

Spermiogenese bei Lepidopteren

mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomen.

Von

Bruno Kernewitz.

Aus dem Zool. Institut der Universität Berlin.

Einleitung.

Die Entwicklung der Samenfäden von Schmetterlingen ist in den letzten drei Jahrzehnten Gegenstand zahlreicher und eingehender Untersuchungen gewesen, durch die der histologische Bau der verschiedenen Entwicklungsstadien bis in die feinsten Einzelheiten festgestellt wurde.

Doch blieben es immer nur wenige Arten oder Gruppen, die teils wegen ihres häufigen Auftretens, teils wegen ihrer wirtschaftlichen Bedeutung oder wegen ihrer Größe das besondere Interesse für sich in Anspruch nahmen. Dazu erstreckte sich die Untersuchung meist nur auf einzelne Gesichtspunkte oder Stadien. Es fehlt bisher eine Darstellung, die auf breiterer Grundlage diese einzelnen Gesichtspunkte in einer zusammenfassenden Betrachtung vereinigt.

Diese Lücke auszufüllen, bemüht sich die vorliegende Arbeit, indem sie aber auch vor allem die noch unbeantwortet gebliebenen Fragen zu klären und zu lösen sucht. So glaubt Verfasser vor allem die Bedeutung des viel umstrittenen Mitochondrienkörpers wie auch die Verbreitung und Bedeutung der „apyrenen“ Spermien festgestellt zu haben. Da sich ferner in den letzten Jahren die Spermio- und Oogenese in beträchtlichem Maße zu einem Studium der Chromatinverhältnisse zugespitzt hat, sodaß manche der letzten Arbeiten über dieses Thema die beiden erstgenannten Gesichtspunkte fast ganz vernachlässigt haben, wird auch auf diese brennendste und wichtigste Frage besonders ausführlich eingegangen werden.

Bevor ich nun in medias res gehe, sei es mir vergönnt, Herrn Geheimrat F. E. Schulze für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie mannigfache wertvolle Anregung und Unterstützung meinen aufrichtigsten Dank abzustatten. Auch danke ich Herrn Professor Dr. P. Deegener und Herrn Dr. P. Schulze für die häufige Unterstützung, die sie mir vor allem bei der Beschaffung des Materials zuteil werden ließen. Ferner gebührt mein Dank Herrn Abteilungsvorsteher Professor Dr. Schander, der mir während der Ferien die vorzüglichsten technischen Einrichtungen der Abteilung für Pflanzenkrankheiten des Kaiser Wilhelm-Instituts zu Bromberg in liebenswürdiger Weise zur Verfügung stellte.

Material und Methoden.

Dank der in Deutschland und Österreich-Ungarn in hoher Blüte stehenden Schmetterlingszucht war es mir möglich, eine ganze Reihe neuer Arten aus zum Teil neuen Familien den unter suchten hinzuzufügen, und zwar erstrecken sich meine Untersuchungen auf folgende Familien und Arten:

Familie der Papilioniden:

Papilio podalirius L.
Thais polyxena Schiff.

Familie der Pieriden:

Pieris brassicae L.
Aporia crataegi L.
Gonepteryx rhamni L.

Familie der Nymphaliden:

Vanessa io L.
Polygonia-c-album L.

Familie der Sphingiden:

Sphinx ligustri L.
Sphinx pinastri L.
Deilephila euphorbiae L.
Chaerocampa elpenor L.
Smerinthus populi L.
Smerinthus ocellatus L.
Dilina tiliae L.

Familie der Notodontiden:

Phalera bucephala L.
Dicranura vinula L.

Familie der Lasiocampiden:

Cosmotriche potatoria L.
Dendrolimus pini L.
Malacosoma castrense L.

Familie der Saturniden:

Saturnia pavonia L.
Antherea pernyi Guér.

Familie der Lymantriiden:

Lymantria monacha L.
Lymantria dispar L.
Lymantria japonica Motsch.
Stilpnotia salicis L.

Familie der Noctuiden:

Cucullia argentea Hufn.
Dianthoecia capsicola Hb.
Leucania impura Hb.
Agrotis spec.
Agrotis triangulum Hufn.

Familie der Arctiiden:

Arctia caja L.
Arctia hebe L.
Hipocrita jacobaea L.
Spilosoma mendicum Cl.

Familie der Endromiiden:

Endromis versicolor L.

Familie der Geometriden:

Ourapteryx sambucaria L.

Familie der Anthroceriden:

Anthrocera trifolii Esp.

Unterordnung der Microlepidopteren:

Ephestia kuehniella Zell.
Stenoptilia pneumonanthes
Schleich.

Es war zunächst mein Bestreben, die Zeitkomponente während des gesamten Larvenstadiums mehr als es bisher geschehen ist, zu berücksichtigen. Jedoch mußte ich bald darauf verzichten, da der Sommer 1913 durch seine Witterungsverhältnisse die Entwicklung der Freilandraupen stark beeinträchtigte, so daß die dazu nötigen größeren Mengen von Zuchtmaterial schwer zu erlangen waren. Ich überzeugte mich auch bald, daß das Alter der Raupen im allgemeinen keinen unbedingt zuverlässigen Rückschluß auf das Entwicklungsstadium erlaubt, da durch Unregelmäßigkeiten in der Nahrungsaufnahme der Gang der Entwicklung beträchtlich geändert werden kann. Besonders trifft dies für die künstlich überwinterten Raupen zu, die sich häufig schwer an die veränderte Nahrung gewöhnen. Einen Maßstab von größerer

Zuverlässigkeit bietet die Länge der Raupe dar, obgleich auch hierin Fehlerquellen liegen können. Selbst die Häutungen zeigen individuelle Schwankungen, so daß sie kein exaktes Zeitmaß abgeben. Eine nähere Beziehung zwischen Häutung und Entwicklungsstadium auch nur annähernd festzustellen, war mir wegen großer technischer Schwierigkeiten nicht möglich, eine solche erscheint mir aber auch ausgeschlossen, da es sich ergab, daß selbst der Eintritt der Verpuppung bei den einzelnen Arten mit verschiedenen Stadien der Spermienentwicklung zusammentrifft, wie weiter unten noch näher ausgeführt werden wird.

So wurde denn als Ersatz für den Zeitfaktor die Länge der Raupe in einigen Fällen festgestellt, und zwar nur in einigen Fällen, weil es sich bald herausstellte, daß der enorme Zeitaufwand, den eine exakte Bearbeitung verschiedener Larvenstadien erfordert, durchaus nicht durch die daraus sich ergebenden Tatsachen gerechtfertigt wird. Denn zunächst hat man bei kleinen und mittleren Raupen kein äußeres Unterscheidungsmerkmal des Geschlechts, so daß die vielen verarbeiteten ♀ Raupen einen außerordentlichen Zeitverlust bedingen. Das von Steche neuerdings gefundene Unterscheidungsmerkmal, daß nämlich „bei den pflanzenfressenden Raupen die ♀♀ eine andere, auf einer verschiedenen Zersetzung des Chlorophylls beruhende Färbung der Hämolymphe aufweisen, als die ♂♂“ versagt für diejenigen Raupen, deren Hämolymphe farblos ist, und versagte auch bei anderen (z. B. *Arctia caja*), wenn sie im Winter mit chlorophyllarmem Kohl gefüttert werden mußten, wobei das Blut bei beiden Geschlechtern blaßgelblich erschien. Erst bei älteren Raupen, bei denen ein Herauspräparieren der Hoden möglich war, bestand diese Schwierigkeit nicht mehr, ebensowenig bei solchen Raupen, deren stark pigmentierte Hodenhülle durch die farblose Epidermis hindurch sichtbar ist.

Die Schwierigkeiten hätten ja überwunden werden müssen, wenn im Laufe der Larvenperiode an bestimmten Punkten neue Entwicklungsstadien eingetreten wären. Das ist aber nur insofern der Fall als schon beispielsweise bei einem 12 mm langen *Arctia caja*-Räupchen das Spiremstadium und schon vereinzelt weitere Wachstumsstadien ausgebildet sind und dann im ganzen Verlauf der Larvenperiode nur Wachstumsstadien gebildet werden, bis dann erst gegen Ende der Larvenperiode die in jeder Hinsicht am meisten interessierenden Reifeteilungen und Spermatidenbildungen eintreten, neben denen auch noch die früheren Stadien meist in geschlossener Reihenfolge vorhanden sind. Aber auch noch im Hoden der jüngeren Puppe sind bei dieser Art vereinzelt Reifeteilungen anzutreffen. Jedoch darf diese Tatsache nicht ohne weiteres auf andere Arten übertragen werden, da, wie gesagt, eine allgemeingültige Beziehung zwischen Eintritt des Puppenstadiums und etwa dem Eintritt der Reifeteilungen nicht nachgewiesen werden konnte. So vermißte ich z. B. bei *Sphinx ligustri* und *Deilephila euphorbiae* noch wenige Wochen nach der Ver-

puppung fast vollständig das Vorhandensein von ersten Reifeteilungen und späteren Stadien, während ich bei spinnreifen Raupen von *Ephestia kuchniella*, deren Lebenskreislauf sich in 60—70 Tagen vollzieht, nur noch ganz vereinzelte Reifeteilungen vorfand neben der Fülle ausgebildeter Spermienbündel. Dieses Fehlen einer Beziehung zwischen den genannten Faktoren gibt kaum einen neuen Aufschluß, erscheint vielmehr selbstverständlich; denn, da als Haupttendenz des Organismus die Erlangung der Geschlechtsreife zu betrachten ist, so werden die Etappen der somatischen Entwicklung, die Häutungen und die Verpuppung, die doch nur indirekten Zusammenhang mit der Haupttendenz haben, ohne Einfluß auf dieselbe bleiben. Je längere Zeit die Gesamtentwicklung z. B. der überwinternden Sphingiden in Anspruch nimmt, desto später werden die letzten Stadien eintreten. Wenn aber, wie bei *Ephestia kuchniella*, die Gesamtentwicklung sich verhältnismäßig sehr schnell vollzieht, werden die Keimzellen bedeutend früher in die letzten Stadien eintreten müssen, um noch die zur völligen Ausbildung nötige Zeit zur Verfügung zu haben. Die beiden hier angeführten Fälle stellen jedoch zwei Extreme dar, im allgemeinen sind bei Arten mit mittellanger Puppenruhe die Zeiten kurz vor der Verpuppung und bald nach der Verpuppung diejenigen, die für das Studium der Spermio-genese am meisten in Betracht kommen.

Die angegebenen Längen beziehen sich auf die beim Kriechen gestreckte Raupe. Die Messung wurde so vorgenommen, daß auf der Unterlage in der Richtung des Kriechens ein Strich markiert wurde, und in dem Augenblick, wo die Raupe mit der Stirn den Strich erreicht hatte, die Stellung des hinteren Körperendes durch einen anderen Strich fixiert wurde. Dadurch erreichte ich ein mittleres Längenmaß, das der Fehler entbehrt, die bei den verschiedenen Abtötungsmethoden infolge starker Zusammenziehung oder Streckung unterlaufen müßten.

Als Fixierungsmittel wurde neben Carnoy's Gemisch und Sublimat-Eisessig besonders das starke Flemming'sche Gemisch sowie Zenkers Gemisch verwendet. Letzteres wurde mit besonderer Vorliebe gebraucht, da während der 2—4 Stunden langen Einwirkung auch die plasmatischen Strukturen gut konserviert wurden, und da es nach gutem Auswaschen auch die Anwendung von Ehrlich-Biondis Dreifarbengemisch zuläßt. Carnoy's Gemisch lieferte mir die am wenigsten befriedigenden Resultate, vor allem wegen der Schrumpfung, die schon bei 2 Minuten während der Einwirkung eintrat. Sublimat-Eisessig wurde für Ausstrichpräparate verwendet, wobei es wegen der leicht sich ablösenden Objekte auf ein schnell fixierendes Mittel ankommt. Die Einbettung geschah meist in Paraffin von der Schmelztemperatur 56°. Die angefertigten Schnitte waren 3—5 μ dick.

Zur Färbung verwendete ich fast ausschließlich Eisenhämatoxylin nach Haidenhain und daneben Ehrlich-Biondis Dreifarbengemisch.

Es folgt nun die Betrachtung des Entwicklungsverlaufs bei den einzelnen Arten, nach Familien geordnet, und zwar beginne ich ungewöhnlicherweise mit der Familie der Arctiiden, da mir vier Vertreter dieser Familie zur Verfügung standen und ich bei *A. caja* den Entwicklungsverlauf während des Larven-Stadiums in kürzeren Zwischenräumen als bei den anderen Arten verfolgen konnte.

Spezieller Teil.

Familie: **Arctiidae.**

1. *Arctia caja* L.

Die jüngste untersuchte Hodenanlage befand sich in einem Räumchen vom 1. Tage nach dem Schlüpfen. Der Hoden bildet noch einen länglichen Schlauch, der die Hüllenmembran darstellt und in dessen Plasmahalt große Zellkerne mit einem Nukleolus und einigen Chromatinkörnern ziemlich unregelmäßig gelagert sind; jedoch lassen sich in dieser Unregelmäßigkeit 4 Zellgruppen unterscheiden, aus denen die 4 Follikel hervorgehen. Die beginnende Absonderung in Follikel erscheint durch Querreihen ganz kleiner Zellkerne eben erst angedeutet.

Das nächstälteste Stadium bot ein 11 Tage altes Räumchen. Die Follikel, die im Sagittalschnitt mehr oder minder kreisrund erscheinen, sind angefüllt mit einem äußeren Ring von ruhenden Spermiogomen, die neben 1 oder 2 bis 3 Nukleolen noch einige Chromatinkörnchen aufweisen. Im Innern scheinen größere Zellkerne zu liegen; bei näherer Betrachtung lassen sich jedoch diese größeren Kerne als mehr median durchgeschnitten deuten, indem das Messer sie als die am weitesten vorragenden Zellen einer Kugelkalotte in einem weiteren Querschnitt traf als die Randzellen (Fig. 1a). Zuweilen werden auch oberflächlich gelegene Teilungsfiguren angetroffen. Der Ring der Randzellen besteht aus 9—12 Zellen. Eine Differenzierung der Apikalzelle ist noch nicht wahrzunehmen.

