Die Spermatogenese von Hydrometra lacustris L.

Von

Gottfried Wilke aus Düsseldorf.

Hierzu Tafel XLI-XLIII und 19 Figuren im Text.

Uebersicht.

I. Einleitung. II. Historischer Abschnitt. III. Material und Methoden. IV. Biologischer Abschnitt. V. Spermatogenese: 1) Die Spermatogonien und die Vermehrungsteilungen. 2) Knäuelstadium. 3) Bildung von Tetraden. 4) Die Zahl der Tetraden und die Reduktionsfrage. 5) Erste Reifungsteilung. 6) Zweite Reifungsteilung. 7) Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon.

I. Einleitung.

Wie die Insekten in Bezug auf die Körpergestalt und die Ausbildung der Organe eine überaus große Mannigfaltigkeit zeigen, so findet man bei ihnen auch in Bezug auf die Chromosomen sehr verschiedenartige und zum Teil sehr eigenartige Verhältnisse. Insbesondere hat die Ordnung der Hemipteren (Rhynchoten) in dieser Hinsicht mannigfaltige und sehr merkwürdige Befunde ergeben.

Ich wurde von Herrn Professor H. E. ZIEGLER auf das verschiedene Verhalten der Chromosomen gerade bei den Hemipteren aufmerksam gemacht und untersuchte auf seinen Vorschlag die Spermatogenese des "Wasserläufers", Hydrometra lacustris. Ich darf es nicht unterlassen, meinem hochverehrten Lehrer an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen für die große Aufmerksamkeit, die er mir im Verlauf der Untersuchung schenkte, und die vielseitigen Aufklärungen und Anregungen, durch welche er mir das genaue Studium der komplizierten Verhältnisse erleichterte.

II. Historischer Abschnitt.

Bevor ich zu meinen eigenen Befunden übergehe, gebe ich eine knappe Uebersicht über die Spermatogenesen der Hemipteren. Die Untersuchungen sind in den Resultaten so verschieden, ja, in Bezug auf wichtige Punkte direkt widersprechend, so daß ein Ueberblick der Literatur höchst wünschenswert erscheint. Dabei verdienen die Arbeiten der amerikanischen Forscher, insbesondere die interessanten Schriften von E. B. WILSON, eingehende Berücksichtigung.

Im Jahre 1891 eröffnete HENKING, der Entdecker des accessorischen Chromosoms, die Reihe der Untersuchungen mit der Arbeit "Ueber die Spermatogenese und deren Beziehungen zur Entwickelung bei Pyrrhocoris apterus L." Die Normalzahl der Chromosomen beträgt bei diesem Objekt 24. Nach den Vermehrungsteilungen der Ursamenzellen legen sich die Chromosomen zum Knäuel zusammen. Es ist außerdem ein großer Nucleolus vorhanden. Nach der Auflockerung des Knäuels bilden sich Kernschleifen, die sich sehr fein im Kern verteilen. Dann entsteht ein Fadenknäuel, aus dem 12 Ringe hervorgehen. Diese werden zu 12 Doppelkugeln. Von diesen ist eine aus dem Nucleolus hervorgegangen. Es folgt die erste Reifungsteilung, die jeder Spermatocyte zweiter Ordnung 12 Chromosomen gibt. Diese Teilung ist eine Reduktionsteilung. Ihr folgt die zweite Reifungsteilung, eine Aequationsteilung. Bei dieser letzten Teilung geht ein Chromosom ungeteilt in die Spermatide über, das accessorische Chromosom. Es gibt also zwei Arten von Spermatozoen, eine mit dem accessorischen Chromosom, die andere ohne dasselbe.

Dieser Arbeit folgt eine lange Pause bis zum Jahre 1897. Da veröffentlichte MONTGOMERY eine "Premilinary Note on the Chromatin Reduction in the Spermatogenesis of Pentatoma." In den Spermatogonien fand MONTGOMERY 14 Chromosomen. Diese vereinigen sich später in einem Knäuel. Eine longitudinale Spaltung des Fadens ist nicht sichtbar. Der Faden, der bisher zusammenhing, zerbricht durch Querteilung in 3 oder 4 Stücke. Letztere teilen sich wieder quer, so daß 7 Stücke daraus hervorgehen, welche bald die Gestalt länglicher Chromosomen annehmen. Diese schnüren sich darauf in der Mitte ein. Die erste Reifungsteilung ist eine Querteilung, die zweite ebenfalls! In beiden wird der Nucleolus auch geteilt.

Als dritter Autor trat im Jahre 1898 PAULMIER auf mit seiner "Chromatin Reduction in Hemiptera". Hier werden mehrere Species untersucht, aber der Verlauf der Spermatogenese wird nur bei einer derselben, Anasa tristis, vollständig verfolgt. Nach den Vermehrungsteilungen sammelt sich das Chromatin an einer Stelle des Kernes. Es kommt schließlich zur Bildung von längsgespaltenen Segmenten. Aehnliche Resultate ergaben Untersuchungen an Euplecta galeator und Chariesterus autennator. Ferner untersuchte PAULMIER Euchistus variolareus, aus derselben Unterfamilie, zu welcher MONTGOMERYS Pentatoma gehört. Auch hier konstatierte er Längsspaltung. Die erste Reifungsteilung ist eine Reduktions-, die zweite eine Aequationsteilung. Bei anderen Pentatomiden, Podisus, Mormidea, Coenus, Nezara, trifft er ebenfalls längsgespaltene Segmente. Aehnlich verhält sich auch Lygaeus turcicus. Aus diesen wenigen Beobachtungen glaubt PAULMIER den doch etwas fernliegenden Schluß ziehen zu können, daß bei den heteropteren Hemipteren die erste Reifungsteilung eine Reduktions-, die zweite eine Aequationsteilung sei. Es war allerdings kaum möglich, nach diesen Beobachtungen dies mit Sicherheit zu behaupten. Dieser Schluß wurde später dann auch durch die wichtigen Arbeiten von GROSS über Syromastes und Pyrrhocoris ins Schwanken gebracht.

Im Jahre 1898 erschien sodann die Arbeit von MONTGOMERY über Pentatoma¹). In den Spermatogonien sind 14 Chromosomen enthalten. Hieraus entstehen nach den Vermehrungsteilungen ebenso viele fadenförmige Gebilde. Ein Chromosom behält jedoch seine ursprüngliche Gestalt bei. Das ist der "Chromatin-Nucleolus". Während die übrigen Chromosomen in Synapsis treten, bleibt er unverändert. Außer ihm erscheint noch ein Nucleolus. Während der Synapsis legen sich die Chromosomen aneinander; nach derselben sind nur noch 3-6, in den meisten Fällen 4 Fäden vorhanden. Der Chromatin-Nucleolus kann in mehrere Stücke zerfallen. Es folgt nun eine Wachstumsperiode, während der die Fäden sich auflösen und im Kern verbreiten. Danach treten wieder 3-6 längliche Schleifen auf, wovon sich einige teilen. Schließlich sind in allen Fällen 7 Schleifen vorhanden, die sich durch Verkürzung in hantelförmige Figuren umwandeln. Dieselbe Gestalt nimmt auch der Chromatin-Nucleolus an. Es folgen die beiden Reifungsteilungen, die beide Reduktionsteilungen sind. Ein accessorisches Chromosom ist nicht beobachtet worden.

Schon im folgenden Jahre, 1899, folgte eine "Correction" von MONTGOMERY über Pentatoma (= Euchistus). Er erklärt in kurzen Worten, daß die zweite Reifungsteilung keine Reduktionsteilung, sondern eine Aequationsteilung sei.

1899 erschien PAULMIERS ausführliche Arbeit über Anasa tristis. Die Spermatogonien enthalten 22 Chromosomen²), die einen Längs-

¹⁾ Dieser Name wurde später von ihm durch Euchistus ersetzt, da er zuerst falsch bestimmt hatte. Ich werde also im folgenden immer schreiben Pentatoma (= Euchistus).

²⁾ Die Zahl 22 wird neuerdings von WILSON (1905, I) als unrichtig angegeben und durch 21 ersetzt. Auch in PAULMIERS

spalt erkennen lassen. Es folgen die Vermehrungsteilungen. Nach diesen tritt das Chromatin in Synapsis mit Ausnahme zweier kleiner Chromosomen, welche sich zu einem vereinigen. Aus dieser Synapsis gehen 10 stäbchenförmige Chromatinelemente hervor, die einen Längsspalt erkennen lassen. Sie vergrößern sich, werden dann aber an den Grenzen unscharf. Darauf vollzieht sich wiederum eine Verdichtung; indes treten jetzt Stäbchen auf, welche in der Mitte eine Knickung haben. Aus diesen bilden sich durch Verkürzung Tetraden. Die beiden kleinen Chromosomen, die sich ja vereinigt hatten, verwandeln sich ebenfalls durch Längs- und Querteilung in eine Tetrade. Von den nun folgenden beiden Reifungsteilungen ist die erste eine Reduktions-, die zweite eine Aequationsteilung. In der ersten Reifungsteilung wird die kleine Tetrade mitgeteilt, in der zweiten jedoch nicht. Vielmehr geht in dieser ihr Bestandteil ganz in eine Spermatide über, so daß wir also ein accessorisches Chromosom haben.



Fig. A. Bildung der Vierergruppen in den Samenzellen von Anasa tristis. Nach PAULMIER,

Das Jahr 1901 brachte eine Arbeit MONTGOMERYS, in der er ungefähr 20 Species von Hennipteren beschreibt. Es kann natürlich von einer ausführlichen Darstellung nicht die Rede sein. Aus seinen Beobachtungen geht hervor, daß die Spermatogenese der Hemipteren ganz erhebliche Verschiedenheiten aufweist. Auf diese Tatsache hatte schon PAULMIER hingewiesen. Die Normalzahl schwankt zwischen 14 und 36. Bei einigen trifft er auch ungerade Zahlen an. In den meisten Fällen zeichnen sich einige Chromosomen durch geringere Größe von den übrigen aus. Es bilden sich hantelförmige Tetraden,

Originalpräparaten konnte WILSON immer nur die Zahl 21 konstatieren! PAULMIER scheint die Zahl 22 mehr aus theoretischen Gründen angenommen zu haben.

an welche sich 2 Fäden von den Centrosomen her anheften, was zweifellos auf eine Längsspaltung hindeutet.

Im Jahre 1904 erschien eine vorläufige Mitteilung von GROSS, "Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren", welcher in demselben Jahre die Hauptarbeit "Die Spermatogenese von Syromastes marginatus" folgte. Die Zahl der Chromosomen in einer Aequatorialplatte der Spermatogonie beträgt 22. Unter diesen sind 2 besonders kleine Chromosomen. Sämtliche Chromosomen strecken sich, nachdem sie die Vermehrungsteilungen durchgemacht haben, in die Länge. Jedoch behalten 2, welche den 20 größeren Chromosomen zugerechnet werden müssen, ihre ursprüngliche Form bei. Die übrigen treten in die Synapsis ein, während welcher die beiden oben erwähnten Chromosomen etwas auseinander rücken.



Fig. B. Bildung der Vierergruppen bei Syromastes marginatus. Nach GRoss.

Aus dem Knäuel scheiden sich mehrere Bröckchen aus, die sich zu einem Nucleolus vereinigen. Der Knäuel lockert sich allmählich auf, und wir haben, abweichend von anderen Hemipteren, ein echtes Spiremstadium. Der Faden zerfällt in Segmente verschiedener Größe. Diese werden schließlich gleich lang, 2 sind jedoch kürzer als die übrigen. Durch Schlüsse stellt GRoss fest, daß 20 Segmente, 18 lange und 2 kurze, vorhanden sein müssen. Außerdem haben wir noch die 2 Chromosomen, welche sich in der Spermatogonie nicht gestreckt haben. Sie bilden nun einen Chromatin-Nucleolus, während die übrigen Fäden zackig werden. Der Nucleolus zerbröckelt und verschwindet. Die nun folgende Tetradenbildung geschieht, nachdem sich 2 längsgespaltene Chromosomen von gleicher Länge aneinander gelegt haben, nach Fig. B. Die Chromosomenhälften verschmelzen an den oberen bezw. unteren Enden, verkürzen sich und wachsen an den aneinander gelegten Enden

nach außen. Die hieraus entstandene Tetrade mit gleich langen Armen vom Baue $\frac{a|a}{b|b}$ dreht sich um 90° und hat also in der Acquatorial platte der ersten Reifungsteilung den Bau $\frac{a|b}{a|b}$. Somit wird diese zu einer Aequationsteilung. Die zweite Teilung ist eine Reduktionsteilung. Jedoch vollzieht sie sich nicht in der bisher bekannten Weise, daß die Chromosomindividuen a und b getrennt werden, sondern diese Chromosomindividuen werden jedes der Quere nach halbiert, so daß also jede Spermatide Bestandteile von beiden Chromosomen erhält. Es tritt auch ein accessorisches Chromosom auf, so daß wir 2 Sorten Spermatozoen haben. Diese Ansicht von GROSS über die Tetradenbildung steht im Widerspruch zu der PAULMIERS. Dieser Forscher ließ die Tetraden ja nur durch Verkürzung des längsgespaltenen Fadens entstehen, wie es in Fig. A dargestellt ist. Wir haben also auf der einen Seite den Präreduktionstypus, wie er von PAULMIER bei Anasa tristis gefordert wird (Fig. A), auf der anderen Seite den Postreduktionstypus von GROSS bei Syromastes (Fig. B).

In den Jahren 1905 und 06 erschienen 3 Arbeiten des amerikanischen Forschers E. B. WILSON, welche neue Befunde bei Hemipteren und auch neue Gesichtspunkte enthalten. In seiner ersten Arbeit untersucht WILSON Lygaeus turcicus, Coenus



Fig. C. Prophase der zweiten Reifungsteilung bei Lygaeus turcicus. *i* Idiochromosomen. Aus WILSON. delius, Euchistus fissilis, E. spinosus, Brachymena, Trichopepla und Nezara. Schon MONTGOMERY hatte bei Coenus delius und Euchistus tristigmus die Erscheinung beobachtet, daß die Anzahl der Chromosomen bei den Teilungen der Spermatocyten erster und zweiter Ordnung wechselt, indem die Spermatocyte zweiter Ordnung 8, die Spermatide 7 Chromosomen besitzt. Zur Erklärung dieser Tatsache hatte MONTGOMERY, der Spermatocyten erster und zweiter Ordnung verwechselte, angenommen, daß 2 Chromosomen, die er Chromatin-Nucleoli nannte, entweder

die beiden Teilungen getrennt durchmachen oder sich vor der ersten Reifungsteilung zu einem zweiwertigen Chromosom vereinigen. WILSON fand nun bei genauer Untersuchung des oben genannten Materials, daß die Zellen mit 8 Chromosomen Spermatocyten erster Ordnung waren, die vor der ersten Reifungsteilung standen, und daß die mit 7 Chromosomen Spermatocyten zweiter Ordnung waren, die vor der zweiten Reifungsteilung standen. Die Verminderung der Chromosomen von 8 auf 7 findet in der Prophase der zweiten Reifungsteilung statt durch Konjugation von 2 ungleichen Chromosomen (Chromatin - Nucleoli MONTGOMERYS!). Diese Chromosomen nennt WILSON "Idiochromosomen".

Wir können uns WILSONS Befund am besten an einem Schema klar vor Augen führen, an dem wir das typische Verhalten der Chromosomen überblicken. Als Normalzahl gelte 14, wie sie bei den meisten untersuchten

Tieren sich vorfand. Unter diesen 14 Chromosomen sind also

- 12 gewöhnliche Chromosomen, die ich mit arabischen Ziffern angebe,
- 2 Idiochromosomen verschiedener Größe. Ich bezeichne das größere mit *I*, das kleinere mit *I*.

Die ausgezogenen Linien bedeuten eine Reduktionsteilung, die gestrichelten eine Aequationsteilung.

WILSON konstatierte also, daß die gewöhnlichen Chromosomen eine Prä-, die Idiochromosomen dagegen eine Postreduktion durchmachen.

12+1-

Synapsis Wachstum

Fig. D. Schema zur Veranschaulichung der Idiochromosomen. Aufgestellt nach WILsons Schrift I, 1905.

Die zweite seiner Arbeiten handelt über die drei verschiedenen von ihm aufgestellten Arten sich abweichend verhaltender Chromosomen. Er nennt alle abweichenden Chromosomen "Heterochromosomen". Die drei Arten sind: die Idiochromosomen, die Mikrochromosomen oder m-Chromosomen und die accessorischen oder heterotropen Chromosomen. Seine zweiten Untersuchungen beziehen sich auf Alydus pilosulus, Anasa tristis, Archimerus calcarator, Banasa calva, bei welchen also die Mikrochromosomen vorkommen.

