

Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei *Plagiostoma Girardi*.

Von

C. Weygandt

aus Staffel, Kr. Limburg a. d. Lahn.

Mit Tafel XVI und 8 Figuren im Text.

Die vorliegende Arbeit wurde unternommen, um zu prüfen, inwieweit die von der typischen Form abweichenden Spermien der Turbellarien sich auf eine solche zurückführen lassen.

Da die Turbellarienspermien in systematischer Weise daraufhin bisher nicht untersucht wurden, erschien es lohnend, ein derartiges, womöglich vergleichendes Studium an verschiedenen, durch atypische Spermatozoen ausgezeichnete Turbellarien vorzunehmen und sie mit solchen zu vergleichen, welche typische Spermatozoen besitzen. Dabei lag es nahe, sich an die im Binnenlande vorkommenden Formen zu halten. Atypische Spermien kommen bei Rhabdocölen vor, also boten sich die hier erhaltbaren Formen: *Vortex*, *Mesostoma* usw. dar.

Von einer Untersuchung der heimischen rhabdocölen Turbellarienarten mußte ich jedoch nach längerer darauf verwandter Mühe Abstand nehmen, da ich die geschlechtsreifen Tiere nicht zur richtigen Zeit gesammelt oder auch nicht die richtigen Konservierungsmethoden angewandt hatte, so daß sich mein Material für die zu untersuchenden feineren Vorgänge der Ausbildung der Spermatozoen leider als nicht genügend erwies.

Zu großem Danke bin ich daher Herrn Dr. J. WILHELMI an der zoologischen Station zu Neapel verpflichtet, daß er mir außer andern Turbellarienarten auch *Plagiostoma Girardi* in großer Anzahl konservierte und mir dieses wertvolle Material freundlichst zur Verfügung stellte.

An dieser Turbellarienart, deren Spermatozoen schon früher von L. v. GRAFF und L. BÖHMIG näher beschrieben worden waren, setzte

ich nunmehr meine Untersuchungen fort, und die hier gegebene Darstellung bezieht sich ganz ausschließlich auf diese Art.

Bevor ich zu der Mitteilung meiner Resultate übergehe, seien die für die Morphologie und Genese der Turbellarienspermien in Betracht kommenden früheren Publikationen einer kurzen Besprechung unterzogen.

Nach den Untersuchungen von O. SCHMIDT wird als Grundform der Rhabdocöliidenspermatozoen »ein Knöpfchen mit fadenförmigem Anhang« festgestellt.

MAX SCHULTZE kommt zu dem Resultat, daß die Spermatozoen stets fadenförmig gestaltet sind und eine bedeutende Länge besitzen. ULIANIN und JENSEN jedoch stellen durch ihre Untersuchungen fest, daß man es bei rhabdocölen Turbellarien keineswegs überall mit gleichartig gestalteten Samenfäden zu tun hat, sondern daß sie ganz verschiedene Formen aufweisen.

JENSEN untersuchte zwei Arten von *Convoluta* genauer: die Samenfäden dieser Tiere bestehen nach ihm aus einem kleinen, stabförmigen Kopfe und aus einem langen Schwanze, »in welchem zwei lange, parallele, in eine dünne Membran gehüllte Stränge liegen; anfangs sind diese Stränge gewöhnlich nur von je einer Reihe stark lichtbrechender Körner (Mitochondrien mit Mittelstück?) gebildet, später schmelzen aber die Körner zu homogenen Strängen zusammen; hinten schmilzt die lichtbrechende Substanz beider Stränge zusammen und bildet einen einzigen, sehr dünnen Strang, als welcher der Schwanz endigt« (RETZIUS).

Die Untersuchungen von ULIANIN und JENSEN, durch die ein großer Formenreichtum in der Gestalt der Turbellarienspermatozoen festgestellt wurde, veranlaßten dann vor allem LUDWIG v. GRAFF, gerade der Gestalt dieser Elemente seine besondere Aufmerksamkeit zu widmen. Nach eingehenden Studien kommt er zu dem Resultat, »daß die Vielgestaltigkeit dieser Teile des Rhabdocöliidkörpers nur noch übertroffen wird von der des Copulationsorganes«. v. GRAFF teilt die Spermatozoenformen bei rhabdocölen Turbellarien in fünf Hauptgruppen und unterscheidet demnach: 1) einfach fadenförmige, 2) fadenförmige mit Kopf, 3) gesäumte, 4) mit Nebengeißeln versehene und 5) aberrante Formen verschiedener Art. Auf den feineren Bau der Samenfäden geht jedoch v. GRAFF in seiner »Monographie der rhabdocölen Turbellarien« nicht ein.

Diesen Punkt sucht vor allem BÖHMIG in seinen Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien zu klären, indem er speziell die Histogenese der Samenfäden untersuchte. In seiner Abhandlung, die von einigen Tafeln begleitet ist, beschäftigt sich BÖHMIG unter anderm auch mit der Spermatogenese bei *Plagiostoma Girardi*. Es ist dies dieselbe Turbellarienart, die auch mir jetzt als Untersuchungsobjekt diente, so daß ich später noch Gelegenheit haben werde, auf v. GRAFFS und BÖHMIGS Darstellung zurückzukommen, da ich in verschiedenen Punkten zu andern Resultaten gelangt bin.

Im Jahre 1893 erschien eine kurze Abhandlung von W. REPIACHOFF: »Zur Spermatologie der Turbellarien«. Es werden hier einige Entwicklungsstadien einer nicht näher bezeichneten Turbellarie beschrieben, doch handelt es sich hier um eine anscheinend recht abweichende Spermatozoenform, auf die näher einzugehen hier keine Veranlassung vorliegt.

Im Jahre 1904 erschien eine größere Arbeit von ALEX. LUTHER: »Die Eumesostominen«, in der unter anderm auch Mitteilungen über die Spermatogenese bei dieser rhabdocölen Turbellarienart gemacht werden. Die hier abgebildeten reifen Spermatozoen besitzen einen deutlichen Kopf mit sehr langem Schwanze. Auf einigen Entwicklungsstadien glaubt LUTHER auch Sphäre und Centrosoma gesehen zu haben, doch verliert er bei der weiteren Ausbildung der Samenfäden diese Gebilde wieder aus dem Auge. Zuerst sollen sich bei den Eumesostominen die Schwanzteile ausbilden, während der Kopf sehr lange keulenförmige Gestalt besitzt und fest im Cytoplasma steckt.

Aus diesem Jahre liegt dann wieder eine Arbeit von BÖHMIG über Tricladestudien vor. Bei den hier beschriebenen Entwicklungsstadien der Samenfäden werden Idiozoma und Centrosoma in jungen Zellen gefunden, bei reifen Spermatozoen jedoch sind sie nicht mehr abgebildet. Auch hier entwickelt sich erst der Schwanz, dann erst der Kopf, der im Cytoplasma festsetzt.

Ebenfalls aus diesem Jahre stammen die Untersuchungen von W. HASWELL über die Spermien von *Heterochaerus*. Er hat bei dieser acölen Turbellarie zwei Arten von Samenfäden gefunden. »Die größere, sog. Riesenform ist 0,35 mm lang und ungefähr acht oder zehnmal länger als die kleinere; es ist ein langes, cylindrisches Filament. Von diesem stellt der Schwanz, der sehr fein endigt, den größeren Teil des Filamentes dar; dieses Filament repräsentiert das Mittelstück. Entlang dem Mittelstück und dem Schwanze läuft ein sehr unbedeutend contractiler Spiralsaum; der Kopf wird von dem vordern Teile des Filamentes gebildet, welches in keiner Weise modifiziert ist; aber es ist von dem Mittelstück dadurch zu unterscheiden, daß es gewöhnlich in einem spitzen Winkel zu dem letzteren steht, und indem es sich von dem spiraligen Saum hervorhebt. Chromatinelemente konnten in keiner Weise durch verschiedene Farbstoffe sichtbar gemacht werden, es sei denn, daß zwei Reihen von kleinen Körnern, welche sich auf der Länge des Mittelstückes befinden, von dieser Art sein könnten.

Das kleine Spermatozoon hat ebenfalls keinen ausgeprägten Kopf, aber das vordere Ende ist etwas vergrößert und endigt in eine schrofte, beinahe quere Vorderseite. In einigem Abstand von diesem Stück ist das Spermatozoon bedeutend zusammengepreßt, und diese Zusammenpressung setzt sich fort bis nahe an das hinterste Ende, wo ein kurzer, nicht zusammengepreßter, filamentartiger Teil den Schwanz bildet. Wenn das Spermatozoon mit *Gentiana violett* gefärbt wird, so ist eine Reihe von Körnchen in der Achse des Mittelstückes sichtbar, welche sich im großen und ganzen gegen das hintere Ende hin vergrößern. Das kleinere Spermatozoon bewegt sich aktiv in schlängelnder Bewegung, während welcher es sich in spiralförmiger Drehung befindet. Die Bewegung wird unterbrochen, und in dem Augenblicke, wo sie aufhört, wird das Spermatozoon gewöhnlich gestreckt, mitunter jedoch nimmt es auch verschiedene ganz bestimmte Kurven an. Das Riesenspermatozoon bewegt sich gleitend, wenn mehrere zusammenliegen; aber es führt mitunter auch schlängelnde Bewegungen mit dem Schwanzteile aus, welche aber viel weniger lebhaft sind, als die des kleineren Spermatozoons.« Übrigens möchte ich dabei erwähnen, daß die kleinere Spermatozoonform von *Heterochaerus* fast genau so aussieht, wie das von REPIACHOFF beschriebene Spermatozoon einer acölen Turbellarie.

Ganz vor kurzem ist dann noch eine erwähnenswerte Arbeit von G. RETZIUS erschienen: »Die Spermien der Turbellarien«. Die Tafeln liefern höchst inter-

essante Abbildungen reifer Samenfäden, die einen sehr komplizierten Bau zu besitzen scheinen. Doch ist auf vergleichend-morphologischem Wege eine genügende Erklärung der einzelnen Teile bei flagellatenförmigen Spermatozoen kaum möglich. Im Hinblick hierauf sagte KOLTZOFF vor kurzem: »Beim Lesen der Arbeiten von BALLOWITZ und RETZIUS, welche sich in letzter Zeit besonders viel mit der Struktur der reifen Spermien der Wirbeltiere und Wirbellosen, und zwar mit Zuhilfenahme außerordentlich feiner histologischer Methoden, befaßt haben, kommen wir zu dem Schluß, daß die von ihnen beschriebenen, an und für sich großes Interesse fordernden Fakten einer allgemeinen, sie zu einem ganzen verbindenden Idee entbehren.« In der Tat läßt sich ein Verständnis des Baues und der einzelnen Bestandteile der Spermatozoen nur unter Zuhilfenahme der Spermatogenese gewinnen, die ich mich daher auch auf die Spermien verschiedener Turbellarien anzuwenden bemühte.

Material und Herstellung der Präparate.

Zuerst sammelte ich *Vortex*-Arten in größerer Menge und konservierte diese Turbellarienart mittels der für die feinere histologische Untersuchung bewährten Methoden. Bei den meisten dieser Tiere zeigte sich leider, daß die betreffenden Tiere entweder nicht im Besitz geeigneter Stadien der Spermatogenese oder aber nicht in gut konserviertem Zustand waren. Wie schon erwähnt, wurde das Material von *Plagiostoma* freundlicherweise von Herrn Dr. WILHELM I in Neapel gesammelt.

Nach seinen Mitteilungen wurden die meisten Tiere mit warmem oder kaltem Sublimat (gesättigte Lösung in Seewasser) fixiert oder auch mit Pikrinschwefelsäure; gerade diese letztere Konservierungsmethode eignete sich für meine Untersuchungen am besten.

Zur Färbung benutzte ich fast ausschließlich Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, sowie noch Färbung mit Eosin. Die BENDASche Mitochondrienfärbung konnte ich leider nicht anwenden, da die Konservierung meines Materials diese Färbungsmethode nicht zuließ. Doch erzielte ich auch mit der HEIDENHAINschen Methode und Eosin-Nachbehandlung eine Färbung, bei der Mitochondrien und Centrosome, sowie die übrigen in Frage kommenden Bestandteile der Zelle mit Sicherheit zu erkennen und auseinander zu halten waren. Die Dicke der Schnitte betrug 3—5 μ .

Die Ausbildung des Spermatozoons.

I. Das reife Spermatozoon.

L. v. GRAFF beschreibt in seiner »Monographie der rhabdocölen Turbellarien« ziemlich eingehend die reifen Spermatozoen von *Plagiostoma Girardi*: Nach ihm lassen die gesäumten Samenfäden deutlich

eine starke Mittelrippe und breite, hyaline Säume erkennen. »Die Mittelrippe geht vorn in eine feine Geißel und hinten in einen dickeren und etwa zweimal so langen Schwanz aus.« Geißel und auch Schwanz werden von den Säumen umgeben. Aus den Abbildungen, die zu *Plagiostoma Girardi* gegeben sind, geht hervor, daß die Spermatozoen mit dem Schwanzteile in einer mit x bezeichneten homogenen Masse (Cytophor nach BÖHMIG) sitzen, während der vordere Teil sich frei bewegt (Tafel XVI, Fig. 14).

Noch eingehender hat BÖHMIG die Samenfäden von *Plagiostoma Girardi* untersucht, und zwar zum Teil in histogenetischer Beziehung; in verschiedenen Punkten kommt er zu andern Resultaten als v. GRAFF. Zwar entspricht nach BÖHMIGS Untersuchungen Fig. 1 auf Taf. XVI fast genau dem reifen Spermatozoon von *Plagiostoma Girardi*, wie es v. GRAFF abgebildet hat. Fig. 15 derselben Tafel soll »ein fast reifes Spermatozoon« darstellen, doch ist zwischen beiden Figuren meiner Meinung nach ein ziemlich großer Unterschied. Fig. 15 setzt sich nach BÖHMIGS Angaben folgendermaßen zusammen: Den Hauptteil bildet eine dunkle Masse, die früher Chromatin war, doch im Verlauf der einzelnen Stadien heller und homogen geworden ist. Auf diesem Chromatinteil sitzt ein kegelförmiges Gebilde, das aus der achromatischen Substanz des ursprünglichen Zellkernes hervorgegangen ist. Von einem Schwanz, der nach Angaben v. GRAFFS zweimal so lang als die Mittelrippe, das heißt als der Chromatinteil, sein soll, ist nur wenig zu sehen. Er läuft nach hinten spitz zu und hängt noch locker mit einem Gebilde zusammen, welches BÖHMIG Cytophor nennt, und dem er eine große Bedeutung beimißt. Der chromatische und achromatische Teil ist von einer hyalinen Plasmaschicht vollständig umgeben. In diesem einen Punkte gehen schon die Untersuchungen der beiden Turbellarienforscher auseinander; denn nach den Untersuchungen von L. v. GRAFF ist die »Geißel«, welche dem »achromatischen Teil« von BÖHMIG entspricht, nicht von der hyalinen Plasmaschicht umhüllt.

