) bedürfen, um zusammengehalten und ernährt zu werden, wogegen bei andern Tieren, bei denen die Hodenzellen im Hodenschlauch ihre Entwicklung durchmachen (*Lithobius*), die ernährenden Zellen ohne weiteres zerfallen und aufgezehrt werden können, ohne daß dadurch die Samenbildungszellen isoliert werden.

Speziell für den Regenwurm ist daran zu erinnern, daß einerseits sein Cytophor nur von einer Nährzelle gebildet wird, deren Kern sich bald auflöst, und deren Plasma mit dem der Spermatogonien verschmilzt und daß anderseits, soweit dies ohne entwicklungsgeschichtliche und vergleichende Studien zu entscheiden möglich ist, die Nährzelle keine erkennbare Verwandtschaft mit den Sexualzellen besitzt, vielmehr, daß ihr Kern eine vielleicht nicht zufällige Ähnlichkeit mit denen der somatischen Zellen besitzt, die das Dissepiment und die »partie vasculaire« des Hodens bilden. Durch beide Merkmale unterscheidet sich die Cytophorbildung der Regenwürmer von der der Tubificiden (JENSEN und HATAI).

Endlich will ich noch erwähnen, daß BUGNION und POPOFF (1905) den Namen »Cytophor« diesem Gebilde erst in späterem Alter zuerkennen wollen, denn sie schreiben, daß sich der Cytophor in dem Stadium von 64 Samenzellen durch Zusammenfluß von Plasma der Geschlechtszellen bildet (»C'est d'ordinaire dans la phase à 64 qu'il commence à se montrer«). Das wäre auf jenem Stadium, auf dem am Schluß der Spermatogenese die Samenzellen zu Spermatocyten

I. und II. Ordnung geworden sind und nun sich in einer Kugelschale um den Cytophor anordnen, an den sie gleichzeitig überflüssiges Cytoplasma abgeben. Ich möchte aber den Namen »Cytophor« auch schon für die jüngsten, in Fig. 26—28 beschriebenen Zustände beibehalten, da sich schon dort die Zellen tragende centrale Plasmamasse anlegt, die allgemein »Cytophor« genannt wird.

Den Gestaltwechsel, den der Cytophor während der Spermatogenese durchmacht, habe ich nicht genauer studiert, er scheint zum Teil davon abzuhängen, ob die Samenbildungszellen viel, wie in der Jugend, oder wenig, wie später, vom Cytophorplasma als Cytoplasma verwenden oder wie viel sie vom Cytoplasma namentlich als Spermatischen an das Cytophorplasma abgeben. BUGNION und POPOFF (1905) geben photographische Abbildungen von den verschiedenen Formen, in der die Cytophore auftreten, Taf. II und IV, und gehen auch auf die Zell- und Cytophorvermehrung näher ein. Für meine Untersuchungen waren diese Vorgänge ohne Bedeutung, deshalb übergehe ich sie. Auch kann ich nicht entscheiden, ob eine Teilung von Cytophoren stattfindet, wie sie BLOOMFIELD (1880) und BUGNION und POPOFF (1905) beschreiben, wogegen sie CALKINS (1895) nicht beobachtet hat. Mir ist nur oft die ungleiche und schwankende Größe der Cytophorgruppen von denselben Stadien aufgefallen, die ich auf die wechselnde Richtung, in der die Zellgruppen beim Schneiden getroffen waren, zurückführte. Eine Teilung der Cytophore vermutete ich um so weniger, als das Cytophorplasma auf diesem Stadium schon längst kernlos ist und ich keinen Anlaß hatte, eine einfache »Dissociation«, wie sie BUGNION und POPOFF beschreiben, anzunehmen.

Obwohl mir daher auch jetzt noch kein Grund zu der Annahme einer Teilung der Cytophore vorzuliegen scheint, lasse ich doch gern die Angaben von BUGNION und POPOFF auf sich beruhen, weil ich in meinen Untersuchungen diesen Vorgängen nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt habe.

