

Die Spermiohistogenese des Süßwasser-Ostracoden *Notodromas monacha* O. F. Müller

II. Die spindelförmigen und schlauchförmigen Spermatiden

DIETER ZISSLER

I. Zoologisches Institut der Universität Gießen (Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. E. ANKEL)

Eingegangen am 15. November 1968

The Spermiogenesis of the Fresh-Water Ostracod Notodromas monacha O. F. Müller II. *Spindle- and Tube-like Spermatids*

Summary. The transformation of spindle-like spermatids into tubular forms in *Notodromas monacha* (Ostracoda) has been studied by means of phase contrast and electron microscopy. At each of two opposite sides of the nucleus of spindle-like spermatids, two extensions of the nuclear membrane arise. These extensions form two „*Flügelstrukturen*“ (wing-like structures) obviously by participation of vesicles of the endoplasmic reticulum. Each „*Flügelstruktur*“ consists of two lamellae, each bearing numerous tubules. The tube-like spermatids consist of a large body and a small thread. The nucleus, the „*Nebenkern*“-derivatives and the „*Flügelstrukturen*“ extend through the whole body. Within the thread only the nucleus and the outermost parts of the „*Flügelstrukturen*“ are found. A columnar body, supposed to be chromatin, is located within that part of the nucleus which is situated in the free end of the body. A dense axial rod extends between the columnar body and the free end of the thread. The dorso-lateral sphere of the nucleus contains electron dense particles of unknown function. As soon as the construction of the „*Flügelstrukturen*“ is finished, the endoplasmic reticulum and the microtubules are reduced. Simultaneously the double-membrane surrounding the axial rod disappears. The „*Flügelstrukturen*“ are interpreted as organelles responsible for the motility of the sperm.

Zusammenfassung. Bei *Notodromas monacha* (Ostracoda) wird die Entwicklung der Spermatiden von der Spindel- bis zur Schlauchform mit Phasenkontrast und elektronenmikroskopisch untersucht. Am Kern der spindelförmigen Spermatiden sind an zwei gegenüberliegenden Seiten jeweils zwei Ausstülpungen der Membran zu beobachten. Aus ihnen werden offenbar unter Beteiligung von Vesikeln des endoplasmatischen Reticulum zwei Flügelstrukturen aufgebaut. Jede Flügelstruktur besteht aus zwei Lamellen, die mit tubulären Elementen besetzt sind. An den schlauchförmigen Spermatiden läßt sich ein dicker Körper und ein dünner Faden unterscheiden. Kern, Nebenkern-Derivate und Flügelstrukturen durchziehen den Körper der Länge nach. Der Faden enthält nur noch den Kern und die Ausläufer der Flügelstrukturen. Im Bereich des freien Körperendes liegt im Kern ein als Chromatin gedeuteter Kolben. Diesem folgt in Richtung zum Fadenende ein dichter Achsenstab, der von einer Doppelmembran umhüllt ist. Im dorso-lateralen Kernraum finden sich elektronendichte Brocken unbekannter Bedeutung. Nach Beendigung des Aufbaues der Flügelstrukturen wird das endoplasmatische Reticulum samt Mikrotubuli weitgehend abgebaut. Gleichzeitig verschwindet die den Achsenstab umhüllende Doppelmembran. Die Flügelstrukturen werden als das für die Motilität der Spermien verantwortliche Organell gedeutet.

Einleitung

In Anlehnung an SCHMALZ (1912) lassen sich in der Spermiohistogenese der cypriden Süßwasser-Ostracoden 3 verschiedene Spermatiden-Stadien unterscheiden. Die Feinstruktur der ovalen und spindelförmigen Spermatiden wurde in einer ersten Untersuchung beschrieben (ZISSLER, 1969). In der vorliegenden Studie

wird eine Übersicht der Entwicklung von den spindelförmigen zu den ältesten im Hoden vorhandenen schlauchförmigen Spermaticiden gegeben.

Material und Methodik

Die Präparation der aus der Umgebung von Gießen stammenden Tiere sowie die Fixierung, Kontrastierung und Einbettung der Hoden erfolgte in der gleichen Weise wie in den Untersuchungen der Frühstadien der Spermiohistogenese (ZISSLER, 1969). Neben dem Fixierungsgemisch von WOHLFARTH-BOTTERMANN (1957) wurde auch nach SABATINI u. a. (1963) mit einer einstündigen Vorbehandlung in 1,25% igem Glutaraldehyd, angesetzt mit Phosphatpuffer (pH 7,5), und einer 1% igen OsO_4 -Nachfixierung (ebenfalls 1 Std) gearbeitet. Sofern nicht anders angegeben, stammen alle elektronenoptischen Aufnahmen (vgl. ZISSLER, 1969) von Objekten, die nach WOHLFARTH-BOTTERMANN fixiert und kontrastiert wurden.

Für die nach meinen Skizzen angefertigten Zeichnungen danke ich Herrn A. BLEICHNER, Gießen.

Ergebnisse

I. Die spindelförmigen Spermaticiden

Wie unsere Untersuchungen der Frühstadien der Spermiohistogenese zeigen, sind die spindelförmigen Spermaticiden durch ebenfalls spindelförmige Organellen (Nucleus und 2 Nebenkern-Derivate) charakterisiert. Im Kern lassen sich neben einem von einer Doppelmembran umgebenen Bezirk 3 granuläre Partikel unterscheiden, von denen die große, dichte peripher an der Kernwand liegt (ZISSLER, 1969).

Im Bereich dieses peripheren granulären Körperchens stülpt die Kernhülle an 2 gegenüberliegenden Stellen je 2 Membranfragmente distad ins Cytoplasma. Da diese parallel zueinander stehen und senkrecht vom Kern weggebogen sind, bilden sie je einen Kanal, in dessen proximalem Einzugsbereich eine elektronendichte Zone in den granulären Körper hineinragt. Diese osmiophilen Keile scheinen durch eine Doppelmembran vom granulären Körper getrennt zu sein (Abb. 1. Pfeile). Wir neigen daher zu der Annahme, daß die dichten Keile vom granulären Körper und damit vom Kern isoliert wurden. Da aber das zu diesem Stadium bisher vorliegende Bildmaterial noch zu gering ist, muß betont werden, daß es sich bei dieser Annahme um eine Arbeitshypothese handelt, die noch geprüft werden soll.

Im Cytoplasma fallen Vesikel auf, die auf die Membranfragmente gerichtet erscheinen.

II. Die schlauchförmigen Spermaticiden

Die etwa 50 μ langen spindelförmigen Spermaticiden strecken sich sehr stark in die Länge und nehmen zunächst eine zylindrische Form an. Diese verändert sich mit fortschreitender Entwicklung, so daß im Hoden als ältestes Stadium der Spermaticidogenese schlauchförmige Spermaticiden vorliegen, die in $\frac{2}{3}$ ihrer Gesamtlänge von 800—900 μ eine band-, im restlichen $\frac{1}{3}$ dagegen eine fadenartige Gestalt zeigen (vgl. Abb. 15a).

Übertragen wir die von SCHMALZ für das fertige Spermium gegebene morphologische Gliederung auf die schlauchförmigen Spermaticiden und nennen den breiten, bandförmigen Teil „Körper“, den dünnen „Faden“, so können wir in Richtung der Längsachse im „Körper“ 3 unterschiedliche Regionen feststellen, während der an den „Körper“ anschließende „Faden“ sich bis zu seinem freien

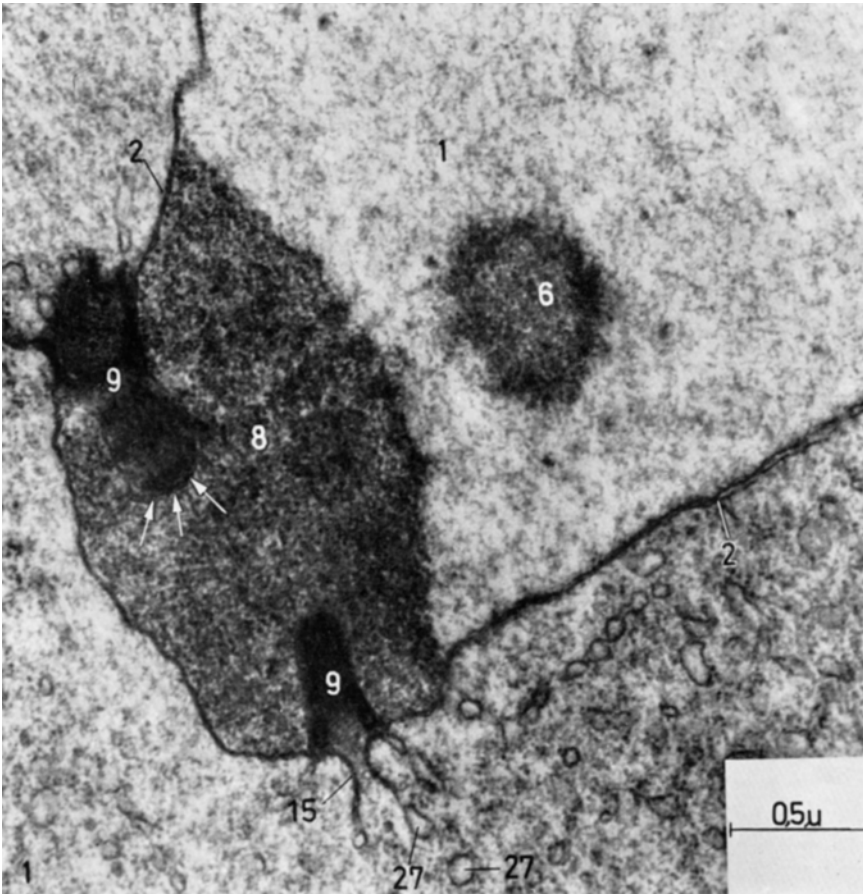


Abb. 1. Ausschnitt aus dem Kern (1) einer alten spindelförmigen Spermatide. Die Pfeile markieren die Doppelmembran zwischen dem peripheren granulären Körper (8) und dem verdichteten Keil (9). 2 Kernmembran; 6 kleines elektronendichtes Partikel; 15 Lamellenfragment; 27 Vesikel. Vergr. 36000fach

Ende hin zwar stetig verjüngt, aber in seinem Innern einen weitgehend gleichartigen Bau zeigt.

Die die äußeren Formveränderungen (von der zylindrischen zur bandförmig-fadenartigen Gestalt) bewirkende innere Entwicklung soll an einer Reihe von Querschnitten durch homologe Körper- und Fadenregionen von Spermatiden zunehmenden Alters dargestellt werden (Abb. 2—11). Die schlauchförmigen Spermatiden sind bilateralsymmetrisch und durch die Lage des Kernes zu den Nebenkern-Derivaten dorso-ventral gebaut, wobei wir den Kern als dorsal gelegen ansehen wollen. Die Abb. 2—4 zeigen die Entwicklung der inneren Organisation im Bereich des freien Körperendes. Wie am Zellumriß zu sehen, sind die Spermatiden zunächst rund- bis oval-zylindrisch (Abb. 2), um schließlich bandförmig zu werden (Abb. 4).

Der im Durchmesser etwa $0,6 \mu$ große Kern ist zunächst im Querschnitt kreisförmig (Abb. 2), nimmt dann aber im Laufe der Entwicklung eher die Form eines

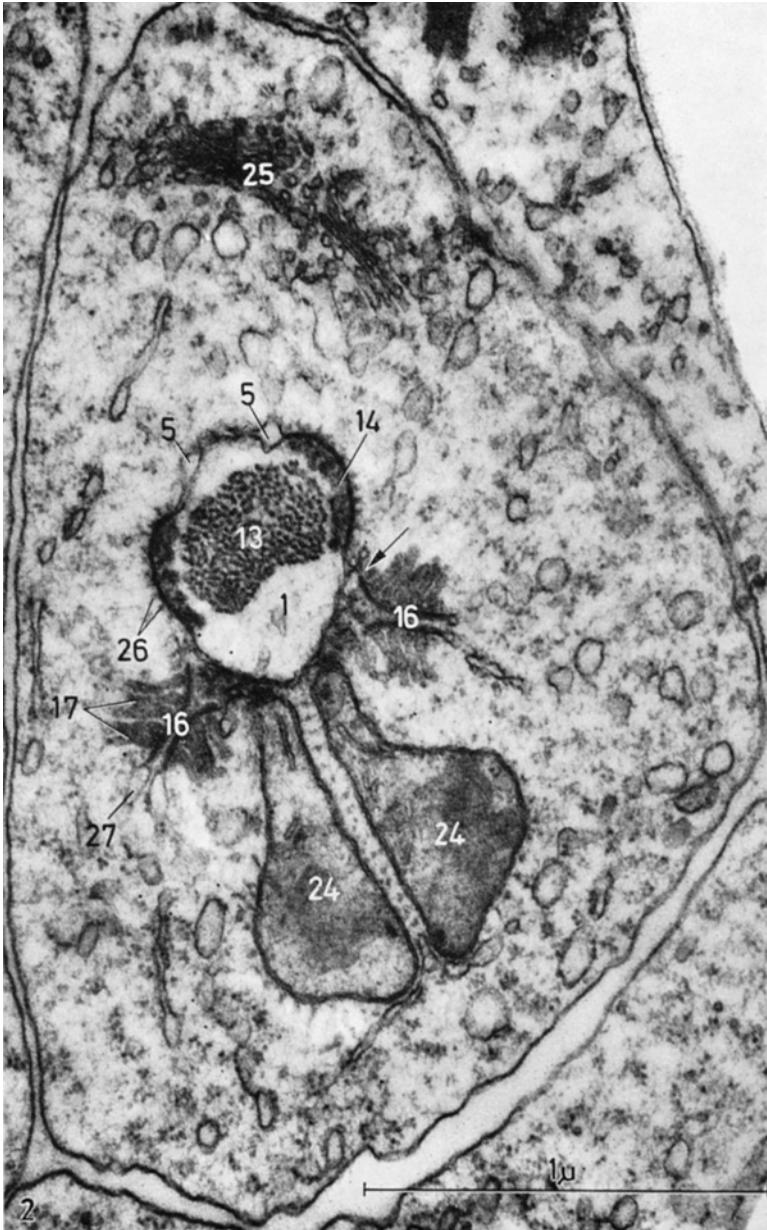


Abb. 2. Junge schlauchförmige Spermatide im Bereich des freien Körperendes, quer geschnitten. 1 Kern; 5 perinucleäre Zisterne; 13 fädige Kernelemente; 14 elektronendichtes Kernmaterial an den Flanken; 16 Flügelstruktur; 17 Tubuli der Flügelstruktur; 24 Nebenkern-Derivat; 25 Golgi-Apparat; 26 Mikrotubuli; 27 Vesikel. Vergr. 54 000fach