Wenn ich nun mit diesen Resultaten von L. v. GRAFF und BÖHMIG meine Untersuchungen vergleiche, die sich allerdings nur auf konserviertes Material beschränkten, da mir lebendes leider nicht zur Verfügung stand, so gelange ich zu folgendem Ergebnis: Die der Samenblase entnommenen reifen Spermatozoen (Fig. 41) besitzen ein deutlich ausgebildetes Spitzenstück, das an der Spitze eine knopfartige Verdickung trägt; diese Anschwellung ist durch einen deutlich ausgeprägten, aber sehr feinen Faden mit dem basalen Korn des Spitzenstückes verbunden. Bei der HEIDENHAINschen Färbungsmethode bleibt das

ganze Spitzenstück ziemlich hell und zeigt die Gestalt eines relativ lang gestreckten Kegels. Dieser kegelförmig zugespitzte Teil am vorderen Ende des Kopfes wurde auch von BÖHMIG festgestellt. Er hält diese Partie für achromatische Substanz, die während der Entwicklungsstadien aus dem anfangs becherförmigen Kern herausgedrängt wird und sich als ein Teil des Kopfstückes hier ansammelt. Während der vordere Teil dieses Kegels durch eine dunkel gefärbte Verdickung deutlich abgegrenzt ist, zeigt die hintere Partie eine hellere Färbung, die bogenförmig nach unten gewölbt ist, so daß bisweilen noch ganz deutlich eine Art Vacuole sichtbar ist, die bei andern Spermatozoen von der Sphäre herrühren soll. An der Basis des Spitzenstückes ist ebenfalls meist eine Verdickung erkennbar, die am vollständig reifen Samenfaden jedoch schwindet und sich kappenförmig über den vorderen Teil des Chromatinteiles verbreitet (Fig. 28—41). Bei den Spermatozoen anderer Tiere wurden diese Verdickungen als »Verdichtung der Sphärenwandung« angesehen, welche Deutung vielleicht auch hier am Platze sein dürfte. Das von mir beschriebene Spitzenstück hat dieselbe Lage, wie die von L. v. GRAFF gefundene »Geißel« bei *Plagiostoma Girardi* und auch wie der achromatische Kegel, den BÖHMIG beschreibt. Man wird wohl kaum zu weit gehen, wenn man die »Geißel« von L. v. GRAFF, den achromatischen Kegel von BÖHMIG und das Spitzenstück, wie ich es beschrieben habe, für identisch erklärt.

Wie oben erwähnt, sitzt nach meinen Untersuchungen das gesamte Spitzenstück zuckerhutförmig über dem Chromatinteil, und zwar speziell über dem einen Teile des in zwei Abschnitte zerfallenden Hauptteiles des Spermatozoons, Fig. 35—41. Die obere Partie des ursprünglichen Kernes, aus dem sich der Kopfteil des Samenfadens gebildet hat, ist tief dunkel gefärbt und endigt gegen das Spitzenstück mit einer Abrundung; auch zeigt dieser Kernteil hier eine Verschmälerung. Nach hinten dagegen verbreitert er sich eine kurze Strecke, um dann gleichfalls gegen das proximale Centrosoma allmählich sich zu verjüngen, Fig. 36. Der dunkle Kern geht in den zweiten Teil des Kopfstückes ohne scharfe Grenze über. Bisweilen kam es mir vor, als ob hier dicht aneinander liegende Spiralfäden zu erkennen seien; doch kann ich dies nicht mit Sicherheit behaupten. Meine Vermutung wird allerdings gestützt durch die Angaben von BÖHMIG und RETZIUS, die auch in dieser Partie eine Spiraldrehung des Chromatinteiles zu sehen glaubten. Diese dunkle Partie des Kopfteiles geht nach hinten allmählich in einen sich verjüngenden, helleren Chromatinteil über, der regelmäßig Spiraldrehungen erkennen läßt, die nicht etwa durch Auflagerung von Mito-

chondrien entstehen, wie dies von KOLTZOFF für Decapodenspermien beschrieben wurde, sondern während der Auflockerung des Chromatins sich bilden und aus Chromatin selbst bestehen müssen, wie aus den Entwicklungsstadien hervorgeht. Der gesamte Chromatinteil, aus dem das Kopfstück hervorgeht, endigt mit dem proximalen Centrialkörper.

Genauer genommen beginnt mit diesem Gebilde ein neuer, wichtiger Abschnitt des Spermatozoons, das sog. Mittel- oder Verbindungsstück. Dieses setzt sich im allgemeinen zusammen aus dem proximalen und distalen Centrialkörper, die durch den intracellulären Faden miteinander verbunden werden. Auch bei den Spermatozoen von *Plagiostoma Girardi* ist ein proximaler Centrialkörper vorhanden, wie aus der Histogenese der Samenfäden klar hervorgeht; doch ist dieses proximale Gebilde beim reifen Spermatozoon nur undeutlich zu sehen¹, da es fast ganz mit dem Chromatinteil verschmolzen scheint, bzw. im hintersten Ende des Kopfstückes eingebettet liegt. Um so deutlicher hebt sich meist das distale Centrosoma ab, da zwischen beiden Gebilden ein verhältnismäßig großer und heller Raum liegt, in dem bisweilen der intracelluläre Faden zu sehen ist. Wie aus meinen Untersuchungen und Abbildungen hervorgeht, ergibt sich die Hauptmasse des ziemlich breiten Mittelstückes vor allem daraus, daß sich vom proximalen Centrialkörper her ein Teil des ursprünglichen Mitochondrien-Ringes nach hinten vordrängt. Das ganze Zwischenstück ist auf beiden Seiten von Mitochondrien umgeben, die sich häufig über die ganze Partie ausdehnen, so daß dann das Mittelstück auch fast dunkel erscheint und von dem Chromatinteil sich kaum mehr abhebt. Die beiden Centrialkörper sind bei *Plagiostoma Girardi* an Größe kaum voneinander verschieden, während bei den Spermatozoen anderer Tiere oft ein gewisser Größenunterschied zwischen beiden vorhanden ist.

An das distale Centrosoma setzt sich der ziemlich lange Schwanzfaden an. Dieser zerfällt nach meinen Untersuchungen in zwei Teile, die sich durch ihre Zusammensetzung deutlich voneinander unterscheiden. Der erste Schwanzabschnitt reicht vom distalen Centrosoma bis zum Ende der später noch näher zu beschreibenden »chromatischen Schicht«. Er ist überall deutlich zu sehen und wird dicht umlagert von Mitochondrienkörnern. Vielleicht wird dieser Teil auch ausschließlich von Mitochondrien gebildet, auf keinen Fall kann hier eigentliche

¹ Wenn ich von »reifem Spermatozoon« spreche, so verstehe ich darunter das älteste von mir vorgefundene Stadium, das ich mit Recht als solches glaube anzusprechen zu dürfen.

Cytoplasmasubstanz mitwirken, wie später aus der ganzen Spermiohistogenese hervorgehen wird.

Diesem Teile des Schwanzfadens sitzt nach außen ein neuer an, der völlig frei von Mitochondrien ist und nur sehr schwer zu sehen ist. Im Innern der Leibeshöhle, wo die Samenzellen oft regellos durcheinanderliegen und die älteren Entwicklungsstadien sich auf dem »Cytophor« angesammelt haben, gelang es mir nur ganz selten, längere Abschnitte dieses Schwanzfadens zu erblicken, sie waren eben auf den Schnitten nur ganz ausnahmsweise getroffen. Dies wäre meiner Meinung nach dann leicht möglich, wenn der äußere Schwanzteil fortwährend in schneller Bewegung sich befände, die nicht bloß in einer Ebene ausgeführt würde. Erst in der Samenblase fand ich diese verhältnismäßig langen Schwanzabschnitte häufiger, jedoch kann ich ihre Länge nicht genau angeben, da auch hier nur größere Stücke des Fadens deutlich noch mit dem zugehörigen Spermatozoon zusammenhängen, andre Teile wieder auf dem Schnitte nicht getroffen waren. In der Samenblase verlangsamt sich wahrscheinlich die Bewegung der äußeren Schwanzfäden bedeutend, vielleicht schon wegen der großen Menge der hier versammelten Spermatozoen, so daß es bei der Fixierung der Tiere häufiger gelingt, größere Abschnitte des äußeren Fadens in derselben Ebene mit dem zugehörigen Spermatozoon zu treffen. Aus welcher Substanz dieser Teil des Schwanzfadens gebildet wird, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, da es wegen der Feinheit dieses Schwanzteiles kaum möglich erscheint, seine Entstehung zu verfolgen; doch wird man ihn mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit für cytoplasmatischen Ursprunges erklären dürfen.

Ein großer Teil des vermutlich reifen Spermatozoons wird von einer »chromatischen Schicht« (auf sie komme ich noch ausführlicher zu sprechen) locker umgeben, die ursprünglich aus Kernsubstanz bestand und genau die Färbung dieser Substanz zeigte, wenn die Schnitte nach der HEIDEHNAINschen Methode behandelt waren (Fig. 8). Im Laufe der einzelnen Entwicklungsstadien nimmt jedoch durch Vacuolenbildung usw. diese Hülle ein ganz homogenes Aussehen an. Sie reicht von dem mittleren, intensiv gefärbten Chromatinteil bis zum Ende des mit Mitochondrienkörnern besetzten Schwanzteiles. Zwischen der »chromatischen Schicht« und dem Chromatinteil ist dann beim ausgewachsenen Spermatozoon noch eine feine, hyaline Schicht zu erkennen, die wahrscheinlich die Verbindung zwischen beiden Substanzen lockern soll, damit bei dem Eindringen des Spermatozoons in das reife Ei nur der Chromatinteil des Samenfadens vordringt, die

andre Substanz jedoch als unbrauchbar zurückbleibt. Diese hyaline Schicht reicht nur vom Mittelstück bis zum dunkel gefärbten Chromatinteil, wo die Hülle nur ganz locker befestigt ist. Diese helle Partie fiel auch BÖHMIG bei seinen Tricladenstudien auf; er hält sie für eine Schrumpfungerscheinung, was nach meinen Untersuchungen jedoch nicht der Fall ist. Denn diese hyaline Schicht tritt bei der Ausbildung der Samenzellen erst ganz spät auf, nachdem in der den Kopfteil umgebenden Schicht Vacuolen sich gebildet haben, die in der Umgebung des Mittelstückes zusammenfließen und von hier aus nach vorn ganz langsam vordringen.

Schon aus dem Mitgeteilten geht hervor, daß sich die atypisch gestalteten Spermien von *Plagiostoma Girardi* auf typische Formen zurückführen lassen; denn nicht nur in den einzelnen Bildungsstufen, sondern auch beim reifen Spermium lassen sich Spitzenstück, Kopfstück, Mittelstück und Schwanzteile deutlich unterscheiden, wenn auch die einzelnen Teile bisweilen eine vom typischen Bau recht abweichende Gestaltung annehmen.

II. Die Histogenese der Spermatozoen.

1. Die Ausbildung des Kernes.

Meine Untersuchungen über die Histogenese der Samenfäden bei Turbellarien begann ich mit dem Studium der Teilung der Spermatoocyten 2. Ordnung, bzw. mit der genauen Untersuchung der Endphasen, um über den Ursprung aller in der Spermatide vorkommenden Zellbestandteile ein sicheres Urteil zu gewinnen.

Auffallenderweise fand ich Teilungsstadien verhältnismäßig selten, obwohl Spermatoocyten 2. Ordnung und Spermatoiden in großer Menge vorhanden waren. Es muß also wohl die Teilung sehr rasch ablaufen, welche Vermutung auch von vielen andern Autoren geäußert wird.

Bei der letzten Teilung der Samenzellen sind die Tochterkerne weit auseinander gerückt, wodurch die in der Telophase befindliche Zelle stark in die Länge gezogen erscheint. Jeder der beiden Kerne liegt dicht der Peripherie an und ist hier nur von einer dünnen Plasmahülle begrenzt (Fig. 1 u. 2). Diese Lage des Kernes wird im wesentlichen nicht mehr aufgegeben. Eine besonders differenzierte Kernmembran ist nicht wahrzunehmen, trotzdem ist das Kernplasma mit größter Schärfe gegen das Zellplasma abgegrenzt, wie vor allem HEIDENHAIN-Eosin-Präparate zeigen. Das Chromatin selbst bietet schon jetzt ein ziemlich regelmäßiges Aussehen. Wenn auch zuweilen noch einzelne Chromosome zu erkennen sind, so haben sich doch schon die meisten

an Größe übereinstimmenden Chromatinkörner ziemlich regelmäßig über das Kerninnere verteilt, und es hat sich ein Kerngerüst in Form eines regelmäßigen Netzwerkes herausgebildet (Fig. 2).

Zwischen den beiden Tochterkernen sind noch die Verbindungsfasern ausgespannt, die einen breiten, cylindrisch geformten Zug von Fasern darstellen, der in seinem Innern die Centralspindelfasern verbirgt. Polspindelfasern waren nicht zu bemerken. Die Centrankörper liegen dicht an der Peripherie der Zelle und sind von einem hellen, kaum sichtbaren Hofe umgeben, der später das Spitzenstück liefert. MEVES hatte für dieses Gebilde ursprünglich die Bezeichnung »Idiozoma« eingeführt; diesen Ausdruck gab er jedoch später zugunsten eines neuen wieder auf und nannte die Sphäre »Centrotheca«, welche Bezeichnung auch ich hier bei den Samenzellen der Turbellarien anwenden werde.

Nachdem die endgültige Teilung der Tochterzellen vollzogen ist, die schon auf Fig. 2 angedeutet ist, finden wir die Spermatide mit all' ihren typischen Zellbestandteilen: Protoplasma, Kern und Centrankörper nunmehr ausgebildet (Fig. 3). Die Centrotheca allein ist nicht sichtbar. Anscheinend macht jetzt die junge Spermatide ein Ruhestadium durch, ehe die ersten Umformungserscheinungen auftreten; denn im Vergleich zu späteren Entwicklungsstadien finde ich ganz junge Spermatisden in großer Menge in unmittelbarem Zusammenhang, die ganz die gleiche Entwicklungsstufe erreicht haben, was auf späteren Stadien kaum noch der Fall ist. Um die Darstellung der Spermiohistogenese übersichtlich zu machen, erscheint es nötig, die Histogenese nach den einzelnen Zellbestandteilen gesondert zu besprechen.

Der **Kern** der jungen Spermatide besitzt auf Schnitten vollkommen kreisrunde Gestalt und liegt an dem verbreiterten Pole der kegelförmigen Zelle, nur von einer dünnen Cytoplasmaschicht umgeben. Das Chromatin selbst ist zunächst noch ziemlich regelmäßig über den ganzen Kern in annähernd gleich großen Körnern verteilt (Fig. 3). Doch finde ich schon auf diesem Stadium im Kerninnern bisweilen größere Chromatinbrocken, die durch Vereinigung mehrerer Körner entstanden sein dürften. Die Körner selbst sind einem zierlichen Netzwerk eingefügt, die durch Fäden miteinander verbunden sind, wodurch der ganze Kern ein einheitliches Aussehen erhält.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung treten nunmehr im Innern des Kernes Vacuolen auf, deren Anzahl und Größe zunächst gering ist (Fig. 4). Wohl wird an den betreffenden Stellen des Kernes jede andre Substanz verdrängt, doch umgibt das Achromatin und Chromatin noch von allen Seiten die Vacuolen, wie Schnitte durch den Kern sehr deut-

lich erkennen lassen. Die Vacuolen nehmen nunmehr bedeutend an Größe zu und treten zum Teil miteinander in Verbindung, wie dies Fig. 5 und 6 zeigen. Dieser Prozeß schreitet immer weiter fort, so daß schließlich auf Fig. 7 das Kerninnere eine einzige große Vacuole darstellt, während die eigentliche Kernsubstanz nach der Peripherie des Kernes gedrängt erscheint. Es ist wohl anzunehmen, daß die Vacuole ausschließlich aus Kernsaft besteht. Denn schon beim ersten Auftreten der Vacuolen werden Chromatin und Achromatin von den betreffenden Stellen weggedrängt und lagern sich, wenn die Größe der Vacuolen bedeutend zugenommen hat, in Form eines Ringes an der Peripherie des Kernes. Zunächst liegt das Chromatin in dem verhältnismäßig breiten Ringe in Körnchen fein verteilt (Fig. 8). Bald kann man jedoch in diesem Ringe größere Chromatinklumpchen konstatieren, die durch Zusammenlagerung von mehreren Chromatinkörnern entstanden sein dürften. Dieses Verschmelzen von Chromatin zu einer größeren Masse schreitet immer weiter fort, so daß schließlich auf Fig. 10 an der Peripherie des Zellkernes eine einzige Schicht von größeren Chromatinklumpchen lagert. Dasselbe Entwicklungsstadium hat auch BÖHMIG bei *Plagiostoma Girardi* gefunden (Taf. XV, Fig. 10), doch ist ihm infolge Benutzung schwacher Vergrößerungen ein schwach gefärbter Ring nicht aufgefallen, der zwischen den Chromatinkörnern und der Vacuole gelegen ist, und der nach meinen Untersuchungen beim Aufbau des Spermiums eine wichtige Rolle spielt. Auf ihn komme ich an einer andern Stelle noch ausführlicher zu sprechen.