4. Der Zerfall des Cytophors.

Während meiner Untersuchungen über den Cytophor fielen mir beim Schluß der Histogenese verschiedene Bildungen auf, die nicht selten kleinen Kernen ähnlich sahen. Ich beschreibe sie und bilde sie ab, um darzutun, daß sie nur Zerfallserscheinungen sind und um zu zeigen, daß der Cytophor sich auflöst, wenn die Histogenese der Samenfäden beendet ist.

Diese Zerfallserscheinungen beginnen sich bald früher, bald

später zu zeigen, meist nach der Bildung der Spermatiden. Man sieht sie im Cytophorplasma als kleinere und größere Kugeln und Körnchen, die oft ganz dunkel, wie Chromatin, gefärbt sind, manchmal aber auch nur jene schwachgraue Färbung zeigen, die auch das Plasma besonders in den Knotenpunkten seines Wabenwerkes, bei Eisenhämatoxylinfärbung annimmt.

Ich habe diese grauen Körper in allen Größenabstufungen gefunden, von den kleinsten bis zu 2μ großen Körnern, so daß sie nur als plasmatische Concretionen anzusehen sind (Fig. 29).

Ähnliche, aber dunkel gefärbte Körner und Kugeln treten ebenfalls in allen Größenabstufungen bis zu 2μ Durchmesser auf. Bei starker Kristallviolett färbung sieht man bisweilen das ganze Cytophorplasma, in dem das Kristallviolett nicht haften bleibt, von dunkel tingierten Körnern durchsetzt. Bei andern Cytophoren (Fig. 29—31) treten dann größere Kugeln und Körper neben kleineren Körnern auf, ohne daß man sagen kann, ob diese größeren Kugeln durch eignes Wachstum oder durch Vereinigung vieler kleinerer entstehen.

So bildet auch SHINKISHI HATAI (1900, S. 152) dunkle Körper in einem älteren Cytophor ab, er hält sie aber für Nährzellen, die sich nicht in die »homogeneous mass« umgewandelt haben. Nach seiner Abbildung können es aber ebensogut auch Zerfallerscheinungen des Cytophors sein. —

Nachdem schließlich die Spermatiden ihre Entwicklung vollendet haben und nur noch lose am Cytophor hängen, beginnt der Zerfall des Cytophorplasmas. Hier und da sieht man kleine und dann größere Vacuolen auftreten (Fig. 30) und die Struktur des Plasmas wird ungleichmäßig, hier erscheint es hell und locker, dort dicht und dunkel, bis sich schließlich größere Schollen und unregelmäßige dichte Concretionen bilden, die recht stark gefärbt sind. Bei flüchtiger Untersuchung könnte man gerade diese Gebilde als Kerne ansehen, aber genaueres Zusehen zeigt, daß sie jeder Regelmäßigkeit entbehren, bald in der einen, bald in der andern Gestalt auftreten und auch zum Teil fehlen können, so daß nie der Gedanke zulässig ist, sie ständen mit dem schon ganz frühzeitig zerfallenen Kern der Nährzelle in irgend einem Zusammenhang, außerdem ist auch vorher das Cytophorplasma lange Zeit ganz homogen.

Immer noch stecken bis hierher die reifen Spermatozoen mit ihren Köpfen im Cytophor, aber jetzt fängt dessen Plasma an zu zerfallen, wie es Fig. 31 zeigt, in der nur noch Reste des Cytophors, von großen Vacuolen und von Concretionen durchsetzt, zu sehen sind.

Auch diese Überreste des Cytophors zerfallen bald ganz und dann schwimmen die Spermatozoen frei in der Samenblase herum, bis sie von den großen Samentrichtern aufgenommen werden.

Damit wäre denn auch die Frage nach dem Verbleib des Cytophors gelöst; CALKINS (1895) meinte, der Cytophor diene schließlich den in den Samenblasen schmarotzenden Monocystiden¹ zur Nahrung, ich habe aber sehr selten gealterte, frei herumliegende Cytophore gesehen. Vielmehr ist, wie Fig. 31 zeigt, das Cytophorplasma beim Schluß der Histogenese ganz im Zerfall begriffen und wahrscheinlich löst es sich ganz in der die Samenblasen erfüllenden Flüssigkeit auf, um die Spermatozoen frei zu geben.