Trapezes mit abgerundeten Ecken an (Abb. 3 u. 4), wobei er sich etwas vergrößert. Im Zentrum des Kernes der jungen schlauchförmigen Spermatide findet man eine lockere Ansammlung aus körnigen (Abb. 2), im Längsschnitt sich als fädig

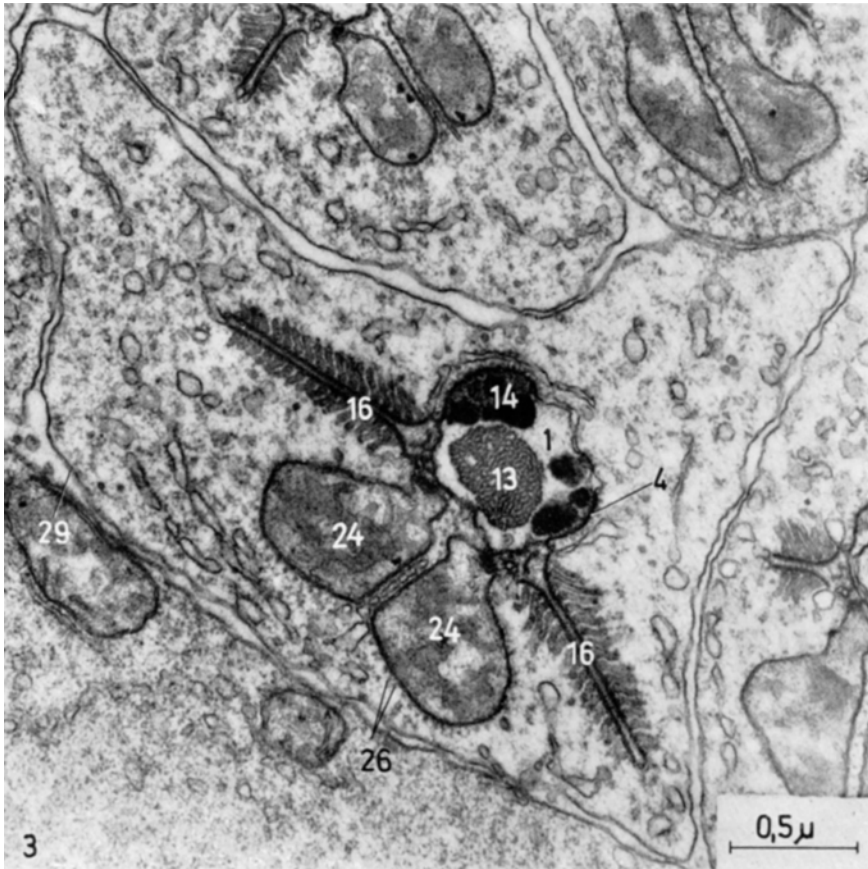


Abb. 3. Schlauchförmige Spermotide mittleren Alters im Bereich des freien Körperendes, quer geschnitten. 1 Kern; 4 dichte Zone der Kernmembran; 13 fädige Kernelemente, zu Membranen zusammengelagert und einen Kolben bildend; 14 elektronendichtes Kernmaterial an den Flanken; 16 Flügelstruktur; 24 Nebenkern-Derivat; 26 Mikrotubuli; 29 Zellmembran. Vergr. 34000fach

erweisenden (vgl. Abb. 12b) Elementen. In älteren Spermotiden rücken diese Fäden aneinander und bilden so offenbar Membranen (Abb. 3 u. 4), die sich ihrerseits zu einem Kolben zusammenlagern. Begrenzt wird der Kern von einer Doppelmembran, die im dorsalen, der Zellwand zugekehrten und im ventralen, den Nebenkern-Derivaten zugewandten Teil einen perinucleären Raum umschließt, der dorsal meist stärker und unregelmäßiger ausgeprägt ist (Abb. 3 u. 4). An den Flanken ist keine perinucleäre Zisterne ausgebildet. Der hier sehr dichten Kernhülle ist im Kerninnern ein schmaler Streifen (nach OsO_4 -Fixierung) grauschwarz erscheinenden und aus einzelnen Klümpchen zusammengesetzten Materials angelagert (Abb. 2). Aus ihm gehen tiefschwarze, homogene Brocken hervor (Abb. 3), die dann den gesamten Kernraum oberhalb der fädigen Elemente ausfüllen (Abb. 4 und 12a). Den beiden dichten Kernmembranen sind im Cytoplasma Tubuli (Durchmesser: 200 Å) einzeilig angelagert (Abb. 2—4).



Abb. 4. Ältere schlauchförmige Spermatide im Bereich des freien Körperendes, quer geschnitten. 13 Kolben ursprünglich fädiger Kernelemente; 14 elektronendichte Brocken im dorsalen Kernraum; 16 Flügelstruktur; 24 Nebenkern-Derivat. Vergr. 37000fach

Im Bezirk der ventro-lateralen Kanten der Kernmembran fallen im Cytoplasma je 2 dichte Lamellenfragmente auf (Abb. 2), die sich im Verlauf der weiteren Differenzierung flügelartig vom Kern in Richtung auf die Zellmembran zu verlängern und dort miteinander verschmelzen (Abb. 4, 7, 10). Da sie parallel verlaufen, sparen sie zwischen sich einen allseits gleich großen, lichten Raum aus, in dem etwa 100 \AA große Partikelchen den Lamellen anliegen (am besten in Abb. 7 zu erkennen). Obgleich sie in unserem bisherigen Material meistens nicht mehr weiter auflösbar sind, entsteht manchmal der Eindruck, sie seien hohl, würden also, räumlich betrachtet, Tubuli darstellen. Senkrecht auf den voneinander abgekehrten Seiten der Lamellen erheben sich fiederartig tubuläre Gebilde von einer Länge von $0,1 \mu$ und einem mittleren Durchmesser von etwa 400 \AA (Abb. 3 u. 4); an ihrer den Lamellen zugekehrten Seite erscheinen sie etwas breiter. Im Flächenschnitt zeigen sie ein regelmäßiges Raster (Abb. 12a). An ihren, dem Kern nahe gelegenen Enden, sind die Lamellen voneinander weggebogen und stehen z. T. in direkter Verbindung mit unregelmäßigen Ausstülpungen der äußeren Kernmembran (Abb. 2, Pfeil). Dadurch bildet sich an beiden ventro-lateralen Kernkanten je ein dreieckig begrenzter Raum, in dem ein dichtes, sichelförmiges Gebilde sichtbar wird (Abb. 2—4).

Unterhalb des Kernes liegen — sich gegeneinander abflachend und einen schmalen Raum zwischen sich aussparend — die beiden Nebenkern-Derivate, die im Laufe der weiteren Umorganisation ihre äußere Gestalt so verändern, daß sie sich im Querschnitt etwa der Form gleichschenkliger Dreiecke mit parallel zueinander gelegenen Basen nähern. Damit verbunden ist eine innere Septenvermehrung und -verdichtung, so daß sie in alten Spermatiden so in Erscheinung treten wie es Abb. 13 zeigt. Gekennzeichnet sind sie durch quer getroffene Cristae oder

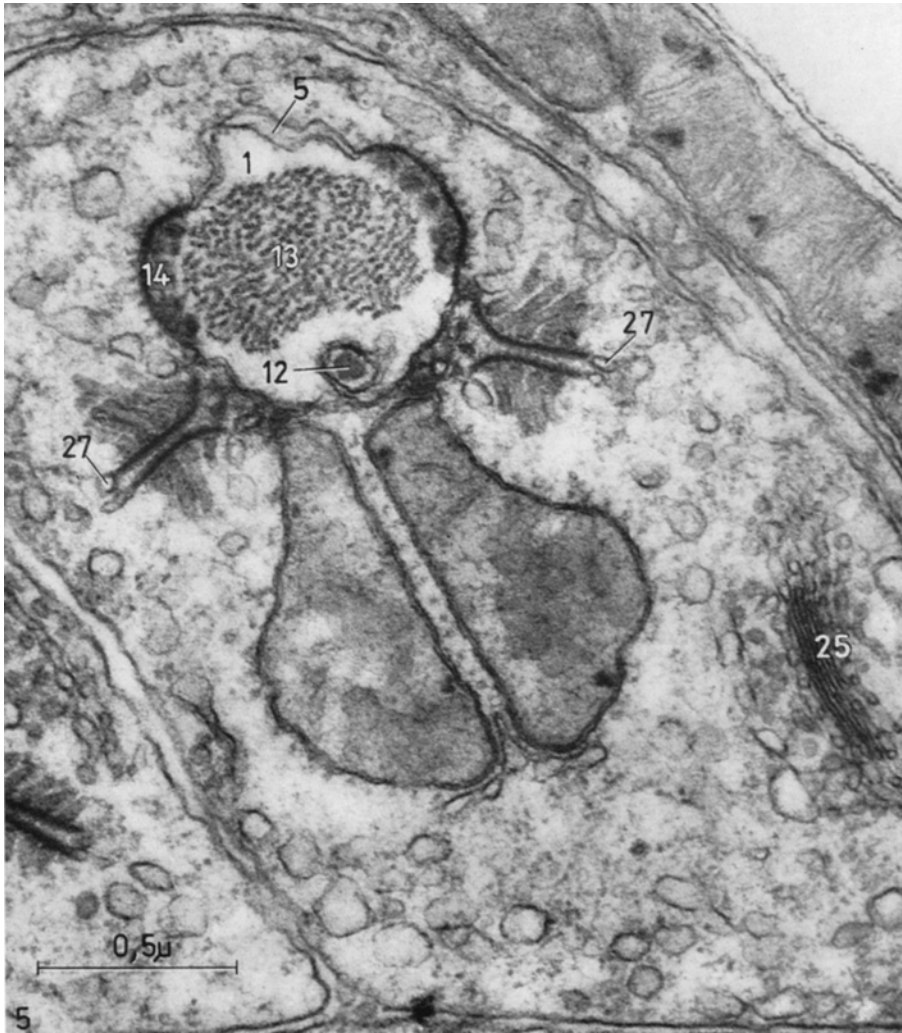


Abb. 5. Querschnitt durch das 1. Drittel des „Körpers“ einer schlauchförmigen Spermatoide. 1 Kern; 5 perinucleäre Zisterne; 12 von einer Doppelmembran umhüllter Achsenstab; 13 fädige Kernelemente; 14 dichtes Flankenmaterial; 25 Golgi-Apparat; 27 Vesikel. Vergr. 54000fach

dunkle und helle Zonen, je nachdem, ob Septen oder Matrix angeschnitten wurden (Abb. 2—4).

Kern, Nebenkern-Derivate und Flügelstrukturen sind in ein vorwiegend vesikuläres Cytoplasma eingebettet. Mit vesikulären bis schlauchförmigen Elementen ist häufig der schmale Raum zwischen den beiden Nebenkern-Derivaten alter Spermatoide ausgefüllt (Abb. 3, 4, 13). Tubuli, von einem Durchmesser von 200 Å, liegen sehr oft einreihig entlang des ventro-lateralen Randes der Nebenkern-Derivate und vor allem bei jungen Spermatoiden in dem schmalen Raum zwischen den Nebenkern-Derivaten. Besonders fällt auf, daß sich in allen Altersstadien am

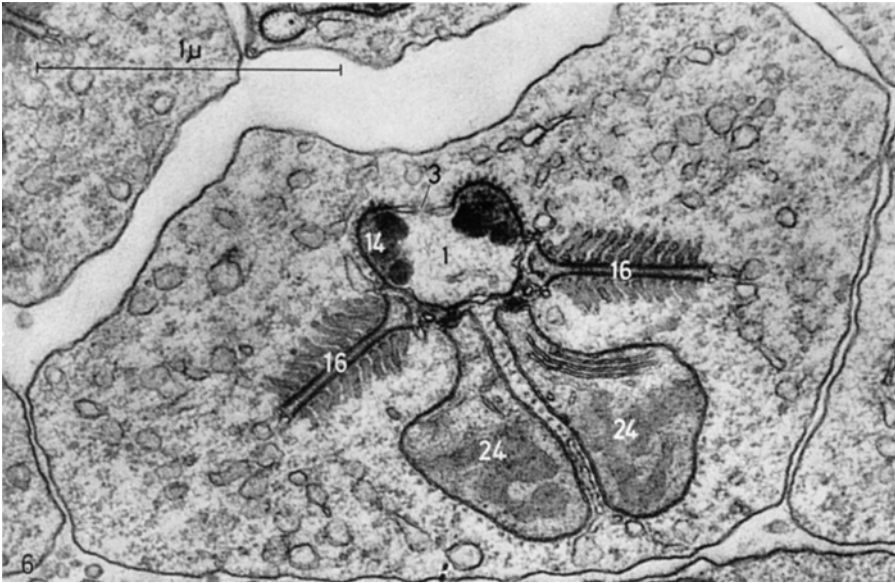


Abb. 6. Querschnitt durch das erste Drittel des „Körpers“ einer schlauchförmigen Spermateide mittleren Alters. 1 „leere Zone“ im Kernraum; 3 Kernmembranpore; 14 Flankenmaterial; 16 Flügelstruktur; 24 Nebenkern-Derivat. Vergr. 40000fach

distalen Ende der Flügelstrukturen bevorzugt Vesikel befinden, die sehr oft unmittelbaren Kontakt zu den Lamellen haben (Abb. 2). Im Cytoplasma dieser (Abb. 2) wie auch anderer Spermateidenregionen aller Altersstadien (Abb. 5 u. 9) treten verschiedentlich Gebilde auf, die man auf Grund ihrer Struktur als Golgi-Apparate ansehen muß.