Diese zeichnen sich in den Spermatogonien durch besondere Kleinheit aus, wie die Abbildung (E) zeigt. Untereinander sind sie in den meisten Fällen von gleicher Größe. Dies ist jedoch nicht immer der Fall. Ihre Eigentümlichkeit besteht darin, daß sie sich während der Wachstumsperiode nicht zu einem zweiwertigen Körper vereinigen, sondern dies erst in der Prophase der ersten Reifungsteilung tun. Infolge dieser Konjugation hat die Spermatocyte zweiter Ordnung ebenso viele Chromosomen wie die Spermatide. Sie werden in der ersten Reifungsteilung wieder voneinander getrennt, wie aus der Figur F ersichtlich ist.



Fig. E. Spermatogonie von Anasa tristis. *m* Mikrochromosomen. Aus Wilson.

Fig. F. Metaphase der ersten Reifungsteilung bei Archimerus calcarator. m konjugierte Mikrochromosomen. Aus WILSON.

77

-

Das accessorische Chromosom ist stets unpaar und vollzieht seine Teilung entweder in der ersten oder zweiten Reifungsteilung. Es kommt stets in Gemeinschaft mit den Mikrochromosomen vor. Ausgenommen ist jedoch Banasa calva, wo es neben Idiochromosomen vorkommt. Infolgedessen haben wir hier 4 verschiedene Arten von Spermatozoen zu unterscheiden:

1) solche ohne accessorisches, mit 1 großem Idiochromosom

2)	22	77	22	27	1	kleinem
3)	11	mit	accessorischem,	-	1	großem

3) " mit accessorisch	e
-----------------------	---

23

4) "

" 1 kleinem

Für die 3 verschiedenen Arten Heterochromosomen gilt das Folgende:

Die Idiochromosomen sind typisch ungleich (bei Nezara hilaris jedoch gleich!). Sie können sich während der Synapsis paaren; es ist dies jedoch nicht immer der Fall. Stets aber treten sie getrennt in die erste Reifungsteilung ein, nach welcher sie sich zu einer asymmetrischen Dyade vereinigen, die durch die zweite Reifungsteilung wieder in ihre Komponenten zerlegt wird.

676

Die Mikro- oder m-Chromosomen sind gewöhnlich sehr klein und bilden ein symmetrisches Paar in der Spermatogonie. In der Prophase der ersten Reifungsteilung vereinigen sie sich und liefern einen zweiwertigen Körper. Sie werden getrennt, ohne verschmolzen zu sein. Jedes Mikrochromosom teilt sich in der zweiten Reifungsteilung.

Das accessorische Chromosom ist ohne Genossen in der Spermatogonie. Es teilt sich nur einmal im Verlauf der Spermatogenese, entweder in der ersten oder in der zweiten Reifungsteilung. Es ist wahrscheinlich entstanden durch Verschwinden eines gleich großen Genossen. Die Idiochromosomen betrachtet WILSON als eine Stufe dieser Rückbildung. So kommen z. B. bei Nezara 2 gleich große Idiochromosomen vor. Das eine hiervon müßte kleiner werden (wie dies Verhältnis ja bei Lygaeus turcicus vorkommt), und wenn es ganz verschwunden ist, so nennt man das andere eben accessorisches Chromosom.

Die dritte Arbeit von WILSON handelt über die Bestimmung des Geschlechtes. Er hält das accessorische Chromosom für dasjenige Element, welches das weibliche Geschlecht bestimmt. Diese Auffassung ist das Extrem zu der Ansicht von Mc CLUNG, der im accessorischen Chromosom einen das männliche Geschlecht bestimmenden Faktor erblickt. Im übrigen brauche ich auf die WILSONSchen Spekulationen hier nicht näher einzugehen, da sie außerhalb unserer Betrachtung liegen.

In seiner letzten Arbeit (1906) über "Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus" unterzieht GROSS das schon von HENKING 1891 studierte Objekt einer Nachuntersuchung. GROSS weicht in der Auffassung des Reduktionsmodus von HENKING ab. Er findet





auch bei Pyrrhocoris die schon 1904 an Syromastes entdeckte Tetradenbildungsweise. Diese wird in Fig. G dargestellt. Während also nach HENKINGS Auffassung die Tetrade den Bau $\frac{a|a}{b|b}$ hat, besitzt sie nach GROSS die Zusammensetzung $\frac{a|b}{a|b}$ während der ersten Reifungsteilung. Infolge dieser Auffassung kommt GRoss auch bei der zweiten Reifungsteilung zu derselben Deutung, welche ich schon bei Syromastes weiter oben beschrieben habe. Aus diesem Gegensatz in einem so wichtigen Punkte bei zwei durchaus exakten Beobachtern ersieht man, wie kompliziert die Spermatogenese bei den Hemipteren verläuft. Nach der zweiten Reifungsteilung tritt bei Pyrrhocoris ein Nebenkern auf, welcher cytoplasmatischen Charakters ist. Das Centriol teilt sich, nachdem es zwischen Kern und Nebenkern gewandert ist. Das eine der beiden bleibt an dieser Stelle, das andere dagegen wandert auf der Scheidewand des aus zwei Hälften bestehenden Nebenkernes in entgegengesetzter Richtung weiter. So entsteht der Achsenfaden des Spermatozoons.

Dies sind in aller Kürze die Ergebnisse, welche bei den Hemipteren bisher erzielt worden sind. Folgende Tabelle gibt noch einen kurzen Ueberblick.

		the second s		the state of the s		
	Objekt	Autor	Reifung I	steilung II		accessorische Chromosomen
1891	Pyrrhocoris	Henking	Reduktion	Aequation	1	accessorisches
1897	Pentatoma	Montgo-	72	Reduktion		<u> </u>
	(= Euchistus)	MERY				
1898	Anasa	PAULMIER	33	Aequation	1	accessorisches
1898	Pentatoma	Montgo-	22	Reduktion		
	(== Euchistus)	MERY				
1899	32	22	22	Aequation		
1899	Anasa	PAULMIER	22	27	1	accessorisches
1 904	Syromastes	GROSS	Aequation	Reduktion	1	accessorisches
1905	verschiedene	WILSON	Reduktion	Aequation		
			(gewöhnl.	Chrom.)		
1906		22	Aequation	Reduktion		
			(Idiochrom.)			
1906	Pyrrhocoris	GROSS	Aequation	Reduktion	1	accessorisches

III. Material und Methoden.

Die zur Untersuchung erforderlichen Tiere verschaffte ich mir aus den Tümpeln nahe den Saaleufern bei Jena. Als Fangzeit eigneten sich am besten die heißen Mittagsstunden, während welcher die Hydrometren sich zahlreich auf den Teichen herumtummelten. Den Tieren wurde, nachdem ihnen der Kopf abgeschnitten war, unter physiologischer Kochsalzlösung die Hoden entnommen. Danach kamen diese sofort in das starke FLEMMINGsche Gemisch¹). In diesem verweilten sie 1/2—24 Stunden. Als vorzüglich hat sich die 24-stündige Fixierung bewährt, obschon durchaus brauchbare Resultate schon nach der kürzesten Fixierung erzielt wurden. Von großer Wichtigkeit ist, daß die Hoden nach dem Fixieren gut ausgewaschen werden, und zwar dauert die Auswaschung in fließendem Wasser so lange, wie die Fixierzeit betrug.

Die Dicke der Schnitte betrug 2-5 μ . Gefärbt habe ich mit dem Heidenmannschen Eisenhämatoxylin²).

Diese Färbung erwies sich, was Klarheit und scharfe Begrenzung der Bilder anbelangt, als vorzüglich. Ferner habe ich als Kontrollfärbung mit gutem Erfolg die mit DELAFIELDschem Hämatoxylin angewandt. Doch sind die damit erzielten Bilder weniger für die stärkeren Vergrößerungen geeignet als diejenigen, welche mit HEIDENHAINSchem Eisenhämatoxylin gefärbt sind. Sie sind lichtschwächer, aber immer noch deutlich genug, um Details erkennen zu können. Ebenso brauchbar erwies sich Safranin.

Als Plasmafarbstoff habe ich Lichtgrün verwandt, das eine schöne intensive Färbung lieferte.

Lösung II Lösung I 1) Aqua dest. (im Dunkeln aufzubewahren) 150 ccm 5-proz. Chromsäure 37,5 " 50 ccm 2-proz. Osmiumsäure 3,75 " Eisessig Die beiden Lösungen werden vor dem Gebrauch im Verhältnis ihrer Volumina gemischt. 2) Die Behandlung geschieht nach folgender Tabelle: Eisenalaun (= Eisenoxydammoniak 2-proz.) 24-36 Stunden Aqua dest. 15-20 Min. Eisenhämatoxylin 1 Proz. (alte Lösung!) 24-48 Stunden Aqua dest. 10 Min. Eisenalaun 2-proz. Differenzieren. Kontrollieren! Aqua dest. 5 Min. Aqua font. Abspülen 20-30 Min. Aqua dest. Alk. 35-proz., 70-proz., 94-proz., absol. Xylol

Einschließen in Kanadabalsam.

Die Untersuchung geschah bei künstlichem (Gas-)Licht. Dasselbe eignet sich viel besser als Tageslicht, indem die Kontraste innerhalb der Zelle besser sichtbar werden.

Die Zeichnungen wurden mit $1/_{12}$ homogener Immersion (Zeiß) in Verbindung mit den Kompensationsokularen 4, 8, 18 frei nach dem Objekt angefertigt.

IV. Biologische Bemerkungen.

Die Hydrometriden kann man wohl als eine der biologisch interessantesten Gruppen unter den Hemipteren bezeichnen. Jedermann hat ihnen wohl schon zugeschaut, wie sie unermüdlich bald stoßweise über den Teich eilen, bald längere Zeit auf ein und demselben Flecke stehen bleiben.

Ihre Fähigkeit, auf dem Wasser zu stehen, können wir uns erklären, wenn wir das Ende eines Laufbeines näher betrachten. Das Tier hat 3 Beinpaare, deren Längen im Verhältnis 2:5:3 stehen. Die Vorderbeine (Taf. XLI, Fig. 1) sind also die kürzesten. Als Lauffüße werden die beiden letzten Beinpaare benutzt. Die mittleren, die ja die längsten sind, stehen wie Ruder vom Tierkörper ab (Taf. XLI, Fig. 2). Das ganze Fußende ist mit vielen Härchen besetzt, von denen immer eines sehr lang gezogen ist. Außerdem sind noch 2 Krallen vorhanden, die beweglich sind und in das Wasser getaucht werden können. Diese Härchen werden mit Fett bestrichen, wie ich unten genauer angebe. Hierdurch kann die Oberflächenspannung des Wassers nicht überwunden werden. Genau wie das mittlere Beinpaar ist das letzte gebaut (Taf. XLI, Fig. 3). Von der Wirkung der Oberflächenspannung kann man sich überzeugen, wenn man eine mit Fett bestrichene Nadel auf das Wasser legt. Diese sinkt dann nicht unter. Sie wirft einen breiten Schatten, da sich eine Vertiefung des Wassers bildet, in deren Mitte die Nadel liegt. Auch der Hydrometrenfuß wirft einen sehr großen Schatten, was eben beweist, daß sich an der Oberfläche des Wassers eine flache Grube bildet, in welcher der Fuß ruht. Die Vorderbeine dienen zum Festhalten der Nahrung, die aus kleinen, auf das Wasser fallenden Insekten besteht. Infolgedessen sind hier die Krallen mächtiger entwickelt als an den hinteren Beinpaaren. Die Härchen dagegen sind nicht so gut entwickelt wie an den letzteren. Es liegt also hier ein schönes Beispiel der Anpassung an eigenartige Lebensweise vor.

Setzt man eine Hydrometra auf das Land, so benimmt sie sich sehr ungeschickt. Auch hier sucht sie ihre gewohnte Bewegungsart fortzusetzen; das Tier führt also die tollsten Luftsprünge aus.

Sehr interessant ist folgender Versuch. Man taucht ein Tier mit Körper und Beinen längere Zeit unter Wasser. Setzt man es nun wieder auf die Oberfläche desselben, so sinkt es mit allen Extremitäten ein. Befindet sich das Tier nahe an einem Blatt, so sucht es dasselbe zu erreichen. Hierauf angelangt, streicht es das mittlere Beinpaar am Rüssel auf und ab. Wahrscheinlich werden die Beine hier mit einem Speichel befeuchtet, der sich nicht mit dem Wasser mischt und folglich wie eine Einfettung wirkt. Wenn das zweite Beinpaar beendet ist, so folgt das dritte. Letzteres kann jedoch nicht bis an den Rüssel gebracht werden. Infolgedessen wird es mit dem Fett des ersten Beinpaares eingerieben. Ist dieser Vorgang besorgt, so ist das Tier wieder befähigt, seinen Lauf auf dem Wasser fortzusetzen.

Befindet sich auf der Wasseroberfläche des Gefäßes kein Ruheplatz, so kriecht es an die Glaswand. Die Tiere können nämlich an der glatten, vertikalen Wand heraufklettern, was offenbar darauf beruht, daß die Haare der Laufbeine in eingefettetem oder in nassem Zustande eine starke Adhäsion an das Glas haben. An dieser Glaswand besorgt die Hydrometra dann dieselben Vorgänge, die vorhin beschrieben wurden.



Fig. H.



Fig. H. Vorderflügel.

Fig. J. Hinterflügel. a Costa apicalis, c Costa connectens. h Costa primaria, s Costa sustensa, d Costa decurrens, t Costae lineatae, r Costae radiantes.

Die Hydrometren besitzen einen stark wirkenden Stinkapparat. Sobald man die Tiere in die Hand nimmt, kann man schon auf einige Entfernung den ganz unangenehmen Geruch wahrnehmen. Sie haben ferner 2 Paar Flügel, die auch zum Fluge benutzt werden müssen. Denn man findet oft Hydrometren auf großen Wasserlachen, die infolge Regengüssen u. s. w. entstanden sind. Die Tiere können also nur durch Fliegen dorthin gelangt sein ¹). Der Geschlechtstrieb ist stark entwickelt. Oft fand ich sogar kopulierte Tiere unter denjenigen, die ich in einer Schachtel mit nach Hause genommen hatte, ohne daß die Tiere beim Fangen schon in Kopulation gewesen wären.

Der Hinterleib hat die Form eines Schiffes, wie der Querschnitt (Fig. K) zeigt. Nach oben ragen zwei Erhöhungen seitlich hervor, und auf der wagerechten Platte zwischen denselben ruhen die Flügel. Diese Platte ist nicht behaart, während der übrige Körper mit feinen Härchen, die von vorn nach hinten, der Längsrichtung des Tieres nach, gerichtet sind, besetzt ist. Die Tracheen münden an den Seiten der eben erwähnten Erhöhungen (Fig. K), gerade unter den Muskelbündeln, welche diese Erhöhungen in



Fig. K.

Fig. L.

Fig. K. Querschnitt durch das Abdomen von Hydrometra lacustris. D Darm, M MALPIGHISche Gefäße, H Hoden, M' Muskeln, Tr Trachee, St Stigma, s.M segmentale Muskeln.

Fig. L. Längsschnitt durch das Abdomen von Hydrometra lacustris. Tr Trachee, die sich verästelt, St Stigma, s.M segmentale Muskeln.

querer Richtung durchziehen. Die Stigmen liegen segmental und sind in den Segmenten 2-6 des Abdomens vorhanden. Im 1. und 7. Segment habe ich nie Stigmen finden können. Im Längsschnitt mündet die Trachee so, wie es in Fig. L dargestellt ist.

1) Neuerdings habe ich den Flug der Hydrometren durch folgendes Experiment nachgewiesen. An einem sehr heißen Tage habe ich ungefähr 20 Tiere in einem verschlossenen Glas etwa 10 Stunden ohne Wasser aufbewahrt. Oeffnete ich sodann das Glas und schüttete dann die Hydrometren auf die Fensterbank, so breiteten alle ihre Flügel aus und flogen mit Blitzesschnelle davon. Man sicht wieder die Muskeln (welche in jedem Segment sich wiederholen) und die sich verästelnde Trachee. Das Stigma wird nach außen von einem Haarkegel geschützt, welcher aus ebensolchen kleinen soliden Härchen besteht, wie sie die Unterfläche und die Seitenflächen des Hinterleibes bedecken. Durch Einstülpung der äußeren dichten Chitinschicht ist ein kleines Bläschen entstanden. Dieses Bläschen läuft in ein blindes Säckchen aus. An der Grenze zwischen dem Bläschen und dem Säckchen mündet die Trachee in das Bläschen aus. Es scheint mir, daß sich am Ende des Säckchens ein kleiner Muskel ansetzt; es ist mir aber unmöglich gewesen, ihn bei stärkster Vergrößerung mit genügender Deutlichkeit zu sehen.