Eine ähnliche Anhäufung von Chromatin am Kernrand, bzw. der Kernmembran wurde auch von andern Autoren, so von MEVES für die Spermatozoen des Meerschweinchens, von NUSSBAUM für die von *Helix lutescens*, von BÖSENBERG bei Arachnoiden und endlich von DEPDOLLA bei *Lumbricus terrestris* beobachtet. Auch BÖHMIG hat bei *Plagiostoma Girardi* diesen Vorgang beschrieben, doch konnte ich auf meinen Präparaten niemals finden, »daß die kleinen peripher gelegenen Körner und Schleifen des Chromatins verschmelzen«. Diese periphere Lage der Chromatinkörner stellt übrigens nur einen vorübergehenden Zustand dar, denn sie wird im Laufe der nächsten Entwicklungsstadien zugunsten einer centralen Chromatinansammlung allmählich wieder aufgegeben. Die am Rande liegenden dicken Chromatinklumpchen lösen sich jetzt in feinere Körnchen auf, die wieder ins Kerninnere wandern, um hier zu größeren Klumpen zu verschmelzen (Fig. 11—14). Die Chromatinklumpen legen sich zunächst nur ganz locker aneinander, so daß zwischen den einzelnen Kügelchen noch deutlich Zwischenräume zu bemerken

sind, in denen eine hellere Substanz eingelagert erscheint (Fig. 17—20). Dann aber setzt eine stärkere Verschmelzung und Verdichtung der Chromatinmassen ein. Die vorher locker nebeneinander liegenden Chromatinklümpchen rücken jetzt immer näher zusammen (Fig. 21). Schließlich sind alle Intervalle zwischen den Körnchen geschwunden, so daß der Kern eine einheitliche, dunkle Masse darstellt (Fig. 22—24). Ganz ähnliche Vorgänge wurden auch sonst bei der Spermatogenese, z. B. von DEPDOLLA bei *Lumbricus terrestris* beobachtet. Auch FLEMMING und MEVES beschrieben das Zusammenrücken der chromatischen Teile ins Kerninnere, wodurch der Kernsaft, vielleicht auch das Achromatin nach außen gedrängt werden.

Um das dunkel gefärbte Chromatin herum lagert nach diesen Vorgängen eine helle Substanz. Sie besteht eben aus Achromatin oder Kernsaft, der infolge der Verdichtung des Chromatins aus dem Kerninnern herausgepreßt wurde (Fig. 22—25). Querschnitte durch diese Stadien zeigen, was den Kern angeht, eine dunkle Masse, in der von einer zweiten Substanz nichts wahrzunehmen ist.

In seiner letzten Arbeit, die über Tricladenstudien handelt, kommt BÖHMIG auch auf diese helle Partie in der Umgebung des Kernes zu sprechen. Er hält diesen hellen Hof für eine »Schrumpfungerscheinung«. Nach meinen Untersuchungen halte ich dies jedoch für ausgeschlossen. Bei der ersten Beobachtung könnte man ja geneigt sein, diese eigentümliche Erscheinung auf ungenügende Konservierung der Samenzellen zurückzuführen. Doch durch folgende Erwägung kommt man bald zu dem Schlusse, daß diese Annahme nicht berechtigt erscheint: Einmal schon wäre es höchst merkwürdig, wenn ein und dieselbe Konservierungsflüssigkeit fast alle Stadien ausgezeichnet fixierte, selbst die reifen Spermatozoen, nur dieses eine unzureichend; außerdem verschwindet ja auch nach einer bestimmten Zeit, wie wir noch sehen werden, dieser helle Hof wieder vollständig. Vor allem aber muß es uns stutzig machen, daß zwei verschiedene Konservierungsflüssigkeiten (Sublimat und Pikrin-Schwefelsäure) unter sonst gleichen Voraussetzungen nur auf diesen wenigen Stadien dieselben ungenügenden Resultate liefern sollten. Außerdem wurden im Laufe der letzten Jahre von den verschiedensten Autoren ähnliche Beobachtungen gemacht, welche eine derartige Erscheinung für das Auftreten einer äußeren Kernsaftvacuole halten. So fand MEVES bei den Samenzellen von *Salamandra* diese helle Schicht; er hält sie für Kernsaft, der durch die oben erwähnte Verdichtung des Chromatins aus dem Kerninnern herausgepreßt wird. FLEMMING läßt die Frage unentschieden, ob es sich hier nur um Kernsaft oder auch

um achromatische Substanz handelt. F. HERMANN teilt in seinen »Beiträgen zur Kenntnis der Spermatogenese« mit, daß er bei der Untersuchung von Selachierspermatiden zu der Ansicht gelangt sei, durch Verdichtung des Chromatins trete Kernsaft aus, der an der Peripherie des Kernes eine Art Vacuole bilde. CALKINS und DEPDOLLA endlich finden bei *Lumbricus* ganz ähnliche Verhältnisse.

Weitgehende Umformungserscheinungen treffen auf den nächsten Entwicklungsstadien auch die Gestalt des Kernes. Aus der Kugelform ging er in die eines kurzen, plumpen Kegels über, der an seiner Basis eine bedeutende Breite aufweist, während er nach oben spitz zulief (Fig. 22). Diese Form wird insofern jetzt geändert, als sich der Kern in der Richtung seiner Längsachse bedeutend in die Länge streckt, während zugleich der Querdurchmesser, vor allem am unteren Pole, bedeutend an Breite abnimmt (Fig. 23 u. f.). Während dieser Vorgänge erlangt der Kern eine außerordentlich starke Färbbarkeit. Um die Differenzierungen in seinem Innern zu erkennen, müssen die nach der HEIDENHAINschen Methode gefärbten Schnitte sehr stark ausgezogen werden, und wenn auf den Schnitten alle Zellen entfärbt sind, hatten die Kerne auf diesen Stadien ihre dunkle Farbe nicht verloren. Im Kerninnern wie am Rande des Chromatinkegels fand sich überall die gleiche dunkle Substanz vor.

Auf den nun folgenden Entwicklungsstadien treten in der äußeren Gestalt des spindelförmigen Kopfteiles nur unbedeutende Veränderungen auf. Außer einer geringen Größenzunahme fand ich keine wesentlichen Veränderungen (Fig. 23—33). Im Innern des Kernes beginnt nunmehr eine Auflockerung des Chromatins. Dieser Prozeß nimmt damit seinen Anfang, daß vom unteren Pole her langsam eine Aufhellung der chromatischen Substanz stattfindet, während zu gleicher Zeit der Kernsaft allmählich ins Kerninnere eindringt. Daß die Auflockerung des Chromatins in kleine Brocken vor allem durch das Eindringen des Kernsaftes hervorgerufen wird, glaube ich mit Recht daraus schließen zu dürfen, daß einmal die helle Schicht, welche auf den bisherigen Entwicklungsstadien außerhalb des Chromatinteiles lag, nicht plötzlich verschwindet, sondern nur langsam abnimmt, daß ferner die Aufhellung im Kerninnern mit der Abnahme des Kernsaftes Hand in Hand geht (Fig. 25—32). Während dieser Vorgänge sammelt sich das Chromatin allmählich in Klümpchen an der Peripherie des spindelförmigen Kernes an, so daß also der Kernsaft ins Kerninnere zu liegen kommt und dadurch mantelartig von der chromatischen Substanz umschlossen wird (Fig. 33—41).

Als mir dieser Auflockerungsprozeß des Chromatins zum erstenmal auffiel, glaubte ich, es handle sich vielleicht um schlecht konservierte Stadien oder gar um degenerierende Samenzellen. Doch bei der Betrachtung der weiteren Entwicklungsstadien zeigten sich überall genau dieselben Verhältnisse, so daß ich schließlich nach einer andern Erklärung suchen mußte. Hierbei kamen mir Mitteilungen verschiedener Forscher zu Hilfe, die bei dem Studium andrer Spermatozoenarten ganz ähnliche Beobachtungen gemacht hatten: So wird von MEVES mitgeteilt, daß bei den Spermatiden von *Salamandra* eine Vermischung von Kernsaft und Zellsubstanz eintrete. CALKINS findet bei *Lumbricus* auch Zellen mit aufgelockerten Kernen. Bei Arachnoiden findet BÖSENBERG ähnliche Verhältnisse: »Das Chromatin liegt nunmehr in feineren Körnchen im Kerne verteilt, sammelt sich aber der Hauptsache nach an der Peripherie an. Die meisten Familien der Spinnen zeigen übrigens in diesen Stadien Spermatidenkerne, deren ziemlich homogen gewordenes Chromatin nicht mehr den ganzen Kern innerhalb der Kernmembran erfüllt, sondern zwischen sich und der Kernmembran einen hellen unfärbbaren Raum läßt, der wahrscheinlich eine periphere Ansammlung von Caryoplasma darstellt.« Nach eingehenden Untersuchungen über *Lumbricus terrestris* kommt auch DEPDOLLA zu dem Resultate, 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 Zwischenräume sichtbar sind«. Er findet ferner, daß das vorher im Innern des Kernes zu einem glatten Stabe vereinigte Chromatin an die Innenseite der Kernmembran gewandert ist, so daß der Kernsaft nunmehr innerhalb liegt und von der färbbaren Substanz in Form einer festen Hülle umschlossen wird. Ganz ähnliche Vorgänge, wie sie von DEPDOLLA beschrieben wurden, spielen sich nach meinen Untersuchungen auch bei *Plagiostoma Girardi* ab. Obwohl auf ein ganz andersartiges Objekt, nämlich die Spermien der Decapoden bezüglich, möchte ich doch auch die Befunde von KOLTZOFF zum Vergleich heranziehen. In seiner kürzlich erschienenen Arbeit sagt er: »Das Chromatin sammelt sich, wie dies besonders an den nach BIONDI-HEIDENHAIN gefärbten Präparaten hervortritt, allmählich unmittelbar an der Oberfläche, wobei es hier häufig ein körniges Aussehen gewinnt, oder sich zu einer ununterbrochenen Rindenschicht umgestaltet.« Auch nach KOLTZOFF dringt die hellere Substanz ins Kerninnere ein, während sich das Chromatin an der Oberfläche ansammelt und in Form eines Mantels schließlich

den Kernsaft umschließt. Ähnliche Angaben aus der Spermatogenese anderer Formen ließen sich auch sonst noch namhaft machen.

Wirft man nun die Frage auf, warum eine Auflockerung der chromatischen Substanz stattfindet, weshalb die Chromatinkörner aus dem Centrum herausrücken und am Rande sich ansammeln, um in Form einer Hülle den Kernsaft zu umlagern, so finde ich die von DEPDOLLA gegebene Erklärung für diesen Vorgang bei *Lumbricus terrestris* sehr einleuchtend: »Das Längenwachstum des Kernes erfolgt von jetzt ab nur noch unter erheblicher Abnahme des Querdurchmessers, und die centrifugale Wanderung des Chromatins dient dazu, dieses Längenwachstum und die Verschmälerung des Kernes zu erleichtern«.

Wir hatten die Spermatide auf den Stadien verlassen, auf denen eine immer weiter fortschreitende Chromatinauflockerung stattfindet, womit zugleich eine Auflockerung des ganzen Kernes verbunden ist (Fig. 32). Nachdem dieser Prozeß beendet ist, beginnt ein neues Wachstum des ganzen Kernes auf Kosten des Querdurchmessers, während zugleich am Rande des Kernes deutlich erkennbar kleine Chromatinkörnchen sich ablagern (Fig. 33 u. f.). Nunmehr sondert sich das ganze Kopfstück in zwei Teile, die infolge ihres verschiedenen Färbungsvermögens unschwer auseinander zu halten sind. Der vordere Abschnitt zeigt eine tief dunkle Farbe und ist gegen das Spitzenstück abgerundet. Nach hinten geht er allmählich in den helleren Kopfabschnitt über, der sich nach dem unteren Pole hin langsam verjüngt (Fig. 34—41). Diese beiden Kopfabschnitte bleiben bis zum Zustand des reifen Spermatozoons erhalten; sie machen nur noch unwesentliche Veränderungen durch, indem der Querdurchmesser des vorderen Abschnittes bis zu einem bestimmten Punkte zunimmt, um dann gegen den andern Pol hin langsam in das proximale Centrosoma auszulaufen. An stark entfärbten Präparaten treten nunmehr im unteren Kopfabschnitt Spiralwindungen auf. Die Spiraldrehungen können nach meinen Befunden nur Bildungen des aufgelockerten Chromatins darstellen; denn während der ganzen Entwicklungsstadien sind im Kern selbst oder auch in seiner Umgebung keine ähnlich gefärbten Körner zu beobachten. Auch Mitochondrien können, wie wir noch sehen werden, bei der Bildung der Windungen nicht in Betracht kommen. Außerdem treten die einzelnen Schleifen mit den am Rande liegenden Chromatinklumpen in Verbindung, so daß sie gleichsam eine Brücke zwischen den sich gegenüberliegenden Brocken bilden. Zwischen diesen Spiralwindungen leuchtet im Kerninnern die hellere Substanz durch, die um so deutlicher sichtbar wird, je weiter der Abstand zweier Win-

dungen voneinander ist. Die Zahl der Drehungen schwankt bei *Plagiostoma Girardi* zwischen fünf und neun.

Eine Spiraldrehung des ganzen Kopfes oder auch nur eines Teiles ist im Laufe der letzten Jahre von den verschiedensten Forschern beobachtet und beschrieben worden. »Die spindelförmige Gestalt des Spermatozookopfes kann unschwer eine Wandlung erfahren, und zwar dadurch, daß der mehr oder weniger langgestreckte Kopf eine spirale Drehung annimmt, von welcher man es für wahrscheinlich halten darf, daß sie das Eindringen in das Ooplasma durch bohrende Bewegung begünstigt. Derartig spirale gedrehte Spermatozooköpfe finden sich bei den Selachiern, Amphibien, Vögeln, aber auch bei den wirbellosen Tieren, z. B. bei Gastropoden (*Paludina*, KORSCHULT und HEIDER, S. 400).« Auch bei den Decapodenspermien fand KOLTZOFF diese Spiraldrehung: »Hier hat der Kopf die Gestalt eines langen dreikantigen, der Längsachse nach leicht schraubenförmig gewundenen Prismas. Längs den Kanten des Prismas laufen drei longitudinale Fasern. Zwischen ihnen ist ein Spiralfaden ausgespannt, dessen Windungen in transversalen Ebenen liegen.« Auch BÖHMIG beobachtete bei *Plagiostoma Girardi* die Spiralewindungen des Chromatins, worauf ich besonderes Gewicht legen möchte.

Es ist im Tierreich bisher ziemlich häufig beobachtet worden, daß von ganz nahe verwandten Arten die einen Spermatozoen eine Spiralewindung des Kopfes zeigen, während sie andern wieder fehlt. Dasselbe gilt auch nach den bisherigen Untersuchungen für die Spermien der Turbellarien. Trotz der großen Zahl von Turbellarienspermien, die nach den Angaben von L. v. GRAFF die verschiedenartigsten Formen zeigen, sind nur ganz wenige Arten durch Spirale Drehung des Kernteiles ausgezeichnet. Auch RETZIUS hat in seiner vor kurzem erschienenen Arbeit »Die Spermien der Turbellarien« bei einigen nicht näher bezeichneten marinen Formen Spermien mit Spirale Drehung gefunden.