Anhang.

Die Aufbewahrung der Spermatozoen.

Bekanntlich fehlt den Lumbriciden das den andern Oligochäten zukommende Atrium am Vas deferens (VEJDOVSKÝ, 1884, S. 144) und ich suchte deshalb zu ermitteln, wo die großen Mengen der reifen Spermatozoen, die jedenfalls nicht bis zur Begattung in den Samenblasen bleiben, aufbewahrt werden. Ich wies schon in meiner Mitteilung im Zoologischen Anzeiger darauf hin (1905), daß nach meinen Befunden die Samentrichter zur Aufbewahrung der reifen Spermatozoen dienten.

Inzwischen haben nun auch BUGNION und POPOFF (1905) dieselben Befunde veröffentlicht und mit der Photographie eines durch den Samentrichter gelegten Schnittes ausgezeichnet illustriert (Taf. V).

Mir war zuerst die Farbe der frischen Samentrichter aufgefallen, die ebenso rein weiß aussehen, wie die gefüllten Receptacula seminis und sobald ich bei der Präparation eines frischen Wrmes unter 0,75% Kochsalzlösung die Flimmertrichter mit einem Instrument berührte, entströmten ihnen feine weiße Wolken, offenbar Spermatozoen. Ich untersuchte bei starker Vergrößerung ein Stück des Flimmertrichters und fand, daß es trotz der lebhaften Flimmerbewegung dicht mit Spermatozoen besetzt war. Auf geeignet gefärbten Schnitten ergab sich dann dasselbe Bild, wie das von BUGNION und POPOFF veröffentlichte, und ich kann mich jetzt damit begnügen, ein Stück des Wimperepithels mit den daran sitzenden Spermatozoen bei starker Vergrößerung abzubilden.

¹ Irgendwelche Beeinflussung der Histogenese oder der Cytophorbildung durch Monocystiden habe ich nicht bemerkt.

Man sieht in der Fig. 32 an der rechten Seite das bloße Wimperepithel mit seinen Flimmerhaaren, hier wurden bei der Präparation die Spermatozoen abgestrichen. Weiter nach links liegt dann ein breites Spermatozoenbündel, das etwas vom Epithel abgehoben ist, während die Köpfe noch zwischen den Wimpern stecken und am linken Rande der Figur endlich sind die Spermatozoen gezeichnet, wie sie dicht gedrängt mit den Köpfen nahe am Epithel sitzen. Diese letzte Anordnung ist typisch und setzt sich so, wie sie am linken Rand der Figur beginnt über den ganzen Flimmertrichter fort. Die Schwänze der überall parallelen Köpfe sind einander ebenfalls parallel gestellt und füllen das Lumen des Trichters so dicht, daß sie ebenso wie die Köpfe fast wie eine homogene Masse erscheinen. In Wirklichkeit liegen noch sehr viel mehr Spermatozoen nebeneinander, als meine Figur zeigt.

In welcher Weise die hier angehäuften Spermatozoen in dem beständig flimmernden Trichter festgehalten werden, kann ich nicht sagen, möglicherweise, wie BUGNION und POPOFF annehmen, durch Rheotaxis (A. ROTH, 1904). Jedenfalls haben die durch Einfältelung zu kolossaler Größe entwickelten Flimmertrichter an Stelle des fehlenden Atriums die Aufbewahrung der Spermien übernommen, bis dann später die Trichter durch die Vasa deferentia entleert werden.

Zusammenfassung.

I. Histogenese.

1) Der Kern der Spermatiden kehrt nach der Reductionsteilung für kurze Zeit in den Ruhezustand über: Stadium I. Dann kondensiert sich sein Chromatin zu einem dichten, von der Kernsaftvacuole umgebenen glatt konturierten Körper: Stadium II.