Die Körperdecke besteht aus einer sehr dicken Chitinschicht, an der man zwei Lagen unterscheiden kann, eine schwarze und eine helle. Die letztere umgibt das Bläschen der Tracheenmündung, wie aus Fig. L ersichtlich ist.

V. Spermatogenese.

1. Die Spermatogonien und die Vermehrungsteilungen.

Der männliche Geschlechtsapparat von Hydrometra hat eine etwas andere Gestalt als die, welche man bei vielen Hemipteren antrifft. Während er bei diesen aus einer Anzahl schlauchartiger

Follikel besteht, sieht man bei Hydrometra jederseits einen U-förmig gebogenen Hoden; dieser hat an seinem blinden Ende noch einen kurzen dünnen Anhang, der eine Fortsetzung des Bindegewebes des Hodens ist (Taf. XLI, Fig. 4). Der Hode biegt sich oben um und geht in den Samenleiter über (b in Fig. M). Dieser ist eine Röhre, deren Längsschnitt in Fig. 5 (Taf. XLI) abgebildet ist. Die Wand des Samenleiters enthält eine Menge Zellen, deren Begrenzungen nicht gut zu erkennen sind. Die Kerne liegen mit großer Regelmäßigkeit gleich weit von der äußeren Wand entfernt. Sie haben, wie dies Fig. 6 (Taf. XLI) zeigt, eine



Fig. M. Männlicher Geschlechtsapparat von Hydrometra lacustris. *h* Hoden, *b* paariger Samenleiter, *a* unpaarer Ausführungsgang.

deutliche Membran und im Innern das Chromatin sehr unregelmäßig verteilt. Außerdem ist noch ein Netzwerk im Innern vorhanden. Aeußerlich ist der Samenleiter noch von einer dichteren Bd. XLII. N. F. XXXV. 45 Lamelle bekleidet, in der feine Körnchen in sehr großer Anzahl vorhanden sind. In dem Samenleiter liegen die Spermatozoen bündelweise, wie das Fig. 5 (Taf. XLI) auch zeigt. Der Samenleiter ist paarig. Die beiden Samenleiter gehen bald in einen gemeinsamen Ausführungsgang über (a in Fig. M).

Die Spermatogenese ist während der Monate Mai bis September in voller Blüte. Die jüngsten Stadien trifft man direkt an dem blinden Ende des Hodens oder doch sehr nahe an demselben. Die Entwickelung der Geschlechtszellen verläuft durchaus nicht stetig, wie man bei anderen Tieren gefunden hat, sondern sie geht schub- oder stoßweise vor sich. Man findet die Geschlechtszellen immer gruppenweise, von einer Cyste umgeben. Nach der Bildung der Ursamenzellen können diese sehr lange auf diesem Stadium stehen bleiben. Wenn nun eine neue Generation Ursamenzellen erzeugt wird, so entwickeln sich die vorher gebildeten sehr schnell weiter, und zwar gewinnt man aus den Schnitten den Eindruck. daß diese Verwandlung sich in äußerst kurzer Zeit abspielen muß. Zwischen diesen beiden Stadien gibt es jedoch Uebergänge in jeder Phase. Die Bilder sind sehr klar, und eine Verklumpung der Chromosomen, welche die Untersuchung der Spermatogenese bei vielen Tieren unausführbar macht, findet nicht statt.



Fig. N. Schematisierter Längsschnitt durch den Hoden von Hydrometra lacustris. Bedeutung der Zonen: 1 Spermatogonien, 2 Vermehrungsteilungen, 3 Knäuelstadien, 4 erste Reifungsteilung, 6 Spermatiden, 7 unreife Spermatozoen, 9 Bindegewebe.

Neben den Ursamenzellen können sofort Zellen späterer Stadien, z. B. Zellen der ersten Reifungsteilung liegen. Manchmal findet man sogar Spermatiden oder selbst Spermatozoen. Diese Erscheinung ist bei vielen Tieren beobachtet worden, so von AUERBACH bei Paludina vivipara. Sie ist sicherlich auf den Umstand zurückzuführen, daß die einzelnen Cysten den Hoden schief durchsetzen. Bei genauerem Studium lassen sich die einzelnen Stadien sehr gut voneinander unterscheiden. Dazu kommt noch, daß die Cystenwände schon eine äußere Trennung hervorrufen. Fig. N zeigt einen Längsschnitt des Hodens, der die verschiedenen Lagen der Cysten veranschaulicht.

Fig. 1 (Taf. XLII) zeigt ein Stück des Hodens, und zwar das blinde Ende desselben. Hier liegen die Ursamenzellen dicht gedrängt zu Hunderten in jedem Schnitt, so daß also auf einen Hoden Tausende von Zellen kommen. Sie nehmen an Größe allmählich zu, und als das jüngste Stadium ist eine Zelle anzunehmen, wie sie Fig. 2 darstellt. Innerhalb der Zelle liegt ein großer, genau runder Kern. Er nimmt den größten Teil der Zelle ein, ist heller gefärbt als das ihn umgebende Plasma des Zellleibes und birgt das Chromatin in einem Klümpchen, welches eine zackige Begrenzung hat. Der Kern hat eine verhältnismäßig dicke Membran. Man sieht in ihm ein äußerst feines Gerüst dünner Fäden. Da. wo diese sich im Raume kreuzen, ruhen immer größere, dunklere Körnchen. Centrosomen habe ich in keiner einzigen Ursamenzelle entdecken können; man könnte glauben, daß sie überhaupt noch nicht vorhanden sind, sondern erst später gebildet werden. Bei anderen Hemipteren sind sie auf diesem Stadium bereits deutlich erkennbar, z. B. bei Syromastes marginatus (GROSS), Pentatoma (= Euchistus) [MONTGOMERY] und Pyrrhocoris apterus (HENKING). Die Centrosomen waren bei meinem Objekt auch in denjenigen Zellen, die weniger dicht gedrängt lagen und das Plasma deutlich erkennen ließen, nicht zu finden.

An einer Stelle des Kernes sieht man eine Verdickung und Verdichtung, welche in Gestalt einer Haube dem Kern anliegt. Wir haben hier den Anfang des Mitochondrienkörpers, der schon bei vielen Insekten beobachtet und beschrieben worden ist. Er ist bisher jedoch bei keinem Hemipter erwähnt worden. Auch lassen die Abbildungen, welche die verschiedenen Autoren geben, gar nichts von ausgesprochenen Mitochondrien erkennen. Das ist auffallend; denn man sollte doch innerhalb derselben Ordnung analoge Erscheinungen in der Samenreife erwarten.

Eine Fadenstruktur dieses Mitochondrienkörpers, wie dies von Zweiger bei Forficula auricularia beobachtet wurde, konnte ich in diesem Stadium noch nicht erkennen. Vielleicht liegt dies daran, daß bei Hydrometra die Zellen im Vergleich zu denen anderer Insekten etwas klein sind, und daher die Struktur bei stärkster Vergrößerung (2300-fach) nicht erkennbar ist. Wir werden sehen, daß er auf späteren Stadien auch eine fadenförmige Struktur hat. Meves fand bei Paludina vivipara den Mitochondrienkörper weniger scharf begrenzt und aus kleinen Körnchen bestehend. Die oben beschriebene, aus Mitochondrien bestehende Kappe bezeichnet LA VALETTE ST. GEORGE (bei Blatta, Phratora und Forficula) als den Nebenkern. Mitten unter den Ursamenzellen sieht man Gebilde, die ebenfalls Zellen zu sein scheinen, da sie eine protoplasmatische Hülle und einen chromatischen Bestandteil haben. Das Chromatin ist in größeren Teilen vorhanden (Fig. 1), die mitunter den Eindruck machen, als seien sie Chromosomen einer Aequatorialplatte. Es ist wahrscheinlich, daß diese Gebilde, die in besonderen Cysten liegen, auch Ursamenzellen sind, die jedoch zu viel Chromatin erhalten haben. Sie verkümmern später und gehen zu Grunde. Dies muß sehr früh vor sich gehen, denn schon die Vermehrungsteilungen stimmen alle überein.

Die Ursamenzelle wächst nun etwas (Fig. 3). Dieses Wachstum erstreckt sich auf alle Bestandteile der Zelle. Der Kern wird größer und mit ihm sein Chromatinbestand. Dabei lockert sich das vorhin beschriebene Gerüst ein wenig. Die Maschen sind etwas großzügiger geworden. Man sieht noch immer die Körnchen an den Kreuzungspunkten des Gerüstes. Auch der Mitochondrienkörper hat an Größe zugenommen. Bald aber wird er schmäler, (Fig. 4) und er hat sich mittlerweile um den Kern herumgezogen, so daß er den Kern nun in einer Hülle umgibt. An einer Stelle ist diese Zone jedoch noch etwas dicker. Diese Zerstreuung der Mitochondrien ist ein Zeichen dafür, daß auch im Kern etwas vor sich geht; denn Kern und Mitochondrien stehen in Korrelation. Das Kerngerüst lockert sich auf; infolgedessen nehmen die Körnchen an Zahl ab. Gleichzeitig vergrößert sich der Chromatinklumpen immer mehr. Schon auf diesem Stadium tritt ein zweiter. kleinerer Klumpen hinzu, der jedoch später erst in allen Zellen zu beobachten ist. Von dem größeren der beiden Klumpen gehen regelmäßig nach allen Seiten Fäden aus, auf denen die oben erwähnten Körnchen liegen. Ich bringe das Vergrößern des Klumpens mit dem Auflockern des Gerüstes in Zusammenhang und bin der Ansicht, daß das Chromatin außer in den größeren Klumpen noch in den feinen Körnchen des Gerüstes enthalten ist. Eine ähnliche Struktur des Kernes hat schon PAULMIER 1899 bei Anasa tristis gefunden. Auch er findet an zwei Stellen stärkere Anhäufungen des Chromatins, die er "hazy masses" nennt. Außerdem aber enthält der von ihm beschriebene Kern noch einen Nucleolus. Einen solchen habe ich in keiner einzigen Ursamenzelle finden können. Er ist ja auch nur von minimaler Bedeutung; denn er ist chromatinfrei, wie sich aus den Präparaten PAULMIERS ergeben hat. Daß die beiden Klumpen bei Hydrometra wirklich chromatinhaltig und nicht etwa Nucleoli sind, beweisen meine Präparate,

die mit Delafieldschem Hämatoxylin gefärbt sind. Auf diesen haben sie beide den nämlichen blauroten Ton. Der größere der beiden Klumpen ist die Centralstelle für sämtliches Chromatin. Infolgedessen zieht sich alles allmählich nach dieser Stelle hin. Das Chromatin muß sich auch sammeln; denn die Zelle befindet sich in der Vorbereitung zur Vermehrungsteilung, in welcher die einzelnen Chromosomen erscheinen. Der Chromatinklumpen wird immer größer (Fig. 5). Seine Begrenzung ist niemals eben, sondern stets mit unregelmäßigen Vorsprüngen oder Ausbauchungen versehen. Das Gerüst selbst ist sehr weit geworden. Nur noch ein paar Fäden, die man bei sorgfältigster Beobachtung noch erkennen kann, durchsetzen den Kern. Auf diesem Stadium ist das eben erwähnte kleine Klümpchen immer vorhanden. Es hat ebenfalls zackige Begrenzung und liegt bald in der Nähe, bald in kürzerer oder weiterer Entfernung von dem größeren. Die Kernmembran ist noch ganz deutlich erkennbar. Die Mitochondrien haben sich jetzt sehr regelmäßig um den Kern gelagert. Die einzelnen Zellen haben, wenn sie gedrängt liegen, eine regelmäßige sechseckige Gestalt. Ich babe niemals gefunden, daß sie an einem Ende zugespitzt sind und zu mehreren in einer Rosette liegen, wie dies bei anderen Hemipteren, z. B. bei Pyrrhocoris apterus von HENKING und bei Syromastes marginatus von GRoss beobachtet worden ist.

Bald sicht man auf der Oberfläche des größeren Klumpens hellere Flecke entstehen, ein Zeichen dafür, daß er bald in seine Bestandteile aufgehen wird. Die Mitochondrien liegen noch immer in einer Zone um den Kern (Fig. 6). Sie lassen jetzt auch eine Struktur erkennen und bestehen auf den Schnitten, wo die Differenzierung am günstigsten ist, aus feinen Fäden, die den Nucleus umgeben. Fig. 7 zeigt z. B. eine abgeschnittene Kernkalotte, wo das eben Gesagte zu erkennen ist.

Nach dem Zerfall des Chromatinklumpens sieht man deutliche Chromosomen auftreten, die anfangs noch dicht beieinander liegen (Fig. 8). Bald jedoch rücken sie auseinander und lassen ihre Gestalt gut erkennen (Fig. 9—11). Ihre Zahl beträgt 11. Sie sind der Größe nach verschieden und zwar sieht man 1 auffallend großes, 8 mittlerer Größe und 2 kleine. Sie alle haben keine bestimmte Lage zueinander. Es kommen daher Kerne vor, in welchen die beiden kleinen Chromosomen nahe beisammenliegen, und solche, in welchen sie weiter voneinander getrennt sind. Ebenso ist die Lage des großen Chromosoms variabel. Es liegt bald in der Mitte unter den anderen, bald am Rande, Größen-

unterschiede sind unter den Spermatogonienchromosomen bei Insekten stets beobachtet worden. Auch speziell bei den Hemipteren. GROSS findet z. B. bei Syromastes auch 2 kleine Chromosomen. Auch bei den von WILSON untersuchten Species kommen 2 kleine Chromosomen vor. Diese treten als "Idiochromosomen" auf bei Lygaeus turcicus, Coenus delius u. a. Die Idiochromosomen aber sind verschieden groß, mit Ausnahme von Nezara hilaris. wo kein Größenunterschied vorhanden ist. Oder aber sie kommen als Mikrochromosomen bei Archimerus calcarator, Anasa tristis u. a. vor. Dann sind sie stets gleich groß. Ich lasse zum Vergleich 2 Abbildungen aus WILSON folgen. Keine von diesen beiden Arten Chromosomen ist jedoch mit den kleinen bei Hydrometra lacustris gefundenen Chromosomen identisch, wie sich aus ihrem Verhalten im weiteren Verlauf der Spermatogenese ergibt. Die Zahl 11 wird in sämtlichen Spermatogonien angetroffen. Ebenso sind die Größenunterschiede überall so, wie ich es eben angeführt habe.



Fig. O. Spermatogonie von Nezara hilaris. *i* gleich große Idiochromosomen. Aus WILSON.

Fig. P. Spermatogonie von Alydus pilosulus. *m* Mikrochromosomen. Aus WILSON.

Fig. O. Fig. P. Mittlerweile hat sich mit zunehmendem Auseinanderrücken der Chromosomen die Kernmembran aufgelöst. Die Chromosomen liegen in einem hellen Hof. Dieser, der an Volumen ebenso groß ist wie der frühere Kern, hat eine gleichmäßige Struktur angenommen. Von einem Gerüst ist nichts mehr zu beobachten. Anastomosen zwischen den einzelnen Chromosomen habe ich in keinem einzigen Falle beobachtet. Sie waren auch dann nicht zu erkennen, wenn die Chromosomen noch sehr dicht zusammengedrängt waren. Solche Anastomosen sind eine gewöhnliche Erscheinung bei vielen Insekten, auch bei den Hemipteren. So treten sie z. B. bei Syromastes marginatus, Anasa tristis, Coenus delius, Podisus spinosus auf. Bei Alydus pilosulus kommen sogar zwischen 2 Chromosomen 2 Anastomosen vor, wie sich aus WILSONS Abbildungen ergibt¹) (Fig. P). 1) Studies on Chromosomes, I, 1905.