2. Entstehung der chromatischen Schicht.

Im Anschluß an die eben beschriebene Umbildung des Kernes muß ich nunmehr eines Gebildes Erwähnung tun, das nach meinen Untersuchungen dem ursprünglichen Kerne seine Entstehung verdankt. Es ist dies eine »chromatische Schicht«, wie ich sie nennen möchte, die einen großen Teil des Achsenfadens umgibt. In keiner der bisher erschienenen spermatogenetischen Abhandlungen konnte ich jedoch ein Analogon dazu finden.

L. BÖHMIG hat in seinen »Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien« dieser Schicht auch einige Zeilen gewidmet, die jedoch mit

dem von mir an *Plagiostoma Girardi* Beobachteten nicht zusammen stimmen. Bei dieser Schicht unterscheidet er zwei Arten, »einen hellen Hof nicht färbbaren Plasmas, welcher sich deutlich von dem übrigen, feinkörnigen Plasma unterscheiden läßt«. Zunächst möchte ich auf den »hellen Hof nicht färbbaren Plasmas« etwas näher eingehen. Um die Entstehung dieser Schicht richtig zu verstehen, muß man wissen, daß sie sich in jungen Entwicklungsstadien ganz anders darstellt als beim ausgewachsenen Samenfaden. Bei den Fig. 21—25, die ziemlich genau den von BÖHMIG angeführten Stadien entsprechen, rührt der helle Hof um den Chromatinteil von dem Kernsaft her, der durch den festen Zusammenschluß der chromatischen Substanz aus dem Kern herausgepreßt wurde. Diese helle Schicht verschwindet jedoch bald wieder, wenn die Chromatinauflockerung im Kerninnern vor sich geht. Von einem dauernden Vorhandensein dieser hellen Schicht kann also nach meinen Untersuchungen nicht die Rede sein.

Am ausgewachsenen Spermatozoon tritt dann von neuem in der Umgebung des Chromatinteils eine helle Zone auf. Dieser helle Hof verdankt jedoch einem ganz andern Vorgange seine allmähliche Entstehung. Hat nämlich die den Achsenfaden umgebende »chromatische Schicht« ein bestimmtes Stadium erreicht, so treten zunächst in ihrem Innern, vor allem in der Nähe des Randes, vacuolenähnliche Gebilde auf (Fig. 37). Nach meinen Beobachtungen fließen die Vacuolen dann zusammen und bilden um den Kern eine schmale, helle Zone (Fig. 38 bis 41).

Somit geht dieser helle Hof aus einem Teile der »chromatischen Schicht« hervor, ist also nicht identisch mit der auf jungen Stadien den Kern umgebenden hellen Zone (Fig. 22—25).

Weiter schreibt BÖHMIG: »Während dieser Zeit grenzt sich um diese Plasmahülle eine zweite ab, welche aus einem feinkörnigen und tingierbaren Plasma besteht, das sich nur wenig von dem Reste des Plasmaleibes der Spermatische unterscheidet.«

Anfangs nahm auch ich ohne weiteres an, daß die den Kernteil umgebende Schicht aus Protoplasma bestehe, zumal dies aus ähnlichen Verhältnissen bei den Spermien anderer Tiere erschlossen werden kann. Als ich jedoch gut differenzierte Präparate, vor allem solche, die mit HEIDENHAIN-Eosin gefärbt waren, zu meinen Untersuchungen benutzte, stellte sich heraus, daß diese »Plasmahülle« eine ganz andre Färbung auf allen Stadien besaß als das Cytoplasma und sich an Färbung kaum unterschied von der Kernsubstanz junger Spermatische. Da sonst gerade HEIDENHAIN-Eosin-Präparate eine scharfe Trennung von Chromatin

und Cytoplasma zeigen, glaube ich schon aus diesem äußeren Grunde zu der Annahme berechtigt zu sein, die Identität dieser Hülle mit dem übrigen Cytoplasma zum mindesten anzuzweifeln.

Ferner kommt hier in Betracht, daß schon auf verhältnismäßig jungen Stadien eine Loslösung des meisten Cytoplasmas beginnt, der schließlich eine Abstoßung dieser Substanz folgt, wie dies schon VEJDOVSKÝ beschrieben hat. Diese Abstoßung des Cytoplasmas, die auf dem Stadium der Fig. 31 erfolgt, würde doch sicherlich nicht stattfinden, wenn es bei dem Aufbau der »chromatischen Schicht« direkt beteiligt wäre, die vom Stadium der Fig. 31 bis zur Ausbildung des reifen Spermiums noch stark zunimmt.

Schon von diesen beiden Gesichtspunkten aus halte ich es für ausgeschlossen, daß bei dem Aufbau der den Chromatinteil umgebenden Schicht eine größere Menge Cytoplasma mitwirkt. Es kann also bei der Entwicklung dieser Partie wohl nur eine Substanz in Frage kommen, die aus dem Kerne ihren Ursprung nimmt, mag sie nun direkt aus Chromatin bestehen oder aus einer Substanz, die erst durch eine neue Differenzierung der Kernsubstanz entstanden ist.

Verfolgt man nach diesen Erörterungen die allmähliche Entwicklung der »chromatischen Schicht«, so dürfte die an sich etwas gewagte Annahme an Wahrscheinlichkeit bedeutend gewinnen. Die erste Andeutung der zu beschreibenden Schicht finden wir auf Fig. 8. Rings an der Peripherie des Kernes liegen deutlich sichtbar die Chromatinkörner und bilden so eine scharfe Grenze gegen das Cytoplasma. Zum ersten Male tritt jetzt innerhalb des Kernes ein feiner Ring auf, in dem zunächst die Chromatinkörner ziemlich gleichmäßig überall fein verteilt liegen. Wenn man annimmt, daß die im Kerninnern liegende Vacuole ausschließlich aus Kernsaft besteht, so kann dieser Ring nur noch aus den beiden andern Bestandteilen des Kernes, nämlich aus Chromatin und Achromatin bestehen. Nach meinen Beobachtungen muß ich es für zweifellos halten, daß der Ring aus Kernsubstanz besteht und nicht dem Cytoplasma angehört, wie man bei Kenntnis der späteren Stadien vielleicht anzunehmen geneigt sein dürfte. Zunächst ist allerdings wegen der Feinheit des Ringes noch kein stark ausgeprägter Unterschied zwischen der Färbung dieser Schicht und der des Cytoplasmas vorhanden, zumal da über den ganzen Ring fein verteilt das Chromatin liegt. Hat sich dieses dann in stärkeren Körnern an der Peripherie des Zellkernes angesammelt, so tritt dieser Unterschied auch äußerlich in der Färbung deutlich hervor. Der Ring zeigt ungefähr die Farbe des Chromatins; jedenfalls ist er ganz anders gefärbt, als das ihn um-

gebende Cytoplasma. Anfänglich besitzt er überall die gleiche Breite, doch schon auf Fig. 10 bleibt der vordere Teil des Ringes in der Entwicklung etwas zurück, während an den Seiten und vor allem am unteren Pole ein schnelleres Wachstum des Ringes vor sich geht. Dadurch nimmt der ursprüngliche Ring allmählich die Gestalt eines sichelförmigen Gebildes an, zumal wenn auf Fig. 19 das Chromatin den rudimentären Teil des früheren Ringes durchbricht. Die sichelförmige Schicht nimmt auf den nun folgenden Stadien immer mehr an Mächtigkeit zu, während zwischen ihr und dem Kopfteil zunächst der Kernsaft sich ansammelt (Fig. 20—25). Ist dieser dann infolge Auflockerung der chromatischen Substanz in ihr Inneres eingedrungen, so legt sich der innere Rand der »chromatischen Schicht« dem Kernteil dicht an (Fig. 26 u. 27). Auf den nun folgenden Stadien streckt sich die Schicht immer mehr in die Länge, und zwar in demselben Verhältnisse, wie der Chromatinteil. Die vorher am unteren Pole kreisrunde Gestalt geht bei der Längsstreckung immer mehr verloren, bis schließlich am reifen Samenfaden die »chromatische Schicht« spitz zuläuft (Fig. 29—41).

Schon von Fig. 19 an konnte ich auf der Oberfläche der Schicht ein zierliches Netzwerk feststellen, welches bis Fig. 36 an Deutlichkeit immer mehr zunimmt. Nunmehr treten zunächst am Rande vacuolenähnliche Gebilde auf; diese dringen auf den dann folgenden Stadien immer mehr ins Innere der Schicht ein, um schließlich um den Kernteil den schon vorher beschriebenen hellen Hof zu bilden. Zugleich nehmen die netzförmigen Strukturen an Deutlichkeit ab (Fig. 37—40). Der reife Samenfaden schließlich stellt, was diese »chromatische Schicht« anbelangt, ein homogenes, helles Gebilde dar, welches keinerlei feinere Strukturen mehr erkennen läßt.

Wenn man nunmehr die der Samenblase entnommenen Spermatozoen betrachtet, so hat die »chromatische Schicht« allerdings große Ähnlichkeit mit einer Cytoplasmahülle. So kam es wohl auch, daß v. GRAFF und BÖHMIG eine Cytoplasmanschicht vor sich zu haben glaubten.

Auf Grund meiner zum großen Teil sehr gut differenzierten Präparate konnte ich zu keinem andern Resultate kommen, als daß die erste Anlage der »chromatischen Schicht« innerhalb des Zellkernes entsteht. Ich bin mir der Tragweite dieser meiner Behauptung wohl bewußt, kann jedoch auf Grund meiner Untersuchungen nichts andres aussagen. Als Konsequenz würde sich daraus die allerdings höchst auffällige Tatsache ergeben, daß die Spermien hier größtenteils dem Kerne ihren Ursprung verdanken, würde doch sogar das Mittelstück und ein Teil des

Schwanzfadens ganz ungewohnterweise in eine dem Kern entstammende Schicht zu liegen kommen. Inwiefern dieses tatsächlich der Fall wäre oder doch Cytoplasmateile, die jene Schicht etwa durchdringen, eine Rolle spielen, muß ich hierbei unerörtert lassen. Obwohl ich mir bewußt bin, daß diese letzteren Angaben mit andern in der Spermatogenese der Tiere beobachteten Tatsachen recht wenig zusammen stimmen, vermag ich sie doch nicht anders darzustellen, da mich die immer wieder von neuem vorgenommene Prüfung dieses Punktes zu keinem andern Resultate führte.

3. Entstehung des Mittelstückes.

Trotz mancherlei über die Spermien der Turbellarien angestellten Untersuchungen ist es meines Wissens nur einem Beobachter geglückt, in diesen Samenzellen Gebilde nachzuweisen, die den Centrosomen gleichzusetzen sind. ALEX. LUTHER hat auf einigen Spermatidenstadien bei *Eumesostomina* Centralkörper gefunden, jedoch auf späteren Entwicklungsstufen der Samenzellen konnte er sie nicht mehr nachweisen, vor allem nicht bei den ausgewachsenen Spermatozoen. Was nun den Aufbau des Mittelstückes bei *Plagiostoma Girardi* angeht, so kann ich auf Grund meiner Befunde mitteilen, daß es mir geglückt ist, von der Spermatide bis zum reifen Samenfaden auf allen Stadien die Centralkörper zu verfolgen.

Der Centralkörper liegt während der letzten Teilung der Spermatoocyten dicht an der Peripherie des Zellgebildes in unmittelbarer Nähe des Kernes, als ein schwarzes Korn deutlich sichtbar. Geht die Teilung ihrem Ende entgegen, so verschwindet der Centralkörper samt der Centrotheca. Mir wenigstens ist es niemals gelungen, auf Stadien, die der Fig. 2 entsprechen, ein dem Centrosoma ähnliches Gebilde zu beobachten, auch wenn ich dies auf das peinlichste mit den stärksten und besten Systemen versuchte. Bei *Mesostoma lingua* jedoch konnte LUTHER auf gleichen Entwicklungsstadien »sehr schön die Sphäre an einem Pole mit zwei, am andern mit einem Centrosoma beobachten«.

In meinen Untersuchungen besteht zu meinem Bedauern eine kleine Lücke, die ich leider nicht ausfüllen konnte, da sich auf keinem meiner Präparate ein Zwischenstadium vorfand. Wie die Fig. 3 zeigt, finde ich das Centrosoma am spitzen Pole der keilförmigen Samenzelle, während man es vielmehr an dem breiten Ende vermuten sollte. Wie schon gesagt, vermag ich diesen Widerspruch nicht zu lösen. Daran, daß es sich tatsächlich um das Centrosoma handelt, kann ich nicht zweifeln. Hat es diesen Weg um den Kern zurückgelegt, so mußte

dies offenbar sehr rasch geschehen sein, da die äußere Gestalt der jungen Spermatide im Vergleich zum vorhergehenden Stadium sich anscheinend nur wenig geändert hat.

Auf ganz jungen Spermatiden liegt das Centrosoma in unmittelbarer Nähe des hinteren Poles der kegelförmigen Zelle, rings von Cytoplasmasubstanz umgeben, wie Fig. 3 zeigt. In dieser Lage verbleibt es allem Anschein nach längere Zeit, wobei seine Größe etwas zunimmt. Während dieser Zeit macht der Kern die schon früher mitgeteilten Umwandlungen durch (Fig. 4—15). Rings um das feine Gebilde sind Körnchen angehäuft, zunächst regellos, wie es scheint, dann aber zu einem deutlich sichtbaren Ringe geordnet. Hat dann auf Fig. 15 das Centrosoma einen ansehnlichen Durchmesser erreicht, so tritt es nunmehr als Doppelcentrosoma auf. Wegen der bedeutenden Kleinheit der von mir untersuchten Samenzellen, speziell wegen der geringen Größe der beiden Centrosome, konnte ich nicht entscheiden, ob eine Teilung des einen Centralkörpers stattgefunden hatte, wie bei andern Objekten verschiedentlich behauptet wurde. Auch die Ansicht wird bekanntlich vertreten, daß es sich nicht immer um eine Neuteilung handle, sondern bisweilen nur um ein Auseinanderrücken der vorher fest zusammenliegenden Centrosome. Wie dem auch sein mag, nach meinen Beobachtungen muß auch dieser Prozeß schnell vor sich gehen; denn auch hier waren keine Zwischenstadien aufzufinden. Schon beim ersten Auftreten des Doppelcentrosomas auf Fig. 16 haben sich die beiden Gebilde verhältnismäßig weit voneinander entfernt. Ein intracellulärer Faden, der das proximale Centrosoma mit dem distalen verbindet, ist deutlich wahrnehmbar. An Größe sind beide Körner einander vollständig gleich. Anfangs liegt die erste Anlage des Mittelstückes, die doch durch die beiden Centrosome und deren Verbindungsfaden dargestellt wird, in der Medianlinie der kegelförmigen Zelle. Hier bleiben die Centrosome längere Zeit liegen, bis sie einen ganz bestimmten Abstand voneinander erreicht haben.

Unter Aufrechterhaltung dieses einmal gewonnenen Abstandes wandert nunmehr das Mittelstück gegen den Kern hin. Von der Anlage eines Schwanzfadens, wie er in der Spermatogenese anderer Tiere beschrieben wurde, ist nichts wahrzunehmen. Während dieser Wanderung nach dem Kerne verläßt auffallenderweise das Mittelstück die Medianlinie, in der es auf Fig. 15 und 16 lag, und nähert sich mehr von der Seite her zunächst der »chromatischen Schicht« (Fig. 18).

Eine ähnliche Abweichung des Mittelstückes von der Medianlinie wurde auch bei einigen Entwicklungsstadien von *Amphiuma* beobachtet.