In diesem Zustand wächst der Kern und die Spermatide bis zur Länge von etwa 7—8 μ , dann lockert sich das Chromatin auf und wandert an die Kernmembran: Stadium III.

Die Spermatide wächst aus bis zur Länge des reifen Spermatozoons, dann erst verdichtet sich wieder das Chromatin des Kernes, es beginnt damit Stadium IV = Spermatozoon.

2) Die Centrankörner sind anfangs im Mitochondrienkörper verborgen, darauf werden sie aber noch im Stadium I sichtbar, wie sie, das proximale am Kern, das distale am Zellrand liegen, sie sind verbunden durch den Verbindungsfaden. Am distalen Korn inseriert der Schwanz.

Das proximale Korn wächst zu einem kegelförmigen Körper

aus, bis es das unverändert gebliebene distale Korn berührt, dann verschmelzen beide zu dem cylindrischen »Centralkörper« des Mittelstücks.

3) Die Mitochondrien sind in den Spermatocyten und deren Teilungsfiguren sichtbar. Sie umgeben in einem Ring die Äquatorialplatten der Mitosen. In den Spermatiden liegen sie zum Mitochondrienkörper vereinigt am caudalen Zellende, neben den Centralkörnern. Nach vollendetem Wachstum des proximalen Centralkorns beginnt der Mitochondrienkörper den Centralkörper des Mittelstücks und ein kleines Stück des Kernes zu umhüllen, so daß er den Mantel des Mittelstücks liefert.

4) An den jungen noch rundlichen Spermatiden sitzt dem Kern ein helles Bläschen auf, wahrscheinlich das Sphärenbläschen. Das Spitzenstück der Spermatozoen geht wahrscheinlich aus diesem Bläschen hervor.

Das Basalkorn des Spitzenstücks besteht aus Chromatin, das sich schon bei der Chromatinauflockerung des Kernes am vorderen Kernpol verdichtet.

Ebenso besteht das Korn am caudalen Kernende aus Chromatin.

5) An vielen Spermatiden tritt ein stark färbbarer Außenkörper auf, der beim Beginn des III. Stadiums abfällt. Er gibt vielleicht überschüssige Mitochondrienmasse nach außen ab.

II. Der Cytophor.

1) Der Regenwurmhoden besitzt außer den großkernigen Sexualzellen noch kleine, dunkelkernige »interstitielle Zellen«, die sich oft den großen dicht anschmiegen. Diese interstitiellen Zellen liefern wahrscheinlich durch ihren Zerfall das Cytophorplasma, nachdem sich die Spermatogonien um sie zu einer Kugel angeordnet haben.

Die Cytophore werden jedenfalls schon im Hoden gebildet.

2) Am Schluß der Histogenese zerfällt das Cytophorplasma, nachdem es Vacuolen und färbbare Concretionen gebildet hat. Durch seinen Zerfall werden die reifen Spermatozoen frei.

Als Aufbewahrungsort für die reifen Spermien dienen beim Regenwurm die vier Samentrichter.

Marburg a. L., Juli 1905.

Literaturverzeichnis.