688

Die Chromosomen haben eine ausgesprochen runde Gestalt und sind äußerst scharf begrenzt. Um den hellen Hof herum befindet sich eine Zone sehr dichten Plasmas von einheitlichem Aussehen. Auf diesem Stadium wie auch auf demjenigen, wo die Chromosomen noch dicht zusammenlagen, lassen sich die Mitochondrien gut beobachten. Man sieht nämlich in dieser Zone runde, distinkt schwarz gefärbte Körnchen, die äußerst regelmäßig zerstreut liegen. Es macht fast den Eindruck, als ob sie in mehreren Reihen angeordnet wären (Fig. 11). In Wirklichkeit aber sind die Mitochondrien keine Körnchen. Man muß bedenken, daß die Zelle vor der Vermehrungsteilung steht und die Chromosomen bereits in die Aequatorialplatte gezogen sind. Die Mitochondrien sind also im Querschnitt getroffen. Sie verlaufen als sehr dünne, überall gleichmäßig dicke Fäden von einem Pol zum anderen innerhalb der Zelle. Die Cysten, welche die zusammengehörigen Zellen dieses Stadiums umschließen, haben starke Wände. Fig. 12 zeigt eine Partie des Hodens. Zu jeder Cyste gehört eine Cystenzelle. Die Kerne selbst habe ich nicht ausgezeichnet, damit die Wirkung besser in die Augen tritt. Eine Cystenzelle hat, vergrößert, das Aussehen von Fig. 13. Sie ist meistens langgestreckt und hat eine deutlich erkennbare Kernmembran. Im Innern des Kernes liegt das Chromatin in kleinen, durchweg gleich großen Körnchen verbreitet. Die Ausläufer der Zelle sind tief schwarz gefärbt. Die Zelle selbst braucht nicht immer langgestreckt zu sein. Vielmehr paßt sie sich der Lage der Cyste an, so daß sie in vielen Fällen etwas runder gebaut ist (Fig. 14). Ihre Länge beträgt ungefähr das 3-4-fache einer Zelle innerhalb der Cyste.

Die Vermehrungsteilung selbst hat das Aussehen von Fig. 15. An den verjüngten Enden der Zelle bilden sich Polstrahlungen aus, was auf das Auftreten von Centrosomen schließen läßt. Die Mitochondrien umgeben den hellen Hof. Sobald die Chromosomen eingeschnürt werden, teilt sich auch der Mitochondrienkörper in zwei Hälften. Das Auftreten und Verhalten des Mitochondrienkörpers bietet sich uns klar dar, wenn wir die Zellen in der Polansicht betrachten (Fig. 16). Man sieht sehr gut die einzelnen Fäden des Mitochondrienkörpers und deren ziemlich scharf begrenzten Anfang in einem Kreise um den Pol herum. Die einzelnen Fäden sind von gleichmäßiger Dicke und verlaufen in den meisten Fällen geradlinig. Ich habe ferner die Polstrahlung in Fig. 17 abgebildet, um folgende Bemerkungen zu machen.

Die Figg. 16 und 17 erinnern sofort an die Bilder, welche

man erhält, wenn man die Kraft eines Magnetpols durch Eisenfeilspäne sichtbar macht. H. E. ZIEGLER hat die Figuren, welche um die Magnetpole entstehen, abgebildet, um sie mit den Kernteilungsbildern zu vergleichen und daraus eine dynamische Theorie der Zellteilung abzuleiten 1). Die Kraft, welche von den Centrosomen aus wirkt, muß nach der Mitte des Zellleibes hin abnehmen. Verschiedene Umstände weisen darauf hin. Zunächst findet man in der Nähe der Pole die Mitochondrien etwas dichter als in der Mitte des Zellleibes. Ferner ist es mir aufgefallen, daß das Stadium der Aequatorialplatte, sowohl der Vermehrungs- als auch der Reifungsteilungen, das bei weitem häufigste ist. Wenn die Chromosomen erst einmal durchschnürt sind, so vollzieht sich die Anaphase äußerst schnell. Eigentümlich an den Mitochondrien ist die Tatsache, daß sie erst in ganz bestimmter Entfernung von den Polen aus ihren Anfang nehmen. An dieser Stelle beginnt aber meistens die bis dahin sichtbare Plasmastrahlung undeutlich zu werden. Ich kann zur Erklärung dieser eigentümlichen Erscheinung nur anführen, daß der Bezirk um den Pol herum stets etwas dunkler gefärbt ist als die übrige Zelle. Folglich muß die Struktur hier eine dichtere sein, und deshalb können die Mitochondrien nicht bis an den Pol herankommen. Was die "Muskelfadentheorie" anbelangt, so glaube ich, daß die Stränge, welche vom Pole aus an die Chromosomen gehen, ebenso wie die Polstrahlungen nur der sichtbare Ausdruck für das Vorhandensein einer Kraft sind. Ebenso wie die Eisenfeilspäne uns den Verlauf der magnetischen Kraft sichtbar machen, so machen uns diese Gebilde die "Polkräfte" der Zelle sichtbar. Es erscheint mir höchst unwahrscheinlich, daß diese Stränge Muskelfäden sein sollen. Denn was sollte denn bei Hydrometra die Plasmastrahlung, die, wie schon erwähnt, noch unscharf zwischen ihnen verläuft, sein? Alles deutet nach meiner Auffassung vielmehr darauf hin, daß von den Polen Kräfte ausgehen, die in den Centrosomen ihren Sitz haben. Die Stränge und die Plasmastrahlung sind nichts anderes als vergängliche Strukturen, welche auf diese Kräfte schließen lassen. Ueber deren Größe und wirkliche Natur vermögen wir nichts auszusagen. Sie müssen aber in den Centrosomen einer Zelle gleich groß sein. Denn jedes Chromosom wird in zwei gleich große Hälften zerlegt. Nun könnte man jedoch einwenden, daß WILSONS Idiochromosomen in der Aequatorialplatte nach vorhergehender

1) H. E. ZIEGLER, Untersuchungen über die Zellteilung, 1895.

Konjugation in ungleiche Hälften zerlegt werden. Das ist aber auch erklärlich; denn die Idiochromosomen konjugieren ja, ohne daß dabei eine Fusion eintritt. Infolgedessen kann auch von einer Zerlegung in zwei gleiche Hälften keine Rede sein.

Wie werden die Chromosomen in den Vermehrungsteilungen nun geteilt? Sie haben alle eine ausgesprochene Kugelform in der Aequatorialplatte. Die Teilung muß aber, wie dies in jeder gewöhnlichen Mitose der Fall ist, eine Längsspaltung sein. Dies ist ja auch bei anderen Hemipteren konstatiert worden, so bei Anasa tristis, Euchistus variolarius u. a. m. Da nun aber die Kugel unendlich viele oder gar keine ausgezeichneten Achsen hat, so ist es theoretisch ganz gleich, in welcher Lage das Chromosom die Vermehrungsteilung durchmacht.

Es tritt nun bald eine Einschnürung der Chromosomen auf, so daß beide Tochterchromosomen gleich groß sind. Die Durchschnürung erfolgt hierauf, und die Tochterchromosomen bleiben durch lange Fäden noch sehr lange in Verbindung (Fig. 18). Im allgemeinen scheint bei der Teilung die Tendenz zu herrschen, daß die kleinsten Chromosomen sich am schnellsten voneinander trennen. Sie haben manchmal schon ein beträchtliches Stück zurückgelegt, wenn die großen Chromosomen noch nahe zusammen sind. Jedoch will ich dies durchaus nicht als Gesetz hinstellen. Aber die Erscheinung scheint auch WILSON aufgefallen zu sein bei den Idiochromosomen. Er sagt nämlich: "Frequently the idiochromosomes [die ja die kleinsten des Kernes sind! Verf.] lead the way in the march toward the poles and may be widely separated at a time when one or more of the larger chromosomes are only just separating, while the macrochromosome ofter lags behind the others." Allerdings fährt er fort: "But now and then a spindle shows the reverse condition, the small idiochromosome being the slowest in the group." Die letzte Erscheinung könnte dem Umstand zugeschrieben werden, daß die Idiochromosomen etwas später in diesem Falle in die Aequatorialplatte kämen.

Der Zellleib schnürt sich nun ein; ebenso erfolgt eine Durchschnürung der Mitochondrien (Fig. 19). In der Anaphase der Vermehrungsteilung liegen die Chromosomen nahe beieinander, ohne jedoch zu verklumpen (Fig. 19). Im Innern der Tochterkerne tritt ein hellerer Hof auf. Die Mitochondrien sind jetzt sehr schwer erkennbar. Nur hier und da sieht man einzelne Fäden. Sie werden höchst wahrscheinlich durch chemische Prozesse unsichtbar und zerstreuen sich im Plasma der Zelle, die jetzt vollkommen durchschnürt wird (Fig. 20). Die Mitochondrien sind Gebilde, welche vorläufig noch nicht genügend aufgeklärt sind. Auf jeden Fall sind sie Zellbestandteile, die man nicht unbeachtet lassen darf, wie dies einige Autoren getan haben.

Schon 1891 hatte HENKING bei Pyrrhocoris apterus Gebilde beschrieben, die sich in der Umgebung des Kernes besonders anhäufen, indem sie eine periphere Plasmazone frei lassen. HENKING nannte sie damals Dotterkügelchen. Er hatte die Identität dieser Dotterkügelchen mit den von LA VALETTE ST. GEORGE beschriebenen Mitochondrien noch nicht erkannt. Neuerdings faßt GROSS in seiner letzten Arbeit über Pyrrhocoris apterus unter dem Namen "Pseudochromosomen" Gebilde zusammen, die in den Hoden zweier Tiere gefunden wurden, und zwar in einem Falle in 3, im anderen in 2 Follikeln. Am besten zitiere ich GRoss' Beschreibung derselben wörtlich: "Es fanden sich hier im Plasma der Spermatocyten, zuweilen in großer Zahl, Gebilde, die ich, vorläufig ohne nähere Begründung, als Pseudochromosomen bezeichnen will. Das früheste Stadium, auf dem ich sie beobachten konnte, war die erste Synapsis. In den Spermatocyten der 4 Hoden finden sich in großer Häufigkeit im Plasma eine große Zahl kleinerer und größerer Körner, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Sie liegen zum Teil in dichten Massen der Kernmembran an, zum Teil sind sie durch das Plasma zerstreut. Ihre Anordnung ist im allgemeinen recht unregelmäßig." Ich vermute, daß diese Pseudochromosomen Mitochondrien sind, wenn auch in modifizierter Form. Sie scheinen bei Pyrrhocoris aber sehr unregelmäßig aufzutreten. Der Schwerpunkt meiner Vermutung liegt jedoch darin, daß sich die Pseudochromosomen später am Aufbau des Nebenkernes beteiligen und dieser eine große Achnlichkeit mit demjenigen von Hydrometra besitzt.

Es ist eine höchst auffallende Erscheinung, daß die Mitochondrien in ein und derselben Ordnung der Insekten ein so vereinzeltes Auftreten haben. Dies zeigt aber, wie sehr die einzelnen Vertreter der Hemipteren in der Spermatogenese differieren.

Die Tochterzellen stehen an Größe den ursprünglichen Spermatogonien bedeutend nach. Das ist ja auch begreiflich, denn wir finden keine Ruhestadien zwischen den aufeinander folgenden Vermehrungsteilungen; es kann also ein Anwachsen der Chromosomen auf die normale Größe nicht stattfinden. Nach den Vermehrungsteilungen findet anfänglich ein Wachsen der Zelle auch nicht statt. Dieses beginnt erst nach dem Knäuelstadium.

2. Knäuelstadium.

Nach der letzten Vermehrungsteilung regeneriert sich die Kernmembran, und die Chromosomen nehmen eine langgestreckte, stabförmige Gestalt an (Fig. 21). Die Größenunterschiede der Chromosomen sind noch vorhanden. Nur hat die ganze Zelle an Volumen eingebüßt. Sie beträgt an Größe etwas über die Hälfte der normalen Spermatogonie. In sämtlichen Zellen dieses Stadiums tritt eines der langgestreckten Chromosomen durch seine Größe besonders hervor. Es entspricht demjenigen, welches sich schon in der Aequatorialplatte der Vermehrungsteilung durch seine Größe auszeichnete. In manchen Schnitten, in welchen die Zelle besonders glücklich getroffen wird, kann man auch zwei kleine Stäbchen erkennen. Diese sind die beiden kleinen Chromosomen der Vermehrungsteilung. Die Chromosomen nehmen auf Präparaten, die mit DELAFIELDschem Hämatoxylin gefärbt sind, alle denselben Ton an. Sie durchsetzen den ganzen Kern. Der Plasmaleib ist sehr schmal, und deshalb eine genaue Erkennung seiner Struktur unmöglich. Es lassen sich bei stärkster Vergrößerung nur helle und dunklere Flecke im Plasma erkennen, wie ich das in Fig. 21 angedeutet habe. Insbesondere kann man über den Mitochondrienkörper jetzt nichts Genaues aussagen. - Dieses Stadium der langgestreckten Chromosomen tritt verhältnismäßig selten auf. Es ist ein solches schon von GROSS bei Syromastes marginatus beobachtet worden, ist aber auch hier ziemlich selten. Dasselbe ist ein schöner Beweis für die Individualität der Chromosomen. Nach der letzten Vermehrungsteilung macht es nämlich den Eindruck, als ob die Chromosomen ihre Selbständigkeit aufgegeben hätten und verklumpt dalägen. Ein deutliches Erkennen von 11 Chromosomen ist unmöglich, obschon ja unbedingt so viele vorhanden sind.

Zwei dieser langgestreckten Chromosomen nehmen nun wieder Kugelform an, während die übrigen sich über den ganzen Kern verbreiten (Fig. 22). Oft sieht man anstatt der 2 kugeligen Chromosomen nur eins (Fig. 23). Dann ist dieses aber stets größer als jedes der einzelnen. Ich nehme an, daß im letzten Falle die beiden Chromosomen sich zu dem einen vereinigt haben. Das übrige Chromatin hat bereits einen blassen Ton angenommen, so daß es schwer ist, die genauen Vorgänge im Kern zu verfolgen. Nur bei äußerst genauer Betrachtung gewinnt man den Eindruck, als ob das Chromatin den Kern in einem dünnen, farblosen Faden durchzieht. Ob dieser einheitlich ist, kann nicht entschieden werden. Darauf folgt ein Stadium, auf welchem man immer nur einen Chromatinklumpen sieht. Es zieht sich nämlich das gesamte Chromatin zu einem ganz dichten Knäuel zusammen (Fig. 24). Details lassen sich der Dichtigkeit und intensiven Färbung wegen nicht erkennen. Auf diesem Stadium färbt sich das Chromatin bei den meisten Insekten intensiv schwarz. Der Uebergang des farblosen Zustandes in den schwarzen geht sehr schnell vor sich. Während dieses Vorganges rückt das Chromatinklümpchen aus dem dichten Knäuel heraus und liegt anfangs noch in einer Bucht an der Oberfläche desselben (Fig. 24). Später gibt es auch diese Lage auf, und es liegt dann getrennt vom Knäuel. In dem dichten Knäuel sieht man Verdickungen, welche durch dünnere Fäden verbunden sind und so alle in Zusammenhang stehen. Diese Verdickungen sind sicherlich die Mikrosomen der Chromosomen, die sich aneinander gereiht haben. Ich nehme an, daß der spätere lockere Knäuel dadurch zu stande kommt, daß neben der eigentlichen Auflockerung des Knäuels die eben erwähnten Fäden eingezogen werden und dann diese Verdickungen also die Körner der Perlschnur bilden. Das Innere des Kernes ist ganz hell gefärbt und setzt deutlich gegen die Membran ab. Daß nicht alle Chromosomen sich an der Bildung des Knäuels beteiligen, ist bei den Hemipteren eine weit verbreitete Erscheinung. So ist es z. B. von HENKING bei Pyrrhocoris apterus, MONT-GOMERY bei Euchistus (= Pentatoma) und GROSS bei Syromastes marginatus beobachtet worden, wenn auch bei den letzteren der Vorgang sich auf einem späteren Stadium, nach dem Zerfall des Knäuels nämlich, vollzieht. Der sich abnorm verhaltende Körper ist, da er aus Chromatin besteht, von MONTGOMERY mit dem Namen "Chromatin-Nucleolus" belegt worden. Diese allerdings wenig glückliche Bezeichnung werde ich, da sie einmal in die Literatur eingeführt ist, auch annehmen und das Chromatinklümpchen bei Hydrometra, das, wie meine mit DELAFIELDschem Hämatoxylin behandelten Präparate beweisen, auch aus Chromatin besteht, von nun ab als Chromatin-Nucleolus bezeichnen. Außer diesem fanden MONTGOMERY bei Euchistus (= Pentatoma) und GROSS bei Svromastes noch einen Nucleolus, der sich nur mit Plasmafarbstoff tingierte und später, nachdem er in mehrere Brocken zerfallen war, verschwindet. Einen solchen Nucleolus habe ich bei Hydrometra nicht gefunden.