Fast macht es den Eindruck, als ob vom Chromatinteil eine starke Anziehungskraft auf die beiden Centrosome ausgeübt würde. Denn nunmehr dringt zunächst das proximale Centrosoma in die »chromatische Schicht« ein, während zugleich das distale immer mehr von der Medianlinie abweicht, so daß schließlich das ganze Mittelstück von der Seite her sich dem Kern nähert (Fig. 18—20). Diese schiefe Lage des Mittelstückes wird so lange beibehalten, bis auch das ganze distale Centrosoma in die »chromatische Schicht« eingedrungen ist. Ist dann das proximale Korn mit dem Kernteil in Verbindung getreten, so wird die schräge Stellung des Mittelstückes allmählich wieder aufgegeben, bis schließlich das ganze Mittelstück wieder in der Medianlinie der Zelle liegt, von der »chromatischen Schicht« vollständig umgeben (Fig. 21 u. flg.).

Welche Bedeutung diese Annäherung in schräger Richtung gegen den Kernteil hat, ist schwer zu sagen. Vielleicht hängt es damit zusammen, daß schon auf den betreffenden Stadien unmittelbar hinter der »chromatischen Schicht« die noch später zu besprechenden Degenerationserscheinungen im Protoplasma auftreten. Diese Ablösung des meisten Cytoplasmas beginnt zuerst im mittleren Teile in nächster Nähe der Schicht, und so wäre es leicht möglich, daß aus diesem Grunde eine Verschiebung des zukünftigen Mittelstückes stattfände. Nachdem nunmehr das Mittelstück innerhalb der »chromatischen Schicht« liegt, ist es äußerst schwer zu erkennen, da es kaum stärker gefärbt ist, als die es ringsumgebende sichelförmige Schicht. Auf etwas intensiv gefärbten Schnitten entzog es sich vollständig meiner Beobachtung. Auf sehr stark entfärbten Präparaten dagegen ist es ganz deutlich wahrzunehmen, da nunmehr die »chromatische Schicht« heller ist, während die Centrosome ihre dunkle Färbung nicht verloren haben.

Da das proximale Centrosoma in enge Berührung mit dem Kopfteile getreten ist — oft hatte ich den Eindruck, als ob das Korn in einer Vertiefung des Chromatinteils läge, wie dies auch für andre Tiere, z. B. für *Salamandra*, *Triton* und *Amphiuma* seinerzeit beschrieben wurde —, so kommt es bisweilen vor, daß gerade dieses Korn sehr schwer aufzufinden ist, da es sich von seiner Umgebung an Farbe nicht unterscheidet. Dies ist vor allem der Fall auf den Entwicklungsstadien, die durch die Fig. 23—25 wiedergegeben werden, auf denen der Kernteil regelmäßig intensiv schwarz gefärbt ist. Beginnt jedoch die Auflockerung des Chromatins, so kommt auch das proximale Centrosoma dank seiner stärkeren Färbbarkeit wieder zum Vorschein und ist auf allen nun folgenden Stadien als dunkles Korn deutlich sichtbar. In einiger Entfernung von ihm liegt das distale Centrosoma, eine Verbindung zwischen

beiden stellt der intracelluläre Faden dar. Nachdem nunmehr das Mittelstück seine endgültige Lage erreicht hat, die es auch noch am reifen Samenfaden zeigt, muß ich die weitere Beschreibung seiner Ausbildung abbrechen, da von dem zuletzt beschriebenen Stadium an (Fig. 25) nur noch unwesentliche Formveränderungen stattfinden, die sämtlich auf den Mitochondrienkörper zurückzuführen sind. Da ich auf dieses Gebilde später noch näher eingehen muß, kann man sich erst dann ein klares Bild vom ganzen Aufbau des Verbindungsstückes machen, wenn die endgültige Lage des früheren Mitochondrienkörpers in all' seinen Phasen dargestellt ist.

So viel aber kann man schon jetzt sagen, daß das Mittelstück der Spermien von *Plagiostoma Girardi*, soweit dabei die Centrosomen in Betracht kommen, verhältnismäßig einfach gebaut ist. Weder das proximale noch das distale Centrosoma machen größere Veränderungen durch, wie dies bei der Spermatogenese so vieler anderer Tiere der Fall ist. Ich erinnere nur an die Umgestaltung des distalen Centrosomas bei *Cavia*, *Helix* und vor allem bei den Spermien der Decapoden, die nach den neusten Untersuchungen von KOLTZOFF an kompliziertem Aufbau kaum ihresgleichen finden dürften, wie sich dies aus der eigenartigen Gestaltung dieser Spermien und der speziellen Verwendung dieser Teile erklärt.

4. Umwandlung der Mitochondrien.

Erst durch die BENDASche Färbungsmethode ist es gelungen, mit völliger Sicherheit durch den Grad der Färbbarkeit in den Samenzellen die einzelnen Gebilde streng voneinander zu unterscheiden, die früher für gleichartige Substanzen gehalten oder überhaupt übersehen wurden. Dies gilt vor allem auch für die Mitochondrien, die in morphologischer Beziehung dadurch gekennzeichnet sind, daß sie meist aus Körnchen zusammengesetzte fadenartige Gebilde darstellen.

Obwohl der Mitochondrienkörper, der meist als »Neben kern« bezeichnet wird, in der Spermatogenese eine weite Verbreitung zeigt und sowohl bei den Samenzellen der Wirbellosen als auch der Wirbeltiere gefunden wurde, ist man sich bis jetzt doch noch nicht völlig darüber klar, wie er eigentlich entsteht. Für das von mir untersuchte Objekt wird sich die Frage schwer klären lassen, da schon seine geringe Größe diese Untersuchung sehr erschwert. Außerdem zeigte es sich leider, daß sich mein Material für die Anwendung der BENDASchen Färbungsmethode nicht eignete, und daher konnte ich nicht auf allen Stadien der Spermatogenese die Mitochondrien feststellen, sondern erst von den

Stadien an, auf denen sie sich einigermaßen konzentriert haben und einen eigentlichen Mitochondrienkörper zu bilden beginnen.

Daß es sich aber auch bei den von mir untersuchten Samenzellen von *Plagiostoma Girardi* um Gebilde handelt, die den Mitochondrien homolog sein müssen, dürfte wohl kaum zweifelhaft sein, wenn man folgende zwei Punkte berücksichtigt: 1) treten auch hier, wie dies in sonst beschriebenen Fällen der Spermiohistogenese der Fall ist, die Körner in einem gewissen Entwicklungsstadium zur Bildung eines Mitochondrienkörpers zusammen, der lange Zeit hindurch eine selbständige Existenz führt; 2) beteiligt er sich zuletzt an dem Aufbau des Mittelstückes, indem er eine sekundäre Verbindung mit den Centrosomen eingeht.

Bei der letzten Teilung der Spermatocyten 2. Ordnung, deren Telophasen durch die Fig. 1 und 2 für *Plagiostoma Girardi* wiedergegeben werden, ist nach der HEIDENHAINschen Hämatoxylinfärbung von Mitochondrien noch nichts zu bemerken. Wahrscheinlich liegen sie noch überall im Cytoplasma zerstreut und fallen wegen ihrer Kleinheit nicht weiter auf.

Ist jedoch die letzte Teilung der Samenzellen vollzogen, so finden wir schon auf den jüngsten Spermatiden (Fig. 3) um den noch schwach entwickelten Centrankörper zunächst eine ganz feine Ansammlung von Körnern. Von einer regelmäßigen Anordnung in Form einer bestimmten Figur ist noch nichts wahrzunehmen. Auf Fig. 15 dagegen kann man schon mit Recht von einem Mitochondrienkörper reden, da nunmehr die Körner einmal deutlicher entwickelt sind als vorher und dann auch um das Centrosoma einen Ring bilden. Ringbildungen des Mitochondrienkörpers sind bei der Spermatogenese anderer Tiere schon wiederholt beobachtet worden.

Auf diesen Stadien besitzt der Mitochondrienring noch einen verhältnismäßig großen Durchmesser, die einzelnen Körper scheinen locker nebeneinander zu liegen. Ob der Ring außer dem Centrosoma auch die Centrotheca umschließt, wie dies verschiedentlich beobachtet wurde, muß ich unentschieden lassen, da ich auf diesen Entwicklungsstadien mit Sicherheit ein solches Gebilde nicht feststellen konnte. Möglich, ja sogar wahrscheinlich ist es ja, daß die Centrotheca ganz dicht dem Centrosoma anliegt, wodurch sie sich leicht unsrer Beobachtung entziehen kann. Hat jedoch die Umwandlung des Centrankörpers in ein Doppelcentrosoma stattgefunden, so verläßt der Mitochondrienring seine bisherige Lage. Er legt sich dem distalen Centrosoma an, wobei zugleich eine schwache Abflachung an beiden Polen bisweilen beobachtet werden

kann, so daß der bisherige, kreisrunde Ring nunmehr die Gestalt einer Ellipse erhält. Ähnliche Verhältnisse hat auch MÉVES bei den Spermatischen von *Paludina vivipara* gefunden: Zunächst liegen die Mitochondrien, die er Granulationen des Cytoplasmas nennt, zerstreut über die ganze Zelle, dann ordnen sie sich in Form von Ringen an, die schließlich mantelförmig das Mittelstück umgeben. Nach den Untersuchungen von OTTE wurden auch bei der Spermatogenese von *Locusta viridissima* die gleichen Verhältnisse beobachtet.

Auf den nun folgenden Stadien bleibt der Mitochondrienkörper längere Zeit hindurch in engster Berührung mit dem distalen Centrosoma. Allem Anscheine nach macht er ohne wesentliche Veränderungen die ganzen Wanderungen des Mittelstückes gegen den Kern hin mit, wie die Fig. 17—20 zeigen. In der äußeren Gestalt tritt während dieser Vorgänge allerdings eine kleine Veränderung ein, die jedoch wohl kaum von großer Bedeutung sein dürfte: Die in der Ellipse noch locker nebeneinander liegenden Mitochondrienkörner schließen sich während der Lageveränderungen des Mittelstückes enger zusammen. Dabei nimmt der ganze Mitochondrienkörper wieder die Gestalt eines Ringes an, dessen Durchmesser jedoch viel kleiner ist, als beim ersten geschlossenen Auftreten auf Fig. 5. Deutlich sind an dem nunmehrigen Mitochondrienring die ihn bildenden Körnchen zu unterscheiden, doch hat das ganze Gebilde nunmehr an Helligkeit etwas verloren, was wohl auf den festeren Zusammenschluß der Körner zurückgeführt werden dürfte.

Während auf allen bisherigen Entwicklungsstadien der Mitochondrienkörper in engem Zusammenhange mit dem distalen Centrosoma sich befand, wird diese Verbindung nunmehr gelöst, sobald das proximale Centrosoma mit dem Kernteil in Berührung getreten ist und das ganze Mittelstück sich wieder in der Medianlinie der Zelle angeordnet hat (Fig. 21). Ein kleiner Teil der Mitochondrienkörner ist an dem Aufbau des Schwanzfadens beteiligt, der innerhalb der »chromatischen Schicht« liegt. Auf ihn komme ich noch später zu sprechen. Der weitaus größte Teil der Mitochondrien beginnt als ringförmiges Gebilde vom distalen Centrosoma aus eine Lageveränderung, die auf Fig. 22 beginnt. Er wandert längs des Mittelstückes am intracellulären Faden entlang zunächst zum proximalen Centrosoma. Dieser ganze Prozeß muß verhältnismäßig lange Zeit in Anspruch nehmen, da es mir gelang, mehrere Zwischenstadien aufzufinden, welche die Wanderung des Mitochondrienringes darstellen (Fig. 22—26).

Nachdem auf Fig. 27 das proximale Centrosoma erreicht ist, beginnt ein eigenartiger Prozeß. Zunächst nimmt das Innere des Mito-

chondrienringes eine hellere Färbung als vorher an (Fig. 27—29). Nunmehr lagert sich der Mitochondrienkörper, der bisher nur auf der einen Seite des Mittelstückes lag, über das proximale Centrosoma, ungefähr so, daß auf beiden Seiten des Verbindungsstückes gleiche Teile des Mitochondrienkörpers liegen (Fig. 30).

Schnell streckt sich alsdann das bisher ringförmige Gebilde in die Länge und umfließt dabei auch das distale Centrosoma. Daß dieser Umfließungsprozeß schnell vor sich geht, glaube ich mit Recht aus folgenden zwei Punkten schließen zu dürfen: Einmal fand ich auf keinem meiner Präparate ein Stadium, welches den Mitochondrienkörper auf einer Zwischenstufe darstellte, wo er also das distale Centrosoma noch nicht umflossen hatte. Zweitens fand ich häufig Samenzellen, die den Fig. 31 und 32 entsprechen: Innerhalb des Mittelstückes ist der obere Teil stark erhellt, während der dem distalen Centrosoma benachbarte innere Abschnitt seine frühere dunkle Färbung noch beibehalten hatte. Die Fig. 33—41 dagegen zeigen das ganze Innere des Mittelstückes gleichmäßig erhellt.

Infolge dieser Umwandlungen besitzt nunmehr auf Längsschnitten das Mittelstück die Gestalt einer Ellipse, in deren Innerem deutlich sichtbar der intracelluläre Faden die Verbindung zwischen proximalem und distalem Centrosoma herstellt, während der ursprüngliche Mitochondrienring jetzt mantelartig das Mittelstück umgibt. Diese Gestalt des Mittelstückes bleibt auf allen nun folgenden Stadien erhalten und ist auch beim reifen Samenfadon noch vorhanden.

Da es sich bei den Spermatozoen von *Plagiostoma Girardi* um ziemlich kleine Gebilde handelt, konnte ich leider nicht feststellen, ob der Mitochondrienmantel noch feinere Struktur besitzt. »Komplizierter erscheint der Bau des Mittelstückes dann, wenn es eine Querstreifung erkennen läßt, welche jedenfalls wie die ähnlichen Erscheinungen an Kopf und Geißel auf eine spirale Drehung zurückzuführen ist. Diese Bildung kommt bekanntlich auch bei einer Anzahl anderer Tiere vor, z. B. bei den Selachiern, Reptilien, Vögeln und Säugetieren« (KORSCHULT, S. 420). Sehr schöne spirale Windungen am Mittelstück zeigen auch die Spermatozoen einiger Wirbellosen, vor allem die Gastropoden und Decapoden.

Schon MEVES hatte seinerzeit bei der Spermatogenese von *Paludina* beobachtet, daß bei der Bildung des Mittelstückes Mitochondrienkörner in Form eines Mantels den centrosomatischen Teil umlagerten. Im Laufe der letzten Jahre wurden an andern Objekten häufig die gleichen Resultate erzielt, und meist gelangte man zu der Ansicht, daß

»durch Verdichtung und besonders durch Zusammenlagerung der im Cytoplasma sehr zahlreich enthaltenen Granulationen der Mantel des Mittelstückes zustande kommt« (KORSCHULT, S. 515).

Auch meine Beobachtungen an *Plagiostoma Girardi* haben eine Mantelbildung durch den Mitochondrienkörper festgestellt, so daß auch hier beim Aufbau des Mittelstückes das Cytoplasma beteiligt ist, wenn auch nur durch die ihm entstammenden Mitochondrien.

5. Die Bildung des Schwanzfadens.

An die Betrachtung des Mittelstückes schließt sich naturgemäß die des Schwanzfadens an, da er in den meisten Fällen einmal in enger Beziehung zum Verbindungsstück, speziell zum distalen Centrosoma steht, weil er ferner auch häufig aus ähnlichen Substanzen gebildet wird wie das Mittelstück.

Bei kleinen Objekten, die einen gleichmäßig gebauten Achsenfaden besitzen, ist es häufig sehr schwer oder überhaupt nicht festzustellen, ob der Schwanzfaden aus dem distalen Centrosoma herauswächst, somit aus dieser Substanz sich bildet, oder ob bei seiner Entstehung auch Teile des Cytoplasmas mitwirken. Handelt es sich jedoch um einen sehr langen Achsenfaden, so ist es wohl kaum zu bezweifeln und von vornherein sehr wahrscheinlich, daß direkt oder indirekt auch Cytoplasma zu seinem Aufbau herangezogen wird.

