

#### 4. Die Spermatogenese von *Forficula auricularia*.

Von Herbert Zweiger in Jena.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Jena.)

(Mit 22 Figuren.)

eingeg. 12. März 1906.

In keiner Tierklasse ist ein so verschiedenartiges und manchmal so merkwürdiges Verhalten der Chromosomen beobachtet worden, wie bei den Insekten. Um so wichtiger ist es, daß noch eine größere Zahl von Insekten aus verschiedenen Ordnungen möglichst genau auf ihre Chromosomen hin untersucht wird.

Daher folgte ich gern dem Rate von Herrn Prof. H. E. Ziegler, die Spermatogenese des »Ohrwurms«, *Forficula auricularia* L., zu beobachten und dabei die neueren Methoden, insbesondere das Heidenhainsche Eisenhämatoxylin-Verfahren in Anwendung zu bringen. Dabei wandte ich meine Aufmerksamkeit hauptsächlich der Reduktionsfrage zu, sowie dem sog. »accessorischen Chromosom«, der Entstehung des von La Valette zuerst beobachteten Nebenkernes, und der Umwandlung der Spermatide zum Spermatozoon.

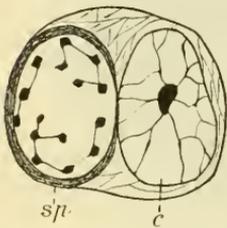


Fig. 1. Spermatogonie (sp) im Ruhestadium, umschlossen von der zugehörigen Follikelzelle (c, Cystenzelle).

Untersuchungen über die Spermatogenese von *Forficula auricularia* wurden bereits von Carnoy, La Valette St. George und Sinéty angestellt<sup>1</sup>. Die Arbeiten der beiden erstgenannten Autoren stammen jedoch bereits aus den Jahren 1885 und 1887 und lassen daher wichtige Punkte wie die Reduktionsfrage, das Vorkommen des »accessorischen Chromosoms« ganz unerwähnt.

Die Arbeit Sinéty's beschäftigt sich hauptsächlich mit solchen Orthopteren, die zur *Forficula* nur in entferntem verwandtschaftlichen Verhältnis stehen; Sinéty behandelt von *Forficula* im wesentlichen nur die Reduktionsfrage und gelangt hier zu einem andern Ergebnis als es von mir gefunden wurde.

Der Hoden von *Forficula* setzt sich, wie bereits La Valette St. George angab, aus einer großen Zahl von Cysten zusammen. Die Wände der Cysten bilden ein Maschenwerk, das den Hoden durchsetzt. In der Wand der Cysten liegen große Kerne, die sich auf amitotische Weise vermehren, während das Innere der Cysten von den Sexualzellen

<sup>1</sup> Carnoy, La Cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule T. I. 1885. — Frhr. von La Valette St. George, Zellteilung und Samenbildung von *Forficula auricularia*. Festschrift für Kölliker. 1887. — R. de Sinéty, Recherches sur les Plasmés. La Cellule T. XVIII. 1901.

erfüllt ist, bei denen nur mitotische Teilung beobachtet wurde. — Jede Spermatocyste ist in ihren Anfängen auf eine Spermatogonie zurückzuführen, die von einer Cysten-(Nähr-)Zelle rings umgeben wird [Fig. 1]; durch fortgesetzte Teilungen der Spermatogonien entsteht die mit einer großen Zahl von Sexualzellen angefüllte Cyste. Dieses Stadium der Spermatogonienteilungen bildet die sogenannte Keimzone des Hodens.

Die Zahl der Chromosomen betrug bei der Mehrzahl der Individuen 26. Bei einem Tiere fehlte das accessorische Chromosom in einer Cyste, und es betrug daher die Chromosomenzahl 24. — An Größe sind die einzelnen Chromosomen unter sich verschieden, die Unterschiede sind aber nicht so auffallend wie bei manchen andern Insekten. Unter den 26 Chromosomen sind deutlich 6 kleinere, 2 mittelgroße und 18 große zu unterscheiden, welche letztere nahezu gleiche Größe besitzen. Dementsprechend sind in der ersten und zweiten Reifungsspindel deutlich drei