Die folgende Schnittserie (Abb. 5—7) ist, vom freien Ende gemessen, innerhalb des ersten Drittels durch den „Körper“ gelegt. Sie soll, wie auch die Bildreihe der sich anschließenden Körperregion (Abb. 8—10), nur soweit beschrieben werden, wie sie sich in ihrem Bau von der soeben geschilderten, dem freien Körperende nahen Zone unterscheidet.

In der oval-zylindrischen Spermateide (Abb. 5) bemerkt man im Kern unterhalb der fädigen Elemente eine im Querschnitt runde und elektronendichte Partie, die von einer unregelmäßige Zisternen einschließenden Doppelmembran umhüllt ist. Im Laufe der Streckung der Zelle entfernen sich diese Elemente und der von der Doppelmembran umgebene Achsenstab in Längsrichtung so weit voneinander, daß auf homologen Schnitten älterer Spermateiden nur eine „leere Zone“ zu sehen ist (Abb. 6), die von den stark heranwachsenden homogenen Brocken allmählich ausgefüllt wird (Abb. 7).

Schneidet man den „Körper“ der einzelnen Spermateidenstadien im 2. Drittel quer, so erhält man Bilder, wie sie Abb. 8—10 darstellen. Der Achsenstab, der von nun an die Spermateide in ihrer ganzen Länge bis zum Fadenende durchzieht (Abb. 14a, 11), macht bei der Ausdifferenzierung keine entscheidende Veränderung durch. Er scheint, wie aus Abb. 8b hervorgeht, aus dicht gepackten Filamenten zu bestehen.

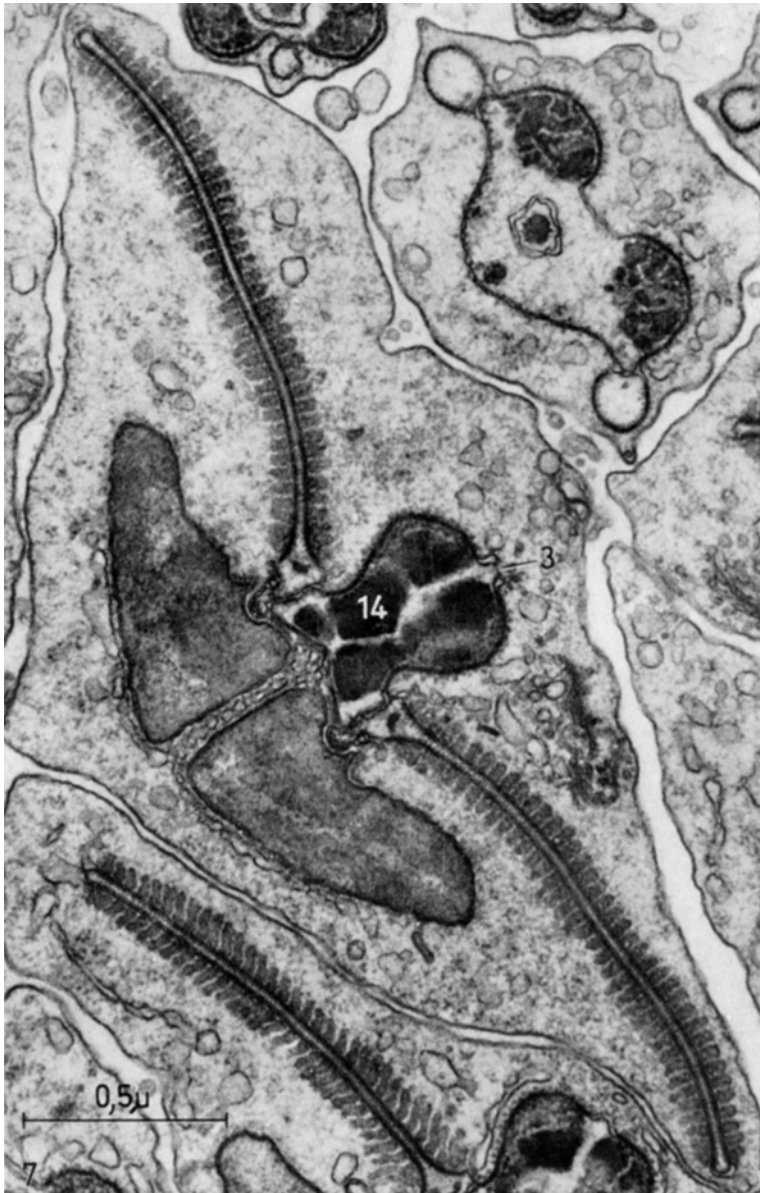


Abb. 7. Querschnitt durch das 1. Drittel des „Körpers“ einer alten schlauchförmigen Spermatische. Das ursprünglich auf die Flanken beschränkte Material (14) füllt den ganzen Kernraum aus. 3 Kernmembranpore. Rechts oben: „Faden“ einer schlauchförmigen Spermatische, quer geschnitten. Vergr. 54000fach

Die Übergangszone vom „Körper“ in den „Faden“ ist neben einer allgemeinen Größenabnahme und dem Auslaufen der Nebenkern-Derivate dadurch gekennzeichnet, daß an den ventro-lateralen Kernkanten bei jungen schlauchförmigen

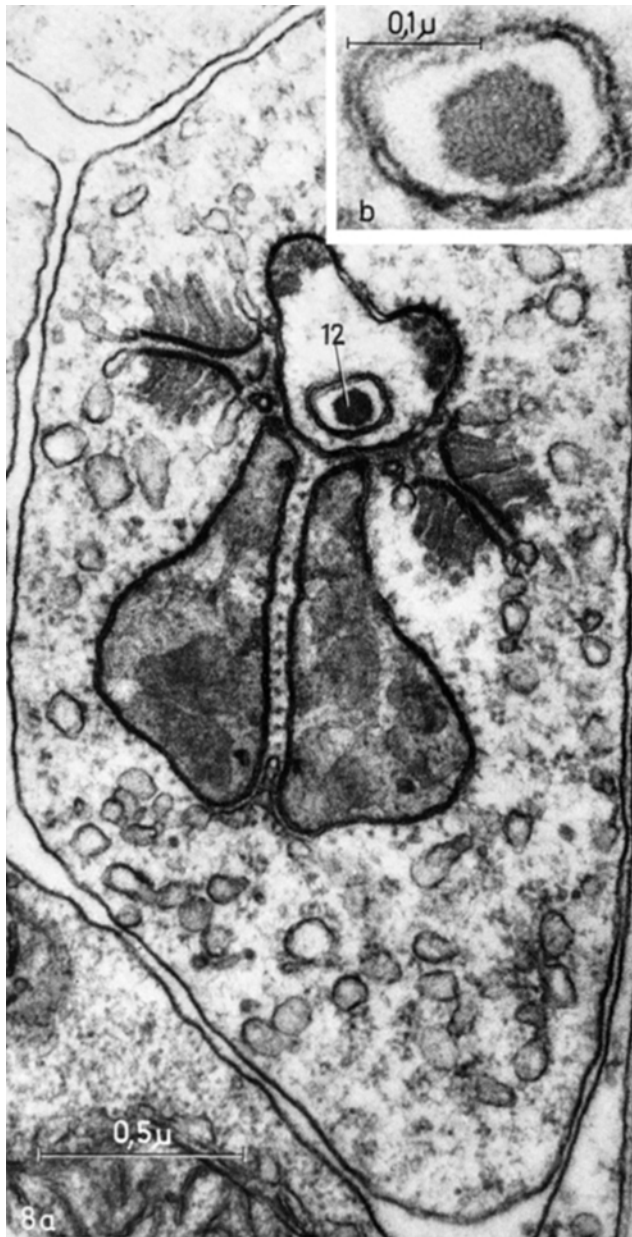


Abb. 8. Querschnitt durch das 2. Drittel des „Körpers“ einer jungen schlauchförmigen Spermatide. In *b* der Achsenstab (12) bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. a 54000fach, b 180000fach

Spermatiden nur noch je ein halbmondförmig gebogenes Membranfragment liegt (Abb. 14a), das bei älteren halbkreis- bis schlingenförmig wird. Auf Querschnitten erscheint das Membranfragment proximal mit den gleichen Granula besetzt wie die Innenseiten der Lamellen der Flügelstrukturen. An die Stelle des im „Körper“

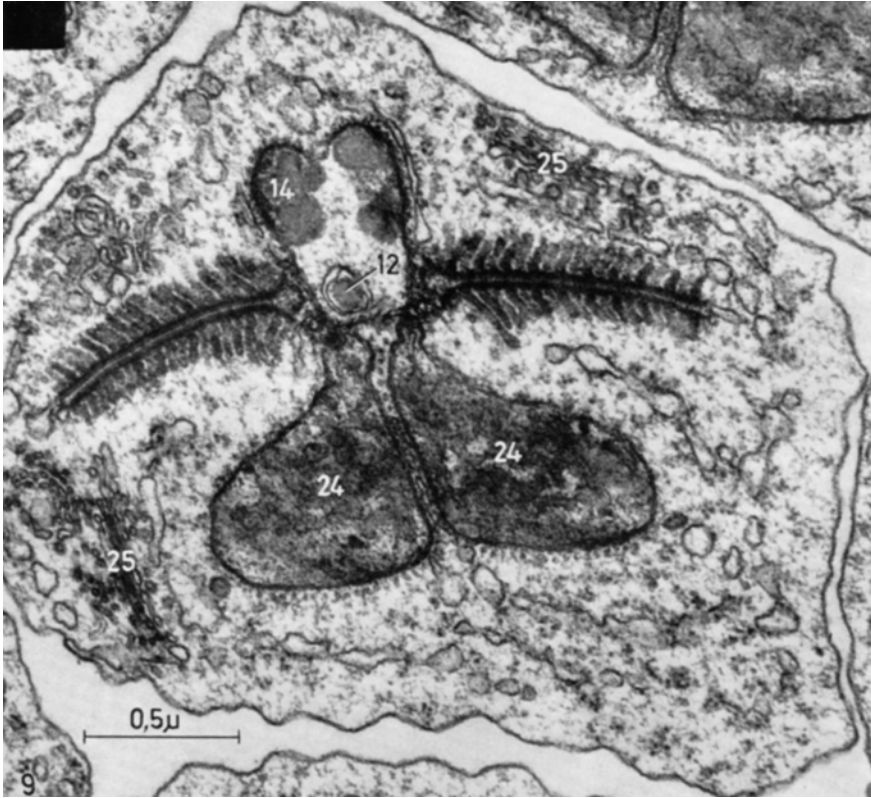


Abb. 9. Querschnitt durch das 2. Drittel des „Körpers“ einer schlauchförmigen Spermatide mittleren Alters. 12 Achsenstab; 14 Flankenmaterial; 24 Nebenkern-Derivat; 25 Golgi-Apparat. Vergr. 42000fach

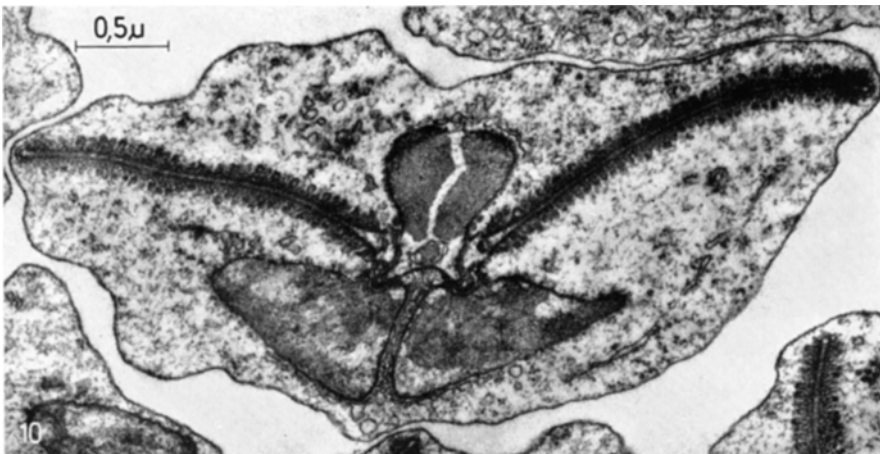


Abb. 10. Querschnitt durch das 2. Drittel des „Körpers“ einer alten schlauchförmigen Spermatide. Beachte die geringe Dichte der Vesikel des endoplasmatischen Reticulum. Vergr. 24000fach