Das Zusammendrängen des Chromatins wird von vielen Autoren

als "Synapsis" bezeichnet. Diesem Stadium wird von manchen Forschern in theoretischer Beziehung eine große Wichtigkeit beigelegt. In ihr sollen sich väterliche und mütterliche Chromosomen, die bis dahin getrennt waren, aneinander legen. Manche Autoren (z. B. STRASBURGER) nehmen sogar an, daß während derselben ein Substanzaustausch zwischen väterlichen und mütterlichen Chromosomen stattfinde. Leider aber können die genauen Vorgänge während der "Synapsis" nicht verfolgt werden, da das Chromatin sich in einen Klumpen von intensiv schwarzer Färbung zusammenzieht. Dies geschieht auch anfangs bei Hydrometra. Soviel ich aber dann aus der Synapsis erkennen kann, besteht der Klumpen aus den schon beschriebenen Körnern, die durch dünne Fäden verbunden sind. Hierbei braucht die Individualität der väterlichen und mütterlichen Chromosomen durchaus nicht aufgegeben zu werden. Die Chromosomen setzen sich dann alle zu einem dünnen Faden aneinander. Ueber die Reihenfolge der Aneinanderreihung läßt sich nichts aussagen. Es ist also ungewiß, ob sich ein väterliches Chromosom an ein väterliches oder ein mütterliches setzt.

Neuerdings wird von GRoss geltend gemacht, daß die Hauptbedeutung der Synapsis in der durch lebhaften Stoffwechsel bedingten Umänderung der Chromosomen liegt. GRoss stützt sich dabei hauptsächlich auf die Tatsache, daß bei manchen Hemipteren während dieses Stadiums ein echter Nucleolus gebildet wird, der bei Syromastes wahrscheinlich durch Substanzabgabe von seiten der Chromosomen zu stande kommt. Zwar tritt bei Hydrometra ein Nucleolus nicht auf. Darin erblickte ich aber keinen Grund, GROSS zu widersprechen. Denn chemische Prozesse brauchen ja nicht immer sichtbare Folgen nach sich zu ziehen. Es kann ebenso gut bei Hydrometra infolge chemischer Vorgänge etwas von dem Chromatin abgegeben werden, das sofort in den Zellsaft übergeht, ohne vorher einen Nucleolus zu bilden. Ich schließe mich also der Grossschen Meinung an, um so mehr, als nach meinem Dafürhalten der plötzliche Farbenwechsel des Chromatins unzweifelhaft auf chemische Vorgänge hindeutet.

Wie verschieden die Spermatogenese der Hemipteren in den Details verläuft, beweist die Erscheinung, daß bei Anasa tristis und Pyrrhocoris apterus die Kerne während der Synapsis membranlos sind, während bei Euchistus (= Pentatoma), Syromastes und Hydrometra die Kernmembran vorhanden ist. Solche Einzelheiten sind zwar nur von untergeordneter Bedeutung, aber sie erschweren, namentlich wenn sie sich auf viele Stadien ausdehnen, wie dies bei den Hemipteren der Fall ist, das Studium und den Ueberblick sehr.

Von dem Stadium des dichten Knäuels an ist der Chromatin-Nucleolus also stets in den Einzahl vorhanden. Er ist, wie wir gesehen haben, durch Verschmelzung von 2 Chromosomen entstanden. Diese Zusammensetzung läßt er jedoch nicht erkennen. Vielmehr hat er stets eine runde oder ellipsoidische, scharf begrenzte Form.

Ein Wachstum der Zelle findet noch nicht statt. Der Knäuel nimmt nun etwas an Größe zu, indem er sich lockert. (Fig. 25.) Bald trennt sich der Chromatin-Nucleolus vollständig vom Knäuel und rückt an die Kernmembran, welche Lage er von nun ab regelmäßig einnimmt. In Fig. 26 ist der Knäuel noch lockerer geworden. Man sieht deutlich die Körnchen, welche durch dünne Fäden in Zusammenhang stehen.

Nicht ganz so häufig wie das Stadium des dichten Knäuels ist das des lockeren, in welches die Zelle nun eintritt. Dieses Stadium zeigt einen zusammenhängenden Chromatinfaden, welcher aus aneinander gereihten Perlen besteht. (Fig. 27.) Diese sind jetzt zwar noch nicht alle gleich dick, sie werden dies aber auf einem späteren Stadium. Das ganze Gebilde erweckt den Eindruck einer Perlschnur oder eines Rosenkranzes. Dieser lockere Knäuel ist mit Leichtigkeit aus dem dichten abzuleiten. Denkt man sich nämlich, daß die schon im dichten Knäuel vorhandenen Körnchen immer näher aneinander rücken, was dadurch geschieht, daß die sie verbindenden dünnen Fäden, die ja auch aus Chromatin bestehen, eingezogen werden, und ferner, daß der ganze Faden eine Auflockerung erfährt, so kommen wir zu dem Bild, wie es in Fig. 27 dargestellt ist. Dieser Faden durchzieht den ganzen Kern, der noch immer eine Membran hat. Auch ist der Chromatin-Nucleolus noch vorhanden.

Bei Gryllotalpa vulgaris beobachtete vom Rath bereits auf diesem Stadium eine Längsspaltung des Fadens. Ebenso konstatierte Zweiger bei Forficula schon eine solche. Bei Hydrometra ist sie sicher noch nicht vorhanden, wie ich durch sorgfältiges Studium einer großen Anzahl Zellen festgestellt habe. Nicht alle Hemipteren haben ein echtes Spiremstadium. Es ist auch bei Syromastes marginatus von Gross beobachtet worden und besteht auch hier aus aneinander gereihten Körnchen. Dieses Spirem ist bei Syromastes noch in eine achromatische Unterlage eingebettet bezw. darauf aufgelegt. Von einer solchen habe ich bei Hydrometra

696

nichts entdecken können. Eine Längsspaltung ist auch bei Syromastes noch nicht vorhanden.

3. Bildung von Tetraden.

Vom Stadium des lockeren Knäuels an beginnt ein langsames Wachstum der Zelle. Gleichzeitig zerfällt der Chromatinfaden in eine Anzahl Segmente (Fig. 28). Diese sind von verschiedener Größe und bestehen aus den Mikrosomen der Chromosomen. Es ist unmöglich, die Anzahl der Segmente festzustellen. Dazu sind die Zellen und Fäden zu klein und die letzteren auch zu sehr durchdurcheinander gewürfelt. Vor allem aber liegt die Schwierigkeit darin, daß sie noch meistens einen etwas blassen Farbton haben. Der Chromatin-Nucleolus hingegen ist stets intensiv schwarz tingiert.

Was nun die Zahl der Segmente anbetrifft, so beträgt dieselbe bei Forficula auricularea z. B. die Hälfte der Chromosomenzahl in der Spermatogonie. Auch bei Gryllotolpa treten die Segmente in der halben Normalzahl auf, und dies kann man als Regel ansehen; denn meistens ist die Zahl der sich später bildenden Tetraden halb so groß als die Normalzahl. Bei den Hemipteren herrscht in dieser Beziehung aber keine Uebereinstimmung. Im Gegenteil, man findet sehr große Unterschiede. MONTGOMERY fand bei Euchistus (= Pentatoma) als Normalzahl der Chromosomen 14. Nach Zerfall des Knäuels sind in den meisten Fällen 3-4 Segmente vorhanden, während in anderen Zellen die Zahl zwischen 3 und 6 schwankte. Wir haben hier einen Fall, wo die Segmente unter die halbe Normalzahl sinken. Bei Anasa tristis fand PAULMIER die Segmente in der halben Normalzahl, wenn er 2 kleine Chromosomen nicht mit in Rechnung zog, die schon unter den 221) der Spermatogonie durch ihre Kleinheit auffielen. Interessant ist in dieser Hinsicht auch Syromastes marginatus. Hier treten 20 Segmente auf, wenn ebenfalls zwei kleine Chromosomen nicht mitgerechnet werden. Die Normalzahl beträgt 22, worunter die eben erwähnten 2 kleinen sich befinden. - Bei Hydrometra ergibt sich so viel aus den Beobachtungen, daß auf alle Fälle mehr als 11 Segmente vorhanden sind. Spätere Beobachtungen an den Vierergruppen zwingen mich zu der An-

¹⁾ In Bezug auf die Zahl 22 siehe Anmerkung p. 671. Dadurch kommt also, was diesen Punkt anbetrifft, noch eine größere Schwierigkeit in die Verhältnisse.

sicht, daß die Anzahl der Segmente 20 beträgt. Um diese Zahl herum schwankte auch immer die Zählung. Ich bemerke ausdrücklich, daß die Zahl 20 nicht beobachtet ist. Unter Annahme dieser Anzahl entsprechen jedem Chromosom der Spermatogonie 2 Segmente. Ferner bin ich der Meinung, daß die beiden Chromosomen, die im Chromatin-Nucleolus vereinigt sind und sich nicht an der allgemeinen Synapsis beteiligen, aus dem großen Chromosom der Spermatogonie entstanden sind. Der Zerfall in 2 Chromosomen geschieht ja nicht in allen Zellen; in vielen bleibt das große Chromosom dauernd als ein Chromosom bestehen. Es beteiligen sich dann an der Synapsis 10 Chromosomen, und diese 10 Chromosomen zerfallen in 20 Segmente. GRoss schließt bei Syromastes auch aus späteren Tatsachen auf die Anzahl der Segmente. Und ich glaube, daß ein solcher Schluß auch erlaubt ist. Daß das eben betrachtete Chromosom der Spermatogonie nicht ein einziges ist, scheint mir schon durch seine abnorme Größe angedeutet zu sein. Außerdem schließe ich aus der ungeraden Zahl auf eine Zweiwertigkeit¹). Es ist ferner gänzlich ausgeschlossen, daß die beiden kleinen Spermatogonienchromosomen zur Bildung des Chromatin-Nucleolus schreiten. Denn jedes einzelne der Komponenten des Chromatin-Nucleolus ist an Größe den kleinen Chromosomen der Spermatogonie überlegen.

Aus den oben erwähnten Tatsachen und Vorgängen nach dem Zerfall des Knäuels sieht man, wie sehr die einzelnen Hemipteren sich voneinander abweichend verhalten. An den Befunden selbst ist nicht zu zweifeln. Die Willkür, wenn man von einer solchen sprechen darf, scheint in den Hemipteren selbst zu liegen. Auf alle Fälle sind die Hemipteren wenig geeignet, als Grundlage für allgemeine Schlüsse zu dienen. Auch sind noch weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete nötig, welche vielleicht eine einheitlichere Auffassung ermöglichen.

Von einer Längsspaltung lassen die einzelnen Segmente noch nichts erkennen. Auch auf den folgenden Stadien noch nicht (Fig. 29, 30). Hier werden alle Segmente intensiv schwarz gefärbt, so daß sie von nun ab das gleiche Aussehen haben wie der Chromatin-Nucleolus. Auch treten jetzt die Mikrosomen in den Umrissen scharf hervor. Die Längenunterschiede unter den Seg-

¹⁾ Ungerade Zahlen sind ja schon 1901 von Montgomery bei einer Anzahl Hemipteren festgestellt worden. Vergl. p. 672.

menten sind noch vorhanden. Diese Schleifen haben bei Syromastes die Eigenschaft, daß sie mit den beiden Enden der Kernmembran angelagert sind, so daß der gebogene Teil im Innern des Kernes liegt. Diese ganz sonderbare Erscheinung habe ich auch bei Hydrometra gefunden, wenn auch nicht in so hohem Maße, wie dies bei Syromastes der Fall ist. Eine Erklärung dafür kann ich nicht geben. Die Längsspaltung der Segmente ist bei Hydrometra auf ein späteres Stadium der Entwickelung verschoben.

Von diesem Zeitpunkte an findet ein schnelles Wachstum der Zelle statt. Gleichzeitig damit vollzieht sich eine Verkürzung und Verdickung der Chromatinsegmente. Man kann die Perlen nicht mehr so deutlich erkennen, und es ist wahrscheinlich, daß sie sich verkürzen, dafür aber breiter werden, damit später die Längsspaltung stattfinden kann. Die entstehenden Stäbchen haben ein zackiges Aussehen. Es legen sich nun immer zwei dieser Stäbe aneinander. Die Größenunterschiede sind auf diesem Stadium nicht mehr ganz so groß wie auf dem der langgestreckten Fäden. Jedoch sind sie noch immer sehr gut zu erkennen. Dieses Aneinanderlagern der Stäbe kann in allen möglichen Lagen derselben geschehen. Bald bilden sie einen spitzen, bald einen stumpfen Winkel miteinander. Ich habe auch Fälle beobachtet, wo der Winkel ein gestrekter war. Dann sieht man genau in der Mitte des Doppelstabes eine sanfte Einschnürung auf beiden Seiten, was ja sofort verrät, daß hier zwei konjugierte Stäbe vorliegen. Ich habe die ganzen Vorgänge in Fig. Q zur Darstellung gebracht. A, B, C stellen drei der möglichen Lagen der Stäbe dar. Daneben kommt jedoch auch jeder andere Winkel vor. Wenn der Wenkel spitz ist, wie z. B. bei B, so erfolgt eine Streckung der Stäbe bis nahezu einem gestrekten Winkel C, und die Weiterentwickelung vollzieht sich von dieser Phase ab. Auch kann die Entwickelung sofort im Stadium B beginnen und im Verlauf derselben die Streckung geschehen. Ich konnte dies an vielen Figuren sehr gut erkennen. In den meisten Fällen, besonders dann, wenn der Winkel ein stumpfer ist, läßt der ganze Stab an einem Ende eine Einkerbung erkennen (Fig. Q A, C). Diese deutet ganz unzweifelhaft auf eine Längsteilung hin. Sichtbar bewiesen wird diese jedoch erst durch die folgenden Stadien der Vierergruppenbildung. Der Stab verkürzt sich nämlich bald. Diese Verkürzung nimmt immer mehr zu. Es wachsen nun in der Mitte senkrecht zu seiner Längsrichtung nach beiden Richtungen Arme aus (Fig. Q. Phase D). Im Innern des ganzen Gebildes aber tritt ein Spalt auf, dessen Längsrichtung Bd. XLH. N. F. XXXV. 46

mit der des Stabes zusammenfällt. Diese Längsspaltung erstreckt sich in manchen Fällen auf den ganzen Stab (Fig. 34, 36). Meistens ist sie nur in der beschriebenen Weise angedeutet. Es tritt also bei Hydrometra, analog wie bei anderen Hemipteren, eine Längsspaltung der Chromatinfäden auf. Nur ist sie hier bis in die Stadien der Vierergruppenbildung verschoben. Die seitlichen Arme nehmen an Länge immer mehr zu, und auch bei ihnen ist eine Einkerbung an den Enden zu erkennen. Diese weist auch auf eine Spaltung hin, was noch dadurch bestätigt wird, daß auf dem Stadium der gleich langen Arme, Phase E, der innere Spalt sich auch in diese Seitenarme hineinzieht. Wir haben hier also eine Vierergruppe vor uns, die sich aus 4 gleichgroßen Elementen zusammentetzt. Bezeichnen wir nun die beiden Chromatinsegmente,



Fig. Q. Tetradenbildung bei Hydrometra lacustris L. (nicht schematisiert).

die sich konjugiert haben, mit a und b, so kommt einer Vierergruppe die Formel $\frac{a|a}{b|b}$ zu. Dabei bedeutet die Teilung in die beiden Längshälften a bezw. b eine Aequationsteilung im Sinne WEISMANNS und die Trennung in die Bestandteile a|a bezw. b|b eine Reduktionsteilung im Sinne desselben Autors.

Nunmehr nimmt jedes Element der Vierergruppe eine kugelige Gestalt an, wie dies Phase F zeigt. Diese Kugeln können zusammenhängen, wie es meistens der Fall ist. Ich habe aber auch eine große Anzahl Vierergruppen beobachtet, welche aus 4 sichtbaren Kugeln bestehen. Jedoch ist dieses Stadium nicht von langer Dauer. — Eine gleiche Zusammensetzung einer Vierergruppe aus 4 gleichgroßen Kugeln ist auch bei Gryllotalpa vulgaris von vom RATH beobachtet. Bei Hydrometra verschmelzen nun die beiden Hälften ala bezw. blb miteinander, so daß die ganze

Vierergruppe das Aussehen eines Weckens, wie es in Phase G abgebildet ist, erhält. Auch dieser Weckenform kommt die Zusammensetzung $\frac{a \mid a}{b \mid b}$ zu. Eine solche Weckenform tritt bei Forficula auch auf, obschon die Tetrade hier eine andere Zusammensetzung hat. Die Spalthälften der Chromosomen haben nämlich bei Forficula eine andere Lage. Ich lasse eine Abbildung aus der Vierergruppenbildung bei Forficula folgen. Aus manchen dieser Weckenformen bei Hydrometra differenzieren sich Formen, welche den Reduktionsmodus mit typischer Klarheit erkennen lassen. In Fig. 40(a) sieht man 2 solcher Tetraden. Man erkennt und unterscheidet Längs- und Querteilung sehr gut. Alle Elemente auch dieser Vierergruppe sind gleichgroß. Solche Tetraden, die zwar selten



Fig. R. Vierergruppenbildung bei Forficula auricularia. Nach ZwEIGER.

vorkommen, sind in verschiedener Größe vorhanden. Die Vorstadien hierzu erblicke ich in Fig. 42(a). Hier ist bereits eine Querspaltung eingetreten, abgesehen davon, daß die beiden Hälften noch durch Chromatinfäden in Zusammenhang stehen, was ja auch nur beweist, daß diese beiden Hälften noch aus gleichen Teilen bestehen. Denken wir uns in diesen Tetraden noch die Längsspaltung ausgeführt, so kommen wir auf die oben beschriebenen Formen.