Während die spermatogenetischen Untersuchungen bei einer Anzahl von Tieren gezeigt haben, daß die erste Anlage des Schwanzfadens schon recht früh auftritt, ist bei *Plagiostoma Girardi* erst auf relativ späten Entwicklungsstadien mit Sicherheit ein Achsenfaden nachzuweisen. Möglich wäre es ja immerhin, daß die Centrankörper auf ihrer Wanderung gegen den Kern hin einen sehr feinen Faden ausbildeten, der gleichsam den vom Mittelstück durch das Cytoplasma zurückgelegten Weg andeuten würde. Ich halte es jedoch für ausgeschlossen, daß auch bei den Samenzellen der von mir untersuchten Turbellarie ein analoger Fall in Betracht kommen könnte, da ich niemals auch nur eine Spur von einem solchen Gebilde trotz der angewandten, stärksten Vergrößerungen finden konnte, vor allem aber, weil schon auf verhältnismäßig jungen Stadien eine Loslösung der größeren Menge des Cytoplasmas beginnt, der schließlich die Abstoßung dieser Substanz folgt. Möglicherweise kommt wegen des letzteren Vorganges der Achsenfaden nicht so früh zur Ausbildung.

Nachdem das Mittelstück mit dem am distalen Centrosoma liegenden Mitochondrienring auf dem Stadium, das der Fig. 21 entspricht,

vollständig in die »chromatische Schicht« eingedrungen ist, kann ich zum ersten Male die Anlage eines Schwanzfadens mit Sicherheit konstatieren. Eng verbunden mit dem distalen Centrosoma und dem Mitochondrienkörper tritt nunmehr auf Fig. 22 ein kurzer, aber deutlich sichtbarer Schwanzfaden hervor. Zwar ist der Achsenfaden wahrscheinlich wegen seiner Feinheit selbst nicht zu erkennen, doch wird er von dunkel gefärbten Körnchen dicht umhüllt. Wie ich es schon oben bei der Ausbildung des Mittelstückes dargestellt hatte, ist im Laufe der letzten Jahre häufig beobachtet worden, daß das ganze Verbindungsstück oder Teile von ihm von Körnchen mantelförmig umgeben werden, die meist als Mitochondrien gedeutet wurden. Spärlicher dagegen sind die mitgeteilten Beobachtungen, daß auch größere oder kleinere Partien des Achsenfadens von Körnchen dicht umlagert werden. So fand C. TÖNNIGES, daß ein Teil des Schwanzfadens bei *Lithobius forficatus* auch von Mitochondrienkörnern mantelartig umhüllt wird, zu dem gleichen Resultate kam auch F. SCHÄFER bei den Samenzellen von *Dytiscus*.

Wohl lagern in nächster Nähe der »chromatischen Schicht« bald einzeln, bald zu größeren Komplexen vereint Körnchen, die jedoch nach meiner Ansicht nicht identisch sein können mit den Körnern, welche die erste Anlage des Schwanzfadens darstellen. Denn einmal zeigen sie eine intensivere Färbung als die Körnchen des Schwanzfadens und der Mitochondrienring, dann aber sind sie auch in andern Teilen des Cytoplasmas sehr zahlreich vorhanden und auch im abgestoßenen Cytoplasma zu größeren Klumpen vereinigt. Es fiel mir auf, daß bei Entwicklungsstadien, die den Fig. 17 und 18 entsprechen, auf denen nach früheren Mitteilungen die Wanderung der Chromatinkörner wieder ins Innere stattfindet, am unteren Pole des Ringes Ansammlungen dunkel gefärbter Körner zu beobachten sind. Diese liegen zunächst noch innerhalb der Kerngrenze, rücken dann aber aus dem Kerne heraus (Fig. 18) und lagern sich in größeren Komplexen an die verschiedensten Stellen des Cytoplasmas. Um den Eindruck der Bilder nicht zu verwischen, habe ich diese Ansammlungen im Cytoplasma von Fig. 19 an nur schwach angedeutet, während sie auf den vorhergehenden Stadien, solange sie noch innerhalb des Kernes lagen, wie das übrige Chromatin dunkel angegeben wurden. Ähnliche Anhäufungen dunkel gefärbter Körner wurden im Cytoplasma schon häufig beobachtet und dann als »chromatoide Körper« bezeichnet. Allem Anscheine nach handelt es sich auch in den Samenzellen der Turbellarien um die gleichen Gebilde.

Wie TÖNNIGES und SCHÄFER möchte daher auch ich annehmen, daß ein Teil des Achsenfadens ebenso wie das Mittelstück von Mitochondrienkörnern umgeben wird. In dieser Annahme werde ich außerdem noch durch das gleiche Färbungsvermögen dieser Körner mit dem Mitochondrienring bestärkt.

Auf den nun folgenden Stadien nimmt der Schwanzfaden nur langsam an Länge zu. In demselben Verhältnis, in dem die »chromatische Schicht« sich in die Länge streckt, nimmt auch dieser Schwanzfaden an Größe zu. Immer aber kann man seine Umlagerung aus den schon oben erwähnten Körnchen erkennen (Fig. 22—41). Daß diese miteinander durch einen feinen Achsenfaden verbunden sind, ist zwar mit Bestimmtheit anzunehmen, aber auf keinem Entwicklungsstadium zu beobachten, da die den Schwanz mitbildenden Körnchen sich dicht aneinanderreihen.

Im Gegensatz zu diesem Schwanzfaden, der innerhalb der »chromatischen Schicht« liegt und regelmäßig von einzelnen Körnchen umlagert wird, steht ein Gebilde, das äußerst schwer und nur unter besonders günstigen Bedingungen zu sehen ist. Am reifen Spermatozoon, wie es sich in der Samenblase findet, konnte ich außerhalb der »chromatischen Schicht« regelmäßig einen sehr feinen, äußeren Schwanzfaden beobachten, dessen ganze Länge ich jedoch nicht angeben kann. Da mir lebendes Material oder Strichpräparate leider nicht zur Verfügung standen, konnte ich nur auf Schnitten durch die Vesicula seminalis diese Partien erhalten, die dann aber nur Bruchteile des äußeren Schwanzfadens darstellten. Lange Zeit hindurch nahm ich an, daß dieser äußere Schwanzteil sehr spät, vielleicht sogar erst in der Samenblase, sich entwickelt, da ich auf jüngeren Stadien niemals eine Anlage von ihm konstatieren konnte.

Erst nach längerer Untersuchung ist es mir dann gelungen, auch auf einigen Entwicklungsstadien, niemals aber auf allen, einen außerhalb der »chromatischen Schicht« liegenden Schwanzteil zu beobachten. Hat nämlich im Stadium der Fig. 31 die endgültige Abstoßung des meisten Cytoplasmas stattgefunden, so bleibt am unteren Rande der »chromatischen Schicht« ein kleiner Rest Cytoplasma haften. In diesem entsteht nun ein äußerst feiner, äußerer Schwanzfaden, der zunächst sehr klein ist und eine Verlängerung des in der »chromatischen Schicht« liegenden Schwanzfadens darstellt. Auf einigen älteren Stadien fand ich dann, daß der von Cytoplasma umgebene, äußere Schwanzfaden bedeutend an Länge zunimmt, während zugleich mit dem Wachsen dieses Schwanzabschnittes der Cytoplasmarest sich bedeutend in die

Länge streckt, so daß er auf fast reifen Samenfäden nur noch eine dünne Plasmaschicht um den feineren Schwanzfaden bildet. Ob diese Cytoplasmaschicht auch am reifen Spermatozoon, wie wir es in der Samenblase antreffen, noch vorhanden ist, kann ich mit Sicherheit nicht angeben; dennoch dürfte es sehr wahrscheinlich sein, daß sie auch beim ausgewachsenen Samenfaden erhalten bleibt.

Wie kommt es nun, daß die Auffindung des äußeren Schwanzfadens mit so großen Schwierigkeiten verbunden ist? Nachdem im Stadium der Fig. 31 der größte Teil der Cytoplasmassubstanz von der Samenzelle endgültig sich abgetrennt hat, sammeln sich die noch mit einem Cytoplasmarest versehenen Zellen auf den abgestoßenen Cytoplasmaballen an und lagern nunmehr auf der Oberfläche dieser Substanz. Dieser Prozeß geht sehr wahrscheinlich ziemlich schnell, auf jeden Fall aber regelmäßig vor sich; denn ich fand auf allen meinen Präparaten nur verschwindend wenig Entwicklungsstadien, die nach Abstoßung des Cytoplasmas frei im Hoden lagerten, ohne mit dem Cytoplasmaballen in Verbindung getreten zu sein. Aber gerade bei diesen letzteren Samenzellen ist am unteren Abschnitte der »chromatischen Schicht« ein Cytoplasmarest mit Schwanzfaden zu finden. Alle Entwicklungsstadien aber, die auf der Oberfläche der abgestoßenen Cytoplasmamasse liegen, lassen niemals diesen Cytoplasmarest erkennen, und doch muß er vorhanden sein. Die Erklärung dafür ist leicht zu geben. Da der Cytoplasmarest der Samenzellen und das abgestoßene Cytoplasma, auf dessen Oberfläche sich die noch nicht reifen Stadien sammeln, aus der gleichen Substanz bestehen, ist eine Grenze zwischen beiden sehr schwer zu ziehen. So kommt es auch, daß der innerhalb des Cytoplasmarestes der Samenzellen liegende, äußere Schwanzfaden nicht weiter auffällt, sobald die betreffenden Zellen, was, wie gesagt, die Regel ist, auf der Oberfläche der abgestoßenen Cytoplasmamasse lagern.

Zwar ist es mir nicht gelungen, auf allen Entwicklungsstadien, die auf das in Fig. 31 dargestellte Stadium folgen, den äußeren, feinen Schwanzfaden zu beobachten, aber dennoch glaube ich berechtigt zu sein, das Vorhandensein dieses Schwanzabschnittes auch auf den Stadien annehmen zu dürfen, auf welchen ich ihn infolge seiner ungünstigen Lage mit Sicherheit nicht konstatieren konnte. Um jedoch den Zeichnungen nicht das Aussehen einer schematischen Darstellung zu geben, habe ich darauf verzichtet, den äußeren Schwanzfaden auch auf die Entwicklungsstadien einzutragen, auf denen ich ihn aus den mitgeteilten Gründen mit Sicherheit nicht habe feststellen können.

6. Die Entstehung des Spitzenstückes.

Bekanntlich ist das Spitzenstück bisweilen nur als ganz feines, unscheinbares Gebilde vorhanden oder aber fehlt es auch gänzlich. In einer Reihe von Fällen gelang es, das Spitzenstück auf das Idiozoma zurückzuführen. Dies betraf Spermatozoen von größeren Dimensionen, wie die vieler Wirbeltiere. Handelt es sich jedoch um besonders kleine Samenzellen, so liegen die Verhältnisse weit schwieriger. Die spermatogenetischen Untersuchungen an verschiedenen Wirbellosen haben im Laufe der letzten Jahre gezeigt, daß sehr häufig erst auf späteren Entwicklungsstadien ein Gebilde zu beobachten ist, das schließlich das Spitzenstück liefert; deshalb wurde es auch in analoger Weise als Sphäre bezeichnet.

Auch mir ist es nicht gelungen, auf jungen Spermatidenstadien mit Sicherheit die Sphäre oder »Centrotheca«, wie ich sie nennen will, ohne Unterbrechung festzustellen. Im allgemeinen liegen ja zunächst Centrotheca und Centrosoma eng aneinander, was auch noch auf älteren Stadien bisweilen beobachtet wurde. »Da sie aber später, ihrem verschiedenen Schicksal entsprechend, die beiden entgegengesetzten Pole des Kernes einzunehmen haben, so muß eine starke Lageverschiebung stattfinden, und zwar wird dieselbe (besonders von MEVES) so aufgefaßt, daß die Sphäre um die Hälfte des Kernes herumrückt« (KORSCHULT).

Bei der letzten Zellteilung, deren Telophase durch die Fig. 1 wiedergegeben wird, bildet die Centrotheca um den Centralkörper einen deutlich sichtbaren, wenn auch kleinen, hellen Hof. Auch auf den durch die Fig. 20 und 21 dargestellten Entwicklungsstadien, auf denen das proximale Centrosoma schon mit dem Chromatinteil des Kernes in Berührung getreten ist, konnte ich öfters um das proximale Centrosoma einen hellen Hof konstatieren. Auf allen Zwischenstadien dagegen fehlt nach meinen Beobachtungen für die Existenz einer Centrotheca jeder sichere Anhaltspunkt.

Erst von Fig. 24 an kann ich mit Sicherheit ein Gebilde erkennen, welches ich dafür halten möchte. Es liegt nunmehr zwischen dem Kernteil und der »chromatischen Schicht«. Auf diesen Stadien zeigt bei *Plagiostoma Girardi* die Centrotheca die Gestalt eines länglich-runden Gebildes, an dessen beiden Polen zwei Verdickungen erkennbar sind. Solche Verdickungen an der Basis und Spitze der Sphäre wurden auch bei den Entwicklungsstadien von *Mus decumanus* und *Lumbricus terrestris* beschrieben und auf eine »Verdichtung der Sphärensubstanz«

an diesen Stellen zurückgeführt. Auch für *Cavia* wurde von MEVES festgestellt, daß die ursprüngliche Kugelform der Sphäre infolge Anlegens an den Kern die Gestalt eines Halbmondes annimmt, um sich dann auf späteren Stadien eventuell noch mehr in die Länge zu ziehen.

Auf den nun folgenden Stadien finde ich die Centrotheca an verschiedenen Teilen des Kernes liegend; sie sucht eben die Spitze des Kopfteiles zu gewinnen (Fig. 25—27). Bei den spermatogenetischen Untersuchungen anderer Tiere wurde häufig festgestellt, daß die Sphäre schon auf verhältnismäßig jungen Stadien ihr endgültiges Ziel erreicht und dann bisweilen noch höchst komplizierte Umwandlungen durchmacht. Bei *Plagiostoma Girardi* dagegen beginnt die Wanderung der Centrotheca nach dem vorderen Kopfteile relativ spät, auch scheint sie langsam sich zu vollziehen, da die eben beschriebenen Stadien nicht selten zu finden sind.

Hat dann auf Fig. 28 die Centrotheca ihre endgültige Lage erreicht, so gehen, wie es scheint, die weiteren Veränderungen schnell vor sich. Wie die feinsten Umwandlungen im Innern des nunmehrigen Spitzenstückes vor sich gehen, ist wegen der Kleinheit des ganzen Gebildes schwer zu sagen. Zwischen den beiden Polen der länglich-runden Centrotheca entsteht nunmehr ein äußerst feiner Verbindungsfaden, während das Innere wie vorher eine Vacuole darstellt (Fig. 29). Wie der Verbindungsfaden selbst entsteht, konnte ich wegen der Feinheit des ganzen Gebildes nicht verfolgen.

Ähnliche Verhältnisse stellte BALLOWITZ für die Spermien von *Copris lunaris* fest: Hier entsteht im Spitzenstück ein Stift, der sich in die Hauptmasse des Spermatozoonkopfes fortsetzt.

Eine knopfartige Verdickung am freien Ende des Spitzenstückes kommt bekanntlich auch bei den Amphibien bisweilen vor, während bei den Spermatozoen verschiedener Vögel das ganze Spitzenstück nur als eine kugelige Verdickung erscheint.