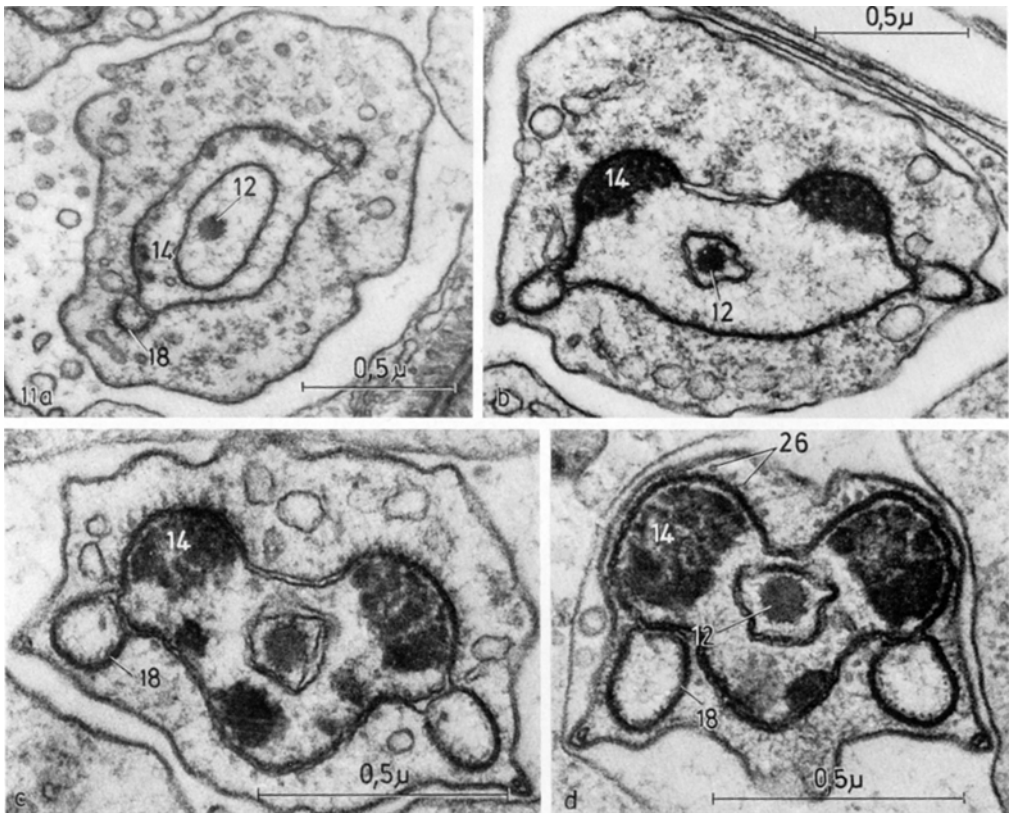


Abb. 11 a—d. Querschnitte durch die „Fäden“ schlauchförmiger Spermatiden zunehmenden Alters. 12 Achsenstab; 14 dichtes Material in den Flankenausbuchtungen des Kernes; 18 Ausläufer der Flügelstruktur; 26 Mikrotubuli. Vergr. a und b 40000; c und d 66000fach

sichelförmigen Gebildes ist in allen Stadien der Übergangszone eine dichte Partikel getreten, die, räumlich gesehen, einen runden Strang darstellt, der, sich verjüngend, in den „Faden“ zieht (Abb. 14 a).

Im „Faden“ beobachtet man nur noch den Kern und an seinen ventralen Kanten die Ausläufer der Flügelstrukturen. Im Schnitt hat der Kern anfangs eine ellipsoide Form (Abb. 11 a) und wird dann mit zunehmendem Alter etwa herzförmig (Abb. 11 b—d). Dorso-lateral ist die hier stark ausgebuchtete Kernmembran sehr dicht, während sie medio-dorsal als Doppelmembran nachzuweisen ist. Im ventralen Teil bildet die Kernmembran perinucleäre Zisternen. Im Cytoplasma folgt der ventralen Kernmembran und den beiden dorsalen Ausbuchtungen jeweils eine Reihe 200 Å weiter Tubuli, die am deutlichsten nach Glutaraldehyd-Fixierung zu erkennen sind (Abb. 14 b).

Auch im „Faden“ wachsen die bei der jungen, schlauchförmigen Spermatide im Kern nur vereinzelt auftretenden Bröckchen (Abb. 11 a) zu großen Klumpen heran (Abb. 11 b—d), füllen die beiden dorso-lateralen Kernausbuchtungen und breiten sich auch in den ventralen Kernraum aus (Abb. 11 c und d). Im Zentrum

des Kernes liegt der von der Doppelmembran umgebene Achsenstab. Bei der rundoval-zylindrischen Spermatische ist die Doppelmembran oft stark vom Achsenstab abgehoben und hüllt so einen wesentlich größeren Bezirk ein, als in den älteren Spermaticiden (Abb. 11 a). Wie in der Übergangszone werden die halbmondförmigen Ausläufer der Flügelstrukturen (Abb. 11 b—d) mit fortschreitendem Alter ring- bis kreisförmig und sind fast immer an einem, öfters auch an beiden Enden mit der äußeren Kernmembran verschmolzen. Ihr Innenrand ist wie in der Übergangszone mit Partikelchen besetzt, die wir als Tubuli deuten.

Wie aus der geschilderten Entwicklung der einzelnen Strukturen hervorgeht, liegt am Ende der im Hoden sich vollziehenden Ausdifferenzierung eine Spermatische vor, wie sie Abb. 15 erläutert.

Vom freien Körperende bis zum freien Fadenende wird sie vom Kern durchzogen. Dieser beginnt am äußersten Fadenende als runder Schlauch und nimmt unter ständiger Größenzunahme im Hauptteil des Fadens die Form einer liegenden Dreikantsäule mit 2 dorsal abgerundeten Ausbuchtungen an. Im „Körper“ erhält er seine größte Ausdehnung, indem er zu einem $0,4-0,5 \mu$ hohen Balken wird und läuft schließlich zum freien Körperende hin so aus, daß er im Schnitt pilzförmig erscheint (Abb. 16 a). Der balkenartige Kernteil nahe des freien Körperendes enthält den Kolben mit einem Durchmesser von $0,35 \mu$, der sich zu seinen Enden hin verschmälert. Vom 2. Körperdrittel ab bis ins äußerste Fadenende hinein wird der Kern von einem von einer Doppelmembran umhüllten Achsenstab durchlaufen. Der gesamte Kernraum dorsal des Kolbens und des Achsenstabes, sowie der Bezirk zwischen diesen beiden Kernbestandteilen sind von den osmiophilen Brocken ausgefüllt.

Auf den „Körper“ beschränkt sind die beiden Nebenkern-Derivate. Als gleich große, dreikantige Stränge, die sich am freien Körperende und in der Übergangszone zum „Faden“ zu runden Schläuchen verzüngen, liegen sie ventral-parallel zum Kern.

Die beiden Flügelstrukturen, die sich von der Zentralachse der Spermatische peripher auf die Zellwand zu ausbreiten, durchlaufen den „Körper“ als ventral und dorsal befiederte Lamellenflächen. In der Übergangszone nehmen sie stark an Breite ab und begleiten den Kern als ihm anhaftende Röhren bis ins äußerste Fadenende. Am freien Körperende laufen sie als ohrförmig ausgelappte Leisten aus, die im Cytoplasma von einer granulären Masse umgeben sind (Abb. 16 a).

Die auf Querschnitten im „Faden“ rund, im „Körper“ als sichelförmige Partikel erscheinenden dichten Stäbe folgen dem Kern in nahezu seinem ganzen Verlauf. Während der runde Teil der Stäbe zum Fadenende hin immer schmaler wird und in den äußersten Zonen nicht mehr nachzuweisen ist (Abb. 14 u. 11), spaltet sich der sichelartige Teil am freien Körperende in im Querschnitt winkelförmige Gebilde auf oder stellt, wie in Abb. 16 a, röhrenförmige Strukturen dar, die lichte Räume erkennen lassen und sehr oft einen seitlichen Fortsatz tragen.

Auf das Stadium der Differenzierung folgt nun eine Phase der Kondensierung der Spermaticiden. Sie vollzieht sich hauptsächlich im Vas deferens, wird aber bereits im Hoden dadurch eingeleitet, daß das endoplasmatische Reticulum, das anfangs sehr stark (Abb. 2, 5, 8), später nur noch in geringer Dichte (Abb. 7 u. 10) vorhanden ist, vollständig verschwindet (Abb. 16 b, 17). Solche Zellen sind durch Ansammlungen tubulärer und vakuolärer Strukturen im Cytoplasma ausgezeichnet, die

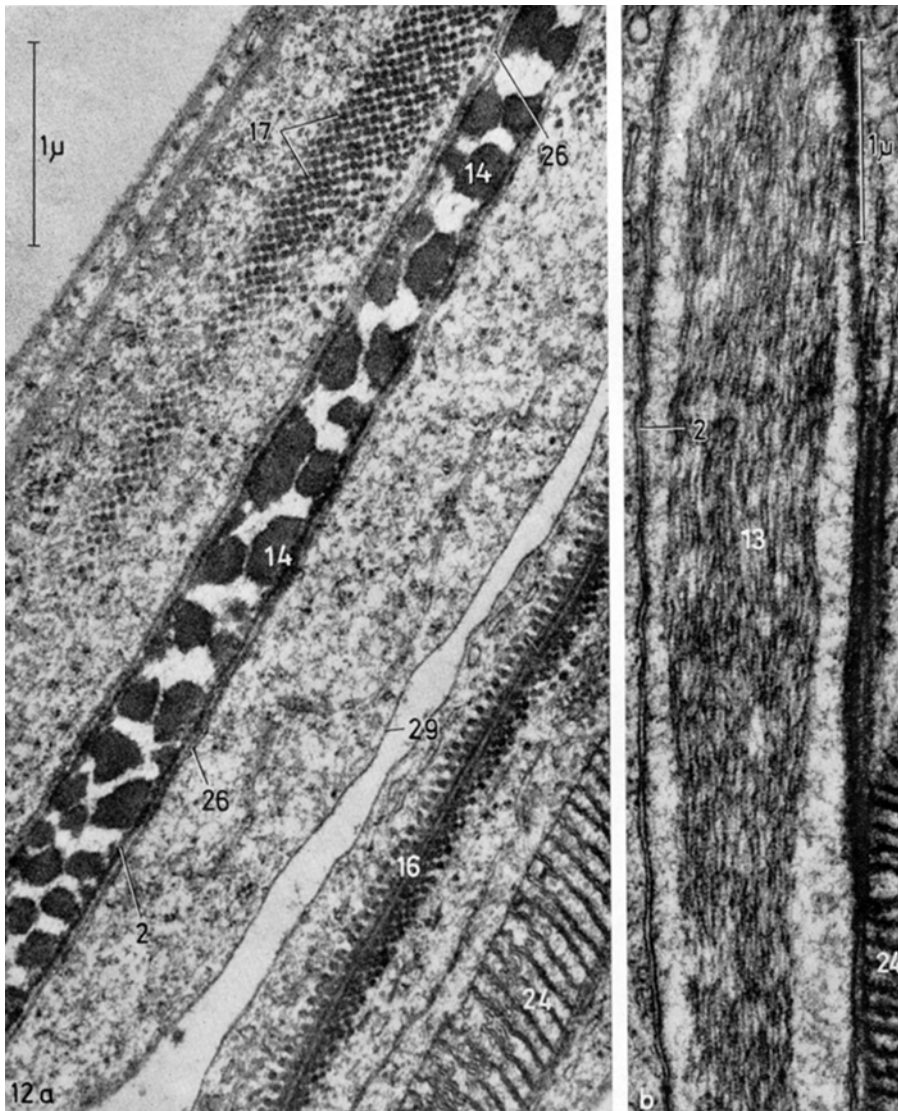


Abb. 12. a „Körper“ einer schlauchförmigen Spermatide, der Länge nach schräg geschnitten. Die Tubuli der Flügelstruktur (17) sind quer getroffen. Vergr. 27000fach. b Kern einer jungen schlauchförmigen Spermatide im Längsschnitt. 2 Kernhülle; 13 fädige Kernelemente; 14 elektronendichtes Kernmaterial; 16 Flügelstruktur; 24 Nebenkern-Derivat; 26 Mikrotubulus; 29 Zellmembran. Vergr. 27000fach

offenbar aus der Spermatide entlassen und von den Wandzellen phagocytiert werden (Abb. 16b); jedenfalls findet man Ballen tubulären und vakuolären Materials sowohl im Innenraum des Hodens als auch in den Wandzellen. Gleichzeitig mit dem endoplasmatischen Reticulum verschwindet auch die Doppelmembran, die den Achsenkörper vom übrigen Kernraum trennte (Abb. 17). Auch die den Kern und die Nebenkern-Derivate begleitenden Tubuli sind auf Schnitten solcher Stadien