Nahe verwandt mit diesen sind die Tetraden, die in Fig. 33(a), 34 (a), 38 (a) abgebildet sind. Man sieht eine Trennung der Chromatinelemente, die in Fig. 38(a) noch ellipsoidisch, in Fig. 34(a) schon rund sind. Dadurch, daß sie noch in der Längsrichtung des Chromatinelementes fortschreitet, kommt die Längsspaltung zu stande. Wenn dann die in Fig. 34 (a) schon deutlichen Verbindungsfasern durchreißen, ist auch die vollständige Querspaltung vorhanden, und dann die Elemente der Vierergruppe sind getrennt (Fig. 33).

Die Tetrade hat also immer die Zusammensetzung $\frac{a \mid a}{b \mid b}$. Die erste Reifungsteilung trennt nun die beiden Hälften ala und 46*

b|b voneinander. Sie ist eine Reduktionsteilung. Hingegen ist die zweite Teilung eine Aequationsteilung, indem durch sie Chromatinsegmente in gleichartige Hälften zerlegt werden. Würden bei Hydrometra die Vierergruppen im Zustande der 4 gleichgroßen Kugeln in die Reifungsteilung eintreten, wie dies bei Gryllotalpa der Fall ist, so könnte nicht entschieden werden, welche der beiden Teilungen eine Reduktionsteilung ist. Das Stadium der Weckenform ist also von großer Bedeutung. Die Reduktion geht in unserem Falle der Aequation voran. Die Spermatogenese bei Hydrometra lacustris verläuft also nach dem Präreduktion smodus.

Auf die Zahlenverhältnisse werde ich später eingehend zu sprechen kommen.

Die in Fig. Q gezeichneten Phasen sind naturgetreu abgebildet nach Formen, wie sie meistens vorgefunden wurden. Es gibt jedoch, wie bei allen Insekten, auch bei Hydrometra eine Anzahl Variationen. So z. B. können auf dem Stadium der gleichlangen Arme diese alle vier länger sein, als ich sie abgebildet habe. Sie sind dann viel dünner und nicht gezackt. Ferner liegen in verschiedenen Fällen die Arme nicht alle in derselben Ebene, sondern sie sind mit den Enden nach verschiedenen Richtungen umgebogen. Meistens ist es dann so, daß die sich umbiegenden Nebenarme beide nach derselben Richtung zeigen.

Die Figuren 31-40 zeigen einige Zellen, die sich auf diesen Stadien befinden. Der Kern einer jeden Zelle ist kugelrund und hat eine deutlich sichtbare Membran. Die einzelnen Phasen der Vierergruppenbildung liegen wirr durcheinander. Es ist überhaupt bei Hydrometra, ebenso wie bei anderen Wanzen, eine eigentümliche Erscheinung, daß die einzelnen Stadien der Samenreife nie bei allen Chromosomen desselben Kerns ganz gleichzeitig auftreten. Ich habe im Anfang schon auf etwas Achnliches hingewiesen. Bei der Vierergruppenbildung ist mir diese Eigentümlichkeit wieder aufgefallen. So kann z. B. in einem Kern, Fig. 33, ein noch nicht konjugiertes Chromatinsegment neben einer weit voran geschrittenen Vierergruppe liegen. Die anfangs zurückbleibenden Chromosomen machen die Entwickelung offenbar sehr schnell durch; dafür bleibt die schon weiter entwickelte Vierergruppe so lange auf ihrem Stadium, bis sämtliche Elemente ihrer Zelle den gleichen Stand erreicht haben. Fig. 30 zeigt noch einzelne Chromatinsegmente, und zwar solche, die noch nicht konjugiert sind, und andere, die sich eben unter einem spitzen Winkel aneinander gelegt haben. Man sieht in derselben Zelle auch eine Weckenform. In Fig. 32 sind die Größenunterschiede der einzelnen Elemente gut zu erkennen. Fig. 33 enthält ein Element, das auf den ersten Anblick den Eindruck erweckt, als seien nur 3 Arme vorhanden. Es ist dies eines der Gebilde, deren Arme nicht in derselben Ebene liegen. 1 ist der eine Arme der Vierergruppe; 2 und 3 sind die umgebogenen Arme; der 4. Arm liegt genau unter dem ersten, sodaß er nicht gesehen werden kann. Bei 4 sieht man eine Vierergruppe, deren Hälften schon etwas auseinandergerückt sind, aber noch durch Fäden in Zusammenhang stehen. Ferner sieht man in derselben Zelle eine Tetrade, die aus 4 gleichgroßen Kugeln besteht. In Fig. 34 ist an einem Element die Längsspaltung deutlich erkennbar, die hier fast durch den ganzen Stab verläuft. Ferner sieht man eine Vierergruppe, deren Hauptarme umgebogen sind. Dieses Stadium ist viel seltener als dasjenige mit umgebogenen Nebenarmen.

Wie verhält sich nun der Chromatin-Nucleolus während dieser Zeit? Wir haben gesehen, daß er noch ein einziger Körper war, als der Knäuel sich in Segmente auflöste. Nun aber zerlegt er sich wieder in seine beiden Elemente, wie das Fig. 34 zeigt. Diese haben, wenn man so will, ebenfalls für sich eine Synapsis durchgemacht. Daß sie dabei eine Fusion durchgemacht haben, schließe ich daraus, daß bei anderen Hemipteren, wo er ebenfalls aus 2 Elementen besteht, diese durch eine seitliche Einschnürung des Chromatin-Nucleolus ihre Selbständigkeit andeuten. Seine beiden Chromosomen nehmen nun Kugelgestalt an und rücken immer mehr auseinander. In Fig. 35 sieht man nur ein Element desselben. Das andere liegt auf einem anderen Schnitt derselben Zelle. In Fig. 38 sind beide Chromosomen zu sehen, die noch eine etwas längliche Form haben.

Zu dieser Zeit ist auch der Mitochondrienkörper wieder in Tätigkeit getreten. Er umgibt den Zellkern in einer ziemlich breiten Zone. Diese besitzt anfangs noch eine ähnliche Struktur, wie sie während des Knäuelstadiums war. Das zeigt Fig. 34 sehr gut. Aus dieser differenzieren sich auf diesem Stadium bereits Bläschen, welche regelmäßig einen dunkler gefärbten Rand besitzen, wie man aus den Figg. 33 und 42 ersieht. Solche Gebilde treten später noch besser hervor und sollen dann näher besprochen werden. Die Mitochondrien selbst sind längere oder kürzere Stäbchen, die regelmäßig an den Enden Verdickungen haben und so das Aussehen einer Hantel mit langem Verbindungsstück haben. Diese Hanteln liegen gänzlich unorientiert durcheinander. Sie werden später erst durch die Wirkung der Centrosomen in bestimmte Richtung gebracht. Fig. 40 zeigt eine Kugelhaube, welche sehr gut das gesetzlose Durcheinander der Mitochondrien erkennen läßt. Von Centrosomen ist auf diesem Stadium noch nichts zu erkennen. Der Zellleib hat eine wabenförmige Struktur. Die Zelle selbst ist mit einer äußerst feinen Membran versehen. Sie ist gegen das Ende der Vierergruppenbildung ellipsoidisch. Der Kern behält jedoch seine runde Gestalt dauernd bei, während die Zone des Mitochondrienkörpers ebenfalls ellipsoidisch ist. Dasjenige Stadium der Vierergruppenbildung, welches in Fig. Q. Phase F, abgebildet ist, ist in den bisher betrachteten Zellen ziemlich selten. Verhältnismäßig öfter tritt es in den Spermatocyten auf, in denen man bereits Centrosomen sieht. In diesen sind die Vierergruppen auch meistens auf den gleichen Stufen der Entwickelung. Stäbchen kommen nun nicht mehr vor. In Fig. 43 sieht man das eben erwähnte Stadium. In derselben Figur sind auch die Größenunterschiede der Weckenformen sehr gut zu erkennen. Die beiden Chromosomen des Chromatin-Nucleolus haben jetzt eine ausgesprochene Kugelgestalt angenommen (Fig. 45, 1). Es ist daher für sie gleichgültig, in welcher Stellung sie in die erste Reifungsteilung eintreten. Für sie gelten genau dieselben Betrachtungen, die ich früher schon über die Chromosomen der Vermehrungsteilung angestellt habe (p. 691). Von nicht zu unterschätzender Wichtigkeit scheint mir der Umstand zu sein, daß sie sich getrennt in die erste Reifungsteilung begeben und diese ebenso durchmachen. Darauf komme ich später noch zurück.

Auf diesem Stadium werden die Centrosomen erkennbar; man sieht in den Figg. 43 und 45 deutlich auf den beiden kurzen Achsen der ellipsoidischen Zelle 2 Centrosomen liegen, um welche herum sich eine Polstrahlung ausbildet. Diese Lage nehmen die Centrosomen immer ein.

Um diese Zeit löst die Membran der Zelle sich auf, wie dies Fig. 45 zeigt. Die Polstrahlung der Centrosomen erstreckt sich weit um die Zelle herum. Der Mitochondrienkörper erhält in der jungen Spermatocyte seine vollständige Ausbildung. Die früher schon erwähnten runden Bläschen sind nun weit häufiger. Fig. 42 zeigt solche Gebilde. In diesen sind die Mitochondrien enthalten. Die Wand eines solchen Bläschens platzt, und der Inhalt tritt nach außen. Dieser Vorgang ist gut in Fig. 45 zu sehen. Die Mitochondrien sind jetzt distinkt schwarz gefärbt und stehen im Farbtone nicht hinter den Chromosomen zurück. Sobald die Centrosomen in Wirksamkeit treten und den Zellkern in die Länge strecken, beginnt die Orientierung der Mitochondrien. Sie umlagern anfangs den ganzen Kern, werden aber später in der Mitte, d. h. an der Stelle, wo die Einschnürung der Zelle erfolgen soll, voneinander getrennt. Einen Schnitt durch dieses Stadium zeigt Fig. 43. Daß die Mitochondrien wirklich gleichmäßig um den Kern liegen, wird durch die Polansicht bewiesen. Dies zeigt Fig. 44. Sie erinnert wieder lebhaft an eine magnetische Figur. Die Mitochondrien selbst sind längere oder kürzere Fäden, die in ihrer Längsrichtung mit der Längsrichtung zusammenfallen und die schon beschriebene Hantelform haben.

4. Die Zahl der Tetraden und die Reduktionsfrage.

Ich wende mich nun den Zahlenverhältnissen und der Reduktionsfrage zu. Es ist eine allgemeine Erfahrung, daß jede Vierergruppe sich aus 2 Chromosomen zusammensetzt, also zweiwertig ist. Demnach muß ihre Anzahl gleich der halben Normalzahl sein. Bei Hydrometra lacustris konnte ich jedoch eine Ausnahme dieser sonst fast allgemein gültigen Regel feststellen. Schon bei Untersuchung der jungen Spermatocyten haben wir gesehen, daß mehr Chromatinelemente, als die halbe Normalzahl beträgt, vorhanden waren. In der Spermatogonie waren 10 sich normal verhaltende Chromosomen¹). In der Spermatocyte erster Ordnung treten 10 Vierergruppen auf. Das scheint auf den ersten Blick der Lehre von der Chromatinreduktion vollständig zu widersprechen. Ich werde jedoch zeigen, daß das nicht der Fall ist.

Bei Hydrometra findet eine Konjugation von Chromatinsegmenten statt. Es muß also jedem der 20 Segmente, die nach dem Zerfall des Knäuels vorhanden waren, ein halbes Chromosom entsprechen. Und umgekehrt beweisen die 10 Vierergruppen, daß 20 Segmente vorhanden waren. Es legen sich also bei der Bildung der Vierergruppen nicht ganze Chromosomen paarweise zusammen, sondern halbe Chromosomen.

Was die Chromatinreduktion betrifft, so verstehen manche Autoren darunter einfach eine Massenreduktion des Chromatins. Diese plumpe Auffassung entspricht jedoch dem Wesen der Reduktion nicht. Von diesem falschen Standpunkte aus führt auch

1) Außerdem befänd sich dort noch das große Chromosom, das die beiden Bestandteile des Chromatin-Nucleolus enthielt. Diese sind für die Reduktionsfrage weiter nicht von Bedeutung. die Aequationsteilung zu Schwierigkeiten. Denn es ist ganz klar, daß auch in einer solchen die Masse auf die Hälfte reduziert wird. Vom Standpunkte der Massenreduktion aus erhält jedes Spermatozoon nicht die Hälfte Chromatin, sondern nur den vierten Teil.

Klarer tritt uns das Wesen der Reduktion in der WEISMANNschen Theorie entgegen. Am besten zitiere ich hier eine Betrachtung, die vom RATH anstellt¹): "Was versteht man unter Reduktionsteilung? Die meisten Autoren, welche den Gedanken der Reduktionsteilung angenommen haben, denken bei diesem Vorgang einfach an eine Massenreduktion des Chromatins, die mit einer Herabsetzung der für die betreffende Tierart typischen Zahl der Chromosomen (Idanten) auf die Hälfte verbunden ist. Eine solche Auffassung entspricht aber nicht genau einer Reduktionsteilung im Sinne WEIS-MANNS. Im Gegensatz zur Aequationsteilung, bei welcher sämtliche Ahnenplasmen (Ide) gleichmäßig auf die Tochterkerne verteilt werden, wird bei der Reduktionsteilung nach WEISMANN die Zahl der Ahnenplasmen (Ide) halbiert, und dem einen Tochterkerne werden diese, dem anderen jene Ahnenplasmen (Ide) zugeführt. "Unter Reduktionsteilung verstehe ich", sagt WEISMANN in seinem letzten Werke²), "eine jede Kernteilung, durch welche die Zahl der Ide, welche im ruhenden Kern vorhanden war, für die Tochterkerne auf die Hälfte herabgesetzt wird; unter Aequationsteilung eine solche, durch welche jedem Tochterkern die volle Idziffer des ruhenden Kerns der Mutterzelle zugeführt wird."

Aber auch ohne Zuhilfenahme der hypothetischen Iden WEIS-MANNS muß man offenbar einen wichtigen Unterschied darin sehen, ob in einer Teilung Spalthälften von Chromosomen getrennt werden, deren Teile jedenfalls untereinander gleichwertig sind, oder ob ganze Chromosomen getrennt werden, die von verschiedenen Individuen (d. h. vom Vater oder von der Mutter) herstammen und folglich verschiedene Vererbungsanlagen enthalten können. Es muß also nicht allein vom Standpunkte WEISMANNS aus, sondern von jeder Chromosomentheorie der Vererbung³) aus der Unterschied zwischen Reduktions- und Aequationsteilung scharf festgehalten werden.

Wenden wir diese Auffassung auf Hydrometra lacustris an, so ergibt sich, daß die erste Reifungsteilung ganz unzweideutig eine Reduktionsteilung ist, wobei allerdings nicht ganze Chromosomen, sondern halbe getrennt werden (vergl. p. 705). Die folgenden Schemata sollen den Unterschied noch klarer machen. In

- 1) Spermatogenese von Gryllotalpa vulg. 1892.
- 2) Amphimixis, Jena 1891.

3) Vergleiche hierzu den Vortrag von H. E. ZIEGLER: Die Vererbungslehre in der Biologie 1905. — ZIEGLER legt mehr Gewicht auf die histologischen Beobachtungen an den Chromosomen als auf die Annahme hypothetischer Vererbungsträger. Fig. S ist die gewöhnliche Tetradenbildung dargestellt, wobei die zweiwertigen Tetraden in der halben Normalzahl erscheinen. Als Normalzahl ist zwei angenommen, so daß nur eine Tetrade entsteht. Jedes der 2 Spermatogonienchromosomen (I) soll aus 4 heteronomen Teilen bestehen. Angenommen ist ferner eine Präreduktion. II zeigt die Konjugation der Chromosomen, III die Vierergruppe nach vollzogener Längsspaltung. Unter IV ist nur eine Hälfte nach geschehener Reduktion gezeichnet, die unter Vnoch einmal, entsprechend der zweiten Reifungsteilung, der Länge nach geteilt ist. Die Reduktionsteilung (zwischen III und IV) hat also jeder Tochterzelle ungleichartige, heteronome Elemente gebracht, während die Aequationsteilung (zwischen IV und V) gleichartige, homonome Elemente auf die Tochterzelle überträgt.