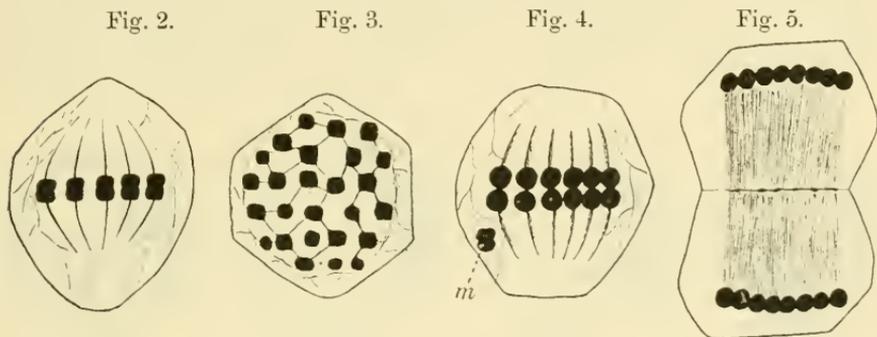


Fig. 2—5. Spermatogonien in Teilung begriffen. Fig. 2. Äquatorialplattenstadium. Fig. 3. Äquatorialplatte in der Richtung der Spindelachse betrachtet. Fig. 4 und 5. Trennung der Chromosomen und Teilung der Zelle. *m*, Mitosoma.

kleinere, ein mittleres und neun größere Chromatinelemente zu unterscheiden, und der Durchmesser der ersteren mißt etwa  $\frac{2}{3}$  des Durchmessers der letzteren.

Nach mehreren Teilungen geht die Spermatogonie in das Wachstumsstadium über. Die gleichmäßig über den Raum des Kernes verteilten Chromosomen lösen sich in ihre Mikrosomen auf und breiten sich so über das Liniennetz aus. An dieser Auflösung nehmen fast alle Chromosomen teil. In den Zellen mit accessorischem Chromosom behalten jedoch zunächst 3 Chromosomen ihre kompakte Form, in den Zellen ohne accessorisches Chromosom behält nur ein Chromosom seine Form, während alle übrigen sich auflösen.

Das Protoplasma der Spermatocyten ist von einem Netzwerk feiner Fäden durchsetzt, die sich scheinbar an einer Stelle der Kernperipherie zu einem Organ von sichelförmiger Gestalt verdichten. In diesem Plasma-gebilde, das bereits La Valette für den Anfang der Nebenkernbildung

hielt, befinden sich mehrere kleine schwarze Körner. In einigen Präparaten wies jedoch dieses protoplasmatische Gebilde eine aus schwarz gefärbten Fäden bestehende Struktur auf und unterschied sich somit deutlich von den übrigen grau gefärbten Protoplasmafäden. Die Fäden setzen sich aus einzelnen aneinander gereihten schwarzen Körnchen zusammen, sie entsprechen also den Chondromiten; das ganze Gebilde entspricht dem Mitochondrienkörper der Autoren. — In einiger Entfernung von ihm liegen die beiden Centrosomen, welche von einem hofartigen Plasmagebilde, dem Idiozom, umgeben sind. — Einen Bestandteil des Protoplasmas fast jeder Zelle bildet sodann ein mit Eisenhämatoxylin intensiv färbbarer Körper, der seiner Struktur nach ein Konglomerat mehrerer Körner bildet. Er läßt sich bereits in den Spermatogonien nachweisen (Fig. 4), und findet sich fast regelmäßig in allen Spermatocten, wo seine Größe ihren Gipfelpunkt erreicht hat, und ist auch noch in der Spermatide während der ersten Periode ihrer Umwandlung zu finden, um dann allmählich zu schwinden. Diesen Körper, der an-

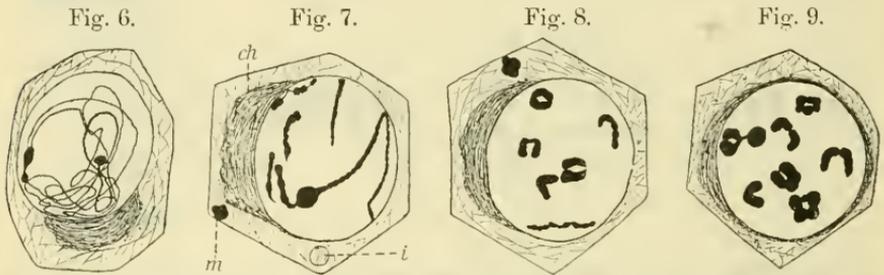


Fig. 6—9. Die Vorbereitung zur vorletzten Teilung (1. Reifungsteilung).

scheinend ohne jede Bedeutung für die Spermatogenese ist, sehe ich als den Spindelrestkörper (Mitosoma) an, d. h. den aus den Flemming-schen Zwischenkörperchen entstandenen Körper. Bei Präparaten, die mit Platinchlorid konserviert waren, nahm dieser Körper einen eigenartigen goldgelben Ton an.