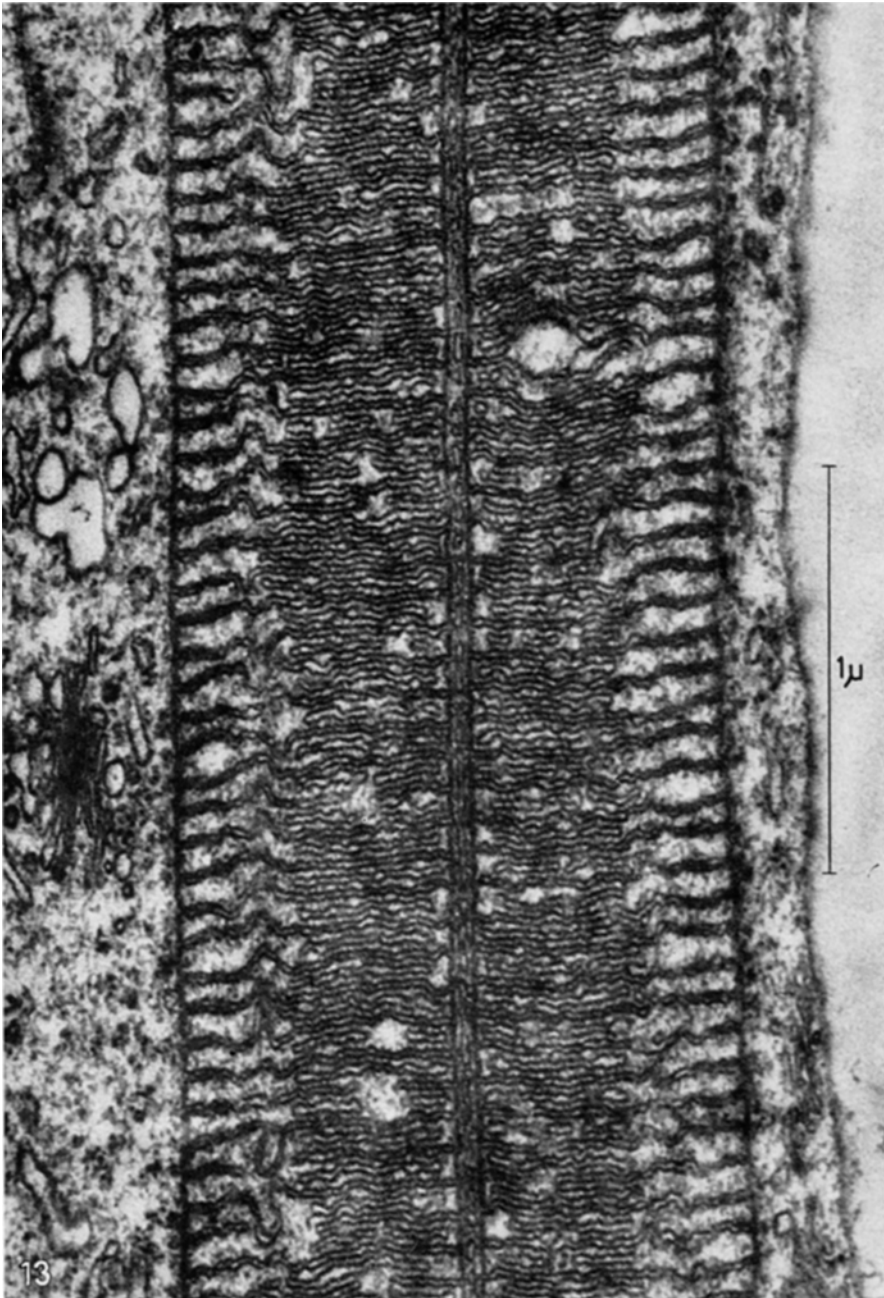


Abb. 13. Nebenkern-Derivate einer schlauchförmigen Spermatide im Längsschnitt.
Vergr. 54000fach

nicht mehr zu sehen. Im dorsalen Teil des Fadens rückt die Kernmembran dicht an die Zellmembran, so daß das Cytoplasma nur noch einen geringen Raum im ventralen Fadenteil einnimmt.

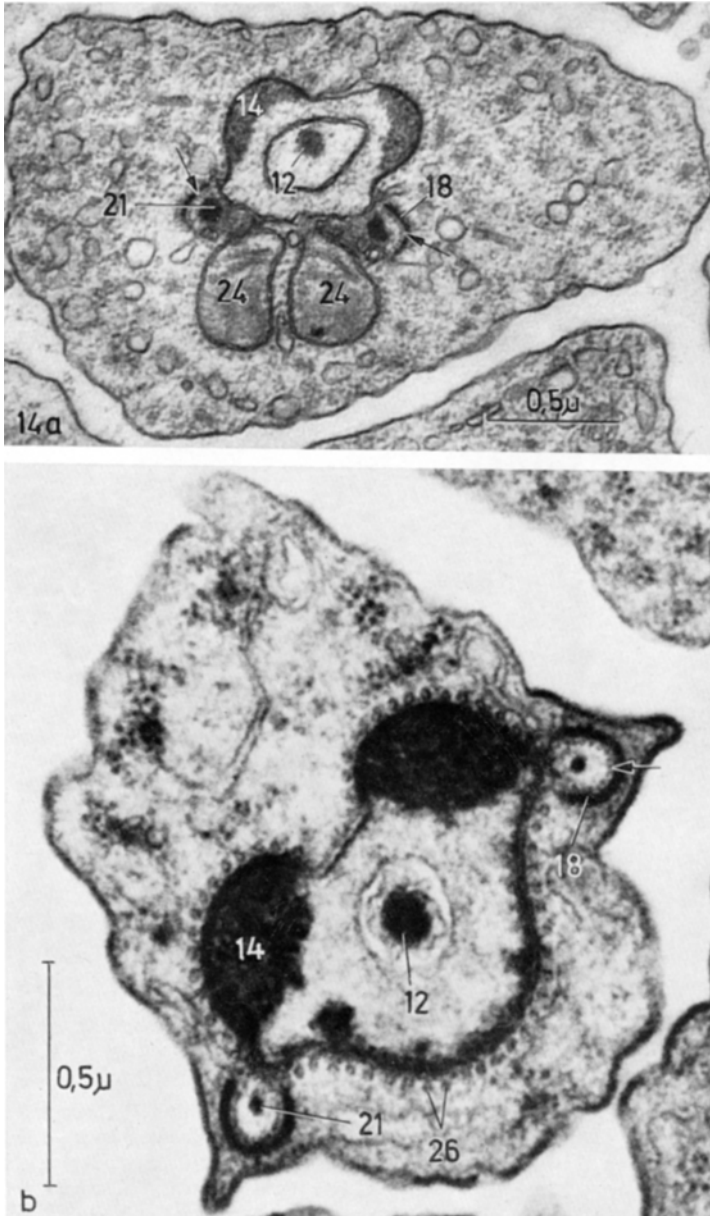


Abb. 14a u. b. Schlauchförmige Spermatischen im Querschnitt. a Übergangszone zwischen „Körper“ und „Faden“. b „Faden“. Die Flügelstrukturen sind nur noch als halbmond- bis kreisförmig gebogene Membranfragmente (18) vorhanden. Die Pfeile markieren Partikel, die vermutlich quergeschnittene Tubuli darstellen. b Glutaraldehyd-Fixierung. 12 Achsenstab; 14 Flankenmaterial; 21 runder Strang; 24 Nebenkern-Derivat; 26 Mikrotubuli. Vergr. a 36000fach, b 60000fach

Die Existenz der befiederten Lamellenflächen hat SCHMALZ (1912) bereits nachgewiesen, indem er zu beiden Seiten des Kernes eine Plasmaverdichtung wahrnahm. Er schreibt: „Diese Plasmaverdichtung entsteht durch Anhäufung der Körnchen desselben in 2 der Länge

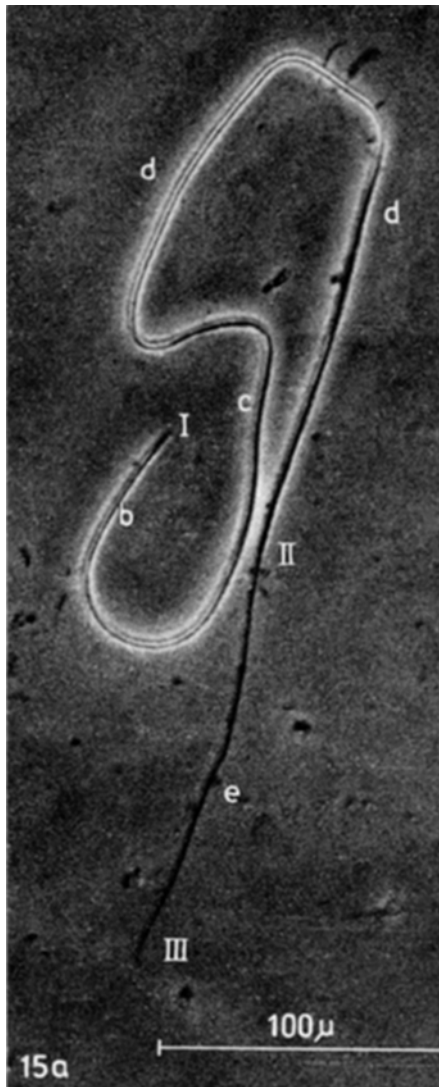


Abb. 15a—e. Schlauchförmige Spermatide. a Total, Lebendpräparat, Phasenkontrast. Die Aufnahme ist einem Film entnommen (s. ZISSLER, 1969). Die Buchstaben b—e kennzeichnen die Bezirke, die in den Blockdiagrammen b—e dargestellt sind. I freies Körperende, II Übergangszone vom „Körper“ in den „Faden“, III freies Fadenende. I Kern; 12 Achsenstab; 13 Kolben; 14 Flankenmaterial; 16 Flügelstruktur; 18 Ausläufer der Flügelstruktur; 20 sichelförmiges Gebilde; 21 runder Strang; 24 Nebenkern-Derivat

nach beiderseits vom Kern durch die Spermatide verlaufenden Streifen; diese Streifen verbreitern und verstärken sich und scheinen eine gewisse Konsistenz zu besitzen, die es ihnen ermöglicht, das Plasma seitlich auszubuchten.“ Bei der Längsstreckung der Spermatide beobachtete er am freien Ende des Körpers, das er als „vorne“ ansah, „ein neu entstehendes dunkles über die Enden der Idiozome und des Kernes als Haube gestülptes Gebilde“, von dem er glaubte, daß es zum Perforatorium des Spermium werde. Diese „Haube“ könnte mit der granulären Substanz, die an und um die leistenartig ausgezogenen Enden der Lamellenflächen gelagert ist, identisch sein.

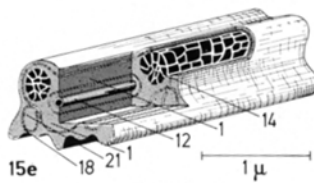
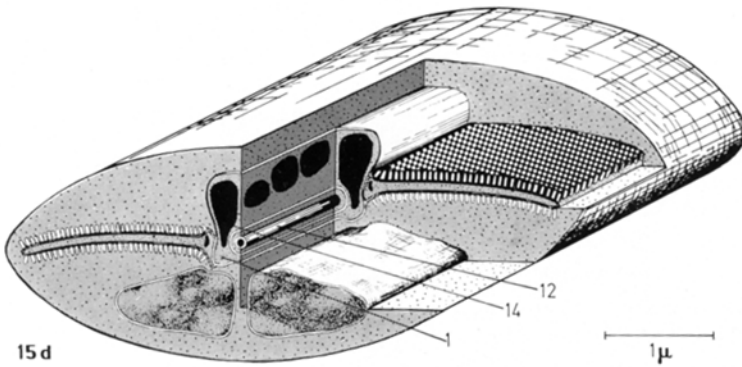
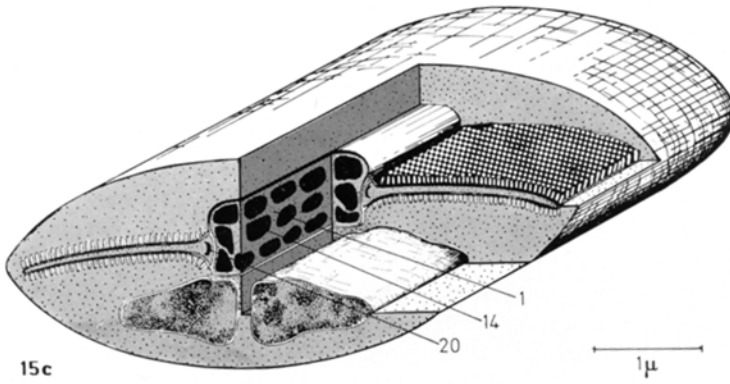
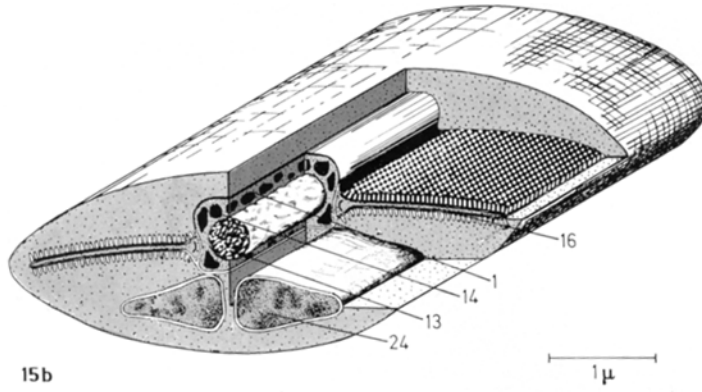


Abb. 15 b—e

Diskussion

Das mit ungewöhnlichen Eigenschaften ausgestattete Spermium der cyprididen Ostracoden (ZISSLER, 1969) ist, wie am Beispiel von *Notodromas monacha* gezeigt wird, das Ergebnis einer ungewöhnlichen Spermiohistogenese. Im Verlauf der Ausgestaltung der ovalen Spermatide, die sich über spindelförmige Zwischenstadien zu einer schlauchförmigen Spermatide entwickelt, vollbringt die Zelle eine bemerkenswerte morphogenetische Leistung, indem sie eine in Spermato-genesen bisher nicht beobachtete Struktur aufbaut.

I. Nucleus

Aus den 4 Kernbestandteilen der spindelförmigen Spermatide entwickeln sich die Kernelemente der schlauchförmigen Spermatide.