1890. E. BALLOWITZ, Die Spermatozoen der Insekten. I. Coleopteren. Diese Zeitschr. Bd. L.
1894. — Bemerkungen zu der Arbeit von Dr. phil. K. BALLOWITZ usw. nebst weiteren spermatologischen Beiträgen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XI.
1895. F. E. BEDDARD, A Monograph of the Order of Obligochaeta. Oxford.
1897. C. BENDA, Neuere Mitteilungen über die Histiogenese der Säugetierspermatozoen. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abt.
1898. — Über die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abt.
1899. — Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abt.
1903. — Die Mitochondria. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. f. 1902. Herausg. v. MERKEL u. BONNET. Bd. XII.
1886. R. S. BERGH, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Diese Zeitschr. Bd. XLIV.
1880. J. E. BLOOMFIELD, On the Development of the Spermatozoa. Part. I. Lumbricus. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. XX.
1904. K. BONNEVIE, Zur Kenntnis der Spermiogenese bei den Gastropoden (*Enteroxenos östergreni*). Biol. Centralbl. Bd. XXIV.
1900. J. BROMAN, Über Bau und Entwicklung der Spermien von *Bombinator igneus*. Anat. Anz. Bd. XVII.
1905. E. BUGNION et N. POPOFF, La spermatogénèse du *Lombric* (*L. agricola*). Comptes rendus du 6^{me} Congrès internat. de Zoologie. Session de Berne 1904.
1905. — — La spermatogénèse du *Lombric* terrestre. Arch. d. Zool. experim. et générale. (4.) Bd. III.
1894. G. N. CALKINS, On the History of the Archoplasm Mass in the Spermatogenesis of *Lumbricus*. Transact. of the New York Acad. of Science. Bd. XIII.
1895. — The Spermatogenesis of *Lumbricus*. Journ. of Morphol. Bd. XI.
1905. PH. DEPDOLLA, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Lumbricus terrestris*. Zool. Anz. Bd. XXVIII.
1896. R. V. ERLANGER, Zur Kenntnis des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII.
1896. — Nachtrag zum vorigen. Ebenda.
1888. W. FLEMMING, Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI.
1894. K. FOOT, Preliminary Note on the Maturation and Fertilization of the Egg of *Allolobophora foetida*. Journ. of Morph. Bd. IX.
1897. — The Origin of the Cleavage Centrosome. Journ. of Morph. Bd. XII.
1898. — Cocoons and Eggs of *Allolobophora foetida*. Journ. of Morph. Bd. XIV.
1900. K. FOOT and STROBELL, Photographs of the Egg of *Allolobophora foetida*. Journ. of Morph. Bd. XVI.

1902. K. FOOT and STROBEKL, The spermatozoa of *Allolobophora foetida*. Am. Journ. of Anat. Bd. I.
1903. — — The sperm centrosome and aster of *Allolobophora foetida*. Am. Journ. of Anat. Bd. II.
1903. K. GRÜNBERG, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
1857. E. HERING, Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurms. Diese Zeitschr. Bd. VIII.
1897. F. HERMANN, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.
1894. R. HESSE, Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten. Diese Zeitschr. Bd. LVIII.
1883. O. S. JENSEN, Recherches sur la spermatogénèse. Arch. d. Biologie Tome IV. Paris, Leipzig.
1899. K. v. KORFF, Zur Histogenese der Spermien von *Helix pomatia*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV.
1902. E. KORSCHULT und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena.
1898. M. v. LENHOSSÉK, Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI.
1899. MCGREGOR, The Spermatogenesis of *Amphiuma*. Journ. of Morph. Bd. XV. Suppl.
1897. F. MEVES, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamanca maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.
1899. — Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV.
1900. — Über den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI.
1902. — Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI.
1902. — Struktur und Histogenese der Spermien. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. f. 1901.
1900. W. MICHAELSEN, Oligochaeta. Lief. 10 des »Tierreichs«. Berlin.
1896. J. E. S. MOORE, On the structural changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of *Elasmobranchs*. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. XXXVIII.
1882. D. NASSE, Beiträge zur Anatomie der Tubificiden. Inaug.-Diss. Bonn.
1900. J. NUSBAUM, Die Entstehung der Spermatozoen aus der Spermatide bei *Helix lutescens* Ziegl. Anat. Anz. Bd. XVI.
1891. C. PICTET, Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. X.
1904. A. ROTH, Zur Kenntnis der Bewegung der Spermien. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abt.
1900. SHINKISHI HATAI, On the Origin of the Sperm-Blastophor of some Aquatic Oligochaeta. Biol. Bull. Bd. I.
1898. B. SUZUKI, Notiz über die Entstehung des Mittelstücks der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz. Bd. XV.
1904. C. THESING, Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI.