[Bei dieser Gelegenheit sei zwischendurch bemerkt, daß, soweit ein Leitz-Mikroskop benutzt wurde, die Tubuslänge stets 160 mm betrug, bei dem Mikroskop von Winkel eine solche von 150 mm. Sämtliche Zeichnungen wurden mit Abbe's Zeichenprisma stets etwa 2 mm unter Objektischhöhe entworfen.]

Erst das nächstälteste Räumchen, das zwar schon 84 Tage alt war, aber noch nicht die Länge von ganz 7 mm erreicht hatte,

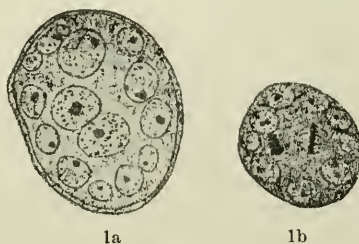


Fig. 1.

a) Sagittalschnitt durch ein mittleres Hodenfollikel eines 11 Tage alten Räumchens von *Arctia caja*.
b) ein solcher mehr oberflächlich geführter durch ein Außenfollikel desselben Räumchen. Vergr. 1:700.

was vielleicht damit zusammenhängt, daß es, sich zum Überwintern anschickend, keine Nahrung zu sich nehmen wollte, weist die Nährzelle auf. Sie ist von einem umfangreichen Sarc umgeben und liegt innerhalb zweier konzentrischer Ringe von Spermiogonien, an die sich dorsalwärts ein die beiden inneren Ringe nicht mehr voll umschließender Halbring von Spermiogonien angelagert hat. In den beiderseitigen Außenfollikeln nimmt jedoch die Apikalzelle nicht die zentrale Lage ein, sondern eine mehr seitwärtige, den beiden Enden zugewandte.

Bei der weiteren Entwicklung geht nun die konzentrische Anordnung auch in den inneren Follikeln verloren, indem die Neubildung von Spermiogonien nur noch von dem neuangelegten Halbringe aus durch fortwährende Teilung nach der Dorsalseite zu fortschreitet. Das nächstälteste Räumchen hatte eine Länge von 12 mm. Es hat bereits eine lebhafte Bildung von Spermiocysten eingesetzt. Aus dem Teilungsprodukt des Halbringes sind zunächst Zellenpaare entstanden, die eng aneinander gelagert geblieben sind, aus diesen dann Vierergruppen, die sich schon mit gemeinsamer Membran umgeben haben, und daraus haben sich dann die mehrzelligen Spermiocysten aufgeteilt. Nach Beendigung dieser blastulaartigen Gruppenbildung erfolgt in den Kernen der nunmehr Spermiocyten genannten Zellen die Ausbildung von Chromatinschleifen, die wirr verschlungen an der dem Cystenmittelpunkt zugekehrten Region des Kerns zusammengedrängt gelagert sind, ein Zustand, der als Bukettstadium bezeichnet wird. Schon das Chromatin der kleineren Zellgruppen zeigt gegenüber den Spermiogonien eine Zunahme der Färbbarkeit. Wie in anderen Fällen deutlicher zu verfolgen ist, geht augenscheinlich die Bildung der Chromatinschleifen in der Weise vor sich, daß unter Vermehrung des Chromatinbestandes die vorher ganz zerstreuten Chromatinkörnchen sich auf feinen Fäden in Reihen anordnen und in gewisser Weise verschmelzen, so daß Schleifen und breitere Fäden entstehen, die sich in der Nähe des Nukleolus zu einem buketartigen Gebilde vereinigen. Welche Bewandnis es dabei mit der einseitigen Lagerung hat, ist nicht ersichtlich. Der Eintritt dieser Veränderungen im Kern ist gleichzeitig der Beginn einer starken Größenzunahme des Kerns, der Beginn des Wachstumsstadiums. Es folgt dann eine allmähliche Lockerung des Knäuels und schließlich sieht man eine große Anzahl von meist einzeln erscheinenden kürzeren Chromatinfäden über den Kern verteilt, die zunächst eine nur mäßige Krümmung aufweisen, jedoch immer mehr sich bis zur Hakenform zusammenbiegen. Dieses ist das älteste hier vorhandene Entwicklungsstadium. Die Färbbarkeit hat sich bei den zur Hervorhebung des Knäuels von Chromatinschleifen stark differenzierten Präparaten in diesen ältesten Kernen sehr verringert, so daß die in etwas älteren Hoden auftretenden Vorgänge im Kern bei geeigneter schwächerer Differentiation und erst bei besonders geeigneten Arten behandelt werden können.

In der nächstältesten untersuchten Raupe, die schon eine Größe von 22 mm erreicht hatte, findet man neben einer größeren Menge von Spiremstadien jüngere und ältere Wachstumsstadien, die durch die Größe der Cysten und die Lockerung der einzelnen Spermiocyten von einander gekennzeichnet sind. Ferner gewahrt man ein Abrücken des Kerns von der Basis der Zelle nach dem inneren Rande der Zelle zu. Auch die von Meves in diesem Stadium entdeckten 2 Paar fadenförmigen Plasmaauswüchse, die die Anlage des Schwanzfadens darstellen, sind zu bemerken.

Eine 28 mm lange Raupe läßt in dem Plasma der Apikalzelle die von den Autoren unterschiedene lockerere Struktur der Randregion erkennen. Auf die Spermiogonienregion folgt unmittelbar eine Zone junger Spermiocysten, meist Vierergruppen, deren Chromatin sich von der Kernwand losgelöst hat und einen frei in der Mitte liegenden, den Nukleolus umgebenden feinkörnigen Ballen bildet (Taf. Fig. 1d).

Dieselbe Erscheinung ist auch nicht selten in der Region des weitfortgeschrittenen Wachstums zu bemerken. Diese sonderbare Verklumpung des Chromatins kann kaum anders als wie als Degenerationserscheinung gedeutet werden. Da sie in diesen älteren Hoden schon in den jüngsten Spermiocyten auftritt, ist anzunehmen, daß nunmehr die Neubildung von Spermiocyten aufgehört hat und diese gehemmte Entwicklung, die wohl auf ein allmählich eingetretenes Versiegen des Nahrungszuflusses von der Apikalzelle her zurückzuführen ist, sich in dieser anomalen Chromatinverklumpung geltend macht. Vielleicht darf man diese Erscheinung auch als einen mißlungenen Versuch zur Bildung eines Bukettstadiums ansehen. In der älteren Wachstumszone erscheint sie dagegen als eine Zersplitterung des Spirems. Schließlich vermag ich die Möglichkeit nicht ganz von der Hand zu weisen, daß diese Bildung ein durch das Fixierungsmittel hervorgerufenes Artefakt darstellt. Jedenfalls tritt sie sowohl bei Flemming'scher als auch bei Zenker'scher Fixation auf.

Bei einer 30 mm langen Raupe finden wir dann schon zahlreiche Reifeteilungen, auch junge Spermatiden sind schon vorhanden. Die weitere Umbildung der gekrümmten Chromatinfäden war nicht lückenlos zu verfolgen. Erst die Prophase der 1. Reifeteilung fand sich deutlich ausgeprägt (Taf. III, Fig. 18). Jedoch trage ich kein Bedenken, die bei anderen Arten beobachteten Vorgänge auf *A. caja* zu übertragen. Schon vor der Krümmung des Spirems kann man auch bei dieser Art eine Knotenbildung durch stärkere Anhäufung oder Kontraktion von Chromatin an einzelnen Stellen der Fäden wahrnehmen (Taf. I, Fig. 1a). Bei den hakenartigen Gebilden scheinen oft beide Schenkel je 2 Knoten gebildet zu haben, wie bei später zu besprechenden Arten sich deutlicher zeigt. Sodann werden auch hier beide Schenkel sich einander nähern, bis sie eine parallele Lage einnehmen. An der Umbiegungsstelle wird nur eine feine Verbindung erhalten bleiben

und die freien Enden werden vielleicht eine solche herstellen, gleichzeitig werden sich die beiden Schenkel stark kontrahieren. Jedenfalls sehen wir in der Prophase der 1. Reifeteilung über den Kern hin zerstreut eine größere Anzahl der sogenannten „Tetraden“, die nur selten zerrissen sind (Taf. III, Fig. 18). Ihre während der Prophase noch flachgedrückte Form wird augenscheinlich durch die Spindelfasern in eine länglichere Form gereckt, wie es Taf. I, Figur 5a zeigt.

Die Kernspindeln und die Chromosomen der 2. Reifeteilung sind, wie in allen Fällen, bedeutend kleiner als die der 1. Reifeteilung. Während ferner in den Kernspindeln der 1. Reifeteilung fast stets eine ziemlich vollständige Durchschnürung der Chromosomen beobachtet wird, ist diese bei denen der 2. Reifeteilung eben nur angedeutet. Die Zählung ergibt in beiden Reifeteilungen 31 Chromosomen. Es wurden 3 Äquatorialplatten der 2. Reife-

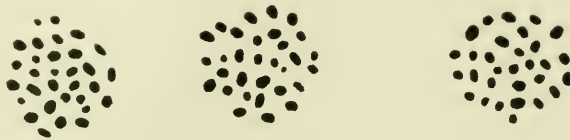


Fig. 2.

3 Äquatorialplatten der 2. Reifeteilung von *Arctia caja*. Vergr. 1:2700.

teilung möglichst genau gezeichnet (Fig. 2). Die Betrachtung ergibt, daß ein durch besondere Größe auffallendes Chromosom, wie es Seiler von *Phragmalobia fuliginosa* gezeichnet hat, nicht vorhanden ist. Ferner sieht man, daß eine Homologisierung bestimmter Chromosomen in den verschiedenen Äquatorialplatten so gut wie unmöglich ist. Es schwankt die Zahl und Lage der kleinsten Chromosomen beträchtlich, auch die Gestalt eines einzelnen Chromosoms ist in der anderen Platte kaum wiederzufinden. Der aus der 2. Reifeteilung hervorgehende Kern der Spermatide zeigt das Chromatin an der Kernmembran haftend, während ein größerer Chromatinkörper, anscheinend der Nukleolus, frei suspendiert ist.

Von nun an wendet sich das Interesse hauptsächlich dem Mitochondrienkörper zu, der jedoch in einer gesonderten Darstellung behandelt werden soll, ferner zu den „apyrenen“ Spermien, denen ebenfalls ein besonderer Abschnitt eingeräumt werden wird. „Apyrene“ Spermien sind bei *A. caja* in geringerer Anzahl vorhanden.

2. *Arctia hebe* L.

Eine 28 mm lange Raupe dieser im Vergleich zu *A. caja* etwas kleineren Bärenart zeigte Spermiogonien mit 1, 2 oder 3 Chromatinkörpern, die nur als Teile des Nukleolus erscheinen. Das Bukett- und Spiremstadium ist bis auf wenige Reste überwunden und die

Spermioeyten des weiteren Wachstumsstadiums weisen ebenfalls 1 bis 3 Nukleolen auf. Wenn nur einer vorhanden ist, so kann man meist eine leichte Abschnürung in 2 oder 3 Teile wahrnehmen und ebenso weist bei Vorhandensein von 2 Kernkörpern der eine meist die annähernd doppelte Größe gegenüber dem anderen auf sowie ebenfalls die Tendenz zur Halbierung. Es gelang mir nicht, dieses verschiedene Verhalten als charakteristisch für bestimmte Spermioeyten festzustellen, daher muß es wohl als ein mehr oder minder unwichtiges angesehen werden. Bei *A. caja* trat in den von mir untersuchten Präparaten die Dreiteilung nicht so häufig auf als hier. Spermioeyten mit zusammengeballter Chromatinmasse konnten nicht beobachtet werden. Die Vorbereitung zur Tetradenbildung geht in der oben geschilderten Weise vor sich. Die 1. Reifeteilung zeigt 30—33 Chromosomen. Als Normalzahl sehe ich 31 oder 32 an, da es nicht selten vorkommt, daß einzelne Chromosomen erst später in die Äquatorialebene hinein- oder früher aus ihr herausrücken und andererseits eine Vermehrung durch verfrühte 2. Teilung möglich ist, wie schon Doncaster ('11) bei solchen seltenen Ausnahmefällen von Überzähligkeit eines Chromosoms vermutet. Textfigur 3a zeigt eine Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung mit 33 Chromosomen, Figur 3b eine solche mit 32 Chromosomen. Es ist nicht festzustellen, welches von den 32 Chromosomen das in der anderen Äquatorialplatte geteilte sein könnte. Die Chromosomen zeigen auch nicht entfernt solche Größenunterschiede wie sie Stevens und Seiler von insgesamt 3 Lepidopterenarten gezeichnet haben.

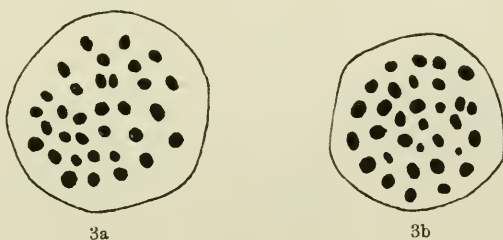


Fig. 3.

2 Äquatorialplatten der 1. Reifeteilung von *Arctia hebe*, a) mit 33 Chromosomen, b) mit 32 Chromosomen. Vergr. 1:2700.

Wie auch Federley ('13) gegenüber anderen Autoren an 3 *Pygaera*-Arten beobachtet hat, befinden sich die Zellen einer Cyste durchaus nicht immer in dem gleichen Stadium. So zeigt die halbschematisierte Textfigur 4 die eine Hälfte der Zellen in der Prophase zur 1. Reifeteilung, während die andere Hälfte noch bei weitem nicht soweit vorgeschritten ist. Allerdings ist dies eine seltene Erscheinung. Der übrige Entwicklungsverlauf weicht von demjenigen bei *A. caja* nicht ab. Ein Vorhandensein von „apy-

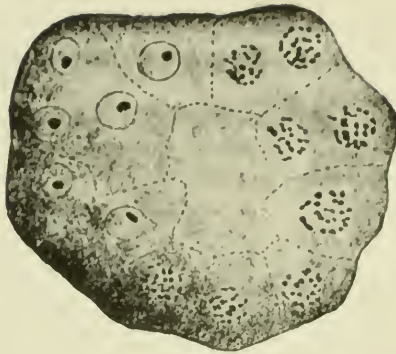


Fig. 4.
permiocyste v. *Arctia helice*, deren Spermiocyten sich in zweierlei Entwicklungsstadien befinden. Vergr. 1:680.

renen“ Spermien konnte auf diesem Entwicklungsstadium mit Sicherheit noch nicht festgestellt werden.