Die von einer Doppelmembran umgebene Kernpartie — weitere Untersuchungen müssen klären, ob die Doppelmembran durch Invagination oder de novo gebildet wird — entwickelt sich zum Achsenstab, der einen Teil des „Körpers“ und den ganzen „Faden“ der Länge nach durchzieht.

Wir gehen sicher nicht fehl, in einer der beiden zentral gelegenen granulären Partikel die Ausgangssubstanz des „Kolbens“ zu sehen, der im balkenartigen Kernteil nahe des freien Körperendes der schlauchförmigen Spermatide liegt. Dieser Kolben entsteht auf eine Weise, die trotz aller Verschiedenheit der Anordnung des Chromatins in Spermatidenkernen (SCHIN, 1965) als nicht selten vorkommende Form der Kernkondensation innerhalb von Spermio-genesen erkannt wurde: Fädige Elemente werden zusammengelagert und bilden Membranen (ANDRÉ, 1963). Diese Tatsache und das von RIS (1958) nach Untersuchungen der Feinstruktur des Kernes verschiedener Arten von Mollusken, Insekten und Vertebraten als Arbeitshypothese entworfene Chromosomenmodell geben uns Veranlassung, den Kolben als Chromatin anzusehen. Dies wird auch durch einen Vergleich des Strukturbildes der den Kolben aufbauenden Elemente mit den Kernkomponenten verschiedener Stadien von Invertebraten-Spermato-genesen belegt, so von Turbellaria (SILVEIRA u. PORTER, 1964), Nematoda (JAMUAR, 1966), Mollusca (GRASSÉ u. a., 1956; REBHUN, 1957; YASUZUMI und TANAKA, 1958; KAYE, 1958; YASUZUMI u. a., 1962; WALKER und MACGREGOR, 1968), Crustacea (REGER, 1966) und Insecta (GIBBONS und BRADFIELD, 1957; YASUZUMI und ISHIDA, 1957; GALL und BJORK, 1958; DASS und RIS, 1958; BAWA, 1964; WERNER, 1965; KESSEL, 1967). Das Schicksal der zweiten zentral gelegenen Partikel bleibt unklar. Es wäre rein hypothetisch, sie für die sich in den Flankenausbuchtungen bildenden dichten Brocken verantwortlich zu machen.

Im Zusammenhang mit diesen dichten Brocken, deren Herkunft und Bedeutung unbekannt ist, verdient die Kernmembran besondere Beachtung. Während die Kernhülle der schlauchförmigen Spermatiden im ventralen und dorsalen Teil unregelmäßig gestaltet ist, indem sie unterschiedliche perinucleäre Zisternen bildet (Abb. 3, 4, 11) und häufig auch Kernporen zeigt (Abb. 6 u. 7), ist sie an den Flanken dicht und läßt keine perinucleären Räume erkennen. Es fällt auf, daß diese Dichte der Membran immer nur dort zu beobachten ist, wo sich ihr im Kerninnern osmiophile Brocken angelagert haben. Im Cytoplasma folgt ihr an diesen Stellen, parallel zur Längsachse des Kernes, eine Reihe von Tubuli. Mög-

licherweise besteht an den Flanken eine intensive Beziehung zwischen Kern und Cytoplasma.

Ebenfalls dichte und mit Mikrotubuli besetzte Kernmembranbezirke, die mit solchen abwechseln, die die Doppelschichtigkeit der Hülle erkennen lassen und frei von Mikrotubuli sind, hat KESSEL (1966) am Spermaticidkern von *Aeschna grandis* beschrieben.

Getrennt von den dichten Brocken findet sich innerhalb des Kernes ein bei jungen schlauchförmigen Spermaticiden offenbar aus zusammengelagerten Filamenten bestehender Achsenstab, der bei älteren zu einem dichten Strang geworden ist. Diese Erscheinung könnte in Beziehung zur Ausdifferenzierung der Spermaticide, d. h. zum Aufbau der Flügelstrukturen stehen; die durch die Doppelmembran hervorgerufenen unterschiedlichen Reaktionsräume innerhalb des Kernes werden nur so lange aufrechterhalten, wie sich der Aufbau jener befiederten Lamellen vollzieht. Nach Beendigung desselben verschwindet die Doppelmembran.

II. Flügelstrukturen

Der 4. Kernbestandteil der spindelförmigen Spermaticide, der peripher an der Kernwand gelegene granuläre Körper, scheint in Beziehung zur Bildung der befiederten Flügelstrukturen zu stehen. In seinem Bereich werden an 2 gegenüberliegenden Stellen jeweils 2 Ausstülpungen der Kernmembran zu Initialen dieser Flügelstrukturen (S. 107 und Abb. 1).

Als Folge von Kernkondensationen ist die Abschnürung von Kernmembransäckchen mit lichtigem, granulärem Inhalt bei der Ratte (BRÖKELMANN, 1963) und die Abtrennung von wirbelig verschlungenen Membranschleifen bei *Sciara coprophila* (PHILLIPS, 1966a) und *Aeschna grandis* (KESSEL, 1966) beschrieben worden. In ähnlicher Weise sind wohl auch die Membranausbuchtungen am caudalen Kernende alter Spermaticiden vom Norwegischen Lemming (*Lemmus lemmus*) zu verstehen (HOPUSU und ARSTILA, 1965). In jungen Spermaticiden von *Enchytraeus albidus* werden während der Chromatinkondensation von der inneren Lamelle der Kernhülle Blasen ins Kerninnere abgegeben, die mit fortschreitender Entwicklung verschwinden (REGER, 1967). Bei den Spermaticiden des Menschen erfolgt während der Chromatinkondensation eine zweifache Stoffabgabe (HORSTMANN, 1961). Zunächst werden aus hellen und dunklen Lagen bestehende „Lamellenkörper“ vom Kern abgehoben, um schließlich auch aus dem Cytoplasma zu verschwinden. Nach Ansicht HORSTMANNs enthalten die dunklen Ribosomen. Später, nach weitgehender Differenzierung cytoplasmatischer Strukturen, werden mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen aus dem caudalen Caryoplasma abgegliedert.

Nach dem für Spermatozoen gültigen Prinzip, in einem Minimum an Raum ein Maximum funktionstüchtiger Substanzen unterzubringen, darf man annehmen, daß in allen diesen Fällen die abgegebenen Membranen und Substanzen für die weitere Entwicklung der Spermaticiden ohne Bedeutung sind und daher abgebaut werden.

Bei *Cambaroides japonicus* (KAYE u. a., 1961) werden durch einen Vorgang, der von MOSES (1956) an *Procambarus (Cambarus) clarkii* als „blebbing and vesiculation“ beschrieben wurde, mit 150 Å großen Ribonucleoprotein-Partikel besetzte Membranelemente dem cytoplasmatischen Membransystem junger Spermaticiden zugeordnet. Ob allerdings die durch den Vorgang des „blebbing“ entstandenen Ausstülpungen der Membran völlig vom Kern abgeschnürt werden, bleibt auch nach neueren Untersuchungen noch offen (MOSES, 1961).

In den atypischen Spermaticiden von *Cipangopaludina* wurde während der fortschreitenden Reduzierung des Nucleus, bei der dieser schließlich seinen gesamten DNS-Gehalt verliert, eine Vermehrung Feulgen-positiver Granula in den Vesikeln des Cytoplasma beobachtet (YASUZUMI und TANAKA, 1958). Dieses Feulgen-positive Material wird in eine PAS-positive Substanz umgewandelt und durch interzelluläre Räume in die Nährzellen verfrachtet (YASUZUMI, 1964).

Bei *Melania libertina* gelangen die im Nucleolus der atypischen Spermaticiden gebildeten Ribonucleoprotein-Partikel durch die Kernporen in das Cytoplasma und von hier in die Zisternen des endoplasmatischen Reticulum (YASUZUMI u. a., 1962). Der Übertritt von Kerninhaltsstoffen ins Cytoplasma ist in Form von RNS-Abgabe durch die Poren des Spermaticidkernes auch von *Philaenus spumarius* bekannt (MAILLET und GOURANTON, 1965).

Am Spermatidenkern von *Cicindela*, *Carabus* und *Nepa* konnte WERNER (1965, 1966) die Ausbildung eines porenhaltigen Bezirkes innerhalb der sonst sehr dichten Kernwand nachweisen, durch den ein bestimmter Teil von Kernmaterial kontinuierlich ausgeschieden und als granuläre Substanz zum Bestandteil des reifen Spermium wird, bei den Käfern zu einem Begleitkörper der Geißel, bei *Nepa* zu einer caudalen Polkappe.

Unter Berücksichtigung von lichtmikroskopischen Arbeiten kommt WERNER (1966) zu dem Schluß, daß die Verlagerung einer bestimmten Kernkomponente ins Cytoplasma allgemein bei Insekten, gegebenenfalls auch bei Vertebraten vorkommt. Zum Problem der Bedeutung dieses Vorganges wagt er folgende Hypothese: „Es wäre denkbar, daß sie (die ins Cytoplasma ausgeschleuste Kernsubstanz) nur zeitweilig aus dem Kern entfernt wird, um sich nach der Imprägnation mit dem Kopf des Spermiums zum männlichen Vorkern wieder zu vereinigen. Möglicherweise liegt in dieser temporären Trennung der Schlüssel zum Verständnis der Frage, warum das genetische Material der Spermien z.T. für lange Zeit inaktiviert werden kann“.

Im Vergleich zu den hier angeführten Beispielen sind die Ausstülpungen der Kernmembran und die mit aller Vorsicht als möglich erachtete Abtrennung der granulären Keile bei den Spermatiden von *Notodromas* ganz anderer Natur. Die Membranfragmente haben konstruktive Bedeutung, indem sie als Initialen für die aufzubauenden Flügelstrukturen dienen. Die Lamellen dieser Flügelstrukturen werden offenbar durch Anlagerung und Verschmelzung von Vesikeln des endoplasmatischen Reticulum aufgebaut. Das wird durch die Tatsache belegt, daß auf allen Altersstadien schlauchförmiger Spermatiden in unmittelbarer Verbindung mit den Enden der in Richtung der Zellwand sich verlängernden Flügelstrukturen Vesikel zu finden sind. Die Vesikel ihrerseits könnten vom Golgi-Apparat stammen. Manchmal hat man den Eindruck, als seien Reihen von Vesikeln vom Golgi-Apparat zur Flügelstruktur gerichtet. Theoretisch möglich wäre auch, daß die Flügelstrukturen, von den von der Kernmembran ausgestülpten Fragmenten ausgehend, de novo aufgebaut und dabei gleichzeitig Vesikel abgegeben werden. Das aber dürfte insofern unwahrscheinlich sein, als in diesem Falle die Dichte der Vesikel im Cytoplasma zunehmen müßte, was nicht geschieht. Im Gegenteil, Querschnittsaufnahmen (Abb. 7 u. 10) zeigen, daß Vesikel in älteren Spermatiden in weit geringerer Anzahl vorhanden sind als in jungen und schließlich mit Beendigung des Aufbaues der Flügelstrukturen vollständig verschwinden (Abb. 17).

Ob die Membranfragmente zunächst vom Kern abgetrennt werden und später wieder lockere Verbindungen mit der äußeren Kernmembran eingehen oder von Anfang an mit der Kernhülle verbunden bleiben, kann noch nicht gesagt werden. Membranöse Brücken von der Flügelstruktur zur Kernmembran sind auf allen Stadien und in allen Regionen, besonders gut im „Faden“, zu beobachten. Häufig finden sich im Bereich der proximalen Enden der Lamellenfragmente Vesikel. Es liegt daher die Annahme nahe, daß sie die Membranbrücken herstellen oder aber erweitern. Letzteres wäre durch die starke Längenausdehnung von Kern und Flügelstrukturen verständlich.