Weiterhin tritt Verdichtung des Chromatinnetzes ein, hierdurch entsteht ein Faden, der zunächst noch mit den kompakten Chromatinklumpen in Verbindung bleibt. Im Knäuelstadium vereinigen sich zwei dieser Chromatinklumpen (Fig. 6), und sie entsprechen wahrscheinlich dem accessorischen Chromosom. — Die Viergruppenbildung setzt mit einer Längsspaltung des Chromatinfadens ein. Der längsgespaltene Faden segmentiert sich, so daß der Kernraum schließlich von einer Anzahl von Einzelfäden erfüllt ist.

Diese Fäden, die anfangs langgestreckt waren, nehmen eine an den Enden gebogene Form an (Fig. 14 *b, c*), auch verkürzen und verdicken sie sich immer mehr. Sie erfahren eine Knickung, und ihre Schenkel-

enden nähern sich, so daß die Vierergruppe schließlich aus zwei nebeneinander liegenden, an einem Ende miteinander verbundenen kompakten Chromatinstäben besteht. Meistens treten die beiden freien Schenkelenden miteinander in Verbindung, und es entsteht so ein geschlossener Ring. Durch weitere Zusammendrängung des Chromatins nimmt die Vierergruppe die Gestalt einer Semmel an (Fig. 14g, Fig. 10). Die Chondromiten, die vorher zu einem sichelförmigen Körper zusammengedrängt waren, legen sich jetzt in einer schmalen Zone gleichmäßig um den Kern. In Verbindung mit dieser Zone bilden sich nun an zwei

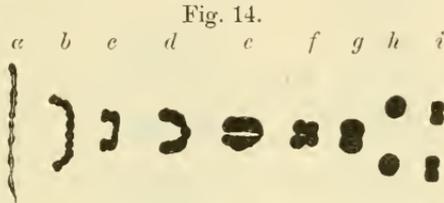


Fig. 14. Allmähliche Umwandlung eines längsgespaltenen Doppelchromosoms zur semmelförmigen Vierergruppe (g) und Zerlegung derselben in die beiden Zweiergruppen.

einander gegenüberliegenden Punkten der Kernperipherie die Polstrahlungen aus, und nachdem sich die Kernmembran aufgelöst hat, tritt die Zelle in die erste Reifungsteilung ein. Die Zahl der Chromosomengruppen im Stadium der Äquatorialplatte (Fig. 12) beträgt die

Fig. 10.

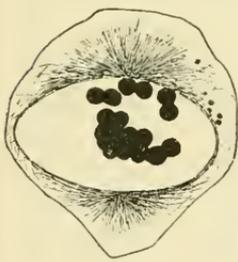


Fig. 11.

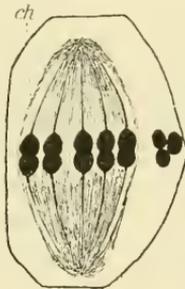


Fig. 12.

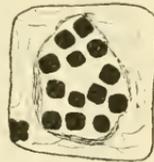


Fig. 13.

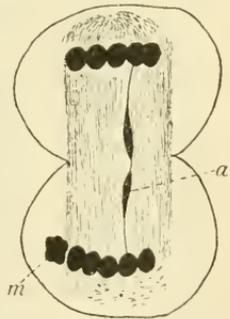


Fig. 10. Spermatocyt kurz vor der 1. Reifungsteilung.

Fig. 11—13. 1. Reifungsteilung. a, accessorisches Chromosom; ch, Chondromiten; i, Idiozom; m, Mitosoma.

Hälfte der Chromosomenzahl, die in den Spermatogonien vorhanden war. Dabei ist zu erwähnen, daß ein großer Teil der Vierergruppen bei der Entstehung die Zusammensetzung aus 2 Chromosomen erkennen ließ. Da nun wiederum jedes dieser Chromosomen eine Längsspaltung aufwies, so geht daraus hervor, daß es sich um ein 4wertiges Chromatinelement von der Zusammensetzung  $\frac{a}{b} =$  handelt. Durch die erste

Reifungsteilung werden nun die Chromosomen *a* und *b* voneinander entfernt (Fig. 13), so daß die Spermatocyten II. Ordnung nur die Hälfte der Chromosomenindividuen besitzen; die erste Reifungsteilung ist somit eine Reductionsteilung (Präreductionsteilung).