3. *Hipocrila jacobaea* L.

Der Hoden wurde einer jüngeren Puppe entnommen. Auf die Spermiogonienregion folgen nur in einzelnen Fällen Spermiocyten, deren Chromatin zusammengeballt ist. Das sich anschließende Spirmstadium nimmt noch einen beträchtlichen Raum des Follikels ein und zeigt gute Fadenbildungen. Es war hier be-

sonders gut möglich die Tetradenbildung auf die bei *A. caja* beschriebene Weise herzuleiten. Die Kernspindeln der 1. Reifeteilung zeigen wieder die bis auf einen schmalen Zwischenraum genäherten bivalenten Chromosomenpaare. Die Äquatorialplatte zeigt 31 Chromosomen von nicht beträchtlichen Größenunterschieden. Die weitere Entwicklung ist dieselbe wie bei *A. caja*. Auch „apyrene“ Spermien sind vorhanden.

4. *Spilosoma mendicum* Cl.

Der einer jüngeren Puppe entnommene Hoden zeigt die Entwicklung bis zur 2. Reifeteilung und beginnenden Spermatidenausbildung. Gegenüber den anderen Arctiden zeigt die Entwicklung keine nennenswerte Besonderheit. Die Spermiocyten mit zusammengeballter Chromatinmasse fehlen zwar, treten aber vielleicht erst bei späterer Reife ein. Die Chromosomenzahl der beiden Reifeteilungen beträgt ebenfalls 31 (Taf. I, Fig. 2 u. Textfig. 5a—b). Die Größenunterschiede sind fast noch geringer als in den bisher betrachteten Arten. Auch ist der Mitochondrienkörper deutlich in seiner Entwicklung zu verfolgen.

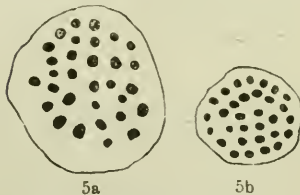


Fig. 5.
Spilosoma mendicum: Cl.
a). Äquatorialplatte d. 1. Reifeteilung. Vergr. a u. b 1:2700.
b) der 2. Reifeteilung.

Familie: Papilionidae.

5. *Papilio podalirius* L.

Es wurden nur Puppenstadien untersucht und zwar als jüngstes eine nur wenige Wochen alte Puppe, die Mitte September abgetötet wurde. Die Entwicklung ist noch nicht bis zum Eintritt der Reifeteilungen vorgeschritten.

Die nächstälteste Puppe wurde Anfang März getötet. Die Spermiogonien enthalten als Nukleolus einen oder mehrere Körper von ganz unregelmäßiger Gestalt, zum Teil eckig oder mit strahligen Ausläufern versehen, sodaß die Bezeichnung von Cook ('06) als „Netzknoten“ sehr anschaulich ist. Daneben befinden sich auf feinen Fäden gröbere und feinere Chromatinkörnchen verteilt. (Taf. I, Fig. 3.) Die Aufteilung der Spermiogonien in Vierergruppen ist noch gut zu verfolgen. Dagegen ist das Bukettstadium nicht mehr aufzufinden, statt dessen ist das außerordentlich häufige Auftreten von Spermiocysten mit zusammengeballter Chromatinmasse auffallend. (Taf. I, Fig. 6.) Die weiteren Stadien bis nach der vollendeten 2. Reifeteilung waren nur selten zu finden, so daß eine Zählung der reduzierten Chromosomen nicht mehr möglich war. Es wurde dafür versucht, die Zahl der Chromosomen einer Spermiogonienteilung zu bestimmen. Jedoch gelang bei der großen Zahl der kleinen, zum Teil sehr eng aneinander liegenden Gebilden nur eine ungefähre Feststellung von 54—58 Chromosomen. Erst die mehr oder minder reifen Spermatiden treten wieder häufig auf, und zwar bemerkt man ein ungewöhnlich zahlreiches Vorhandensein von „apyrenen“ Spermienbündeln vom Typus mit locker zerstreuten, nicht in Teilstücke zersplitterten Ballen von Kernchromatin. Vielleicht liegt hier ein Zusammenhang zwischen den zahlreichen degenerierenden Spermiocyten und den häufigen „apyrenen“ Spermienbündeln vor. Die Vermutung, daß auch die apyrenen Spermien Degenerationserscheinungen darstellen, erhält hier eine wesentliche Stütze. Ob Mangel an Nahrung oder das relativ seltene Vorkommen diesesalters hierbei mitsprechen, kann bei den geringen Anhaltspunkten nicht entschieden werden.

6. *Thais polyxena* Schiff.

Es wurde ein Hoden aus einer jüngeren Puppe untersucht. Er zeigt gegenüber der vorigen Art keine zusammengeballten Chromatinmassen, enthält aber auch nicht wenige „apyrene“ Spermien in gleichmäßiger Verteilung. Sonst konnte ich keine abweichenden Merkmale feststellen.

Familie: **Pieridae.**

7. *Aporia crataegi* L.

Der einer älteren Puppe entnommene Hoden zeigt die engen Follikel erfüllt mit „eupyrenen“ und zahlreichen „apyrenen“



Fig. 6.

Aporia crataegi. 5 Äquatorialplatten der 2. Reifeteilung. Winkel: 2 mm, Apochr. u. Okular 18. Vergr. 1: 2700.

Spermienbündeln. Es sind nur noch wenige Reifeteilungen anzutreffen, die entsprechend der Größe ihrer Äquatorialplatten als 2. Reifeteilungen gelten müssen, wenn man sie etwa mit denen von *A. caja* vergleicht. (Fig. 6.) Sie zeigen 25 Chromosomen und veranschaulichen wiederum die große Verschiedenheit in der Lagerung der einzelnen Chromosomen zueinander.

Zahlreicher finden sich noch die Tetradenbildungen. Die ganz überwiegende Anzahl der Spermiocysten befindet sich jedoch im Zustand des kontrahierten Chromatins. In Fällen, in denen diese Kontraktion nicht zu eng ist, erscheinen einzelne Chromosomen geradezu als verkümmerte Versuche der Zelle, Tetraden zu bilden. Sonst sind keine Abweichungen von dem gewöhnlichen Typus der Spermiogenese festzustellen.

8. *Pieris brassicae* L.

Eine wenige Wochen alte Puppe zeigte noch keine Reifeteilungen. Ein Hoden, der einer älteren Puppe Ende März entnommen wurde, wies neben einer beträchtlichen Anzahl von „eupyrenen“ Spermienbündeln nicht selten auch „apyrenen“ Spermienbündel auf. Und zwar ließ sich im großen und ganzen eine Sonderung in der Lage der beiden Spermienarten feststellen. Die „eupyrenen“ liegen in der Umgebung der Ausführungsgänge, während die „apyrenen“ mehr die seitlichen und hinteren Räume der Follikel ausfüllen. Daraus geht hervor, daß die „apyrenen“ Spermien die später entwickelten darstellen, denn das Wachstum schreitet mit nur geringen Unregelmäßigkeiten in der Richtung nach dem Ausführungsgange fort.

Daß Meves die „apyrenen“ Spermien bei *Pieris* nicht nachweisen konnte, scheint sich daraus zu erklären, daß er zu junge Stadien untersucht hat, in denen diese noch nicht zur Ausbildung gelangt waren. In einem noch älteren Hoden fand ich dann eine ganz überwiegende Menge von „apyrenen“ Bündeln. Da Reifeteilungen nicht mehr anzutreffen waren, konnte die Chromosomenzahl nicht mehr festgestellt werden.

In Übereinstimmung mit *A. crataegi* wurde in den älteren Cysten häufig das Chromatin als zusammengeballte Masse vorgefunden. Sonstige Eigentümlichkeiten waren nicht nachzuweisen.

9. *Gonepteryx rhamni* L.

Der einem Falter entnommene Hoden zeigte nun das Vorhandensein von „eupyrenen“ und zahlreichen „apyrenen“ Spermien.

10. *Colias myrmidone* Esp.

Der Hoden wurde einer älteren Puppe entnommen. Er weist zahlreiche „apyrene“ Spermien auf. 2 durchgezählte Äquatorialplatten der 2. Reifeteilung zeigten 30 und 31 Chromosomen, doch dürfte dieser Unterschied nur eine Ausnahme sein und nicht auf einen bei dieser Art durchgängigen Zahlenunterschied hinweisen. Sonst konnte nichts Bemerkenswertes festgestellt werden.

Familie: **Nymphalidae.**11. *Polygonia-c-album* L.

Der Hoden entstammt einer älteren Puppe. Als bemerkenswert erscheint nur das häufige Auftreten von „apyrenen“ Spermien. Die allein noch vorhandenen 2. Reifeteilungen weisen 31 Chromosomen von wenig verschiedener Größe auf.

12. *Vanessa io* L.

In einer Serie von etwa 50 Schnitten eines älteren Puppenstadiums wurden unter einer extrem zahlreichen Menge von „apyrenen“ Spermien nur sehr wenige „eupyrene“ Spermien gefunden. Die Spermiogonien zeigten sehr zersplitterte Nukleolen. Da diese Raupen längere Zeit gezüchtet wurden und nicht immer reichliche frische Nahrung erhalten konnten, trifft hier die Tatsache des Nahrungsmangels mit derjenigen des außerordentlich häufigen Auftretens der apyrenen Spermien gegenüber den verschwindend wenigen „eupyrenen“ Spermien zusammen.

Familie: **Sphingidae.**13. *Deilephila euphorbiae* L.

Als jüngstes Stadium gelangte ein 10 mm langes Räupchen zur Untersuchung.

Bemerkenswert ist die blastulaartige Aufspaltung der jüngsten Spermiogonien, eine Erscheinung, die bei *A. caja* nicht in voller Deutlichkeit zutage trat, jedoch hier wie auch bei *Sphinx ligustri* und den Embryonen von *Samia cecropia* u. a. besser zur Geltung kam. Die Tendenz der ♂ Geschlechtszellen zu dieser blastulaartigen Aufspaltung, wie sie uns später in den Spermiocysten in so starkem Maße entgegentritt, kommt also auf diesem jungen Stadium zum ersten Male zum Vorschein.

In dem Hoden eines 15 mm langen Räupchens hat sich von der kugeligen Spermiogoniengruppe eine zweite Spermiogonien-schicht proximalwärts abgeteilt, so daß nun der Follikel eine mehr ovale Gestalt anzunehmen beginnt. Die Apikalzelle ist schon mit einem beträchtlichen Plasmaleib umgeben. Ihre Bildung scheint durch Hineinwandern einer Spermiogonienzelle der ursprünglichen Blastula in deren Hohlraum geschehen zu sein. Jedenfalls stellt sie, wie schon La Valette St. Georges vermutete und ihm zustimmend Grünberg ('03) nachwies, eine Spermiogonie von veränderter Funktion dar. Die seltenen Fälle von scheinbarer amitotischer Teilung muß ich nach Grünberg ebenfalls für Ausnahmeerscheinungen bei beginnender Funktionslosigkeit ansehen.

Eine nur wenige Wochen alte Puppe zeigte, wie schon eingangs bemerkt, nur sehr vereinzelte Reifeteilungen. Die Anzahl der Chromosomen betrug 28 oder 29. Bei einer Mitte Februar getöteten Puppe wurden noch sehr wenige ausgebildete Spermienbündel

neben einer großen Anzahl von Spermiocysten vorgefunden, es fehlten noch gänzlich die „apyrenen“ Bündel. Es ist also hier sehr leicht verständlich, daß Meves, der auch bei dieser Art ein Vorhandensein von „apyrenen“ Spermien nicht feststellen konnte, ein zu junges Stadium verwendet hat. Erst in noch älteren Puppen wurden beide Arten von Spermien, die „apyrenen“ allerdings in geringerer Anzahl festgestellt. Zusammengeballtes Chromatin wurde nicht beobachtet. Im übrigen bietet die Entwicklung keine wesentlichen Unterschiede.

14. *Sphinx ligustri* L.

Von dieser zu unseren größten einheimischen Arten gehörigen Raupe untersuchte ich ältere Embryonalstadien. Diese zeigten besonders anschaulich die schon bei der vorigen Art gefundene blastulaartige Anordnung der Spermiogonien in den jüngsten Follikeln. (Taf. I, Fig. 9a u. b.) Auch noch nach dem Schlüpfen bleibt eine kernlose Plasmamasse erhalten.

Die jüngste Puppe war ebenfalls nur wenige Wochen alt. Es wurde überhaupt kaum eine einzige Cyste mit Reifeteilungen vorgefunden, jedenfalls keine mit zählbaren Äquatorialplatten. Die nächstälteste Puppe wurde Mitte März getötet. Der Nukleolus der Spermiogonien ist wiederum häufig in 2 oder 3 Teile getrennt. Das Bukettstadium ist gut ausgeprägt. Im Spiremstadium ließ sich eine Längsspaltung der Fäden nicht wahrnehmen. Deutlich tritt jedoch die Knotenbildung in den Fäden hervor, wie sie Taf. I, Figur 4 zeigt. Die Tetradenbildung verläuft wie sie oben beschrieben wurde. Ein Ringstadium konnte ebensowenig festgestellt werden wie rautenförmige Tetraden. Im Gegensatz zu Meves konnte ich auch bei dieser Art „apyrene“ Spermien nachweisen. Die Chromosomenzahl konnte nur annähernd auf 27–29 bestimmt werden.

15. *Smerinthus ocellatus* L.