Über die Herkunft der auf den Lamellen senkrecht sich erhebenden tubulären, einen mittleren Gesamtdurchmesser von 400 Å aufweisenden Fiederchen gibt es bisher keine Hinweise. Die Fiederchen haben keine direkte Verbindung zu den Lamellen, sind also nicht als Ausstülpungen anzusehen (Abb. 3, 4, 6). Wahrscheinlich stehen auch die, vom Kern vermutlich isolierten, osmiophilen Keile in Zusammenhang zum Aufbau der Flügelstrukturen. Die bei alten schlauchförmigen

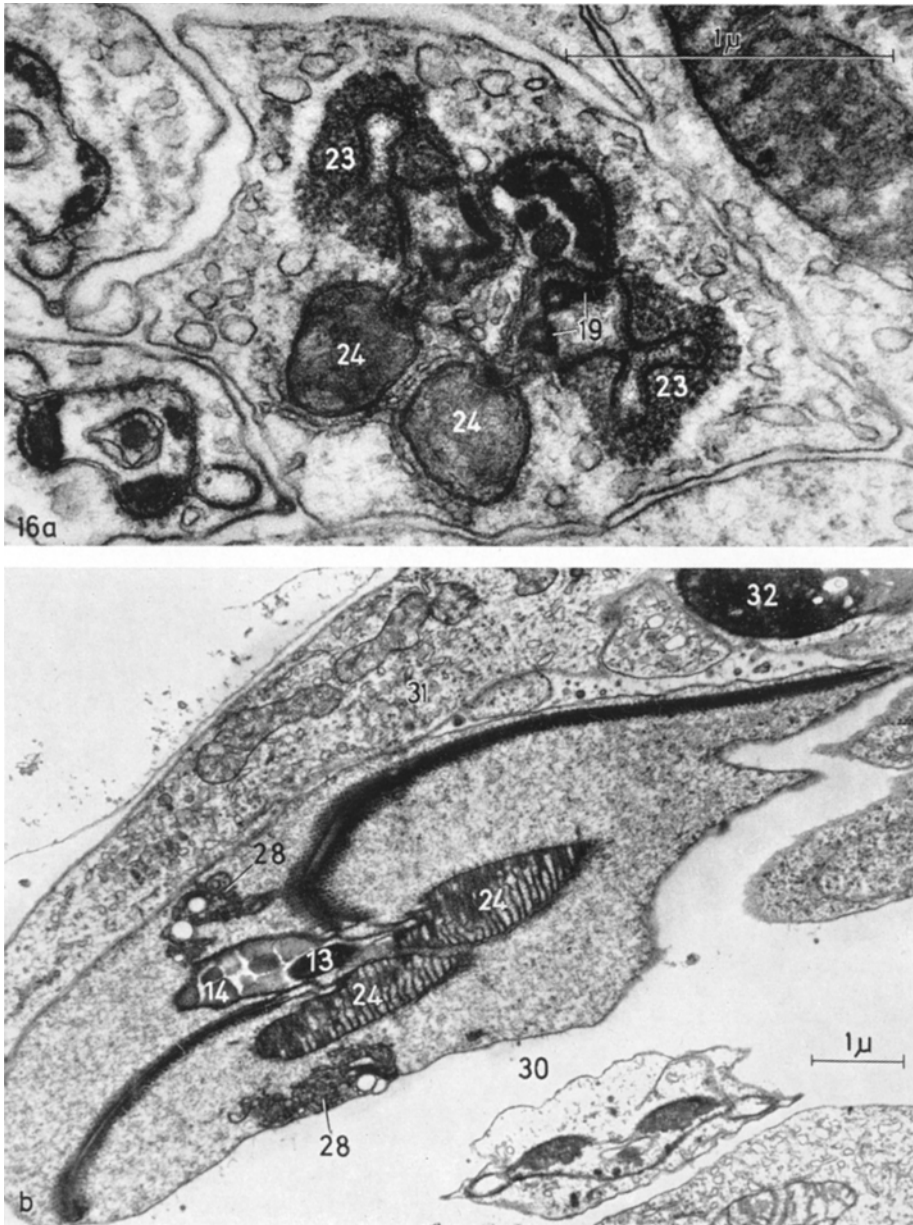


Abb. 16. a Querschnitt durch das freie Ende des „Körpers“ einer alten schlauchförmigen Spermatozoon. Links 2 „Fäden“. b „Körper“ einer schlauchförmigen Spermatozoon aus der Kondensationsphase in schräg verlagertem Querschnitt. 13 Kolben; 14 dichtes Material; 23 granuläre Masse; 24 Nebenkern-Derivat; 28 Ansammlung tubulärer und vacuolärer Strukturen; 30 Lumen des Hodens; 31 Hodenwandzelle; 32 Ballen tubulären und vacuolären Materials; Vergr. a 43000fach, b 12000fach

Spermatiden im „Körper“ sichelförmigen, im „Faden“ runden Stränge könnten Abkömmlinge dieser Keile sein.

III. Cytoplasma

Das Cytoplasma der ovalen Spermatide ist infolge seiner Dichte und der gleichmäßigen Verteilung kleiner Vesikel relativ homogen (ZISSLER, 1969). Dagegen ist es in der Hauptdifferenzierungsphase der schlauchförmigen Spermatiden nicht so gleichartig strukturiert. In ein lichtiges Grundcytoplasma sind größere blasen- und schlauchförmige Elemente des endoplasmatischen Reticulum sowie Ribosomen eingelagert (Abb. 2—6, 8, 9), was als Ausdruck einer intensiven Proteinsynthese zu werten ist.

Zu dem Zeitpunkt, da die beiden befiederten Lamellen einer jeden Flügelstruktur nahezu die Zellwand erreicht haben und dort miteinander verschmelzen, scheint die Spermatide voll ausgestaltet zu sein, so daß die Funktion des endoplasmatischen Reticulum beendet ist, dieses abgebaut und nach dem für Spermatozoen typischen Prinzip des „Ballastabwerfens“ in Form von Ballen tubulären und vacuolären Materials ausgestoßen wird (Abb. 16 b). Damit wird eine Entwicklungsperiode der Spermatide eingeleitet, die sich vorwiegend im Vas deferens vollzieht, und die wir nach eigenen unveröffentlichten Untersuchungen auf Grund der Verdichtung der gesamten Spermatide als Kondensierungsphase der Differenzierungsphase gegenüberstellen wollen.

IV. Mikrotubuli

Die äußere Form und der Durchmesser der in schlauchförmigen Spermatiden als Begleitorganellen von Kern und Nebenkern-Derivaten nachgewiesenen Tubuli veranlassen uns, sie als Mikrotubuli zu deuten.

Mikrotubuli sind verbreitete Zellstrukturen, die seit den Untersuchungen von SLAUTTERBACK (1963) und der Veröffentlichung einer weit gefaßten Definition durch MASER und PHILPOTT (1964) in zahllosen Studien beschrieben wurden (ANDERSON u. a., 1966; PORTER, 1966; POCHON-MASSON, 1967). Allgemein hat man sie als Elemente der Motilität und des intrazellulären Stofftransportes sowie als Cytoskelett zur Aufrechterhaltung bestimmter Zellformen gedeutet. Bei Invertebraten sind sie als Bestandteile reifer Spermatozoen von verschiedenen Tiergruppen bekannt (GRASSÉ u. a., 1956; REBHUN, 1957; CHRISTENSEN, 1961; SHAPIRO u. a., 1961; REGER, 1961, 1962, 1963; SILVEIRA und PORTER, 1964; BAWA, 1964; LUMSDEN, 1965; BONSDORFF und TELKKÄ, 1965; HENDELBERG, 1965; TANDLER und MORIBER, 1966; SATO u. a., 1967; JAMUAR, 1966; KESSEL, 1967; WALKER und MACGREGOR, 1968). Bei den Oligochaeten *Enchytraeus albidus* (REGER, 1967) und *Lumbricus terrestris* (ANDERSON u. a., 1967) sowie den Insekten *Sciara coprophila* (PHILLIPS, 1966) und *Aeschna grandis* (KESSEL, 1966) sind Mikrotubuli in bestimmten Stadien der Spermatogenese zu beobachten, während sie im reifen Spermium mit Sicherheit nicht mehr zu finden sind.

In den Spermatiden von *Notodromas monacha* verschwinden die Mikrotubuli mit dem Abbau des endoplasmatischen Reticulum (Abb. 17). Ihre Funktion ist somit auf die Differenzierungsphase beschränkt. Bei der starken Längenausdehnung von Kern und Nebenkern-Derivaten wäre es durchaus denkbar, daß die Mikrotubuli nicht nur für die Bereitstellung der für die Vergrößerung der Membranen notwendigen Stoffe verantwortlich sind, sondern auch eine Verteilung derselben ermöglichen, die ein gleichmäßiges Wachstum von Kern und Nebenkern-Derivaten garantiert. Ferner ist eine mechanische Stützfunktion, die die Aufrechterhaltung der Form während der Wachstumsveränderungen bewirkt, nicht von der Hand zu weisen.

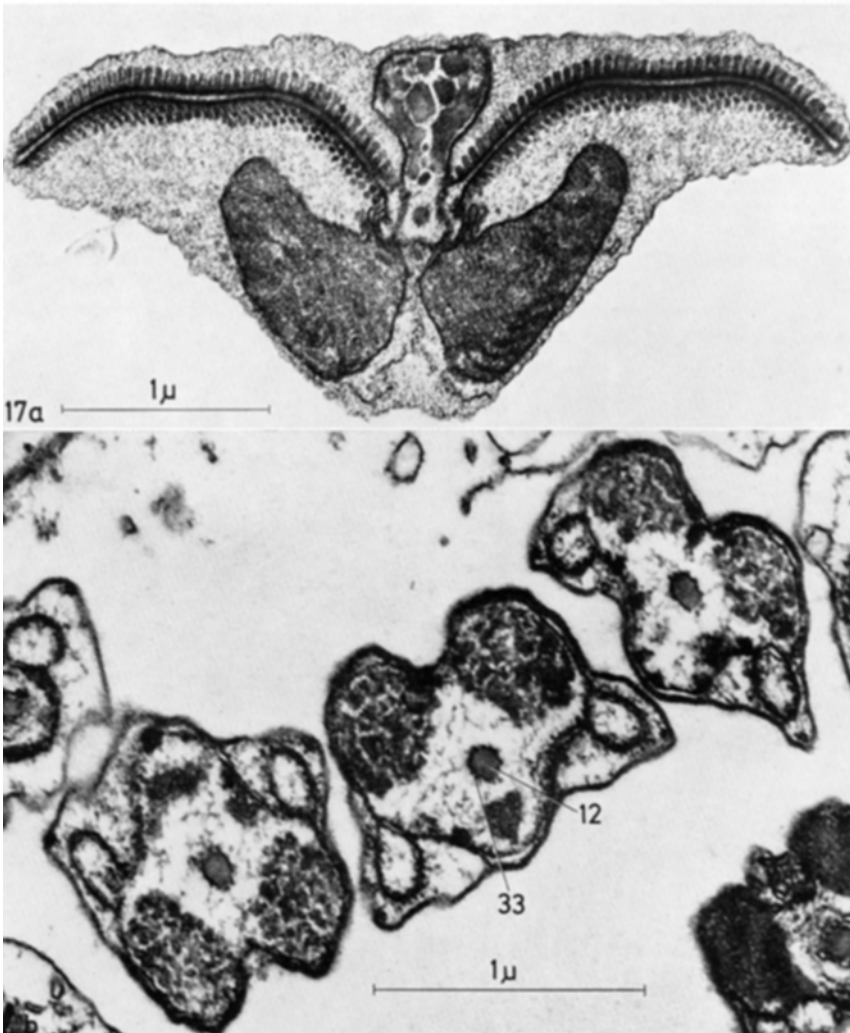


Abb. 17. a Querschnitt durch den „Körper“ einer schlauchförmigen Spermatide aus der Kondensationsphase. Glutaraldehyd-Fixierung. Vergr. 28 000fach. b Querschnitt durch 3 „Fäden“ schlauchförmiger Spermatiden aus der Kondensationsphase. Der Achsenstab (12) ist nicht mehr von einer Doppelmembran umhüllt. An seiner Oberfläche wird eine schmale dichte Rindenzone (33) sichtbar. Vergr. 36 000fach

Jene als Tubuli vermuteten Elemente, die im lichten Raum der Flügelstrukturen den Lamellen anliegen, werden nicht abgebaut. Aus unveröffentlichten Untersuchungen der Spermatiden im Vas deferens wissen wir, daß diese Elemente auch in der Kondensierungsphase erhalten bleiben, was uns veranlaßt, anzunehmen, daß sie auch im fertigen Spermium vorhanden sind. Gleichgültig, ob sie sich wirklich als Tubuli erweisen oder nicht, kann ihre Funktion nur im Rahmen der Funktion der Flügelstrukturen gesehen werden.

V. Akrosom

Im allgemeinen sind Spermatozoen durch den Besitz eines Akrosoms¹, einer für Samenzellen spezifischen und zum Teil sehr verschieden gestalteten Struktur, ausgezeichnet, deren Aufgabe in der Bereitstellung bestimmter Substanzen besteht, die bei der Besamung der Eizelle wirksam werden.

Nur bei wenigen Arten, wie z. B. der Schildlaus *Parlatoria oleae* (ROBISON, 1966) und dem Nematoden *Nippostrongylus brasiliensis* (JAMUAR, 1966) fehlt ein Akrosom. Auch bei den Turbellariengattungen *Dugesia* und *Bdelloura* (SILVEIRA u. PORTER, 1964) sowie einer Reihe von Polycladiden (HENDELBERG, 1965) wurde kein Akrosom gefunden. Bei den Entoprocta, Stelmatopoda und Ascidiacea, sowie *Hydra vulgaris* und *Unio pictorum*, bei denen ebenfalls kein Akrosom nachgewiesen werden konnte, sind wahrscheinlich andere Strukturen einem Akrosom gleichzusetzen (FRANZÉN, 1956).

In den Spermatiden von *Notodromas monacha* wurde bisher nichts beobachtet, was auf die Bildung eines Akrosoms deutet. Nach LOWNDES (1935) bewegt sich das reife Spermium mit dem „Faden“ voraus. Somit wird wahrscheinlich bei der Besamung das Spermium mit dem freien Fadenende auf die Eizelle treffen. Demnach wäre ein Akrosom vornehmlich im Bereich des freien Fadenendes zu erwarten. Künftige Untersuchungen werden hierüber Aufschluß geben.

VI. Schlußbetrachtung

Auf Grund der Tatsache, daß die Flügelstrukturen u. a. aus tubulären Elementen bestehen und sehr eng mit den Nebenkern-Derivaten, den Energielieferanten, verbunden sind, daß darüber hinaus nach den Beobachtungen von LOWNDES (1935) die Bewegung ausschließlich auf den dicken Teil des Spermium beschränkt ist, und außerdem keine andere in der Spermatide vorhandene Struktur in Beziehung zur Bewegung gesetzt werden kann, müssen wir diese Flügelstrukturen als das für die Motilität der Spermien verantwortliche Organell ansehen. Das Fehlen eines Flagellum, das an die Existenz des 9 + 2-Musters oder eines Derivates gebunden ist, könnte durch das Fehlen eines Centriols (ZISSLER, 1969) zu erklären sein. Unter Umständen liegt sogar hierin der Schlüssel zum gesamten außergewöhnlichen Charakter des Ostracodenspermium.