Auf den nun folgenden Stadien streckt sich dann die länglichrunde Centrotheca noch mehr in die Länge, vor allem an ihrem freien Ende, so daß schließlich die Form eines vorn spitz zulaufenden Gebildes zustande kommt. Der dem Kopfteil benachbarte Abschnitt dagegen hat sich ziemlich stark verbreitert und sitzt dann am fertig ausgebildeten Spitzenstück wie eine Kappe auf dem oberen Teil des abgerundeten, dunklen Chromatinteils. Wohl wird das ganze Spitzenstück während dieser Vorgänge etwas dunkler, immer aber konnte ich in seinem Innern bei Betrachtung mit sehr starken Vergrößerungen eine Art Vacuole feststellen, ebenso bleiben an der Spitze und Basis die Verdickungen

bestehen, die ihrerseits wieder durch den feinen »Stift« miteinander verbunden sind (Fig. 30—41).

Es ist allerdings schwer verständlich, wie die Centrotheca ihr endgültiges Ziel mit Sicherheit erreicht, da der spindelförmige Kern auf meinen Präparaten völlig nackt erscheint. Wahrscheinlich liegt jedoch um den oberen Teil des Kopfstückes eine sehr feine Cytoplasmaschicht, innerhalb deren die Centrotheca nach der Spitze des Kopfstückes wandert. »Schon aus theoretischen Gründen 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« (KORSCHOLT).

Anhang.

Es lag ursprünglich im Plane meiner Untersuchungen, außer der Spermiohistogenese noch die Herkunft und Bedeutung des Cytophors bei Turbellarien einer genaueren Prüfung zu unterziehen. Wohl war dieses Gebilde schon von zwei Turbellarienforschern untersucht worden, doch haben sich die damals gewonnenen Resultate infolge meiner Nachprüfung keineswegs als ganz lückenlos und unanfechtbar erwiesen.

Nach den Untersuchungen von JENSEN, der sich mit der Entwicklung der Samenfäden von *Plagiostoma vittatum* befaßte, besteht die sehr langgestreckte, keilförmige Samenzelle dieser Turbellarie aus einem äußeren kernhaltigen und einem innern, central gelegenen Teile, welcher letzterer mit dem Cytophor bildet. Der Cytophor selbst kann nach JENSENS Mitteilungen auf zweierlei Art entstehen: Entweder findet eine Verschmelzung aller inneren Partien untereinander mit der centralen Cytoplasmaansammlung statt zu einem einzigen Gebilde, dem Cytophor, oder aber diese Verschmelzung unterbleibt, die inneren Partien behalten also ihre ursprüngliche Form bei; ihnen legt JENSEN dann die Bezeichnung »portions cytophorales« bei.

Wann jedoch die eigentümliche Cytophorbildung stattfindet, ob auf jungen oder erst älteren Entwicklungsstadien, darüber läßt uns JENSEN im unklaren.

Außer JENSEN ist noch BÖHMIG in seinen »Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien« der Cytophorentwicklung näher getreten. Auf Grund seiner Beobachtungen ist BÖHMIG zu dem Resultate gelangt, »daß die Samenzellen in einzelnen Fällen sich nicht völlig trennen, sondern durch eine centrale Plasmamasse zusammengehalten werden«. Diese centrale Plasmamasse nimmt immer mehr an Umfang zu, je weiter die Teilungen fortschreiten. Der Cytophor kommt also nach

BÖHMIG dadurch zustande, daß bei der Teilung der Zellen Protoplasma übrig bleibt, welches nach dem Innern des Zellhaufens wandert und hier einen Cytophor bildet.

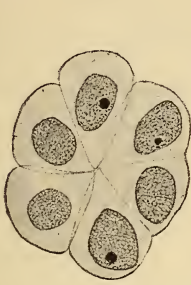
An sich ließe sich gegen die Behauptung BÖHMIGs nichts einwenden, daß die centrale Plasmamasse, der Cytophor, durch unvollständige Zellteilung zustande komme; denn ähnliche Verhältnisse wurden schon häufiger beobachtet (*Lumbricus*, *Branchiobdella*, *Sagitta*). Auf Grund meiner Untersuchungen bin ich jedoch zu dem Resultat gekommen, daß bei den Samenzellen von *Plagiostoma* von einem Cytophor, wenigstens in dem Sinne, wie die Bezeichnung bisher gebraucht wurde, nicht die Rede sein kann.

Bei *Plagiostoma Girardi*, welche Turbellarie auch BÖHMIG als Untersuchungsobjekt diente, sind die gleichartigen Samenzellen zu Bündeln vereinigt, wie schon L. v. GRAFF und auch BÖHMIG festgestellt haben, so daß wir Spermatogonien-, Spermatocyten- und Spermatidenkomplexe unterscheiden können, die Zellen sind zu sog. »Spermatogemmen« vereinigt. Für die erste Anlage des Cytophors kämen demgemäß vor allem Spermatogemmen in Betracht, die sich aus möglichst jungen Samenzellen zusammensetzen, deren Zahl also noch verhältnismäßig gering ist.

Bei dem Herstellen der Präparate kommt es nun sehr selten vor, daß die Schnitte in einer Ebene mit der Spermatogemme liegen. Da die Spermatogemme selbst einen relativ großen Durchmesser besitzt, können natürlich nicht alle Zellen auf dem Schnitte getroffen werden. Sind jedoch mehrere in einer Ebene liegende Samenzellen durch den geführten Schnitt der Länge nach getroffen, so zeigt es sich, daß diese in der Mitte der Spermatogemme einander berühren, ohne daß hier eine centrale Plasmamasse, ein Cytophor, vorhanden ist (Textfig. I—IV). Es muß also eine vollständige Teilung der Tochterzellen stattgefunden haben, wie dies ja meistens der Fall ist, nur mit dem kleinen Unterschiede, daß nicht jeder Zusammenhang zwischen den gleichartigen Samenzellen gelöst wird, sondern daß sie zu Zellbündeln vereinigt bleiben. Ein Idealschnitt durch solch' eine Spermatogemme würde also das Bild einer kreisförmigen Scheibe liefern, in der die lang gestreckten, keilförmigen Samenzellen sämtlich im Kreismittelpunkt einander berührten, also Kreissektoren darstellen würden.

Nun kommt es aber sehr häufig vor, daß auf einem durch solch' eine Spermatogemme geführten Schnitte an verschiedenen Stellen des Zellkomplexes Cytoplasmamassen zu finden sind, vornehmlich in der Richtung, in welcher wir den Mittelpunkt des ganzen Zellbündels zu

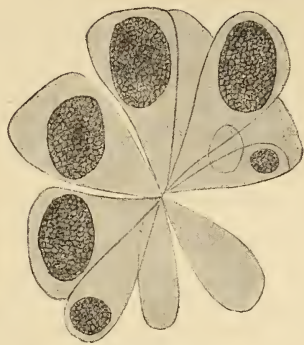
suchen haben (Textfig. III und IV). Diese Cytoplasmamassen wurden von BÖHMIG mit dem Namen »Cytophor« belegt. Nach seinen Darstellungen hat es den Anschein, als ob dieses Cytoplasma eine einheit-



Textfig. I.



Textfig. II.



Textfig. III.



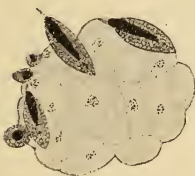
Textfig. IV.



Textfig. V.



Textfig. VI.



Textfig. VII.



Textfig. VIII.

Darstellung der scheinbaren Ausbildung eines Cytophors (I—IV), sowie der Entstehung protoplasmatischer Nährballen (V—VIII).

liche Masse darstelle. Dies ist jedoch nach meinen Wahrnehmungen nicht der Fall.

Woher stammen nun diese Cytoplasmaansammlungen? Nach dem vorher Mitgeteilten ist eine Erklärung dafür unschwer zu geben. Wird ein Schnitt durch eine Spermatogemme geführt, so werden nur einige

Samenzellen dieses Bündels in ihrer Medianebene getroffen, während die in andern Ebenen liegenden Samenzellen desselben Bündels durch den geführten Schnitt überhaupt unberührt bleiben oder nur teilweise getroffen werden (Textfig. II—IV). Da jedoch sämtliche zu einer Spermatogemme vereinigte Samenzellen im Centrum zusammenstoßen, so finden wir auf Schnitten vor allem in dieser Richtung Cytoplasmateile, die also Abschnitte von Samenzellen darstellen, die in einer andern Ebene liegen als die Zellen, welche durch den geführten Schnitt der Länge nach getroffen wurden. So kommt es auch, daß auf jungen Spermatogemmen, die sich aus verhältnismäßig wenig Spermatogonien zusammensetzen, in der Richtung des Centrums »der Cytophor anfänglich schwach entwickelt ist«, wie BÖHMIG sagt. Schreitet jedoch die Teilung der Zellen immer weiter fort, wodurch zugleich die Zahl der zu einer Spermatogemme vereinigte Samenzellen bedeutend zunimmt, so kommt es nur höchst selten noch vor, daß durch einen Schnitt nur Zellen getroffen werden, die in einer Ebene mit dem geführten Schnitte liegen. Meist werden infolge der Kleinheit der Samenelemente und der Größe des Zellbündels auch Teile von Zellen getroffen, die in ganz andern Ebenen liegen. So nimmt denn auch vor allem die »centrale Plasmamasse« bedeutend an Umfang zu.

Ist das Material gut konserviert gewesen, so bildet die in der Richtung des Centrums gelegene »Cytophormasse« kein einheitliches Gebilde, sondern setzt sich aus größeren und kleineren, scharf voneinander getrennten Abschnitten zusammen, je nachdem der durch die Spermatogemme geführte Schnitt die in andern Ebenen liegenden Samenzellen getroffen hat (Textfig. III u. IV). Wie schon gesagt, liegen jedoch diese Plasmamassen nicht nur in der Mitte der Spermatogemme, obwohl sie hier naturgemäß sehr häufig zu finden sind, sondern auch an der Peripherie und andern Teilen der Schnitte. Gerade dieser letztere Umstand spricht dafür, daß die Cytoplasmamassen in der hier vertretenen Weise aufzufassen sind.

Die gleichen Verhältnisse finden wir auch noch auf Spermatogemmen, die sich aus jungen Spermatiden zusammensetzen. Je größer jedoch die Zahl der zu einem Bündel vereinigte Samenzellen geworden ist, um so dichter gedrängt liegen die Zellen. Auch hier wäre es theoretisch nicht ausgeschlossen, daß man auf einem Schnitt, der nur die in einer Ebene liegenden Spermatiden trafe, an keiner Stelle größere oder kleinere Cytoplasmamassen fände. In Wirklichkeit kommt dies jedoch nicht vor, wohl aber fand ich nicht selten auf Schnitten durch solche Spermatogemmen, daß zwei oder mehrere Samenzellen

im Centrum einander berührten, ohne daß zwischen diesen Zellen auch nur die geringste Plasmaansammlung zu beobachten wäre.

In Anbetracht all dieser Umstände muß ich das Vorhandensein eines eigentlichen Cytophors bestreiten. Wohl finden wir auf Schnitten an den verschiedensten Stellen des Zellkomplexes Cytoplasmateile; aber diese gehören zu Samenzellen, die dem gleichen Zellbündel angehören, deren Kernteil jedoch in einer ganz andern Ebene als der geführte Schnitt liegt; daher wurden nur die nach der Mitte des Zellbündels gehenden langgestreckten Cytoplasmateile durch den Schnitt getroffen.

Anders jedoch gestalten sich die Verhältnisse, sobald die Spermatiden eine bestimmte Entwicklungsstufe erreicht haben: Schon bei verhältnismäßig jungen Spermatiden beginnt eine Loslösung des Cytoplasmas, der dann auf Fig. 30 die endgültige Abstoßung des größten Teiles dieser Substanz folgt. Nur ein kleiner Cytoplasmarest bleibt am unteren Teile der »chromatischen Schicht« erhalten; in ihm entwickelt sich der schon vorher erwähnte äußere Schwanzfaden, der wegen seiner Feinheit nur selten sichtbar ist.

Die allmähliche Loslösung und Abschnürung des Cytoplasmas wird von BÖHMIG bei *Plagiostoma* nicht beschrieben. Wohl fand BÖHMIG, daß eine ganz auffallende Größenzunahme des »Cytophors« eintrat, »wenn die Umwandlung der Spermatiden zu Samenfäden sich vollzieht«. Die wahre Ursache davon ist in der Abstoßung des Cytoplasmas zu suchen.

VEJDOVSKÝ dagegen schreibt von der Spermatogenese der Turbellarien: »Ganz gewiß aber beteiligt sich das gesamte Cytoplasma einer Spermatide nicht an der Bildung eines Samenfadens, da die Überreste der Spermatiden in dem Hohlraume der Hoden sehr zahlreich vorhanden sind und als plasmatische, kernlose Kugeln mit feinkörniger Substanz erscheinen.«

Die eingehenden spermatogenetischen Untersuchungen der letzten Jahre zeigen, daß das Abwerfen oder Abstoßen von Cytoplasmateilen als ein in der Spermatogenese nicht seltener Vorgang zu bezeichnen ist. Um nicht zu ausführlich zu werden, möchte ich nur einige der betreffenden Mitteilungen anführen: So beschreibt BÖSENBERG bei Spinnen diesen Prozeß: »Der Vorgang der Plasmaabstoßung geht verhältnismäßig einfach und, wie ich an lebendem Material beobachten konnte, rasch vor sich. Das Vorderende des Kopfes mit der Idiozomblase verläßt zunächst die Zellmembran; durch eigentümlich zuckende Bewegungen des sichelförmig gekrümmten Hinterendes gelingt es dem Kopfe relativ leicht, sich von der Cytoplasmakugel zu befreien.«

Dasselbe gilt nach den Beobachtungen von BÖSENBERG von der Spermatogenese bei Phalangiden, außerdem scheint das abgestoßene Zellplasma für die Ernährung der Samenzellen im Hoden hauptsächlich in Betracht zu kommen.

Ähnliche Verhältnisse fanden auch STRUCKMANN bei *Strongylus filaria*, SCHÄFER bei *Dytiscus*, endlich OTTE bei *Locusta viridissima*. Ich darf ferner an die bekannten Bilder der Cytoplasmaabstoßung in der Spermatogenese der Säugetiere erinnern, wie sie von älteren und neueren Autoren beschrieben wurden. (z. B. von MEVES, Fig. 308 in KORSCHULT und HEIDER, vergleichende Entwicklungsgeschichte, Allg. Teil, S. 512).

Die Abstoßungen des Cytoplasmas geschehen zum Teil mehrmals nacheinander, so daß also nur einzelne Partien immer von der Samenzelle sich loslösen. Bei *Plagiostoma Girardi* dagegen wird der größte Teil der Cytoplasmasubstanz auf einmal abgestoßen. Leider konnte ich diesen Vorgang am lebenden Material nicht beobachten, allem Anscheine aber dauert er längere Zeit hindurch, da er mehrere Entwicklungsstadien in Anspruch nimmt.

Nachdem die Abstoßung des meisten Cytoplasmas erfolgt ist, bildet nunmehr diese Substanz im Hoden Cytoplasmaballen, die meist kugelige Gestalt besitzen. Bisweilen aber lassen sie noch deutlich ihre Zusammensetzung aus einer Anzahl von kleineren Plasmamassen erkennen, wie schon BÖHMIG ganz richtig erkannt hat (Taf. XV, Fig. 16 a). Diese kleineren Cytoplasmapartien stellen eben die Überreste der zu einem Zellbündel vereinigt gewesenen Spermatiden dar. Später verschmelzen dann meist die einzelnen Cytoplasmateile zu einem einzigen Ballen, der einen bedeutenden Umfang annehmen kann.

Auf der Oberfläche dieser Ballen sammeln sich nunmehr die Samenzellen an, die kurz vorher ihr überflüssiges Cytoplasma abgestoßen haben. Dabei nähern sich die betreffenden Entwicklungsstadien mit ihrem Schwanzende, speziell dem Cytoplasmaanhang, den kugeligen Gebilden und heften sich auf deren Oberfläche an. Fast hat es den Anschein, als ob von den Cytoplasmaballen eine Art Anziehung auf die in geringer Entfernung liegenden Kernteile der ursprünglich zusammengehörigen Samenzellen ausgeübt würde.