Von dieser Schwärmerart wurde eine im Beginn der Verpuppung befindliche Raupe untersucht. Nach meinen an den beiden ersten Schwärmerarten gemachten Erfahrungen war ich erstaunt, in diesem Hoden schon häufigere Reifeteilungen vorzufinden. Die einzige, wenn auch etwas gezwungene Erklärung scheint mir darin zu liegen, daß nach Berge-Rebel diese Art bisweilen eine 2. Sommergeneration zu bilden imstande ist und daher in der 1. Generation die Geschlechtsprodukte schneller reifen müssen als es sonst bei der langen Winterruhe nötig ist. Die Chromosomenzahl beträgt 28 (Textfig. 7). An einer älteren Puppe konnte Mitte März auch das Vorhandensein zahlreicher „apyrener“ Spermien festgestellt werden.



Fig. 7.

Smerinthus ocellatus. a) 1. Reifeteilung
b) 2. Reifeteilung mit je 20 Chromosomen. 1: 2700.

16. *Chaerocampa elpenor* L.

Es wurden mittlere Puppenstadien untersucht. In den Spermiogonien zeigten sich die häufig geteilten Nukleolen mit Chromatinkörperchen besetzt (Taf. I, Fig. 8a u. b.) oder sie liegen im Kreuzungspunkt mehrerer Körnchenreihen, die von ihnen ausstrahlen scheinen. Im Bukettstadium (Taf. I, Fig. 8c u. d) liegt der Nukleolus meist in unmittelbarer Nähe der Chromatinschleifen. Eine Anlagerung von Chromatinsubstanz an bestimmte Stellen des Nukleolus, wie sie Dederer ('07) und Cook ('10) im Wachstumsstadium einiger Arten beschrieben haben, und darauf das Vorhandensein eines Paares von Idiochromosomen begründet haben, ist nicht wahrzunehmen. Bei Anwendung von Ehrlich-Biondi's Dreifarbengemisch erweist sich der Nukleolus, der übrigens im jüngeren Wachstumsstadium nur als ein geschlossener Körper auftritt, als acidophil, was nach C. Schneider auf den aktiven oder Funktionszustand hindeutet. Die weitere Entwicklung bietet nichts Bemerkenswertes. Die Reifeteilungen zeigen 29 Chromosomen von nicht ungewöhnlichen Größenunterschieden. (Textfig. 8.)

Es sind auch „apyrene“ Spermien mit zersplitterter Chromatinmasse vorhanden.

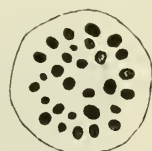


Fig. 8.
Chaerocampa elpenor. 1. Reifeteilung mit 29 Chromosomen.
Vergr. 1:2700

17. *Dilina tiliae* L.

Die mittleren Puppenstadien zeigten das bei den übrigen Schwärmern gefundene Bild. Die Chromosomenzahl beträgt 29, von denen sich nur in einem Falle das eine durch besondere Größe auszeichnete. Die „apyrenen“ Spermienbündel treten ziemlich häufig auf. Taf. I, Figur 7 zeigt die beginnende Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung.

18. *Sphinx pinastri* L.

Aus den Präparaten von älteren Puppen ließ sich an Bemerkenswertem nur noch das Vorhandensein ziemlich zahlreicher „apyrener“ Spermienbündel feststellen.

Familie: **Notodontidae.**

Die Angehörigen dieser Familie: *Phalera bucephala* L. u. *Dicranura vinula* L. wurden schon von Meves für seine klassischen Untersuchungen der V-förmigen Centrosome, der „eupyrenen“ und „apyrenen“ Spermien und des „Mitochondrienkörpers“ ausgewählt. Ferner hat Federley ('13) die 3 Arten *Pygaera curtula* L., *pigra* Hufn. und *anachoreta* F. besonders auf die Chromosomen hin untersucht. Sämtliche genannte Arten weisen „apyrene“ Spermien auf. Neu hinzufügen kann ich nur die reduzierte Chromo-

somenzahl von *Dicranura vinula*, die 21 beträgt (Textfig. 9a) und die volle Chromosomenzahl aus einer Spermiogonie von *Phalera bucephala*, die sich allerdings nur mit Wahrscheinlichkeit auf 60 feststellen ließ (Textfig. 9c).

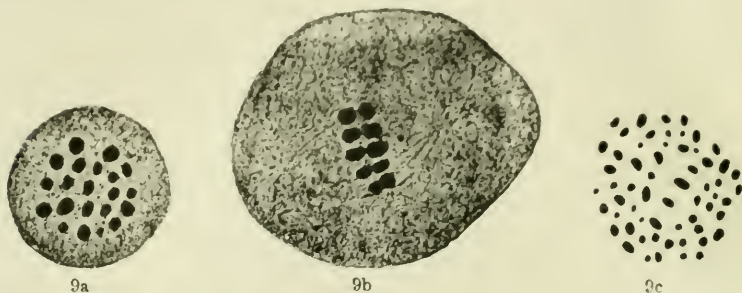


Fig. 9.

a) Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung, b) die Kernspindel derselben von *Dicranura vinula*, c) Äquatorialplatte einer Spermiogonienteilung von *Phalera bucephala*. Vergr. 1:2700.

Familie: **Lymantriidae.**

Bei folgenden 4 Arten: *Lymantria monacha* L., *L. dispar* L., *L. japonica* Motsch. und *Stilpnotia salicis* L. konnte an Bemerkenswertem nur das Vorhandensein zahlreicher „apyrener“ Spermien nachgewiesen werden (Taf. II, Fig. 13, Taf. III, Fig. 20a—b).

Familie: **Lasiocampidae.**

19. *Dendrolimus pini* L.

Diese Art bot mir die zum Verständnis der Vorgänge im Kern am besten geeigneten Bilder dar. Zunächst wurden etwa halb-erwachsene Raupen untersucht, in denen noch keine Reifeteilungen zu finden waren. Die Spermiogonien zeigen die bekannten typischen Verhältnisse. Besonders deutlich und typisch ausgeprägt ist dann das Bukettstadium (Taf. II, Fig. 15a u. b). An der Innenwand der Spermiozyten liegt ein wirres Knäuel von stark gefärbten Chromatinschleifen, von denen jedoch einige in das Innere des Kerns hineinragen. Bei weiter fortgeschrittenen Spermiozyten (Taf. II, Fig. 15b) sieht man das Knäuel sich immer mehr lockern, so daß schließlich die Chromatinschleifen sich durch den ganzen Kern hin verteilen. In einem weiteren Stadium ist dann das Spirem in einzelne Fäden aufgelöst, die zum Teil flach gebogen, zum Teil schon schärfer gekrümmt sind (Taf. II, Fig. 15c). Die Färbbarkeit hat etwas nachgelassen. In noch reiferen Kernen (Taf. II, Fig. 15d) erscheinen die Fäden schon teilweise verkürzt und verdickt, indem vielfach in der Mitte und an den Enden knotenartige Verdickungen sich bemerkbar machen; vereinzelt findet man auch schon Gruppen von 4 aneinander gelegten Knoten. Dieses Stadium leitet zur Bildung der „Ringtetraden“ über. In Taf. II,

Fig. 15 e, f) sind höchstens noch stark zusammengezogene Fäden vorhanden. Im übrigen bemerkt man Gruppen von je 2 kurzen parallelen Fadenteilen und als reifste Ausbildung dieselben zu Ringen zusammengeschlossen. Zuweilen verrät sich an der etwas rechteckigen Form und an stärker verdickten Enden die Herkunft dieser nur ein geringes Lumen einschließenden Ringe. Ihre Zahl kann häufig als nur wenig größer, in manchen Fällen jedoch als weitaus größer als die halbe reduzierte Chromosomenzahl ermittelt werden (Taf. II, Fig. 16a), letzteres dann, wenn mehr als die Hälfte des Spermiocytenkerns auf den betreffenden Schnitt gekommen ist. Die Kontraktion geht nun in nur wenigen Fällen soweit, daß eine Abschnürung der beiden Knotenpaare zu den früher kennengelernten Doppelchromosomen sich vollzieht. Meist bleibt vielmehr die Ringform in etwas gestreckter Gestalt bis zur Ausbildung der Äquatorialplatte erhalten (Taf. II, Fig. 16b) und in der Metaphase lösen sich die seitlichen Verbindungen. Man bemerkt ferner, daß die Centrosomen auch schon als bivalente Körper vorhanden sind. Die unregelmäßige Lagerung der Tetraden in Taf. II, Fig. 16b veranschaulicht, wie die Verschiedenheit der Chromosomenzahlen und -querschnitte zustande kommen kann. Die beiden Reifeteilungen entstammen einer spinnreifen Raupe und zeigen je 30 Chromosomen von geringen Größenunterschieden (Textfig. 10a u. b). „Apyrene“ Spermien konnten auf diesem Entwicklungsstadium naturgemäß noch nicht festgestellt werden.

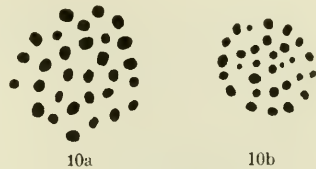


Fig. 10.
Dendrolimus pini. a) Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung.
 b) Der 2. Reifeteilung. Vergr. 1: 3000

20. *Cosmotriche potatoria* L.

Der Hoden wurde einer etwas weniger als 14 Tage alten Puppe entnommen. Die Follikel sind bis auf einen kleinen Rest von Spermiocyten mit Spermienbündeln erfüllt, von denen die apyrenen sehr in der Minderzahl vorkommen. Die Anzahl der Chromosomen der 1. Reifeteilung wurde, soweit es die wenig günstigen Bilder zuließen, auf 31 im Höchstfalle bestimmt. Sie zeichnen sich sämtlich durch besondere Größe aus. Der stärkere Chromatinhalt spricht sich auch in den dickeren und längeren Köpfen aus. Ein älterer Hoden wies eine größere Anzahl von „apyrenen“ Spermienbündeln auf. Die Ausbildung von typischen „Ringtetraden“ war kaum nachzuweisen.

21. *Malacosoma castrense* L.

Die etwa 8 Tage alte Puppe zeigte noch eine große Anzahl von Cysten in der Prophase, die ebenso wie *Dendrolimus pini* durch deutlich ausgebildete Ringtetraden ausgezeichnet waren. Die

Chromosomenzahl der 1. Reifeteilung betrug 31 von nicht besonders starken Größenunterschieden. Die apyrenen Spermien treten noch seltener auf; auch zusammengeballte Chromatinmassen sind in den Spermiozyten vorhanden.

Familie: **Endromididae.**

An einer älteren Puppe von *Endromis versicolor* L. war nur die Anwesenheit von „apyrenen“ Spermien in nicht unbeträchtlicher Anzahl gegenüber den „eupyrenen“ erwähnenswert.

Familie: **Saturnidae.**

22. *Antherea pernyi* Guér.

Von dieser ostasiatischen Saturnide, die die größte mir zur Verfügung stehende Lepidopterenart war, wurden zunächst reifere Embryonen untersucht. Die in einer Reihe liegenden Follikel sind noch kreisrund und lassen die übliche blastulaartige Anordnung der Spermiogonien erkennen.

Die sodann untersuchten älteren Puppen, deren Hoden sich als paarig erhalten, bieten das typische Schema des Entwicklungsverlaufs. Es wurden nur noch wenige Spermiozysten mit Äquatorial-



11a



11b

Fig. 11.

Antherea pernyi. a) 2. Reifeteilung mit 34, b) mit 33 Chromosomen. Vergr. 1:2700.

platten der 2. Reifeteilung gefunden. Die Zählung ergab in einem Falle (Textfig. 11a) 34 Chromosomen, in einem anderen Falle (Textfig. 11b) nur 33, die höchsten aller bei Lepidopteren bisher festgestellten Zahlen. Von den 33 Chromosomen zeigte das eine Einschnürung in der Mitte, so daß die Zahl 33 die normale sein dürfte, da das 34. wahrscheinlich nur durch Zersplitterung

dieses betreffenden hervorgegangen ist. Alle Bemühungen, Material von passendem Alter zu erlangen, um einwandfrei die Normalzahl zu ermitteln, waren leider vergebens. Die Reifeteilungen der zukünftigen „apyrenen“ Spermien zeigen häufig ein oder mehrere „nachhinkende“ Chromosomenpaare, jedoch von keiner ungewöhnlichen Größe. Die „apyrenen“ Spermien sind sehr zahlreich vorhanden. Der Mitochondrienkörper (Taf. II, Fig. 12a M.) ist auffallend klein, auch das Spitzenstück der ausgebildeten Spermien bleibt in seiner Länge gegenüber anderen Arten zurück.

23. *Saturnia pavonia* L.

Die Anfang September getötete Puppe hatte schon viele „eupyrene“ wie „apyrene“ Spermienbündel ausgebildet. Daneben waren in den Spermiozyten noch Reifeteilungen anzutreffen. Die

Zahl der Chromosomen in beiden Reifeteilungen beträgt 29 (Fig. 12). Stark ausgeprägte Größenunterschiede liegen nicht vor.

Familie: **Noctuidae.**

Es liegen bisher nur wenige und vereinzelte Bemerkungen vor von denen am meisten die von Meves interessiert, der bei *Mamestra brassicae* keinen Dimorphismus der Spermien feststellen konnte. Es wurden untersucht:

24. *Cucullia argentea* Hufn.

Der Hoden einer jüngeren Puppe enthielt noch keine Reifeteilungen, das Spiremstadium war deutlich ausgebildet (Taf. II, Fig. 11). Ein älterer Hoden war mit einer außerordentlichen großen Zahl von Spermienbündeln dicht erfüllt, unter denen kein einziges „apyrenes“ mit Sicherheit festgestellt werden konnte, allenfalls nur Andeutungen von solchen. Dasselbe gilt von *Dianthoecia capsicola* Hb.

Dagegen konnte ein Vorhandensein von „apyrenen“ Spermien, wenn auch nur in sehr geringer Anzahl bei *Agrotis triangulum* Hufn. und *Agrotis praecox* L. festgestellt werden. In den Spermiocyten von *A. triangulum* Hufn. trat die von Meves ('98) entdeckten fadenförmigen Centrosome besser als bei vielen anderen Arten hervor (Taf. II, Fig. 10). Die älteren Spermiocyten zeigten höchstens 2, niemals 3 Nukleolenteile. Die Reifeteilungen enthielten meist 29 Chromosomen. Bei *Leucania impura* Hb. wurden in den Reifeteilungen 31 Chromosomen gezählt.