1902. C. TÖNNIGES, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXI.
1884. F. VEJDOVSKÝ, System und Morphologie der Oligochäten. Prag.
1885. W. VOIGT, Über Ei- und Samenbildung bei Branchiobdella. Arb. a. d. Zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VII.
1903. D. N. VOINOV, La Spermatogénèse d'été chez le Cybister Roeselii. Arch. de Zool. experim. et générale. IV. Serie, Tome I.
1903. W. WALDEYER, Die Geschlechtszellen. Handbuch d. vergl. u. experim. Entwicklungsgesch. Herausgeg. v. O. HERTWIG. Jena.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit der Camera lucida entworfen, Fig. 1—24 unter Benutzung der REICHERTSCHEN homogenen Immersion 1/18, Apertur 1,30 und des ZEISS'SCHEN Compensationsooculars Nr. 12. Tubuslänge 160 mm. Das Zeichentpapier lag bei der Projektion auf dem Arbeitstisch. Fig. 8a und 14a sind ohne Zeichenapparat entworfen, Fig. 25 ist ein Schema ohne Vorlage.

Die Fig. 26—31 sind ebenfalls mit Immers. 1/18, aber mit Comp.-Ocular Nr. 6 entworfen; Fig. 32 mit Comp.-Ocular Nr. 4, Immers. 1/18.

Alle Figuren, deren Erläuterung mit B schließt, sind nach Präparaten gezeichnet, die mit Hilfe der BENDASCHEN Konservierung und Färbung hergestellt waren. Bei den andern ist Konservierung und Färbung besonders angegeben.

Geringe Incongruenzen in den Größenverhältnissen waren bei der starken Vergrößerung und der bedeutenden Projektionsweite nicht zu vermeiden, andernfalls wären die Figuren zu klein ausgefallen; sie sind jetzt etwa 3000mal vergrößert.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Spermatiden nach der letzten Teilung, Zellen noch nicht ganz gedreht, etwas zusammenhängend. Chromosomen noch nicht aufgelöst. Die Centralkörner sind von dem caudal gelegenen Mitochondrienhaufen verdeckt. BENDAS Konservierung, Eisenhämatoxylin.

Fig. 2. Junge Spermatide mit Ruhekern, Nucleolus. Centralkörner noch nicht gewachsen. Verbindungsfaden. Mitochondrienkörper locker; Außenkörper. B.

Fig. 3. Beginn der Chromatinverdichtung; das proximale Centralkorn wächst, die »Sphäre« als Bläschen sichtbar. B.

Fig. 4. Chromatinverdichtung weit fortgeschritten, Sphärenbläschen sichtbar, das proximale Centralkorn wächst caudal. Am Vorderende ist die zum Cytophor führende Plasmabrücke sichtbar. HERM. Lösung, Gentianaviolett.

Fig. 5. Chromatin fast völlig kondensiert; Kernsaftvacuole ist gebildet. B.

Fig. 5a. Chromatinverdichtung vollendet. »Sphärenbläschen« sichtbar, tangentiale vordere Verdickung der Kernmembran. B.

Fig. 6. Beginn der Kernstreckung, Mitochondrien wandern seitwärts. B.

Fig. 7. Zwei Spermatiden, mit einem Stück Cytophorplasma gezeichnet. Chromatin cylindrisch, proximales Centralkorn weiter gewachsen, der Mitochondrienkörper ist zur Seite gerückt. Der »Außenkörper« links kugelig, rechts gestreckt. B.

Fig. 7a. Weiteres Längenwachstum, größere Annäherung des proximalen an das distale Centralkorn. Sphärenbläschen und tangential Platte am vorderen Kernpol zum letzten Mal sichtbar. Außenkörper von breitem plasmatischem Hof umgeben. B.

Fig. 8. Weitere Entwicklung. Der Außenkörper liegt etwas vom Mitochondrienkörper entfernt. B.

Fig. 8a. Querschnitt durch eine Spermatide (an demselben Cytophor). Chromatin homogen dicht, die Mitochondrien umfassen ein Drittel des Kerns. Außenkörper. B.

Fig. 8b. Zeigt die vollendete Annäherung des proximalen an das distale Centralkorn; der Mitochondrienkörper liegt sehr weit caudal. Außenkörper fehlt. B.