Fig. 13 zeigt das Diasterstadium dieser ersten Reifungsteilung. In demselben erblickt man ein Chromosomenpaar, das hinter den andern in der Bewegung zurückbleibt. Es entspricht dieses Chromosom dem von vielen Autoren bei andern Insekten beschriebenen accessorischen Chromosom. Letzteres findet sich nicht überall, es wurde vielmehr auch ein Hoden gefunden, in dem das accessorische Chromosom fehlte, und der infolgedessen nur 12 Chromosomen in den Spermatocyten aufwies. In einem andern Hoden wiederum waren Cysten mit Zellen vorhanden, die 14 Chromosomen in der Äquatorialplatte der Spermatocyten hatten, und es war die Zahl 14 bei allen in Teilung begriffenen Zellen der betreffenden Cyste festzustellen. Die Zellen dieser Cyste zeigten dementsprechend im Diasterstadium zwei accessorische Chromosomenpaare in ihrer in diesem Stadium so charakteristischen Gestalt. — Eine weitere Abweichung von den angegebenen Chromosomenzahlen war in den aus der Verschmelzung zweier Kerne entstandenen Zellen zu beobachten. Die Gesamtzahl der Chromosomen ließ sich jedoch hier mit Sicherheit nur in denjenigen Spermatocyten nachweisen, in denen entweder 2 Äquatorialplatten einer Zelle in einer Ebene nebeneinander lagen, oder in denen sämtliche Chromosomen zu einer Äquatorialplatte vereinigt waren. In ersterem Falle wurden z. B. 2 Äquatorialplatten mit je 13 Chromosomen, im zweiten Falle eine Äquatorialplatte mit 24 Chromosomen gefunden. — Man findet also bei *Forficula* Hoden, welche die Chromosomenzahl 12 in den Spermatocyten und 24 in den Spermatogonien aufweisen. Diese Zahl stimmt mit den Angaben Sinéty's überein, welcher hervorhebt, daß bei *Forficula* kein accessorisches Chromosom vorhanden sei. In den meisten der untersuchten Hoden fand ich jedoch Spermatocyten, in denen die genannte Chromosomenzahl sich durch das Hinzutreten eines oder zweier accessorischer Chromosomen erhöht hatte, neben solchen Spermatocyten, in denen sich die Zahl der Chromosomen auf 24 und auf 26 verdoppelt hatte. Da sich alle Spermatocyten zu Spermatozoen entwickeln, so kommen demnach bei den Species *Forficula auricularia* Spermatozoen mit 12, 13, 14, 24 und 26 Chromosomen vor.

Auf die erste Reifungsteilung folgt ein Stadium der Ruhe, währenddessen die Chromosomen gleichmäßig im Kern verteilt liegen (Fig. 15). — Die Chondromiten, die in den Spermatocyten vor der Reifungsteilung sich wie oben geschildert um den Kern gelegt hatten, umgeben während der Mitose die achromatische Spindel wie ein Mantel, liegen dann wäh-

rend des nun folgenden Ruhestadiums neben dem Kern, um sich dann während der zweiten Reifungsteilung wiederum als Hülle um die Spindel zu legen. — Die Chromosomen ordnen sich nach dem Ruhestadium wiederum zur Äquatorialplatte. Ihre Zahl entspricht derjenigen in der ersten Reifungsteilung, nämlich 13 in Zellen mit einem accessorischen, 14 in Zellen mit 2 accessorischen und 12 in solchen ohne accessorisches Chromosom. Die Teilung der Chromosomen, die bereits durch die frühere Längsspaltung des Chromatinfadens angedeutet war, wird nun

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

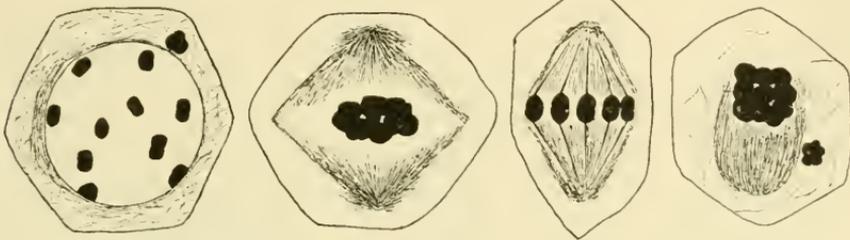


Fig. 15. Ruhestadium zwischen der ersten und der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 16, 17. Zweite Reifungsteilung. Fig. 18. Junge Spermatide.

wirklich vollzogen, und die beiden Teile einer jeden Zweiergruppe, deren Zusammensetzung  $\frac{a}{a}$  war, gehen auseinander, die zweite Teilung ist also eine Äquationsteilung. — Da das accessorische Chromosom

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 22.