Fig. S. Tetradenbildung nach dem gewöhnlichen Verlauf.



Fig. T. Tetradenbildung bei Hydrometra lacustris.

Fig. T zeigt die Verhältnisse bei Hydrometra lacustris in entsprechender Weise dargestellt. Bei I sind wieder die Chromosomen der Spermatogonie in der vollen Normalzahl angegeben. IIzeigt dieselben nach erfolgter Konjugation (entsprechend den Stadien A, B C in Fig. Q!). In Rubrik III hat sich aus jedem Chromosom durch Längsspaltung eine Vierergruppe gebildet. Bei IV ist Reduktion eingetreten, bei V noch Aequation. Es ist also eine Trennung heteronomer Teile eingetreten, entsprechend einer Reduktionsteilung. Die erste Reifungsteilung ist also eine Reduktionsteilung. Die zweite ist eine Aequationsteilung, da homonome Teile auf die Tochterkerne kommen ¹).

Nach diesen Erörterungen ist es wohl am Platze, die Bildung der Tetraden mit der von anderen Hemipteren zu vergleichen. Am meisten stimmt der Modus von Hydrometra mit dem von Anasa tristis (nach PAULMIER) überein, wie sich durch Vergleich der Fig. A und Q ergibt. Nur besteht der Unterschied, daß bei Hydrometra die Vierergruppen nicht in der halben, sondern in der ganzen Normalzahl auftreten. Die Hauptphasen sind im Prinzip die nämlichen. Besonders tritt auch bei Anasa ein Stadium gleich langer Arme auf. Ein solches ist auch von Gross bei Syromastes beobachtet, wie Fig. B zeigt. Während jedoch GRoss annimmt, daß "das Auseinanderbiegen der Enden, mit welchen die beiden längsgespaltenen Chromosomen zusammentreffen, nach Ausbildung der kurzen, gleichschenkligen Kreuze noch weiter fortschreitet, bis es schließlich zur Umwandlung des Kreuzes in eine Tetrade führt", lasse ich mit PAULMIER die Vierergruppe durch Zusammenziehen und Verdichten der gleichlangen Arme entstehen. Ueberhaupt ist das Stadium der gleichlangen Kreuze, welches bei allen 3 Hemipteren entsteht, besonders kritisch. Bei Hydrometra spricht die zweite Reifungsteilung für die Richtigkeit meiner Deutung, bei Syromastes die Einkerbung der Chromosomen in der zweiten Reifungsteilung für die Richtigkeit der Grossschen Deutung. Nun könnte zwar bei Syromastes die Weiterverlängerung an den alabezw. blb-Armen erfolgen, also an den anderen als von GRoss beschriebenen. Dann käme schließlich durch Drehung eine Tetrade von der Formel $\frac{a|a}{b|b}$ zu stande. Aber dann wäre ja die Einkerbung

der Chromosomen in der zweiten Reifungsteilung unerklärlich.

¹⁾ Daß es auch noch andere Wege der Reduktion gibt, beweist die Entdeckung eines vollkommen neuen Reduktionsmodus in neuester Zeit durch GOLDSCHMIDT und PRANTL. Beide beobachteten, der erste bei Zoogonus mirus, der zweite bei Didinium, daß in der Reduktionsteilung einfach ganze Chromosomen auf die Tochterkerne übertragen wurden, ohne daß überhaupt eine Vierergruppenbildung vor sich ging. Da dies bei zwei in der Systematik so entfernten Tieren vorkommt, so scheint es nicht ausgeschlossen, daß im Laufe der Zeit noch eine Anzahl anderer Modi entdeckt wird. Vorläufig ist unser beobachtetes Material doch noch sehr gering. Ich kanu mich nur dem Satze GOLDSCHMIDTS anschließen, daß die Natur zum Zwecke der Reduktion verschiedene Mittel anwendet.

Nach der Auffassung von GROSS findet bei Syromastes nicht eine Präreduktion, sondern eine Postreduktion statt. Allerdings ist es in physiologischer Hinsicht von geringer Bedeutung, ob die Reduktion bei der ersten oder bei der zweiten Reifungsteilung erfolgt.

5. Erste Reifungsteilung.

Die Kernmembran der Spermatocyte erster Ordnung löst sich bald nach dem Sichtbarwerden der Centrosomen auf. Die Chromosomen werden in die Aequatorialplatte gezogen. Fig. 46 zeigt eine Zelle, in der das Aequatorialplattenstadium bald erreicht ist. Eine zugehörige Seitenansicht zeigt die Fig. 47. Dieses Stadium trifft man nicht allzu oft, woraus hervorgeht, daß die Ordnung zur Aequatorialplatte sehr schnell vor sich geht. Ebenso vollzieht sich die Teilung sehr schnell. In den Figg. 48 und 49 sieht man die Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung. Hier läßt sich die Anzahl der Chromosomen mit Sicherheit feststellen. Es sind deren 12 vorhanden. Manche liegen etwas schräg, so daß die Vierergruppen in einigen Fällen noch erkennbar sind. Sehr gut sind die Chromosomen des Chromatiu-Nucleolus zu erkennen, die eine runde Gestalt haben. Die Vierergruppen selbst sind im Querschnitt nicht rund, sondern etwas länglich.

Betrachten wir die erste Reifungsteilung in der Seitenansicht, so ergeben sich Bilder wie Fig. 49—56. Meistens sind die Vierergruppen in der Weckenform zu sehen. Jedoch kommen auch hier noch Stadien vor, die noch weiter zurückliegen. Fig. 50 zeigt den Aufmarsch der Chromosomen in die Aequatorialplatten-Stellung, welche in Fig. 51 erreicht ist. Die Abbildungen 52 und 53 stellen nur einzelne Chromosomen dar, die schon etwas getrennt sind. Die Tetradenhälften sind durch 2 Fasern miteinander verbunden. Die Chromosomen des Chromatin-Nucleolus hingegen zeigen nur eine Verbindungsfaser. Daß 12 Chromosomen in jeder Zelle vorhanden sind, konnte ich in günstigen Fällen auch dadurch beweisen, daß ich die Elemente aller Schnitte ein und derselben Zelle zählte und durch Summierung die Zahl 12 erhielt. Jedoch muß man hierbei sehr sorgfältig zu Werke gehen.

Die Vierergruppen nehmen nun eine eigentümliche Gestalt an, aus der man sofort erkennt, daß man die erste Reifungsteilung vor sich hat. Die Figg. 54 und 55 zeigen dies. Ihre Hälften können sich sozusagen schlecht voneinander trennen, und es entstehen lange Stäbe, die noch durch 2 kurze Fasern in Verbindung stehen. Diese Form behalten sie bis zur Einschnürung der Zelle, die in den betreffenden Figuren schon angedeutet ist. Dann aber tritt die Durchschnürung sehr schnell ein. Fig. 56 zeigt die Anaphase der ersten Reifungsteilung mit den beiden Tochterzellen, den Spermatocyten zweiter Ordnung mit je 12 Chromosomen. Letztere liegen in der Mitte der Zelle zusammengedrängt, so daß die Kontur der einzelnen Chromosomen nicht scharf gesehen werden kann. Ein solches Zusammendrängen der Chromosomen ist allen Hemipteren eigentümlich. Daß jede Tochterzelle 12 Chromosomen erhält, beweisen Schnitte durch die Zellen, die fixiert wurden, bevor die Chromosomen sich zusammendrängten. Fig. 57 zeigt eine solche Tochterplatte.

Während der ersten Reifungsteilung tritt der Mitochondrienkörper sehr schön hervor, wie das aus den Abbildungen zu ersehen ist. Die früher vorhandenen Bläschen treten jetzt nicht mehr auf, wenn auch hier und da noch eines im Rückstand ist. Die Mitochondrien umgeben den Kern in einer Hülle, wie dies in Fig. 58 zu sehen ist. Sobald die Zelle die Tendenz hat, sich einzuschnüren, beginnt auch ein Auseinanderrücken der Mitochondrien (Fig. 47, 50). Infolgedessen ist auf Aequatorialplatten-Stadien meistens nicht viel davon zu sehen; denn der Schnitt einer solchen liegt genau an der Stelle, wo infolge der Einschnürung des Mitochondrienkörpers die Mitochondrien auseinandergerückt sind. Die Polstrahlung der ersten Reifungsteilung erhält sich sehr lange; sie ist in den meisten Fällen noch deutlich ausgeprägt, wenn die Zellen bereits vollständig durchschnürt sind (Fig. 56). Fig. 59 zeigt einen Mitochondrienmantel etwas von der Seite gesehen.

Die Fäden, welche die Hälften der Vierergruppen zusammenhalten, werden später in die Chromosomen eingezogen. Für solche Fäden hat GRoss ja schon bei Syromastes bewiesen, daß sie aus Chromatin bestehen. Bei diesem Hemipter bilden die Reste der Fäden bei der Zellteilung eine Zellplatte. Eine solche tritt bei Hydrometra lacustris in keiner der beiden Reifungsteilungen auf. In der Bildung der Zellplatte liegt ein kleiner Verlust an Chromatin, was eine eigentümliche Erscheinung ist.

6. Zweite Reifungsteilung.

Unmittelbar nach dem Ablauf der ersten Reifungsteilung setzt die zweite Reifungsteilung ein. Bei anderen Insekten tritt zwischen den beiden Reifungsteilungen ein Ruhestadium ein. So bei Forficula auricularea. Bei den Hemipteren folgen die beiden Teilungen sofort nacheinander. Da sich keine Wachstumsperiode einschiebt, haben die Spermatocyten zweiter Ordnung gerade die Hälfte des Volumens derjenigen erster Ordnung, wie ich durch Messung feststellen konnte.

Die Chromosomen nehmen in der zweiten Reifungsteilung eine eigentümliche Gestalt an, aus der man sofort erkennen kann, daß diese Teilung eine Aequationsteilung ist. Die Figg. 60 und 61 zeigen die eigentümlichen Kernschleifen. Eine solche Gestalt entspricht bei \mathcal{I} in Fig. 60 noch annähernd der einen Tetradenhälfte, wie sie aus der ersten Reifungsteilung hervorgegangen ist, nur daß die beiden Längshälften an der mittleren Stelle, ihrer Lage der Tetrade nach, etwas voneinander gerückt sind. Die Längshälften werden jedoch bald ganz in die Länge gestreckt, wie man aus $\mathcal{2}$ derselben Figur sieht. Dieser anfängliche Zustand der Chromosomen beweist deutlich, daß wir den von GROSS neuerdings bei Syromastes und Pyrrhocoris geforderten Reduktionsmodus nicht vor uns haben. Es steht also mit Sicherheit fest, daß die zweite Reifungsteilung eine Aequationsteilung ist.

In der Aequatorialplatte der zweiten Reifungsteilung zählt man wieder 12 Chromosomen (Fig. 62). Nach der Durchschnürung der Zelle drängen sich die Chromosomen schnell zusammen, so daß ihre Zahl nicht mehr festzustellen ist.

Fig. 63 und 64 zeigen Tochterplatten mit den sich zusammendrängenden Chromosomen. Diese zeigen in ihrer Lage keine Regelmäßigkeit. Infolgedessen trifft man Lagen mit allen möglichen Anordnungen. In der Anaphase hat die zweite Reifungsteilung das Aussehen von Fig. 65. Jedoch sieht man auch hier und da Zellen, wo ein Chromosom in einer der beiden Tochterzellen etwas nachhinkt, wie dies Fig. 66 zeigt. Das ist jedoch meistens nicht der Fall. Welches Chromosom dieses abnorme Verhalten zeigt, konnte ich nicht feststellen. Dieses Chromosom verhält sich genau so wie die anderen bis zu dem Augenblick, wo die übrigen Chromosomen verklumpen; daran beteiligt es sich nicht. In den meisten Fällen zeigt es dieses ungewöhnliche Verhalten nicht. Ich habe allerdings eine Cyste beobachtet, wo es in allen Spermatiden hervortrat. Wenn es ein accessorisches Chromosom wäre, so dürfte es nur in der Hälfte derselben enthalten sein. Daß hier ein abnormes Element vorliegt, glaube ich auch daraus schließen zu können, daß in vielen Spermatiden, in denen es vorkommt, der Nebenkern sich intensiv schwarz tingiert, elne Eigenschaft, die er sonst nicht besitzt (Fig. 69). Der Mitochondrienkörper verhält sich in den ersten Stadien der zweiten Reifungsteilung genau so wie in der ersten (Fig. 60, 61). Man sieht noch die einzelnen Stäbchen innerhalb der Zelle. Bald jedoch wird dies anders. Die Stäbchen verschwinden, und dafür treten mehr oder weniger breite Bänder auf, wie schon Fig. 65 zeigt. Gewöhnlich sieht man diese aber erst in der Anaphase (Fig. 65). Hier und da sieht man in diesen Bändern noch dunklere Streifen. In der Polansicht bekommt man Bilder wie in Fig. 63 und 64.

Bei Bombyx mori beteiligt sich nach TOYAMA¹) eine neben dem Kern gelegene Spindel, wahrscheinlich die Mitochondrienspindel, am Aufbau der Zugfäden. Bei Hydrometra ist dies auf jeden Fall nicht so. Diese Zugfäden stellen sich in den beiden Reifungsteilungen als breite Bänder dar, wie dies auch von HEN-KING bei Pyrrhocoris apterus und PAULMIER bei Anasa tristis abgebildet ist. GROSS bezweifelt in seiner neuesten Arbeit über Pyrrhocoris diesen Befund. Er meint, daß der Beobachter den Eindruck eines breiten Bandes erhalten müsse, wenn er doppelte Spindelfasern auf nicht ganz scharf und distinkt gefärbten Präparaten vor sich hat. Ich habe mein gesamtes Material auf diesen Punkt hin gründlich untersucht. Darunter waren Schnitte in jeder Stufe der Differenzierung und Färbung. Ich muß mich also in diesem Punkte den Beobachtungen HENKINGS und PAULMIERS anschließen.

Die Chromosomen des Chromatin-Nucleolus sind in der Seitenansicht der zweiten Reifungsteilung als runde Elemente sichtbar (Fig. 60, 61). Es liegt also kein Grund vor, anzunehmen, daß sie nicht geteilt werden. Insbesondere ist es nach meiner Meinung ausgeschlossen, daß das abnorm zurückbleibende Chromosom mit einem von ihnen identisch ist, da es in Form und Größe nicht hiermit identisch ist.

7. Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon.

Die Tochterzellen sind die Spermatiden und machen nun noch eine Reihe interessanter Veränderungen durch, um sich in befruchtungsfähige Spermatozoen zu verwandeln. Zunächst nimmt die Zelle eine kugelige Gestalt an. Der Mitochondrienkörper um-

¹⁾ On the spermatogenesis of the silk-worm. Bull. Imp. Coll. Agric., Vol. II, 1894.

gibt, wie ich erwähnt habe, das Chromatin in Form einer Spindel. Diese bleibt noch eine Zeitlang bestehen. Währenddessen rückt das Chromatin aus dieser Spindel heraus, legt sich neben dieselbe und umgibt sich dann erst mit einer Membran (Fig. 68). Es hat sich also ein Spermatidenkern gebildet. Die Membran ist gut sichtbar und der Kern etwas heller gefärbt als das ihn umgebende Plasma. Aus der Spindel geht der Nebenkern hervor.

In Fig. 69 sieht man eine der schon erwähnten Spermatiden, welche das sich abnorm verhaltende Chromosom enthält (vergl. p. 711). Gleichzeitig ist hier der Nebenkern intensiv schwarz gefärbt; er zeigt also auch ein ungewöhnliches Verhalten.

Die eben beschriebene Spindelform gibt der Nebenkern bald auf. Dagegen nimmt er nun das in Fig. 70 gezeichnete Aussehen an.

Ich habe also für Hydrometra festgestellt, daß der Nebenkern aus dem Mitochondrienkörper hervorgeht, eine Erscheinung, die bei vielen Insekten beobachtet ist. Dieser Nebenkern zeigt auf allen Schnitten, die mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin und Lichtgrün gefärbt sind, Plasmareaktion, indem er sich intensiv grün färbt. Das scheint also der Meinung GOLDSCHMIDTS¹) zu widersprechen, daß die Mitochondrien aus chromatischen Bestandteilen des Kernes hervorgehen.

Für die Pseudochromosomen, die GRoss bei Pyrrhocoris apterus beschrieben hat, möchte ich annehmen, daß sie mit den Mitochondrien verwandt oder nur eine Modifikation derselben sind. GRoss hat bei seinem Objekt festgestellt, daß sie sich am Aufbau des Nebenkernes beteiligen. Seine Nebenkerne sind auf manchen Stadien genau so aus Schalen zusammengesetzt wie bei Hydrometra. Hieraus glaube ich obigen Schluß ziehen zu dürfen. Von seinen Pseudochromosomen kann GRoss sagen, daß sie oft in gleichen Mengen auf die Tochterzellen übergehen. Für die Mitochondrien bei Hydrometra steht wohl fest, daß sie stets in gleichen Mengen auf die Tochterzellen übergehen.