Hier verbleiben die sich entwickelnden Samenfäden bis zu ihrer vollständigen Ausbildung. Dabei zeigt es sich, daß sie zunächst in der Plasmamasse stecken »wie Wurzeln in der Erde«; nimmt jedoch die Größe der Entwicklungsstadien zu, so legen sich die Samenfäden allmählich ihrer ganzen Länge nach der Oberfläche an und verbleiben in

dieser Lage bis zur völligen Ausbildung. In diesen späteren Stadien der Spermio-genese (Textfig. VII u. VIII) ist es begreiflich, daß die von den Spermien umlagerte Plasmamasse, zumal an dickeren Schnitten, wenn zahlreiche Samenzellen sie umlagern, den Eindruck jener sog. Cytophore machen kann.

Während die Samenzellen auf den Cytoplasmakugeln ihre Entwicklung durchmachen, nehmen diese an Umfang allmählich ab. Es entstehen im Innern der Kugeln Vacuolen, wie schon BÖHMIG konstatierte, das ganze Gebilde scheint einem immer weiter gehenden Degenerationsprozesse anheimzufallen. Die Vermutung liegt sehr nahe, daß die in weiterer Ausbildung begriffenen Samen-fäden allmählich die Cytoplasmakugeln aufzehren, daß also das auf ziemlich jungen Stadien abgestoßene Cytoplasma als Nährsubstanz dient (Textfig. VI—VIII).

Zum Schluß möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KORSCHULT, für die Unterstützung während meiner Arbeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Dr. MEISENHEIMER und Herrn Dr. C. TÖNNIGES möchte ich an dieser Stelle noch einmal für das große Interesse danken, welches sie jederzeit meinen Untersuchungen entgegenbrachten.

Marburg, im Juni 1907.

Literaturverzeichnis.

- L. BÖHMIG (1890), Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien, Diese Zeitschrift. Bd. LI.
- E. BALLOWITZ (1890), Die Spermatozoen der Insekten. Diese Zeitschrift. Bd. L.
- (1894), Bemerkungen zu der Arbeit von Dr. phil. K. BALLOWITZ nebst weiteren spermatologischen Beiträgen. Intern. Monatsschr. f. Anatomie und Phys. Bd. XI.
- C. BENDA (1897), Neuere Mitteilungen über die Histiogenese der Säugetierspermatozoen. Arch. f. Anat. und Phys. Phys. Abt.
- (1898), Über die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten. Arch. f. Anat. und Phys. Phys. Abt.
- (1899), Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Arch. f. Anat. u. Phys.
- J. BROMAN (1900), Über Bau und Entwicklung der Spermien von *Bombinator igneus*. Anat. Anzeiger Bd. XVII.
- K. BONNEVIE (1904), Zur Kenntnis der Spermio-genese bei den Gastropoden (*Enteroxenos östergreni*). Biol. Centralblatt Bd. XXIV.

- BÖSENBERG (1905), Die Spermatogenese bei den Arachnoiden. Zool. Jahrb. Vol. XXI. Anat. Abt.
- L. BÖHMIG (1906), Tricladenstudien. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI.
- G. CALKINS (1895), The Spermatogenesis of Lumbricus. Journ. of Morph. Bd. XI.
- PH. DEPDOLLA (1906), Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese beim Regenwurm. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. Heft 4.
- W. FLEMMING (1888), Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatozomen bei Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI.
- L. v. GRAFF (1882), Monographie der Turbellarien I. Rhabdocoelida.
- F. HERMANN (1897), Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.
- V. HASWELL (1905), Studies on the Turbellaria. The Quart. Journ. of mikr. Science.
- O. JENSEN (1879), Die Struktur der Samenfäden. Bergen 1879.
- (1883), Recherches sur la spermatogénèse. Arch. de Biol. Tome IV.
- E. KORSCHOLT und K. HEIDER (1902), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena.
- N. KOLTZOFF (1905), Studien über die Gestalt der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVII.
- M. v. LENHOSSÉK (1898), Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI.
- ALEX. LUTHER (1904), Die Eumesostomina. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII.
- F. MEVES (1897), Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra 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. Vol. LVI.
- J. NUSBAUM (1900), Die Entstehung der Spermatozoen aus der Spermatide bei Helix lutescens. Anat. Anzeiger Bd. XVI.
- W. REPIACHOFF (1893), Zur Spermatologie der Turbellarien.
- G. RETZIUS (1905), Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten II. Biolog. Untersuchungen. Bd. XII.
- (1906), Die Spermien der Turbellarien. Biolog. Untersuchungen. Bd. XIII. Stockholm 1906.
- CHR. STRUCKMANN (1906), Eibildung, Samenbildung und Befruchtung von Strongylus filaria. Zool. Jahrb. Bd. XXII. Anat. Abt.
- F. SCHÄFER (1906), Spermatogenese von Dytiscus. Zool. Jahrb. Bd. XXIII. Anat. Abt. Heft 4.
- C. TÖNNIGES (1902), Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI.
- (1902), Zur Spermatogenese von Lithobius forficatus, in KORSCHOLT und HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch., allgem. Teil.
- VEJDOVSKÝ (1895), Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien II. Diese Zeitschr. Bd. LX.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVI.

Alle Figuren der Tafel sind nach Schnittpräparaten mit dem Zeichenprisma gezeichnet bei Anwendung von Comp.-Oc. 12 und Ölimmersion 1/12 von LEITZ. Färbung nach HEIDENHAIN, Nachbehandlung mit Eosin. Die Textfiguren wurden mit Benutzung von Comp.-Oc. 8 und Ölimmersion 1/12 gezeichnet.

Fig. 1. Telophase. Die beiden Tochterkerne haben sich entwickelt, nur noch wenige Chromosome vorhanden. An beiden Polen liegen je ein Centrosoma, das von der Sphäre umgeben wird. Zwischen den Kernen sind die Centralspindel-fasern noch sichtbar.

Fig. 2. Etwas ältere Telophase. Die beiden Zellen haben sich schon deutlich abgegrenzt.

Fig. 3—41. Umbildung der Spermatiden.

Fig. 3. Spermatide. Das Chromatin ist netzförmig über den ganzen Kern ziemlich gleichförmig verteilt. Das Centrosoma ist von Mitochondrienkörnern umgeben.

Fig. 4. Im Innern des Kernes treten einige Vacuolen auf, die zunächst noch von Kernsubstanz umgeben sind.

Fig. 5. Die Vacuolen werden immer größer.

Fig. 6—7. Sie verschmelzen allmählich miteinander, wodurch Chromatin und Achromatin aus dem Kerninnern nach dem Kernrande gedrängt wird. Das Innere stellt nunmehr eine große Vacuole dar.

Fig. 8. Dadurch ist am Kernrande ein relativ breiter Ring entstanden, in dem zunächst das Chromatin fein verteilt liegt.

Fig. 9. Das Chromatin schmilzt allmählich zu größeren Chromatinklümpchen zusammen, während der Ring bestehen bleibt.

Fig. 10. Diese wandern an die Peripherie des Kernes.

Fig. 11. Nach kurzer Zeit lösen sich die dickeren Chromatinbrocken wieder in feinere Körnchen auf und beginnen eine Wanderung ins Kerninnere.

Fig. 12—14. Dieser Prozeß schreitet immer weiter fort, so daß schließlich das meiste Chromatin nunmehr wieder im Kerninnern in feinen Klümpchen dicht nebeneinander liegt. (Fig. 4—14 stellen speziell die Umwandlung des Kernes dar.)

Fig. 15. Die Kernverhältnisse entsprechen denen der Fig. 10. Das Centrosoma hat an Größe etwas zugenommen, die Mitochondrienkörner haben sich zu einem Ringe zusammengelegt.

Fig. 16. Der Centralkörper tritt nunmehr als Doppelcentrosoma auf. Am distalen Centrosoma lagert der Mitochondrienkörper.

Fig. 17. Der Centralkörper wandert langsam gegen den Kern hin und verläßt dabei die Medianachse der Samenzelle.

Fig. 18. Das proximale Centrosoma dringt in den Ring ein. Am unteren Rande des Kernes lagern dunkel gefärbte Körnchen, die in das Cytoplasma ausgetrieben werden. (Chromatoide Gebilde.)

Fig. 19. Der ganze Centralkörper ist in die »chromatische Schicht« eingedungen, die an Umfang zugenommen hat und nunmehr sichelförmige Gestalt

zeigt. Die Chromatinkörner haben sich in Form eines stumpfen Kegels locker im Kerninnern angeordnet.

Fig. 20. Der Centrankörper nähert sich in schiefer Lage immer mehr dem Kernteil.

Fig. 21. Die chromatische Schicht nimmt an Umfang zu und streckt sich in die Länge. Die Chromatinkörner liegen jetzt dichter aneinander. Der Centrankörper hat sich wieder in der Medianachse der Samenzelle angeordnet.

Fig. 22. Das gesamte Chromatin hat sich verdichtet. Erste Anlage des Schwanzfadens sichtbar. Kernsaft infolge Chromatinverdichtung nach außen gedrängt.

Fig. 23. Der Kernteil beginnt Spindelform anzunehmen.

Fig. 24. Erstes Auftreten der Centrotheca. Der Mitochondrienkörper beginnt seine Wanderung nach dem proximalen Centrosoma.

Fig. 25. Die Auflockerung des Kopfteiles beginnt, infolgedessen verschwindet allmählich der außen liegende Kernsaft.

Fig. 26. Die Centrotheca ist zwischen Kopfteil und chromatischer Schicht deutlich sichtbar.

Fig. 27. Die Centrotheca wandert am äußeren Kopfteil nach der Spitze zu.

Fig. 28. Die Centrotheca hat ihre endgültige Lage eingenommen. Die Auflockerung des Chromatins schreitet immer weiter fort.

Fig. 29. In dem länglichrunden Spitzenstück ist ein Stift entstanden.

Fig. 30. Das Spitzenstück zeigt Keilform. Der Mitochondrienring dehnt sich zu beiden Seiten des proximalen Centrosomas aus.

Fig. 31. Er umfließt auch das distale Centrosoma und bildet so einen Mantel um das Mittelstück. Das meiste Cytoplasma wird abgestoßen.

Fig. 32. Auflockerung des Chromatins ist beendet. Im Cytoplasmarest entsteht ein äußerst feiner Schwanzfaden.

Fig. 33. Längsstreckung des Kopfteiles beginnt mit Abnahme des Querdurchmessers. Chromatinkörner sammeln sich an der Peripherie, während das Innere von Kernsaft erfüllt ist.

Fig. 34. Wachstum des Kopfteiles schreitet fort.

Fig. 35. Erstes Auftreten der Spiralwindungen im Kopfteil. Die chromatische Schicht hat bedeutend an Größe zugenommen.

Fig. 36. Im Kopfteil grenzt sich eine obere, intensiv schwarze Partie von einer helleren ab, die regelmäßig Spiraldrehungen zeigt.

Fig. 37. In der chromatischen Schicht entstehen am äußeren Rande Vacuolen.

Fig. 38. Diese wandern in die nächste Umgebung des Kopfteiles.

Fig. 39. Fließen hier zusammen.

Fig. 40. Bilden eine feine Schicht um den Kopfteil, während zugleich die chromatische Schicht ihre feineren Strukturen allmählich einbüßt.

Fig. 41. Reifes Spermatozoon von *Plagiostoma Girardi*.

1.



2.



3.



4.



5.



11.



12.



13.



14.



15.



21.



22.



23.



24.



25.



26.



32.



33.



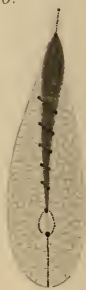
34.



35.



36.



6.



7.



8.



9.



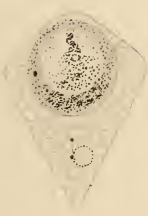
10.



16.



17.



18.



19.



20.



27.



28.



29.



30.



31.



7.



38.



39.

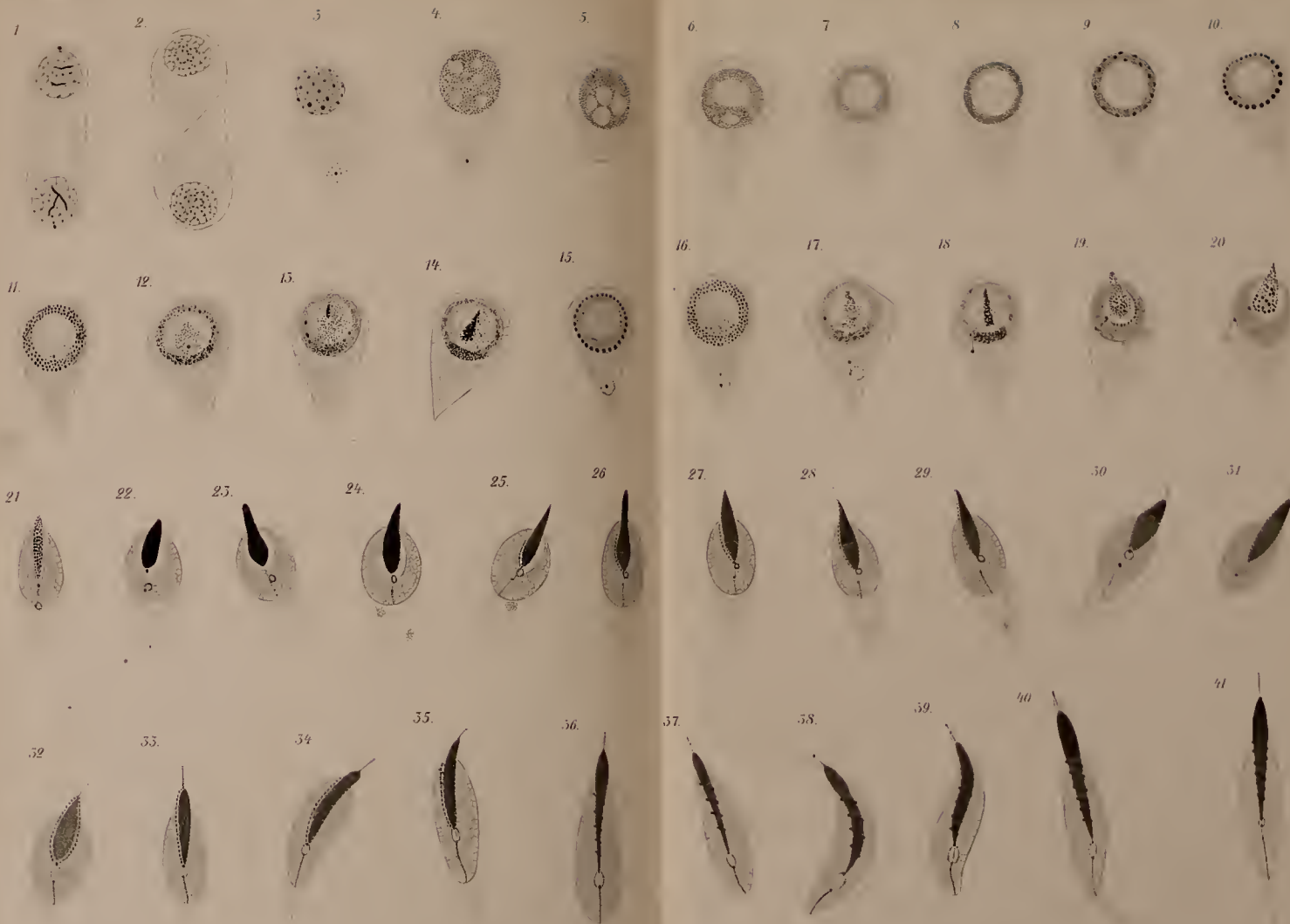


40.



41.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [88](#)

Autor(en)/Author(s): Weygandt C.

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei Plagiostoma Girardi 249-290](#)