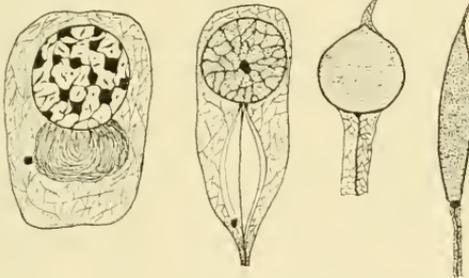


Fig. 19—22. Einige Stadien aus der Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon.

auch in der zweiten Reifungsteilung wieder eine Teilung erfährt, so besitzen alle vier aus einer Samennutterzelle hervorgegangene Spermatiden die gleiche Chromosomenzahl.

Sobald die zweite Reifungsteilung vollzogen ist, liegen die Chromosomen als Klumpen beisammen, neben ihnen liegen die Chondromiten, welche sich weiterhin zu einem kugeligen Körper, dem Nebenkern, zusammenballen (Fig. 18). Fig. 19 zeigt den Nebenkern, dessen Zusammen-

setzung aus Fäden noch zu erkennen ist, und den Kern, dessen Membran regeneriert ist. Die Chromosomen liegen jetzt im Kern verteilt und beginnen sich in ihre Mikrosomen aufzulösen.

In einem weiteren Stadium besteht die Struktur des Nebenkernes aus kleinen Bläschen; die an der Peripherie gelegenen Bläschen nehmen an Größe zu, ihre Scheidewände schwinden, so daß sich schließlich an der Peripherie ein Hohlraum bildet, der den Nebenkern umgibt. Zwischen Kern und Nebenkern bemerkt man das Centrosom, von dem der Achsenfaden auswächst. Das Protoplasma streckt sich jetzt in die Länge, und auch der Nebenkern nimmt längliche Gestalt an (Fig. 20). Der Achsenfaden senkt sich in den peripheren Hohlraum des Nebenkernes ein und verläuft an seiner Außenwand in schlangenförmiger Windung. Statt des einen Centrosoms sieht man nun in den Spermatiden, die normale Größe besitzen, deren zwei mit je einem dazugehörigen Achsenfaden. Beide Fäden laufen eine Zeitlang parallel nebeneinander und vereinigen sich alsdann. In abnorm großen Spermatiden, welche auf die bereits erwähnten Spermatocyten mit doppelter Chromosomenzahl zurückzuführen sind, beobachtet man 4 Centrosomen und 4 Achsenfäden, die sich in ihrem weiteren Verlauf zu einem vereinigen.

Fig. 22 zeigt, daß der Kern sich in die Länge streckt, lanzettförmige Gestalt annimmt, und daß das Protoplasma sich nur auf die am vorderen Kernende gelegene Spitze und auf die Umhüllung des Achsenfadens beschränkt. Vom Nebenkern ist nichts mehr zu sehen, er umgibt den Achsenfaden als eine, ihm dicht anliegende zarte Hülle. Die Centrosomen verschmelzen miteinander und bilden das Mittelstück, welches in Fig. 22 als dunkle Masse am hinteren Ende des Kernes deutlich zu sehen ist. Mit der weiteren Streckung des Spermatidenkernes verdichtet sich das Chromatin an seiner Peripherie, und sobald der Kern aus gleichmäßig verdichteter Chromatinsubstanz besteht, ist eine Unterscheidung von Kern und Mittelstück unmöglich geworden. — Die schmalen plasmatischen Spitzenstücke der in jeder Cyste parallel nebeneinander liegenden Spermatiden dringen in die Nähr-(Cysten-)Zelle ein und verbinden sich mit dem Kern dieser Zelle, so daß ein zusammenhängendes Spermatozoenbündel entsteht.

Eine ausführliche Darlegung der hier kurz besprochenen Befunde soll mit Berücksichtigung der Literatur und der bei andern Insekten gefundenen Resultate an anderer Stelle erfolgen.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Zweiger Herbert

Artikel/Article: [Die Spermatogenese von Forficula auricularia. 220-226](#)