Familie: **Geometridae.**

Aus dieser Familie hat Doncaster ('11) *Abraxas grossulariata* besonders auf den Chromosomenbestand hin untersucht, wobei er in beiden Reifeteilungen 28 Chromosomen feststellte. Ich untersuchte eine jüngere Puppe von

Ouraapteryx sambucaria L.

Die Spermiogonien zeigten eine auffallende Gleichmäßigkeit in der Größe der Chromatinkörner. Es war nur 1 Nukleolus von mehrfacher Zusammensetzung vorhanden. Bis auf die schon häufig angetroffene Verklumpung des Chromatins boten die Spermiocyten nichts Bemerkenswerthes. Die 1. Reifeteilung zeigte 31 Chromosomen (Textfig. 13). Besonders gut zu verfolgen war die Umbildung des Spermaticidkernes in den Spermienkopf wie aus Taf. III, Fig. 21a--b ersichtlich wird. Übereinstimmend mit *A. grossulariata* waren auch hier „apyrene“ Spermienbündel vorhanden.



12a



12b

Fig. 12.
Saturnia pavonia. Äquatorial-
platte der a) 1. Reifeteilung
u. b) 2. Reifeteilung. Vergr.
1:2700.

Familie: **Anthroceridae.**

Anthrocera trifolii Esp.

Sämtliche untersuchten Hoden aus älteren Puppen zeigten nur noch das Vorhandensein beider Spermienarten.



Fig. 13.
Ourapteryx
sambucaria.
Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung mit 31 Chromosomen.
Vergr. 1: 2700

Unterordnung der Microlepidoptera.

Es wurden nur 2 Vertreter untersucht.

1. *Ephestia kuehniella* Zell.

Wie schon oben erwähnt, boten die spinnreifen Rupchen nur noch sehr wenige Reifeteilungen dar. Die Zahl der Chromosomen betrug in beiden Reifeteilungen 29. Bemerkenswert erscheint die minimale Lange des Durchmessers der aquatorialplatte in der 2. Reifeteilung. Sie betragt mit etwa 2,7 μ nur $\frac{2}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ von der Lange des entsprechenden Durchmessers bei den meisten Macrolepidopteren und stellt die unterste Grenze innerhalb aller untersuchter Arten dar. Die einzelnen Entwicklungsstadien lassen keine Abweichungen von dem bekannten Typus erkennen. Als in die Augen fallend ist schlielich noch zu erwahnen, da die reifen Spermienbndel wellenartig hin- und hergewunden erscheinen, wie es Taf. III, Fig. 17, zeigen. Auch „apyrene“ Spermien sind nicht selten vorhanden.



14a



14b



14c

Fig. 14.

Ephestia kuehniella a) u. b) aquatorialplatte der 1. Reifeteilung, c) der 2. Reifeteilung. Vergr. 1:2700.

2. *Stenoptilia pneumonanthes* Schleich.

Die Reifeteilungen in einigen alteren Puppen waren schon vorber, so da ich nur das Vorhandensein von einigen „apyrenen“ Spermienbndeln als erwahnenswert angeben kann.

Allgemeiner Teil.

Die Chromosomen.

Zunachst wende ich mich der Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen eines Heterochromosoms zu. Die Losung dieser Frage hat von jeher bei Lepidopteren viele Schwierigkeiten bereitet und daher verschiedene Meinungen zutage gefordert.

Zuerst beschrieb Stevens ('06) bei *Eu Vanessa antiopa* und *Cacoccia cerasivorana* das Auftreten eines Paares von gleichen Idiochromosomen, das sich von der Synzesis ber die Synapsis, das Wachstumsstadium und die Prophase bis in die Spindel der

1. und 2. Reifeteilung verfolgen läßt. In der beigegebenen Abbildung eines Flachschnittes durch die Äquatorialplatte einer Reifeteilung fällt dieses Idiochromosom durch die zwei- bis dreifache Größe gegenüber dem nächstgroßen Chromosom auf. Dann suchte Dederer ('07) bei *Philosamia cynthia* einen Chromatinkörper, der an den Nukleolus (sie selbst spricht vom Plasmosom) in der Wachstumsperiode angelagert war und als doppelwertig betrachtet werden konnte, da er dem Ringstadium ähnelte, mit dem Idiochromosom von Stevens zu homologisieren. Jedoch verneinte sie einen auffallenden Größenunterschied eines einzigen Chromosoms in den Reifeteilungen. Auch Cook ('10) sucht bei einigen Saturniden einen durch seine starke Färbbarkeit bemerkenswerten bivalenten Körper der Spermiocytenkerne mit den eben erwähnten Angaben in Einklang zu bringen. Er ist „usually eccentrically placed, and is often seen dividing, so that it may appear as two separate bodies or as a dumb-bell“ (l. c. S. 303). Dieser Körper tritt aber nicht wie bei Dederer als eine Anlagerung an das Plasmosom auf, sondern nimmt nach den beigegebenen Abbildungen den ganzen Raum des Nukleolus ein. Jedoch schränkt sie im weiteren Verlauf der Darstellung den Gegensatz zu Dederer dahin ein, daß sie beim Herannahen der Prophase ein „clearer plasmosom and a darker chromatin part“ unterscheidet. Der weitere Entwicklungsgang stimmt dann im wesentlichen mit den Angaben von Dederer überein, besonders auch verneint sie einen beträchtlichen Größenunterschied. Schließlich gibt sie zu, es bestehe eine große Wahrscheinlichkeit, daß dies Idiochromosom schon von den frühesten Stadien her vorhanden gewesen ist und entweder zu dem „Netzknötchen“ der Spermiogonien Beziehungen hat oder den Rest der Synizesis darstellt. Jedenfalls genügen ihr die angegebenen Charakteristika, um diesen Chromatinkörper als Idiochromosom zu betrachten. Einen Unterschied in der Anzahl kann sie weder in der 1. noch in der 2. Reifeteilung wahrnehmen, und sie bestreitet das Vorhandensein eines „akzessorischen“ Chromosoms wie auch einen sichtbaren Dimorphismus. Mit letzterem meint sie augenscheinlich nur einen durch verschiedenen Chromatingehalt bedingten Geschlechtsdimorphismus und nicht den Unterschied zwischen „eupyrenen“ und „apyrenen“ Spermien, weil sie auf die früheren Entwicklungsstadien der letzteren gar nicht eingeht und auch in der Literaturangabe die betreffenden Arbeiten vermissen läßt.

Diese verschiedenen Ansichten möchte ich zunächst zu überbrücken suchen, ehe ich auf andere Autoren eingehe. Ich treffe dabei mit Federley ('13) zusammen, indem ich, unabhängig von ihm, auf Grund der Angaben von K. C. Schneider schon vor dem Bekanntwerden mit Federley's Arbeit die von Stevens, Dederer und Cook als Plasmosom und Idiochromosom bezeichneten Kernkörper einfach als Nukleolus betrachtete. Die an den Kernkörpern von den genannten Autoren gefundenen Veränderungen stellen

veränderte Funktionszustände des wichtigen und in den meisten Kernen enthaltenen Nukleolus dar. In Übereinstimmung mit F. konnte ich bisweilen bei geeigneter Differenzierung zwischen dem Nukleolus und den Chromatinfäden eine Abwechselung in der Färbbarkeit wahrnehmen. Der Färbbarkeit würde jedesmal ein Ruhestadium entsprechen. Daß der Nukleolus bestimmte Beziehungen zu den Veränderungen im Chromatinbestand hat, scheint mir auch daraus hervorzugehen, daß er im Bukettstadium fast stets in unmittelbarer Nähe der Chromatinsammlung gefunden wird. (Tafelfig. 8 c u. d, 15a u. b.) F. neigt der Ansicht zu, daß der Nukleolus seinen färbbaren Stoff an die Chromosomen abgibt, indem er als Speicher für die nutritiven Stoffe der Chromosomen dient. Diese Deutung klärt das von Cook beobachtete zeitlich verschiedene Verhalten des Kernkörpers auf, der nach den Abbildungen während des mittleren Wachstumsstadiums am größten und deutlichsten gegenüber dem nur schwach gefärbten Kerngerüst erscheint. Daß nicht selten in Spermiogonien wie Spermiocyten der Kernkörper in 2 oder 3 und noch mehr Teile zersplittert sich vorfindet, stimmt mit den Angaben von Schneider überein, der auch mehrere, manchmal viele Nukleolen kennt.

Könnte so das von Cook vertretene Vorhandensein eines Idiochromosoms als augenscheinlicher Irrtum nachgewiesen werden, der aus dem Bestreben entsprungen sein mag, bei dem Fehlen eines Zahlen- und Größenunterschiedes unter den Chromosomen die Lepidopteren doch in eines der vorhandenen Heterochromosomenschemata einzufügen, so ist es schwieriger, die Annahme von Dederer mit derselben Gewißheit zu widerlegen. Ich bin der Ansicht, daß sie mehr oder minder ausgeprägte Zufallserscheinungen in einer bedeutungsvolleren Weise betrachtet hat, als mir dieselben auf Grund meiner Beobachtung an zahlreicheren Arten zu verdienen scheinen. Denn es muß wohl als möglich gelten, daß die Chromatinaufspeicherungen zuweilen am Nukleolus an bestimmten Stellen lokalisiert sind, oder daß die Differenzierung an den Einschnürungsstellen des Nukleolus nicht so stark entfärbt hat. Jedenfalls widerstrebt es mir, bei der sonst festgestellten großen Übereinstimmung der hauptsächlichsten Vorgänge bei der Spermiobildung der Lepidopteren bei *Philosemia cynthia* eine solche wichtige Ausnahme zuzugestehen, wie sie das Auftreten eines Paares von Idiochromosomen bedeuten würde.

Das von Stevens angegebene Vorkommen eines Paares von gleichen Idiochromosomen scheint mir derselben Deutung zu unterliegen, die ich für die Beobachtung von Cook anwendete. Nicht zu widerlegen ist für mich der in den Reifeteilungen gezeichnete Größenunterschied, der aber, wie erwähnt, bei Dederer sowohl wie bei Cook fehlt.

Doncaster untersuchte dann 1911 die Chromosomenverhältnisse bei *Abraxas grossulariata* und der Abart *lacticolor*. Von den 28 Chromosomen der 1. Reifeteilung gibt er an, daß sie nicht alle

gleich an Größe sind, daß aber keines beträchtlich von den übrigen sich unterscheidet.

Mit dieser Angabe stimmen sowohl die Untersuchungen von Federley, dessen Abbildungen zwar recht verschiedene Größen, aber kein besonders hervortretendes Chromosom zeigen, sowie sämtliche von mir beobachteten Fälle überein.

Im Gegensatz dazu steht Seiler ('13), der als letzter ein positives Resultat über das Vorhandensein eines Geschlechtschromosoms bei Schmetterlingen angibt. In einer Vorveröffentlichung, die im Anfang des vorigen Jahres erschien, beschreibt er ein bei *Phragmatobia fuliginosa* gefundenes Chromosom der Samenzellen, das in den Reifeteilungen durch seine zwei- bis vierfache Größe gegenüber jedem der anderen sofort in die Augen fällt. Diesem entspricht nach seiner Angabe in der 1. Reifeteilung der Oocyten bei gleicher Chromosomenzahl ein noch größeres, von dem sich aber in der Hälfte der Tochterplatten ein überzähliges abtrennt. Dieser Befund veranlaßt ihn, einen neuen Typ der Geschlechtsvererbung anzunehmen, der dann den ersten Fall von Heterogametie im weiblichen Geschlecht darstellen würde. Dieser eine Fall eröffnete eine weitgehende Perspektive und scheint geeignet, die Schwierigkeit, die die Ordnung der Lepidopteren der Einreihung in eines der, wenn auch zunächst nur theoretisch aufgestellten Vererbungsschemata bisher entgegenstellte, mit einem Schlage zu beseitigen. Doch versagte, wie sich in der inzwischen erschienenen Hauptarbeit von Seiler zeigte, die vielversprechende Heranziehung der Oogenese zur Lösung dieser Frage bereits bei den beiden anderen von Seiler untersuchten Arten: *Lymantria dispar* und *L. japonica*. Er konnte bei diesen beiden Arten weder einen Zahlenunterschied zwischen den Chromosomen der beiden Reifeteilungen noch irgend einen deutlichen Größenunterschied finden. In der Hauptarbeit legt er das ihm bemerkenswert erscheinende besondere Verhalten dieses Heterochromosoms näher dar: Es unterscheidet sich von den Autosomen einmal noch dadurch, daß seine Synapsis keine so innige ist, wie diejenige der Autosomen, ferner durch sein „Nachhinken“ in der 1. Reifeteilung. Statt von einem „Nachhinken“ zu sprechen, ist es m. E. zutreffender von einem „Nachgeschlepptwerden“ zu sprechen, wodurch der für das Chromosom passive Vorgang besser zum Ausdruck kommt, da mir diese Besonderheit wie auch die zuerst angeführte kaum mehr als eine Folgeerscheinung der enormen Größe zu bedeuten scheint.

Um mich noch weiter mit der Arbeit von Seiler auseinanderzusetzen, sei erwähnt, daß ich statt der von ihm gebrauchten Bezeichnung Dyaden die Bezeichnung Tetraden beibehalten habe, da ich, wie Figur 18 zeigt, in den Fällen, wo eine Ringbildung nicht deutlich ausgeprägt war, nicht selten an einem Paarling noch eine quere Einschnürung vorfand. Die von S. angenommene Parallelkonjugation konnte ich in meinen Objekten nicht nachweisen und

habe statt dessen oben einen etwas einfacheren Erklärungsversuch durchgeführt, dessen Möglichkeit zwar S. nicht zugeben möchte, der mir aber am handgreiflichsten erschien, auch wenn nicht immer nur 4 knotenartige Verdickungen in einem Faden auftreten. Übereinstimmend mit meiner Auffassung betrachtet S., wenn auch aus einem anderen Grunde, das Vorhandensein von einem Paar von Idiochromosomen als von Stevens, Dederer und Cook zu wenig begründet und hält den Nukleolus der Spermiocten für einen gewöhnlichen Chromatinnukleolus.