GOLDSCHMIDTS Meinung über die Herkunft der Mitochondrien scheint mir noch aus einem anderen Grunde unwahrscheinlich zu sein, soweit ich wenigstens nach meinem Objekt ein Urteil darüber abgeben kann. Die Mitochondrien treten bei Hydrometra nämlich in solchen Mengen auf, daß es höchst unwahrscheinlich ist, daß sie vom Kern ausgeschiedenes Chromatin sein sollen.

¹⁾ Siehe Zool. Jahrb., Bd. XXI, 1905, p. 107.

Das Aussehen des Nebenkernes in Fig. 72 ist das gewöhnliche auf dem Stadium der jungen Spermatide. Die eigentümliche Struktur des Nebenkernes, die man am besten mit einer Zielscheibe vergleicht, ist sicherlich auf die Bildung verschieden dichter Schalen zurückzuführen, die abwechselnd aufeinander folgen. Die einzelnen Schalen sind in der Mitte, also da, wo sie schmaler werden, geteilt. Es macht also den Eindruck, als ob der Nebenkern aus zwei kongruenten Hälften bestände. Es kommt auch vor, wie in Fig. 73 dargestellt ist, daß eine der äußeren Schalenhälften fehlt. Diese Modifikationen, ebenso wie die variable Anzahl der Schalen, dürften nur von untergeordneter Bedeutung sein.

Der Kern selbst verhält sich in Bezug auf die Weiterentwickelung verschieden. Bald sieht man die einzelnen Chromosomen noch daliegen, wie in Fig. 71, bald sind diese verklumpt, wie in Fig. 70. Sie können sich auch schon in Mikrosomen aufgelöst haben (Fig. 72).

Der Nebenkern gibt bald seine Struktur auf und beginnt, sich in die Länge zu strecken. In den Nebenkern wächst später der Achsenfaden des Spermatozoons hinein (Fig. 74). Um dieselbe Zeit, wenn er beginnt, sich in die Länge zu strecken, scheidet er noch einen Körper aus, der in den Figg. 74 und 75 abgebildet ist. Ich habe den Zellleib nicht mitgezeichnet, damit diese Hauptteile zur Geltung kommen. Der ausgeschiedene Körper zeigt auch nur eine Plasmareaktion. Mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin hingegen färbt er sich ziemlich schwarz. Er wird zum Acrosom. Der Achsenfaden ist immer der Membran des Kernes mit einem Ende angelagert. Später ist hier ein Endknöpfchen vorhanden. Mit dem anderen Ende wächst er in den Nebenkern hinein. Ob der Achsenfaden durch den Kern hindurch wächst oder nur der Membran desselben von außen anliegt, das ist natürlich sehr schwer zu entscheiden. Aus zwei Gründen muß ich den letzteren Fall für den wahrscheinlicheren halten. Zunächst steht fest, daß das Endknöpfen des Fadens von den Centrosomen gebildet wird. Ferner liegt auf den folgenden Stadien der Achsenfaden stets außerhalb des Kernes (Fig. 77). - Wenn der Nebenkern noch verhältnismäßig kurz ist, so hat er im Querschnitt das Aussehen von Fig. 76. Er streckt sich nun immer mehr in die Länge (Fig. 77), und der Achsenfaden nimmt nun einen schraubigen Verlauf an.

Das Chromatin rückt nun aus dem kleinen Kern heraus und liegt bald als runde Kugel von gleichmäßiger Färbung außerhalb desselben. Er erscheint als eine tintenartige Masse. Auf Prä-

paraten, die mit DELAFIELDschem Hämatoxylin gefärbt sind, ist auch keine Struktur zu erkennen. — Vor der Chromatinkugel liegt das Acrosom. Das Endknöpfchen ist sehr gut zu erkennen. Direkt daran setzt sich der Achsenfaden des Schwanzes. Dieser besitzt eine kolossale Länge und ist sehr dünn. Das Acrosom nimmt nun Spitzenform an, indem es an Größe einbüßt, was wohl auf Konzentration der Substanz zurückgeführt werden muß. Das Chromatin nimmt bald eine herzförmige Gestalt an (Fig. 78). Das Acrosom liegt als ein zugespitzter Körper vor ihm. Der leere Kernrest geht in dem Mittelstück auf, welches, soviel aus den Präparaten ersichtlich ist, nicht durch eine Membran von ihm abgegrenzt ist. Nicht immer ist das Acrosom in dieser hellen Färbung vorhanden. Manchmal färbt es sich intensiv schwarz, wie Fig. 79 zeigt. Wir haben hier wieder einen Fall, aus dem hervorgeht, daß das HEIDENHAINSche Eisenhämatoxylin ganz verschiedenartige Körper schwarz färben kann. Im Mittelstück sind die Centrosomen enthalten, bald als ein Plättchen (Fig. 78, 79), bald als 2 Centrosomen (Fig. 81). Der Kopf streckt sich nun in die Länge und nimmt das Aussehen von Fig. 80 an. Er wird an seinem freien Ende spitz (Fig. 82, 83) und hat im fertigen Spermatozoon das Aussehen von Fig. 84. Der Schwanz ist ein schraubig gewundenes Gebilde, in dem ein Achsenfaden nun nicht mehr zu erkennen ist.

Ein Nebenkern ist schon in den Spermatiden vieler Insekten beobachtet worden. Sehr eingehend wurde er z. B. bei Forficula auricularia von Zweigen beschrieben. Hier zeigt er auf einem frühen Spermatidenstadium eine ähnliche Struktur, wie er sie bei Hydrometra erst dann annimmt, wenn er beginnt, sich in die Länge zu strecken. Ueber die wahre Bedeutung des Nebenkernes ist man noch vollkommen im Unklaren.

Die Spermatozoen, welche in Cysten zusammenliegen, nehmen nun eine fadenförmige Gestalt an und drängen sich zusammen. Die ganze Cyste ist mit einer Nährzelle verbunden, deren Lage an der Cyste variabel ist. Solche Cystenzellen waren ja schon bei den Spermatogonien vorhanden, wie früher beschrieben worden ist (p. 689). Jede dieser Zellen hat einen auffallend großen Kern. Die Köpfe der Spermatozoen scheinen in dem Plasma der Nährzelle zu liegen (Fig. 85). Wenn die Spermatozoen sich aus der Cyste entfernen, was kurz vor dem Verlassen des Hodens geschieht, so bleibt die Nährzelle zurück (Fig. 88). Fig. 85 stellt eine Cyste dar, in welcher die Spermatozoen dicht gedrängt liegen. In Fig. 86 Bed, XLM, N. F. XXXV. 47 habe ich die Nährzelle nicht mitgezeichnet. Oft nimmt die Nährzelle auch eine Lage ein, wie sie in Fig. 87 abgebildet ist. Die Isolierung der Spermatozoen geschieht in der Weise, daß sie sich an einem Ende der Cyste auflockern und auseinanderweichen (Fig. 85, 86, 87). Ein lockeres Bündel hat das Aussehen von Fig. 89. Ein Querschnitt ist in Fig. 90 dargestellt. Solche Bündel liegen oft in großer Zahl an einem Ende des Hodens. In dieser Form verlassen die Spermatozoen das Tier, wenn die Begattung stattfindet.

Jena, Zoologisches Institut, Februar 1907.

716

Literaturverzeichnis.

- AUERBACH, L., 1896, Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIII.
- BOVERI, TH., 1901, Zellenstudien. Heft 4. Ueber die Natur der Centrosomen, Jena.
- BUGNION et POPOFF, 1905, La spermatogénèse du Lombric terrestre. Archives de Zool. exp. et génér., T. III.
- GOLDSCHMIDT, R., 1904, Der Chromidialapparat lebhaft funktionieren-der Gewebszellen. Zool. Jahrb., Bd. XXI, Anat.
- 1905, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwickelung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb., Bd. XXI, Anat.
- GROSS, J., 1904, Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren. Verhandl. 14. Vers. Deutsch. zool. Ges. Tübingen.
- 1904, Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Zool. Jahrb., Bd. XX.
- 1906, Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus L. Zool. Jahrb., Bd. XXIII.
- HEIDENHAIN, M., 1900, Ueber die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Anat. Anz., Bd. XVIII.
- HEIDER, CARL, 1906, Vererbung und Chromosomen, Jena. HENKING, H., 1890, Ueber Reduktionsteilung der Chromosomen in den Samenzellen von Insekten. (Aus der Intern. Monatsschr. f. Anat. und. Phys., Bd. VII.)
- 1891, Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LI.
- 1891, Ueber die Spermatogenese und deren Beziehungen zur Entwickelung bei Pyrrhocoris apterus. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LI.
- FOOT, KATHARINE, and STROBELL, E. C., 1905, Prophases and metaphases of the first maturation spindle of Allolobophora foetida. Amer. Journ. of. Anat., Vol. IV.
- KORSCHELT und HEIDER, 1903, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.
- Mc CLUNG, C. E., 1902, The accessory chromosome sex-determinant? Biol. Bull., Vol. III.
- MEVES, FR., 1897, Histogenese der Samenfäden von Salamandra. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., Bd. L.
- 1900, Ueber den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI.
- MONTGOMERY, TH., 1897, Preliminary note on the chromatin reduction in the spermatogenesis of Pentatoma. Zool. Anz., Bd. XX.
- 1898, The spermatogenesis of Pentatoma up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb., Bd. XIV, Anat.
- 1899, Chromatin reduction in Hemiptera: a correction. Zool. Anz., Bd. XXII.

- MONTGOMERY, TH., 1901, Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera. Proc. Acad. nat. Sc. Philad., Vol. LIII.
- 1905, The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with general consideration upon chromosome reduction and heterochromosomes. Proc. Acad. nat. Sc. Philad., Febr. 1905.
- PAULMIER, F., 1898, Chromatin reduction in the Hemiptera. Anat. Anz., Bd. XIV.
- 1899, The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. Morph., Vol. XV, Suppl.
- PRANDTL, H., 1905, Reduktion und Karyogamie bei Infusorien. Biol. Centralbl., Bd. XXV.
- PROVAZEK, S., 1901, Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese. Zool. Anz., Bd. XXV.
- RATH, O. VOM, 1892, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris L. etc. Arch. mikr. Anat., Bd. XL.
- SCHREINER, A. und K. E., 1903, Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Arch. de Biologie, T. XXII.
- STRASBURGER, E., 1904, Ueber Reduktionsteilung. Sitzungsber. d. Königl. preuß. Akad. d. Wissensch., Bd. XVIII.
- SUTTON, W. S., 1902, On the Morphology of the Chromosome Group in Brachystola magna. Biol. Bull., Vol. IV.
- TOYAMA, K., 1894, On the spermatogenesis of the silk-worm. Bull. of the Agric. Coll. Tokyo, Vol. II.
- VOINOV, D. N., 1903, La spermatogénèse d'été chez le Cybister Roeselii. Arch. de Zool. exp. et gén., T. I.
- WEISMANN, A., 1891, Amphimixis. Jena.
- WILCOX, É. V., 1895, Spermatogenesis of Caloptenus Femur-rubrum and Cicada Tibicen. Bull. of the Mus. of comp. Zool., Vol. XXVII.
- 1896, Further Studies on the spermatogenesis of Caloptenus Femur-rubrum. Bull. of the Mus. of comp. Zool., Vol. XXIX.
- 1901, Longitudinal and transversal division of chromosomes. Anat. Anz., Bd. XIX.
- WILSON, F. B., 1905, Studies on chromosomes. I. The behavior of idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exp. Zool., Vol. II.
- 1905, Studies on chromosomes. II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. Ibid. Vol. II.
- 1906, Studies on chromosomes. III. The sexual differences of the chromosome groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. Ibid. Vol. III.
- ZIEGLER, H. E., 1895, Untersuchungen über die Zellteilung. Verh. der deutsch. zool. Gesellsch.
- 1905, Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena.
- Zweiger, H., 1906, Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Zool. Anz., Bd. XXX.
- 1906, Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Diss. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLII.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XLI.

Fig. 1. Vorderfuß von Hydrometra lacustris.

2. Mittelfuß von Hydrometra lacustris. Fig.

3. Hinterfuß von Hydrometra lacustris. Fig.

Fig. 4. Längsschnitt durch den bindegewebigen Anhang des

Hodens.

5. Längsschnitt durch den Samenleiter. Fig.

6. Wand des Samenleiters, stärker vergrößert. Fig.

Tafel XLII.

Alle Figuren beziehen sich auf Hydrometra lacustris L.

1. Längsschnitt durch das blinde Ende des Hodens. Fig.

2. Spermatogonie im ersten Stadium. Fig.

Fig. 3. Weiteres Stadium der Spermatogonie.

Fig. 4. Spermatogonie mit aufgelockertem Mitochondrienkörper.

Fig. 5. Spermatogonie auf dem Stadium der beiden Klumpen.

Fig. 6. Spermatogonie kurz vor Auflockerung der Chromosomen.

Fig. 7. Zellhaube mit Mitochondrienkörper.

Fig. 8. Spermatogonie mit aufgelockerten Chromosomen.

Fig. 9-11. Vermehrungsteilung, Aequatorialplatte.

Fig. 12. Cysten mit zugehörigen Cystenzellen.

Fig. 13, 14. Cystenzellen bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 15, 18. Vermehrungsteilung, Profilansicht.

Fig. 16. Polansicht des Mitochondrienkörpers.

Fig. 17. Polstrahlung des Protoplasmas.

Fig. 19, 20. Abschnürung der Tochterzellen.

Fig. 21. Stadium der langgestreckten Chromosomen.

Fig. 22, 23. Verteilung des Chromatins.

Fig. 24. Stadium des dichtesten Knäuels.

Fig. 25. Stadium des dichten Knäuels.

Fig. 26, 27. Stadium des lockeren Knäuels.

Fig. 28. Stadium des zerfallenen Knäuels.

Fig. 29, 30. Auseinanderrücken der Segmente.

Fig. 31-39. Spermatocyten mit Vierergruppenbildung.

Fig. 41. Mitochondrienkörper der Spermatocyten.

Fig. 40, 42, 43, 45. Spermatocyten erster Ordnung.

720 G. Wilke, Spermatogenese von Hydrometra lacustris L.

Fig. 44. Mitochondrienkörper in Polansicht.

Fig. 46, 50. Eintreten der Vierergruppen in die Aequatorialplatte.

Fig. 47, 51. Polansicht der ersten Reifungsteilung.

Fig. 48, 49. Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung.

Fig. 52, 53. Vierergruppen und Chromatin-Nucleoli der ersten Reifungsteilung.

Tafel XLIII.

- Fig. 54, 55. Metaphase der ersten Reifungsteilung.
- Fig. 56. Anaphase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 57. Tochterplatte der ersten Reifungsteilung.

- Fig. 58. Mitochondrienkörper in Profilansicht.
- Fig. 59. Mitochondrienkörper in Polansicht.
- Fig. 60, 61. Profilansicht der zweiten Reifungsteilung.
- Fig. 62. Aequatorialplatte der zweiten Reifungsteilung.
- Fig. 63, 64. Tochterplatte der zweiten Reifungsteilung.
- Fig. 65, 66. Durchschnürung der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 67. Profilansicht des Mitochondrienkörpers der zweiten Reifungsteilung.

- Fig. 68. Spermatide mit Mitochondrienspindel.
- Fig. 69. Abnorme Spermatide.
- Fig. 70. Junge Spermatide.
- Fig. 71. Spermatide mit Nebenkern.
- Fig. 72. Nebenkern auf dem Schalenstadium.
- Fig. 73. Nebenkern des vorigen Stadiums.
- Fig. 74. Spermatide, Auflösung des Chromatins.
- Fig. 75. Streckung des Nebenkerns: ac Acrosom.
- Fig. 76. Querschnitt durch den Nebenkern.

Fig. 77. Umbildung der Spermatide zum Spermatozoon: ac Acrosom.

- Fig. 78, 79. Junges Spermatozoon.
- Fig. 80-83. Langstrecken des Spermatozoons.
- Fig. 84. Reifes Spermatozoon.
- Fig. 85, 87. Spermatozoenbündel mit Nährzelle.
- Fig. 86. Spermatozoenbündel ohne Nährzelle.
- Fig. 88. Nährzelle.
- Fig. 89. Aufgelockertes Spermatozoenbündel.

Fig. 90. Querschnitt durch ein aufgelockertes Spermatozoenbündel.