(Fig. 8, 8a, 8b sind nach Zellen desselben Cytophors gezeichnet.)

Fig. 8c. Der plasmatische Teil des Außenkörpers zeigt eine distale Streckung, die in

Fig. 8d noch bedeutend weiter geht. B bei Fig. 8c u. 8d.

Fig. 9. Ende des Stad. II. Beginn der Chromatinauflockerung. Mitochondrienhaufen ungleich dicht. Centralkörner beginnen zu verschmelzen. BENDAS Konservierung, Eisenhämatoxylin.

Fig. 9d. Der Außenkörper ist stark gestreckt und in körnigem Zerfall begriffen. Chromatin weiter gelockert. B.

Fig. 10. Das in Fig. 9 und 9a nur gelockerte Chromatin ist an die Kernmembran gewandert, die Kernsaftvacuole ist dadurch verschwunden. Man beachte die Chromatinanhäufung am vorderen Kernpol. BENDAS Konservierung, Eisenhämatoxylin.

Fig. 11. Das aufgelockerte Chromatin hat sich an der Kernmembran fein verteilt, die Chromatinansammlung am vorderen Kernpol ist hier sehr klar. Der Mitochondrienhaufen beginnt wieder caudal zu wandern, man erkennt schon die erste Anlage der Plasmaanhäufung um den Körnerhaufen. Die Centralkörner zeigen geringes Wachstum. BENDAS Konservierung, Eisenhämatoxylin.

Fig. 12a. Drei Spermatiden von einem gemeinsamen Cytophor, zeigen das peripher gelegene Chromatin, in der Aufsicht und im Querschnitt; ebenso

Fig. 12b. Querschnitt durch Zellen desselben Cytophors, die ventrale Kernsaftvacuole ist hier besonders deutlich.

(Weil Fig. 12a und 12b aus dem Innern eines Samenblasenschnittes genommen und mit HERMANNscher Lösung fixiert sind, zeigen sie ein abweichendes Aussehen. Eisenhämatoxylin.)

Fig. 13. Aufgehellte, ziemlich langgestreckte Spermatide, zeigt die Lage des schildförmigen Mitochondrienhaufens und das Wachstum des Centralkörpers. B.

Fig. 14. Der Mitochondrienhaufen ist im optischen Längsschnitt gesehen; Centralkörper kegelförmig. B.

Fig. 14a. (Ohne Zeichenapparat.) Zeigt dasselbe bei etwas stärkerer Vergrößerung. B.

Fig. 15. Mehrere Spermatiden von einem gemeinsamen Cytophor. Centralkörnerstab ist gewachsen. Mitochondrienkörper hier in Aufsicht, schildförmig. Bei a ein Stück des Kernes, bei b Querschnitt durch den Kopf. a und b zeigen die periphere Lage des sehr fein verteilten und nicht mehr in distinkten Körnern erkennbaren Chromatins. B.

Fig. 16. Schwanzende einer ausgewachsenen Spermatide mit fast cylindrischem Centralkörper des Mittelstücks,¹ Mitochondrienhaufen links und etwas rechts sichtbar. B.

Fig. 17. Spermatide, fast ausgewachsen, mit dem jetzt erst erscheinenden Spitzenstück, Kern noch mit cytoplasmatischer Umhüllung. Proximales Centrikorn etwas heller, stabförmig, noch etwas gewachsen, das distale dunkler, auch ein wenig gewachsen. Mitochondrien auf der einen Seite stärker angehäuft, ziehen sich um das ganze Mittelstück herum, nach vorn erstrecken sie sich nur wenig über den Kern. B.

Fig. 18. Zwar etwas kürzer als Fig. 17, doch in der Histogenese weiter fortgeschritten, die Mitochondrien liegen dem centrosomatischen Mittelstück eng an. B.