Obleich der Verlauf der Spermiohistogenese im Vas deferens noch nicht aufgeklärt ist und auch die hier gegebene Darstellung nur als Übersicht der Entwicklung im Hoden zu werten ist — vieles muß noch im Detail untersucht und diskutiert werden —, läßt sich bereits sagen, daß während der Spermatogenese des Süßwasser-Ostracoden *Notodromas monacha* ein im Tierreich bisher nicht nachgewiesener Bewegungsapparat ausgebildet wird. Hierdurch wird die Reihe der für die Bewegung der Spermatozoen verantwortlichen außergewöhnlichen Strukturmuster, wie sie vom alloeocoelen Plattwurm *Plagiostomum* (CHRISTENSEN, 1961), von den Insekten *Sciara coprophila* (PHILLIPS, 1966 b; MAKIELSKI, 1966) und *Parlatoria oleae* (ROBISON, 1966) und den Zecken *Ornithodoros moubata* (ROTHSCHILD, 1961; BREUCKER und HORSTMANN, 1968) und *Amblyomma dissimili* (REGGER, 1961, 1962, 1963) bekannt sind, um ein weiteres extremes Beispiel vermehrt.

Zusatz bei der Korrektur: Nach Abschluß des Manuskriptes wurden mir noch zwei Arbeiten bekannt (TÉTART, 1967; GUPTA, 1968), die sich im wesentlichen mit dem fertigen Spermium

1. Zwei Akrosome sind in den Spermatozoen der Orthopteren *Hemideina thoracica* und *Pachyrhamma fascifer* gefunden worden (GATENBY, 1962).

der Süßwasser-Ostracoden befassen. Sie bestätigen die Tatsache, daß es sich bei diesen Spermien um aflagellate Formen handelt, für deren Motilität jenes als Flügelstruktur bezeichnete Organell verantwortlich ist. Eine Diskussion der Detailergebnisse von TÉTART (1967) und GUPTA (1968) muß einer späteren Veröffentlichung vorbehalten bleiben.

Literatur

- ANDERSON, W. A., A. WEISSMAN, and R. A. ELLIS: A comparative study of microtubules in some vertebrate and invertebrate cells. *Z. Zellforsch.* **71**, 1—13 (1966).
- — — Cytodifferentiation during spermiogenesis in *Lumbricus terrestris*. *J. Cell Biol.* **32**, 11—26 (1967).
- ANDRÉ, J.: Some aspects of specialization in sperm. In: General physiology of cell specialization, chapt. 7, p. 91—115. New York: McGraw-Hill Book Co. 1963.
- BAWA, S. R.: Electron microscope study of spermiogenesis in a fire-brat insect, *Thermobia domestica* (Pack). I. Mature spermatozoon. *J. Cell Biol.* **23**, 431—446 (1964).
- BONSDORFF, C.-H. v., and A. TELKKÄ: The spermatozoon flagella in *Diphyllobothrium latum* (Fish tapeworm). *Z. Zellforsch.* **66**, 643—648 (1965).
- BREUCKER, H., u. E. HORSTMANN: Die Spermatozoen der Zecke *Ornithodoros moubata* (MURR). *Z. Zellforsch.* **88**, 1—22 (1968).
- BRÖKELMANN, J.: Fine structure of germ cells and Sertoli cells during the cycle of the seminiferous epithelium in the rat. *Z. Zellforsch.* **59**, 820—850 (1963).
- CHRISTENSEN, A. K.: Fine structure of an unusual spermatozoon in the flatworm *Plagiosomum*. *Biol. Bull.* **121**, 416 (1961).
- DASS, C. M. S., and H. RIS: Submicroscopic organization of the nucleus during spermiogenesis in the grasshopper. *J. biophys. biochem. Cytol.* **4**, 129—131 (1958).
- FRANZÉN, Å.: On spermiogenesis, morphology of the spermatozoon, and biology of fertilization among invertebrates. *Zool. Bidr. Uppsala* **31**, 355—482 (1956).
- GALL, J. G., and L. B. BJORK: The spermatid nucleus in two species of grasshopper. *J. biophys. biochem. Cytol.* **4**, 479—484 (1958).
- GATENBY, J. B.: The cytoplasmic inclusions in the spermatogenesis of *Hemideina thoracica* (Orthoptera), by optical microscopy. *Trans. roy. Soc. N. Z. Zool.* **2**, 135—146 (1962).
- GIBBONS, I. R., and J. R. G. BRADFIELD: The fine structure of nuclei during sperm maturation in the locust. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 133—140 (1957).
- GRASSÉ, P. P., N. CARASSO, et P. FAVARD: Les ultrastructures cellulaires au cours de la spermiogénèse de l'escargot (*Helix pomatia* L.): évolution des chromosomes, du chondriome, de l'appareil de Golgi, etc. *Ann. Sci. nat. Zool.* **18**, 339—380 (1956).
- GUPTA, B. L.: Aspects of motility in the non-flagellate spermatozoa of freshwater ostracods. Aspects of Cell Motility (Cambridge University Press 1968), XXIIInd Symposium of The Society for Experimental Biology held at Oxford.
- HENDELBERG, J.: On different types of spermatozoa in Polycladida, Turbellaria. *Ark. Zool.* **18**, 267—304 (1965).
- HOPFU, V. K., and A. U. ARSTILA: Development of the acrosomic system of the spermatozoon in the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus*). *Z. Zellforsch.* **65**, 562—572 (1965).
- HORSTMANN, E.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Spermiohistogenese beim Menschen. *Z. Zellforsch.* **54**, 68—89 (1961).
- JAMUAR, M. P.: Studies of spermiogenesis in a nematode, *Nippostrongylus brasiliensis*. *J. Cell Biol.* **31**, 381—396 (1966).
- KAYE, G. I., G. D. PAPPAS, G. YASUZUMI, and H. YAMAMOTO: The distribution and form of the endoplasmic reticulum during spermatogenesis in the crayfish, *Cambaroides japonicus*. *Z. Zellforsch.* **53**, 159—171 (1966).
- KAYE, J. S.: Changes in the fine structure of nuclei during spermiogenesis. *J. Morph.* **103**, 311—321 (1958).
- KESSEL, R. G.: The association between microtubules and nuclei during spermiogenesis in the dragonfly. *J. Ultrastruct. Res.* **16**, 293—304 (1966).
- An electron microscope study of spermiogenesis in the grasshopper with particular reference to the development of microtubular systems during differentiation. *J. Ultrastruct. Res.* **18**, 677—694 (1967).

- LOWNDES, A. G.: The sperms of fresh-water ostracods. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **1**, 35—48 (1935).
- LUMSDEN, R. D.: Microtubules in the peripheral cytoplasm of cestode spermatozoa. *J. Parasit.* **51**, 929—931 (1965).
- MAILLET, P.-L., et J. GOURANTON: Sur l'expulsion de l'acide ribonucléique nucléaire par les spermatides de *Philaenus spumarius* L. (Homoptera, Cercopidae). *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **261**, 1417—1419 (1965).
- MAKIELSKI, S. K.: The structure and maturation of the spermatozoa of *Sciara coprophila*. *J. Morph.* **118**, 11—41 (1966).
- MASER, M. D., and C. W. PHILPOTT: Marginal bands in nucleated erythrocytes. *Anat. Rec.* **150**, 365—381 (1964).
- MOSES, M. J.: Studies on nuclei using correlated cytochemical, light and electron microscope techniques. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, Suppl. 397—406 (1956).
- Spermiogenesis in the crayfish (*Procambarus clarkii*) II. Description of stages. *J. biophys. biochem. Cytol.* **10**, 301—333 (1961).
- PHILLIPS, D. M.: Observations on spermiogenesis in the fungus gnat *Sciara coprophila*. *J. Cell Biol.* **30**, 477—497 (1966a).
- Fine structure of *Sciara coprophila* sperm. *J. Cell Biol.* **30**, 499—517 (1966b).
- POCHON-MASSON, J.: Structure et fonctions des infrastructures cellulaires dénommées "microtubules". *Ann. Biol.* **6**, 361—390 (1967).
- PORTER, K. R.: Cytoplasmic microtubules and their functions. In: *Ciba Foundation Symposium on Principles of Biomolecular Organizations*, eds. G. E. W. WOLSTENHOLME and M. O'CONNOR, p. 308—345. London 1966.
- REBHUN, L. I.: Nuclear changes during spermiogenesis in a pulmonate snail. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 509—524 (1957).
- REGER, J. F.: The fine structure of spermatids from the tick, *Amblyomma dissimili*. *J. Ultrastruct. Res.* **5**, 584—599 (1961).
- A fine-structure study on spermiogenesis in the tick, *Amblyomma dissimili*, with special reference to the development of motile processes. *J. Ultrastruct. Res.* **7**, 550—565 (1962).
- Spermiogenesis in the tick, *Amblyomma dissimili*, as revealed by electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* **8**, 607—621 (1963).
- A comparative study on the fine structure of developing spermatozoa in the isopod, *Oniscus asellus*, and the amphipod, *Orchestoidea sp.* *Z. Zellforsch.* **75**, 579—590 (1966).
- A study on the fine structure of developing spermatozoa from the oligochaete, *Enchytraeus albidus*. *Z. Zellforsch.* **82**, 257—269 (1967).
- RIS, H.: Die Feinstruktur des Kernes während der Spermiogenese. 9. Colloquium Ges. physiol. Chemie, Mosbach/Baden, S. 1—30. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958.
- ROBISON, W. G.: Microtubules in relation to the motility of a sperm syncytium in an armored scale insect. *J. Cell Biol.* **29**, 251—266 (1966).
- ROTHSCHILD, F. R. S.: Structure and movements of tick spermatozoa (Arachnida, Acari). *Quart. J. micr. Sci.* **102**, 239—247 (1961).
- SABATINI, D. D., K. BENSCH, and R. J. BARNETT: Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell Biol.* **17**, 19—54 (1963).
- SATO, M., M. OH, and K. SAKODA: Electron microscopic study of spermatogenesis in the lung fluke (*Paragonimus miyazakii*). *Z. Zellforsch.* **77**, 232—243 (1967).
- SCHIN, K. S.: Meiotische Prophase und Spermatidenreifung bei *Gryllus domesticus* mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomenstruktur. *Z. Zellforsch.* **65**, 481—513 (1965).
- SCHMALZ, J.: Zur Kenntnis der Spermatogenese der Ostracoden. *Arch. Zellforsch.* **8**, 407—441 (1912).
- SHAPIRO, J. E., B. R. HERSHENOV, and G. S. TULLOCH: The fine structure of *Haematoloechus* spermatozoan tail. *J. biophys. biochem. Cytol.* **9**, 211—217 (1961).
- SILVEIRA, M., and K. R. PORTER: The spermatozooids of flatworms and their microtubular systems. *Protoplasma* **59**, 240—265 (1964).
- SLAUTTERBACK, D. B.: Cytoplasmic microtubules. I. Hydra. *J. Cell Biol.* **18**, 367—388 (1963).
- TANDLER, B., and L. G. MORBER: Microtubular structures associated with the acrosome during spermiogenesis in the water-strider, *Gerris remigis* (Say). *J. Ultrastruct. Res.* **14**, 391—404 (1966).

- TÉTART, J.: Étude de l'ultrastructure des spermatides et des spermatozoïdes des ostracodes du genre *Candona*. C. R. Acad. Sci. (Paris) **265**, 419—422 (1967).
- WALKER, M., and H. C. MACGREGOR: Spermatogenesis and the structure of the mature sperm in *Nucella lapillus* (L.). J. Cell Sci. **3**, 95—104 (1968).
- WERNER, G.: Untersuchungen über die Spermiogenese beim Sandläufer, *Cicindela campestris* L. Z. Zellforsch. **66**, 255—275 (1965).
- Untersuchungen über die Spermiogenese bei einem Laufkäfer, *Carabus catenulatus* Scop., und der Skorpion-Wasserwanze, *Nepa rubra* L. Z. Zellforsch. **73**, 576—599 (1966).
- WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E.: Die Kontrastierung tierischer Zellen und Gewebe im Rahmen ihrer elektronenmikroskopischen Untersuchung an ultradünnen Schnitten. Naturwissenschaften **44**, 287—288 (1957).
- YASUZUMI, G.: Spermatogenesis in animals as revealed by electron microscopy. X. The fine structure and function of endoplasmic reticulum and of peculiar bodies appearing in atypical maturing spermatid and nutritive cells of *Cipangopaludina malleata* Reeve. Amer. J. Anat. **115**, 431—472 (1964).
- , and H. ISHIDA: Spermatogenesis in animals as revealed by electron microscopy. II. Submicroscopic structure of developing spermatid nuclei of grass-hopper. J. biophys. biochem. Cytol. **3**, 663—668 (1957).
- S. NAKANO u. W. MATSUZAKI: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Spermatogenese. XI. Über die Spermiogenese der atypischen Spermatiden von *Melania libertina* Gould. Z. Zellforsch. **57**, 495—511 (1962).
- , and H. TANAKA: Spermatogenesis in animals as revealed by electron microscopy. VI. Researches on the spermatozoon-dimorphism in a pond snail, *Cipangopaludina malleata*. J. biophys. biochem. Cytol. **4**, 621—632 (1958).
- ZISSLER, D.: Die Spermiohistogenese des Süßwasser-Ostracoden *Notodromas monacha* O. F. MÜLLER. I. Die ovalen und spindelförmigen Spermatiden. Z. Zellforsch. **96**, 87—105 (1969).

Dr. DIETER ZISSLER
I. Zoologisches Institut
der Justus Liebig-Universität
6300 Gießen, Stephanstr. 24