Mußte so das allgemeinere Vorhandensein eines durch Zahl oder Größe unterscheidbaren Heterochromosoms bei Lepidopteren, soweit es die alleinige Betrachtung der Spermiocten zuläßt, als höchst unwahrscheinlich, wenn nicht gar völlig ausgeschlossen nachgewiesen werden, so folgt nunmehr eine Betrachtung der Chromosomen von anderen Gesichtspunkten aus, zunächst auf die Zahlenunterschiede der einzelnen Arten hin.

Folgende Zusammenstellung gibt eine Übersicht über die bis jetzt festgestellten Chromosomenzahlen, die sich aus der Verdoppelung der in den Reifeteilungen reduzierten Zahlen ergeben:

Papilionidae:

Papilio podalirius . . 54—58

Pieridae:

Aporia crataegi . . . 50

Colias myrmidone . . 60—62

Nymphalidae:

Polygonia-c-album . . 62

Sphingidae:

Smerinthus ocellatus . 56

Chaerocampa elpenor . 58

Dilina tiliae 58

Deilephila euphorbiae 56—58

Sphinx ligustri . . . 54—58

Lasiocampidae:

Dendrolimus pini . . 60

Cosmotriche potatoria 62

Malacosoma castrense 62

Notodontidae:

Phalera bucephala . 60?

Dicranura vinula . . 42

Pygaera anachoreta . 60

„ *curtula* . . . 58

„ *pigra* . . . 46

Saturniidae:

Philosamia cynthia . 26

Callosamia promethea 38

Saturnia pavonia . . 58

Antheraea pernyi . . 66

Bombycidae:

Bombyx mori 56

Theophila mandarina 54

Arctiidae:

Arctia caja 62

„ *hebe* 60—64

Hipocrita jacobaea . 62

Spilosoma mendicum 62

Noctuidae:

Agrotis triangulum . 58

Leucania impura . . 62

Acronycta (sp.?) . . 58

Geometridae:

Abraxas grossulariata 56

Ourapteryx sambucaria 62

Microlepidoptera:

Ephestia kuehniella . . 58

Aus dieser Übersicht ergibt sich eine außerordentliche Variabilität der Chromosomenzahl dieser doch so einheitlichen Insektenordnung. Die beiden Extreme bilden *Antheraea pernyi* mit 66 nach oben hin, *Philosamia cynthia* mit 26 nach unten hin. Wenn wir die einzelnen Familien betrachten, so ist der Ausschlag von einer

mittleren Zahl nach beiden Seiten hin im allgemeinen nur gering, doch umfaßt er bei den Saturniden gleichzeitig die beiden in dieser Übersicht äußersten Grenzen zwischen *Philosamia cynthia* und *Antherea pernyi*. Auch die beiden anderen Arten weisen recht erhebliche Abstände zwischen sich und den ersteren auf. Die nächstgrößten Unterschiede zeigen die Notodontiden mit 18. Wie Federley nachgewiesen hat, schwankt selbst innerhalb einer ihrer Gattungen, *Pygaera*, die Zahl um 14. Bei den Sphingiden und Lasiocampiden beträgt der Unterschied vielleicht nur 2, während bei den Arctiiden möglicherweise alle 4 untersuchten Arten dieselbe Zahl 62 aufweisen, in deren Nähe sich die meisten Arten befinden.

Durch diese Ergebnisse wird, wie auch Federley bemerkt, deutlich, daß der Chromosomenzahl eine systematische Bedeutung kaum zukommen kann. Zwar würde das Beispiel der Arctiiden sowohl für die Ansicht von Montgomery, der jeder Gattung eine typische Zahl zuweisen will wie auch für die von McClung bei den Familien der Orthopteren festgestellte charakteristische Zahl sprechen. Jedoch mit F. müssen solche Übereinstimmungen eher als Zufälle denn als Regeln betrachtet werden.

Da die vorliegende Übersicht sich schon auf einen ziemlich breiten Raum innerhalb der Ordnung der Lepidopteren erstreckt, darf auch kurz auf die von einigen Autoren vermutete Beziehung zwischen Chromosomenzahl und phylogenetischer Entwicklungsstufe eingegangen werden. Die Theorie von Haecker, der mit fortschreitender Differenzierung eine Abnahme der Chromosomenzahl annimmt, wird, soweit sich übersehen läßt, nicht unterstützt, denn die hochspezialisierte Familie der Sphingiden hält sich mit ihrer häufigsten Chromosomenzahl 58 ganz in der Nähe der allgemeinen Mittelzahl 62, allerdings nur darunter; jedoch ist der Unterschied gegenüber dem Gesamtunterschied so gering, daß man ihm kaum einen Wert beilegen dürfte. Aus dieser Mittelstellung der Sphingiden ergibt sich aber auch ebensowenig eine Übereinstimmung mit der Hypothese von Fick, nach der umgekehrt mit höherer Spezialisierung eine Zunahme der Chromosomenzahl in Hand geht. Federley hat innerhalb der Gattung *Pygaera* zwar eine Bestätigung der letzteren Theorie gefunden, jedoch zweifelt auch er daran, daß zwischen Chromosomenzahl und phylogenetischer Entwicklungsstufe überhaupt eine Beziehung besteht.

Was nun noch die Individualität der Chromosomen betrifft, so scheint Federley durch seine Bastardierungsversuche zwischen *Pygaera*-Arten einen wichtigen Beweis für die Stichhaltigkeit der Individualitätshypothese geliefert zu haben. Wie jedoch meine Abbildungen veranschaulichen, ist zunächst ein Nachweis auf rein morphologischem Wege so gut wie ausgeschlossen. Denn die Größe und Gestalt wie auch die Lage variieren so stark, daß ein Anhaltspunkt für die Unterscheidung vorerst nicht gewonnen

werden kann. Die Form der Chromosomenschnitte in den Flachschnitten durch die Äquatorialplatte wie auch die Längsansicht der Kernspindel war meist eine rechteckig abgerundete oder mehr kreisförmig gedrungene. Dagegen bildet Federley bisweilen ziemlich eckige oder spitze Formen ab.

Besonders vertritt F. die Konjugation homologer väterlicher und mütterlicher Chromosomen. Er faßt die winkelförmigen Chromatinbildungen nicht als ein gebogenes sondern als getrennt gewesene, nun konjugierende Chromosomen beider Eltern auf und begründet dies damit, daß zu der Zeit, wenn die ersten winkelförmigen Gebilde auftreten, die Chromosomen in größerer Anzahl vorhanden sind als später, wenn überall die Konjugation vollzogen ist. Einen solchen Unterschied konnte ich nicht feststellen, sondern ich glaube annehmen zu müssen, daß die Zahl der im Spiremstadium einzeln über den Kern verteilten Fäden dieselbe ist wie die der verkürzten und gebogenen Chromatingebilde, nämlich die Zahl der in der 1. Reifeteilung reduzierten Chromosomen. Die von mir als besonders wichtig angesehenen Verdickungen innerhalb der Fäden des Spirems hat F. gar nicht beachtet, wenigstens zeigen seine Abbildungen kaum eine Andeutung davon. Nach dem Eindruck, den ich aus meinen Präparaten erhalten habe, stellen die einzelnen Chromatinfäden des Spiremstadiums schon hintereinander konjugierte väterliche und mütterliche Chromosomenpaare vor, die durch Teilung je eines Elternchromosoms nach jeder Seite hin zu einem länglichen, 4 Chromosomen enthaltenden Gebilde wurden. Diese Paare vereinigen sich in der Tetrade nach vorausgegangener Konzentration in den Knoten der Fäden nur inniger, um für die Reifeteilungen eine die Teilungen gewissermaßen erleichternde Gestalt anzunehmen. Aus der 2. Reifeteilung gehen dann schließlich die 4 einfachen (2 väterliche und 2 mütterliche) Chromosomen gesondert hervor.

Bei diesem Sachverhalt taucht wieder die Frage auf, welche Bedeutung die Synapsis und Tetradenbildung hat, warum denn erst eine solche Ausbildung von Chromosomenpaaren stattfindet und nicht einfach eine Weiterteilung der Spermiogonien. Nach den obigen Ausführungen glaube ich der Frage eine andere Wendung geben zu müssen, denn mir erscheint der Aufbau der elterlichen Chromosomenpaare nur als Folge des außerordentlich starken Wachstums der Spermiocyten und der dadurch bedingten doppelten Aufteilung derselben in den beiden Reifeteilungen. Der den Samenfäden zukommende Chromatingehalt wird während der langen Wachstumsperiode gewissermaßen in zweifacher Menge in den Spermiocyten aufgespeichert, um bei den dann schnell hintereinander einsetzenden Reifeteilungen nicht erst gebildet werden zu müssen. Die Frage verschiebt sich also nach der Bedeutung der Wachstumsperiode hin. Ich unterlasse es aber, mich auf dieses zu wenig gesicherte Gebiet zu begeben.

Eupyrene und apyrene Spermien.

Ein Dimorphismus der Spermien bei Schmetterlingen wurde zuerst von Meves ('00, '01, '03) bei *Pygaera bucephala* und *Dicranura vinula* ausführlich beschrieben. Er erwähnt ferner das Vorkommen beider Spermienarten bei *Macrothylacia rubi* und *Bombyx mori*. Nicht nachweisen konnte er die apyrenen Spermien bei *Sphinx ligustri*, *Deilephila euphorbiae*, *Mamestra brassicae* und *Pieris*. Dederer tut ihrer bei *Philosamia cynthia* nicht Erwähnung, ebenso wenig wie Cook bei anderen Saturniden. Voinov ('03) stellt dann ihr Vorkommen bei mehreren Arten der Gattungen *Papilio*, *Colias*, *Vanessa* und *Macroglossa* fest, Doncaster ('11) beschreibt sie bei *Abraxas grossulariata* und als letzter erwähnt sie Federley bei *Pygaera pigra*, *anachoreta* und *curtula*.

In den von mir untersuchten Arten habe ich bis auf einige Noctuiden, wo mir ein sicherer Nachweis nicht gelang, beide Spermienarten, die „apyrenen“ bisweilen in ganz beträchtlicher Überzahl, gefunden, auch in denjenigen Familien, in denen Meves die „apyrenen“ vermißt hat: bei *Sphinx ligustri*, *Deilephila euphorbiae* und *Pieris*. *Mamestra brassicae* stand mir nicht zur Verfügung. Dieser Dimorphismus der Spermien ist also bei Lepidopteren sehr weit verbreitet.

Was nun den vom normalen Typ der „eupyrenen“ Spermien abweichenden Entwicklungsgang anbetrifft, so schließe ich mich den Beobachtungen von Meves an. Die Bildung einer Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung kann ebenso wenig wie von ihm behauptet wie bestritten werden. Es finden sich zwar häufig Kernspindeln und Äquatorialplatten, deren Chromosomen ziemlich unregelmäßig gelagert sind, jedoch ist eine zweifelsfreie Deutung derselben nicht möglich, auch über die 2. Reifeteilung ist nichts Sicheres festzustellen. Das Chromatin klumpt sich häufig in der Spermatide zu einem größeren oder kleineren Körper zusammen oder zersplittert in kleinere Körnchen. Die Ausbildung des Schwanzfadens geht dann in gewöhnlicher Weise vor sich, doch kommt es augenscheinlich nicht zur Ausbildung eines Spitzenstückes. Die zusammengeballten Chromatinkugeln lösen sich dann häufig aus ihrer Lage am vorderen Ende ab und verlagern sich mehr oder minder rückwärts (Fig. 20b). Dabei tritt dann noch in manchen Fällen eine Zersplitterung der nackten Chromatinmasse hinzu. Meves beschreibt an der vorderen Spitze der Schwanzfäden ein bei Anwendung von Ehrlich-Biondi's Gemisch sich rotfärbendes winziges Köpfchen. Ein derartiges Gebilde konnte ich nicht nachweisen. Die Breite der „apyrenen“ Spermienbündel ist meist beträchtlicher als die der „eupyrenen“, überhaupt machen sie den Eindruck von lockerer zusammenhängenden und weniger widerstandsfähigen Fäden gegenüber den fest und eng zusammengedrängten Spermien der normalen Bündel.

Über die Bedeutung der „apyrenen“ Spermien haben die Autoren die verschiedensten Vermutungen geäußert und sich meist

bemüht, ihnen eine Funktion beizulegen, da sie auch im vas deferens und im receptaculum seminis vorgefunden wurden. Meves weist die bis 1903 vorhandenen Hypothesen über „apyrene“ Spermien anderer Tiergruppen zurück und läßt die Frage offen. Voinov stellt dann (1903) 3 Möglichkeiten auf, von denen er die erste, daß sie keine Rolle bei der Begattung spielen, „für wenig wahrscheinlich hält, besonders bei Tieren mit so kleinem Hoden wie den Schmetterlingen“. 2. Möchte V. die Möglichkeit einräumen, daß die beiden Formen doch als äquivalent inbezug auf ihre physiologische Bedeutung betrachtet werden können. Er sagt (l. c. pag. LI): „Si cette conception correspond à la réalité, la loi de l'évolution des éléments sexuels, admise naturellement, perdrait de sa rigueur tous les stades de différenciation qu'on admet n'étant pas absolument nécessaires pour qu'une spermatogonie donne naissance à un spermatozoïde. En effet, les cellules mères des petits spermatozoïdes n'ont passé par la période d'accroissement, et ces cellules ont subi des mitoses autres que celles de la lignée des grands spermatozoïdes.“ Diese Deutung erscheint mir zu gezwungen, als daß sie Anspruch auf Wahrscheinlichkeit machen könnte. Als dritte Möglichkeit führt V. an, daß der Dimorphismus eine Rolle bei der Geschlechtsbestimmung spielen könnte. Jedoch auch diese Möglichkeit muß ich ablehnen zugunsten einer anderen Auffassung, deren Wahrscheinlichkeit Doncaster beiläufig erwähnt, aber nicht ausführt, was ich auf Grund der festgestellten Tatsachen nun tun will.