Fig. 19. Spitzenstück noch etwas gewachsen, Basalkorn am Spitzenstück sowie Grenzpunkt am Mittelstück sind deutlich erkennbar. Mitochondrienumhüllung des Mittelstücks wegen der schwachen Färbung nicht erkennbar. Schwanzfaden hier etwa in seiner ganzen Länge dargestellt. B.

Fig. 20. Spermatozoon, stark gefärbt. Mittelstück mit stark gefärbtem Mitochondrienmantel, daher etwas dicker als der Kopf. Schwanz stark gefärbt. B.

Fig. 21. Spermatozoon mit gequollenem Kopf (s. Text). Sublimat-Alkohol-Eisessig, Strichpräparat. Eisenhämatoxylin.

Fig. 22. Zwei Mitosen (Spermatocyten I. O.), zeigen das Verhalten der Mitochondrien bei der Teilung. Neben den Centrosomen liegen Mitochondrienkörper, die übrigen Fadenkörner liegen einzeln verstreut. B.

Fig. 23—24. Zeigen an den Mitosen der Spermatocyten II. O. die Bildung eines Ringes um die Äquatorialplatte (bei 3), der aus feinverteilten Mitochondrien besteht. B.

Fig. 25. Schema vom Bau des Mittelstücks, s. Text S. 664.

Fig. 26. Aus dem Hoden von *Allolobophora terrestris* Sav., sechs Spermatogonien um eine »interstitielle Zelle« angeordnet, Beginn der Cytophorbildung. Oben und rechts zwei Spermatogonien mit angelagerten interstitiellen Zellen. Rechts oben Bindegewebszüge. Salpetersäure-Silbernitrat; Eisenhämatoxylin.

Fig. 27. Sechs Spermatogonien um die zerfallende Nährzelle geordnet. Salpetersäure-Silbernitrat; Eisenhämatoxylin.

Fig. 28. Spermatogonien der nächsten Generation. Die Nährzelle ist ganz zerfallen und hat das Cytophorplasma geliefert. Fixierung und Färbung wie 26.

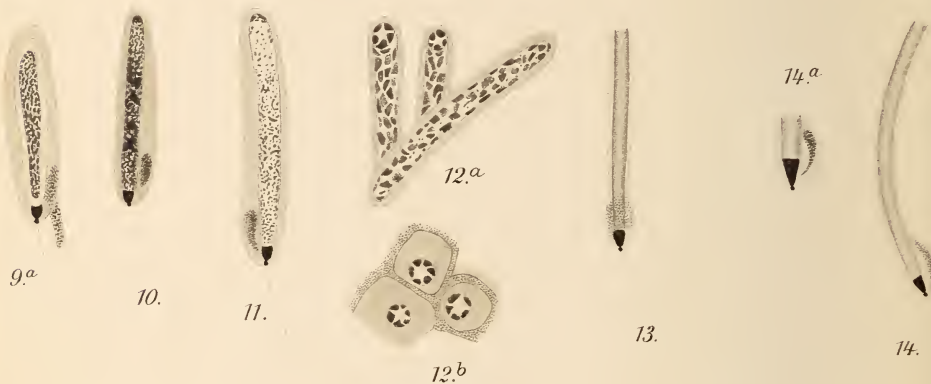
Fig. 29. Cytophor mit jungen Spermatiden, zeigt im Cytophorplasma kleinere und größere Concretionen, mit denen der Zerfall beginnt. HERM. Lösg. Eisenhämatoxylin.

Fig. 30. Cytophor mit Vacuolisierungen und stärker und schwächer gefärbten Concretionen und Körnern. B.

Fig. 31. Der Cytophor löst sich ganz auf, so daß die Spermatozoen frei werden. B.

Fig. 32. Stück eines Samentrichters. Zeigt rechts allein das Wimperepithel, weiter links die etwas herausgehobenen Spermatozoen und ganz links die fest zwischen den Wimpern steckenden Samenfäden. B.

¹ Der Centralkörper ist im Original völlig cylindrisch, versehentlich gibt ihn die Fig. 16 konisch wieder.



22.

23.

24.

29.

25.

30.

26.

27.

28.