Die „apyrenen“ Spermien sind nichts anderes als in ihrer Entwicklung gehemmte, nicht mehr zur vollen Reife gelangende und schließlich vollkommen degenerierende Spermien. Denn 1). macht die Kleinheit der betreffenden Cysten und deren Entwicklung durchaus einen Eindruck des Geschwächteins. Bei Betrachtung der Telo-phasen der 1. Reifeteilung drängt sich unwillkürlich der Vergleich zwischen einer frischen, geschlossen abrückenden Truppe und einer ermüdeten, ungeordnet und nur instinktmäßig dem Ziele zustrebenden auf. Die Ursache dieser Degeneration scheint mir im Nahrungsmangel zu liegen, wie ja auch andere offenbare Degenerationserscheinungen in den Spermiogonien als durch Nahrungsmangel hervorgerufen gedeutet worden sind. Diese Auffassung wird dadurch äußerst wahrscheinlich, daß, wie schon Doncaster für *A. grossulariata* bemerkt hat, 2). das stärkste Auftreten der „apyrenen“ Spermien in das ältere Puppenstadium fällt. Und da es nun 3. keinem Zweifel unterliegt, daß die Nährzelle allmählich ihre Funktion verliert und degeneriert, so ist es klar, daß die zuletzt gebildeten, noch nicht über die Reifeteilungen hinaus gelangten Spermiocysten (und das sind im beginnenden Puppenstadium nicht wenige) infolge Versiegens der Ernährungsquelle degenerieren, andere entweder kurz vor der endgültigen Ausbildung des nadelförmigen Kopfes oder in noch jüngeren Stadien in der Weiterentwicklung gehemmt werden.

Aber auch rein morphologisch ergibt sich die Unmöglichkeit, daß die „apyrenen“ Spermien zur Befruchtung gelangen; denn es ist nicht einzusehen, weshalb die Ausbildung des nadelspitzen Kopfes geschieht, wenn es auch einem „apyrenen“, Spermium mit dem verklumpten Chromatinkörper gelingen könnte, durch die enge Micropyle ins Ei einzudringen, zumal da sehr häufig die Chromatinkörper auf der mittleren Länge der Spermienbündel verstreut gefunden werden. Wenn auch noch im receptaculum seminis „apyrene“ Spermien beobachtet wurden, bleibt nur anzunehmen, daß auch „apyrene“ Spermatophoren, die ja zwischen den „eupyrenen“ ins Föllikel gelangen können, mit ihnen ausgestoßen werden.

Die physiologische Bedeutung dieser weit, wenn nicht gar allgemein verbreiteten Erscheinung ist zunächst kaum mit einiger Sicherheit festzustellen. Am einfachsten erscheint mir folgende Betrachtung: Der Organismus verwendet, entsprechend der Wichtigkeit des Fortpflanzungsorgans eine außerordentliche Menge von Bildungsmaterial auf die Spermio- gonien und Spermio- cyten. Da nun, wie vielfach vermutet worden ist, einzelne zugrunde gegangene Spermio- gonien der Gesamtheit dieses „Staates im Staate“, als welcher ein Hoden- föllikel betrachtet werden kann, zur Nahrung dienen, so scheinen die zuletzt gebildeten Spermio- gonien ausschließlich diesem Zwecke zu dienen. Denn bei Eintritt von Ernährungsschwierigkeiten könnte durch verhinderte Ausbildung der Spermien die Arterhaltung gefährdet sein. In diesem Falle würden dann die Reservezellen zur Ernährung verwendet werden, bis die Krisis vorüber ist. Tritt sie jedoch nicht ein, so entwickeln sich die Spermio- gonien weiter fort, bis das Nachlassen der Ernährungstätigkeit der Apikalzelle ihrer Entwicklung ein Ende bereitet.

Eine andere Möglichkeit wäre vielleicht die, daß im Laufe der Zeit mit der Abnahme der Eibildung oder der Verminderung der Individuenzahl (bei mehrfacher Copula) die Befruchtungsmöglichkeit sich verringert hat und deshalb eine so zahlreiche Ausbildung der Spermien nicht mehr nötig ist wie zu Zeiten günstigerer Existenzbedingungen. Eine kleine Stütze scheint diese Annahme dadurch zu erhalten, daß gerade bei Noctuiden, die unsere jetzige artenreichste Familie darstellen, diese Degenerationserscheinung in sehr geringem Maße oder garnicht auftritt.

Jedenfalls sehe ich bei den dargelegten Verhältnissen kaum eine Möglichkeit, den apyrenen Spermien als solchen irgend einen für die Befruchtung wesentlichen Funktionswert beizulegen.

Der Mitochondrienkörper.

Die Entwicklung dieses eigenartigen Gebildes wurde in seinen Einzelheiten verfolgt, soweit es die Anwendung der Flemming'schen Fixationsmethode und der Eisenhämatoxylinfärbung zuließen. Diese genügten aber auch, um unter Hinzuziehung der sehr eingehenden Beobachtungen und guten Abbildungen von

Meves, der die früheren und mittleren Stadien besonders genau studiert hat, die Bedeutung dieses vielmustritten Gebildes zu klären. Freilich bedurfte es dazu eines besonders günstigen Untersuchungsobjektes; ein solches fand ich in den Arctiiden.

Aus der undeutlich blasigen Struktur des Plasmas der reiferen Spermioocyten 1. Ordnung treten Gruppen von dunkler gefärbten bläschenartigen Gebilden hervor, deren jedes nach Meves von einer Schalensubstanz umgeben ist; sie erscheinen als intrazelluläre Sekretionsbläschen. Zu Beginn der 2. Reifeteilung lagern sie, zum Teil in einem mehr oder minder geschlossenem Ringe im Bereich der Spindelfasern (Tafelfig. 2) und werden von den Spermatiden zur Hälfte übernommen. Dabei bilden sie noch in der spätesten Telophase, wenn sich schon die Kernmembran ausgebildet hat, eine Brücke zwischen beiden Teilungsprodukten, die Struktur und die Umrisse dieser Brücke lassen auf eine Zähigkeit und Elastizität der Schalensubstanz schließen. In den Spermatiden vereinigen sich nun einzelne größere oder kleinere Bläschen, indem sie mit ihrer Schalensubstanz verkleben und dann ein gemeinsames Innere einschließen. Diese Gruppen ordnen sich dann um ein als Mittelpunkt dienendes Bläschen an, so daß immer mehr konzentrische Verbände sich ablagern. Die innersten Ringgruppen verschmelzen dann ihre Schalensubstanz zu konzentrischen Hüllen, die zunächst noch an einzelnen Stellen aneinander haften, sich dann aber schließlich lösen (Taf. II, Fig. 14c). Bisweilen tritt die vollständige Lösung der Zwischenwände in den äußeren Ringgruppen eher ein als in den inneren (Taf. II, Fig. 14d). Vereinzelt erreicht die Anordnung ihre deutlichste Ausprägung in konzentrischen oder auch etwas exzentrischen Ringscheiben. Bei weiterem Längenwachstum der Spermatide nimmt dieses Gebilde eine beiderseits zugespitzte, spindelförmige Gestalt an, deren vordere Spitze direkt an den Kern stößt und an der entlang oder durch die hindurch sich der Achsenfaden zieht (Taf. II, Fig. 14e u. f). Bis zu den Bildern b u. c gelangte Meves; er erkannte jedoch nicht die Natur der radialen Septen bei b als aneinanderliegende Wände von Vakuolen, da ihm wegen der starken Überfärbung die aufklärende Figur c nicht zur Verfügung stand. Von nun an werden die Bilder wegen der stark nachlassenden Färbbarkeit undeutlicher und man ist genötigt, die fehlenden Zwischenstadien durch Vermutungen zu ergänzen. In Taf. II, Fig. 14f u. g sieht man auch im Längsschnitt die einander sich einschließenden Hüllen, deren äußerste in eine Spitze ausgezogen ist und die Verbindung mit dem Kern herstellt. Mit weiterem Längenwachstum der Spermatide streckt sich das Gebilde ebenfalls stark in die Länge. Es war nicht mit Sicherheit zu ermitteln, ob dabei einzelne Hüllen „abblättern“ und sich rückwärts ansetzend die äußere Hülle vergrößern, wie es nach Bildern, wie sie Tafel III, Figur 22d zeigt, erscheint, oder ob das Längenwachstum des Achsenfadens das ganze elastische Gebilde in die Länge streckt. Jedenfalls sind bei solchen langgestreckten

Spermarien nur noch 2—3 innere Hüllen zu unterscheiden (Taf. III, Fig. 22a). Schließlich verschwinden die inneren Hüllen immer mehr und mehr (Tafel III, Fig. 22b), bis zuletzt nur noch die äußere Hülle als ein an beiden spitzen Enden sich um den Achsenfaden schließendes oder nach Meves vom Achsenfaden oberflächlich begleitetes schlauchartiges Gebilde von beträchtlicher Längenausdehnung sichtbar bleibt (Tafelfig. 22c). Wie auch immer diese letzten Veränderungen vor sich gehen mögen, soviel scheint mir festzustehen, das dies Gebilde eine elastische Versteifung des vorderen Schwanzfadens darstellt.

In bezug auf seine Bedeutung muß ich mich daher Benda anschließen, der es in Zusammenhang mit den locomotorischen Leistungen der Zelle bringt. Diese aus zäher, elastischer Substanz bestehende Einlagerung dient dazu, den infolge seiner in bezug zum Kopf außerordentlichen Länge und gleichmäßigen Dünne sonst schwer in Bewegung zu setzenden Schwanzfaden mittelst seiner Zähigkeit und Elastizität in geeigneter Weise auf einen Reiz hin rasch in kräftige Undulation zu versetzen. Jeder sehr lange und gleichmäßig dünne Faden, der schnell kräftige Wellenbewegungen ausführen soll, wird solcher elastischen Einlagerung bedürfen, damit die angreifende Kraft sich in geeigneter Weise übertragen kann. Der unmittelbare Zusammenhang mit dem Kerne erscheint zur Reizübertragung von Wichtigkeit. Das von Meves als Gegenbeweis gegen Benda angeführte Beispiel, daß ein hinter dem Mitochondrienkörper abgeschnittenes Ende eines Salamanderspermiums noch Bewegungen ausführte, halte ich nicht für genügend beweiskräftig, da Meves, dem die endgültige lange Ausdehnung des Gebildes nicht bekannt war, kaum das Ende hinter dieser Einlagerung abgeschnitten haben dürfte. Übrigens könnte für kürzere Enden die sicherlich in gewissen Grade vorhandene Elastizität des Achsenfadens allein zur Ausführung von Undulationen genügen.

Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse.

1. Eine für die Lepidopteren allgemein gültige Beziehung zwischen dem Eintritt der Verpuppung und einer bestimmten Entwicklungsstufe der Samenzellen ist nicht vorhanden. Je länger die Puppenruhe dauert, desto später treten die Reifeteilungen auf und umgekehrt.

2. Die Zahl der Chromosomen beträgt bei: *Papilio podalirius* 54—58, *Aporia crataegi* 50, *Colias myrmidone* 60—62, *Polygonia-c-album* 62, *Smerinthus ocellatus* 56, *Chaerocampa elpenor* 58, *Dilina tiliae* 58, *Deilephila euphorbiae* 56—58, *Sphinx ligustri* 54—58, *Dendrolimus pini* 60, *Cosmotriche potatoria* 62, *Malacosoma castrense* 62, *Phalera bucephala* 60?, *Dicranura vinula* 42, *Saturnia pavonia* 58, *Antherea pernyi* 66, *Arctia caja* 62, *Arctia hebe* 60—64, *Hipocrita jacobaca* 62, *Spilosoma mendicum* 62, *Agrotis triangulum* 58, *Leucania impura* 62, *Curopteryx semibucaria* 62, *Ephestia kuehniella* 58.

3. Bei allen diesen Arten fehlte ein durch besondere Größe ausgezeichnetes Chromosom, das wegen dieser Größe als Heterochromosom betrachtet werden könnte, auch war ein Zahlenunterschied, der als normal gelten könnte, bei keiner Art festzustellen.

4. Die Anzahl der Chromosomen läßt keine Beziehung zwischen sich und der phylogenetischen Entwicklungsstufe erkennen, weder in dem Sinne der Theorie von Häcker noch derjenigen von Fick.

5. Die Chromosomenzahl ist in einigen Familien ziemlich konstant, variiert aber in anderen stark, sodaß ein systematischer Wert der Chromosomenzahl weder in dem Sinne von Montgomery, noch in demjenigen von McClung ersichtlich ist.

6. In fast allen Arten wurden „apyrene“ Spermien, zuweilen in beträchtlicher Anzahl, gefunden, im Gegensatz zu Meves auch bei *Sphinx ligustri*, *Deilephila euphorbiae* und *Pieris*. Bei den Noctuiden waren sie spärlicher vorhanden und konnten bei *Cucullia argentea* und *Dianthoccia capsicola* mit Sicherheit überhaupt nicht festgestellt werden.

7. Die „apyrenen“ Spermien stellen degenerierte Spermien dar, die nicht imstande sind eine Befruchtung herbeizuführen, sondern wahrscheinlich als Nährmasse für die „eupyrenen“ Spermien dienen.

8. Der Mitochondrienkörper stellt eine elastische Einlagerung in den Schwanzfaden dar, die sich mit zunehmendem Wachstum der Spermatide in die Länge streckt und so das Vorderende des Schwanzfadens eine beträchtliche Strecke hin durchsetzt. Er dient mit größter Wahrscheinlichkeit zur Versteifung desselben.

Literaturverzeichnis.

- Armbruster, L.: Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden. Arch. f. Zellforschung Bd. 11, 1913.
- Bütschli: Nähere Mitteilungen über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 21.
- Berlese: Gli Insetti I. Teil, 1909.
- Berges Schmetterlingsbuch, bearbeitet von Rebel. 1910.
- Browne, Ethel Nicholson: A study of the male germcells in Notonecta, Journal of Exper. Zoology, Vol. XIV, 1913.
- Cholodkowsky: Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insekten, Zool. Anz. Bd. 17.
- Correns-Goldschmidt: Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. 2 Vorträge 1913.
- Cook, M. H.: Spermatogenesis in Lepidoptera, Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, Vol. 62, 1910.
- Dederer, P.: Spermatogenesis in Philosamia cynthia. Biol. Bull. Woods Holl, Vol. 13, 1907.
- Doncaster, L.: Note on the spermatogenesis of Abraxes grossulariata. Proc. Cambridge Philos. Soc., Vol. 15, 1910.

- Derselbe: Some stages in the spermatogenesis of *Abraxes grossulariata* and its variety *lacticolor*. *Journal of Genetics* Vol. I, 1910/11.
- Federley, H.: Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. *Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* Bd. XI, 1913.
- Gutherz, S.: Zur Kenntnis der Heterochromosomen. *Arch. f. mikr. Anatomie* Bd. 69, 1911.
- Derselbe: Über den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomenforschung. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1911.
- Gross, J.: Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten. *Zool. Jahrbücher, Abt. f. allg. Zoologie*, Bd. 32, 1912.
- Grünberg: Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 74, 1903.
- Ishiwata, S.: Sur le sex de l'oeuf du ver à soie. *Zool. Anzeiger*, Bd. XLIII, Nr. 5, 1913.
- Jacobi, A.: Die Mehlmotte (*Ephestia kuehniella* Zell.). Flugblatt der Kaiserl. Biol. Anstalt für Land- und Forstwissenschaft, Nr. 16, 1905.
- Korschelt, E. u. K. Heider: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. Jena 1902.
- Landois: Entwicklung der büschelförmigen Spermatozoiden bei den Lepidopteren. *Schulzes Archiv f. Physiol. Anatomie*, 1866.
- Meves: Über Centrialkörper in den männlichen Geschlechtszellen bei Lepidopteren. *Anat. Anz.*, Bd. 14, 1898.
- Derselbe: Über den von la Valette St. Georges entdeckten Nebenkern. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 56, 1900.
- Derselbe: Über oligopyrene und apyrene Spermien. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 61, 1903.
- Seiler, J.: Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. *Zool. Anz.*, Bd. 41, 1912/13.
- Derselbe: Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. *Arch. f. Zellforschung*, 13, 1914.
- Stevens, N. M.: Studies in spermatogenesis with especial reference to the „Accessory Chromosome“. *Public. of the Carnegie Institution*, Vol. 36, 1905; 1, 2.
- Schneider, K. C.: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. 1902.
- Voinov, D.-N.: Sur l'existence d'une double permatogenèse chez les papillons. *Arch. de Zool. Exper. et Générale*, IV. Série 1—3, Notes et Revue. 1903.
- Yatsu, Noahide: Note on the spermatogenesis of the wild and the domesticated silkworms. *Annot. Zoolog. Japon*, Vol. VIII, Pt. II, 1913.

Tafelerklärung.

Taf. I.

Fig. 1. a—c: Spiremstadien von *Arctia caja*. d: Zusammengeballtes Chromatin in einer Spermiocyte von *A. caja*. e: Schwach gefärbtes älteres Wachstumsstadium von *A. caja*. Vergr. a—c = 1 : 1210, d u. e 1 : 1500.

Fig. 2. *Spilosoma mendicum*. Spermiocyte II. Ordnung mit Anlage des Mitochondrienkörpers m. Vergröß. 1 : 750.

Fig. 3. *Papilio podalirius*. a eine Spermiogonie aus einer Vierergruppe. b junge Spermiocyte. Vergr. 1 : 1500.

Fig. 4. Spermiocyte von *Sphinx ligustri* im älteren Spiremstadium. Vergr. 1 : 3300.

Fig. 5. a Kernspindel der 1. Reifeteilung [von *A. caja*]. b Kernspindel der 2. Reifeteilung von *A. caja*. Vergr. 1 : 700.

Fig. 6. Spermiocyste von *Pap. podalirius* mit degenerierten Spermiocyten. Vergr. 1 : 680.

Fig. 7. *Dilina tiliae*. Beginnende Bildung der Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung. Vergr. 1 : 1250.

Fig. 8. *Chaerocampa elpenor*: a u. b Spermiogonien. c u. d Buckettstadium. e u. f Spiremstadium. Vergröß. = 1 : 1500.

Fig. 9. *Sphinx ligustri*: a embryonale Hodenfollikel, b solches von ganz jungem Räupchen. Vergr. 1 : 680.

Taf. II.

Fig. 10. *Agrotis triangulum*. Primäre Spermiocyte mit V-förmigen Centrosomen. Vergr. 1 : 1500.

Fig. 11. *Cucullia argentea*. 3 Spermiocytenkerne im Wachstumsstadium. Vergr. 1 : 1500.

Fig. 12. *Antherea pernyi*. a ältere Spermatide. b Vorderende eines aus-

gebildeten eupyrenen Spermienbündels. Vergr. c = 1 : 1520, d = 1 : 1000.

Fig. 13. *Stilpnotia salicis*. Vorderende eines apyrenen Spermienbündels mit zusammengeballten Chromatin. Vergröß. 1 : 700.

Fig. 14. *Arctia hebe*. Verschiedene reifere Stadien des Mitochondrienkörpers in Spermatiden. a oberflächliche Ansicht, b bis d Querschnitte e—f Längsschnitte. Vergr. a—d = 1 : 1530, f u. g 1 : 1800, e = 1 : 780.

Fig. 15. *Dendrolimus pini*: Spermiocyten a u. b im Bukettstadium c im Spiremstadium, d in beginnender Tetradenbildung. e u. f in fortgeschrittener Tetradenbildung. Vergr. 1 : 1500.

Fig. 16. *Dendrolimus pini*. a Ringtetraden. b Noch nicht vollendete Einordnung der Tetraden in die Äquatorialplatte. Vergr. 1 : 1500.

Taf. III.

Fig. 17. *Ephestia kuehniella*. Spermienbündel. Vergr. 1 : 1250.

Fig. 18. Prophase der 1. Reifeteilung von *A. caja*. Vergr. 1 : 1500.

Fig. 19. *Dendrolimus pini*. c—d verschiedene Ausbildungen der Ringtetraden. Vergr. c—e = 1 : 1500.

Fig. 20. *Stilpnotia salicis*. a „eupyrenes Spermienbündel, Vorderende mit Köpfen, b Mittelstück eines ebensolchen mit zersplittertem Chromatin. Vergr. 1 : 700.

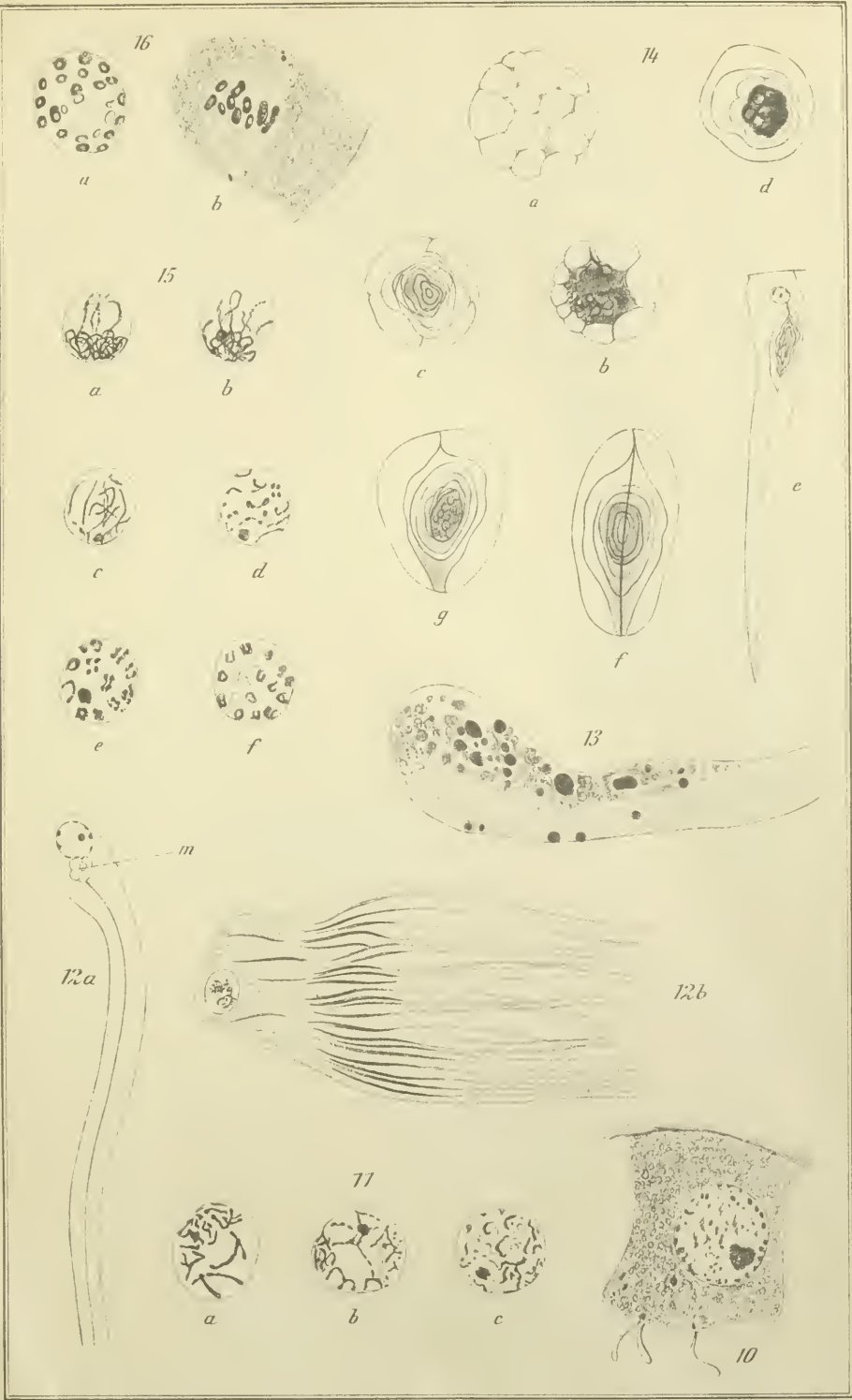
Fig. 21. *Ourapteryx sambucaria*. b beginnende Längsstreckung des Spermatidenkerns zur Bildung des nadelförmigen Spermien-Kopfes. Vergr. a u. b = 1 : 1530.

Fig. 22. *Arctia hebe*. Spermatiden mit Mitochondrienkörper. Vergr. a, b u. d = 1 : 180, c = 1 : 750.



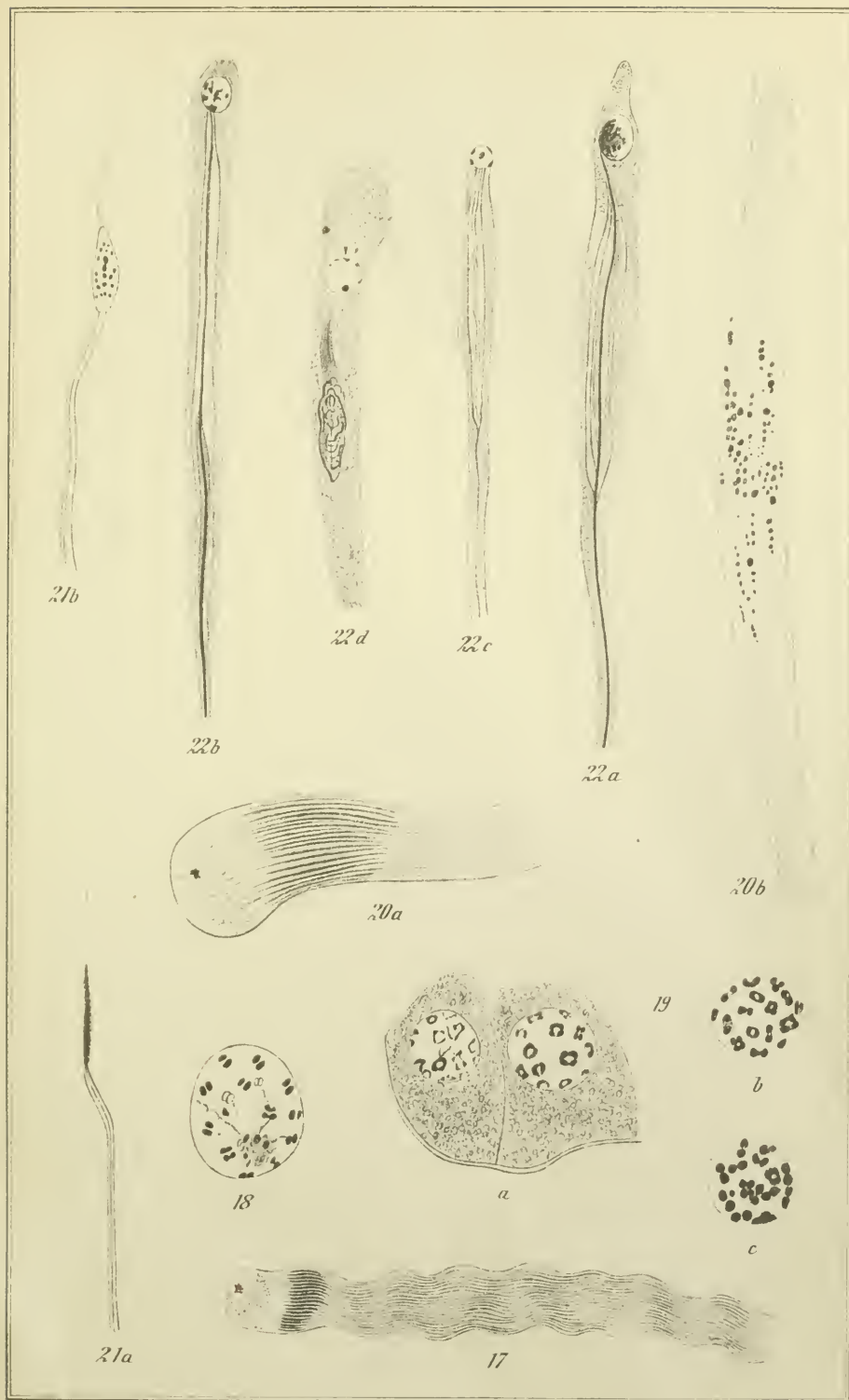
H. Kaiser lith. Anst. Neudamm

Kernewitz: Spermiogenese bei Lepidopteren.



H. Hauser Lith. Anst. Neudamm.

Kernewitz: Spermiogenese bei Lepidopteren.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [81A_1](#)

Autor(en)/Author(s): Kernewitz Bruno

Artikel/Article: [Spermiogenese bei Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomen. 1-34](#)