

Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Dytiscus marginalis* L., nebst einigen Bemerkungen über den Nucleolus.

Von

William Dawson Henderson, M. A., B. Sc.,

Carnegie Research Fellow, Universität Aberdeen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. B.)

Mit Tafel XXXII, XXXIII und 5 Figuren im Text.

Einleitung.

Die im nachstehenden mitgeteilten Untersuchungen wurden nicht in der Hoffnung unternommen, eine Lösung der Reduktionsfrage, ebensowenig eine Lösung der Frage der Individualität der Chromosomen zu liefern, sondern nur mit der Absicht, noch mehr Material zur Beantwortung dieser Frage beizubringen, und dazu ein Insekt möglichst genau auf seine Chromosomen hin zu untersuchen, da in keiner Tierklasse ein so verschiedenartiges und manchmal so merkwürdiges Verhalten der Chromosomen beobachtet worden ist. Im Verlauf der Arbeit habe ich viele Beobachtungen über das Verhalten der achromatischen und andern Figuren gemacht; ich behandle diese hier aber nicht ausführlich, weil sie nichts mit dem Verhalten des Chromatins zu tun haben.

In den letzten Jahren ist die Literatur über Spermatogenese so gewaltig angewachsen, daß es nicht möglich ist, eine Übersicht zu geben. Ja, es würde mich schon zu weit führen, wenn ich nur die Literatur über die Spermatogenese der Insekten erschöpfend besprechen wollte. Denn selbst in den Arbeiten, die diese eine Klasse betreffen, sind die Ansichten ganz verschieden und häufig auch unmittelbar widersprechend. Deshalb ist, meiner Ansicht nach, eine wirkliche Zusammenfassung noch durchaus unmöglich.

Nur ein Beispiel: In einigen neuen Arbeiten über die Reifung der Keimzellen stimmen die Resultate im folgenden Punkt miteinander

überein: Die Chromosomen, welche durch die Teilung der letzten Generation der Spermatogonien zu den Chromosomen der Spermatocyten erster Ordnung geworden sind, gehen nicht als solche in die Chromosomen der ersten Reifungsteilung über, sondern das aus ihnen entstandene Chromatingerüst zerfällt vollständig. Die definitiven Chromosomen der ersten Reifungsspindel gehen dann aus einer mehr oder weniger vollständigen Neuordnung des Chromatins hervor, so daß also eine Kontinuität der Chromosomen nicht bestünde. Nun kann aber kein Zweifel sein, daß bei vielen Tieren ein solcher Zerfall bestimmt nicht vorkommt. Ferner wird es fast mit jeder neuen Arbeit immer wahrscheinlicher, daß sowohl bei den Wirbeltieren als auch bei den wirbellosen Tieren, und die Phanerogamen schließen sich ihnen an, die Reifungserscheinungen folgenderweise vor sich gehen: Während der ersten Hälfte der Reifungsperiode vereinigen sich je zwei (vermutlich homologe) Chromosomen zu bivalenten U-förmigen Gebilden, und zwar der Länge nach. In der ersten Reifungsteilung werden die univalenten Elemente der bivalenten Chromosomen voneinander der Länge nach wieder getrennt, und in der zweiten Reifungsteilung wird jedes univalente Element längsgeteilt.

Es soll nun, wie oben erwähnt, das Ziel der vorliegenden Arbeit sein, alle Veränderungen der Chromosomen von den Spermatogonien bis zum Schluß der zweiten Reifungsteilung so weit als möglich zu verfolgen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Sr. Exzellenz Prof. Dr. WEISMANN, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Er gab mir die Anregung zu dieser Arbeit, und verfolgte ihr Fortschreiten stets mit teilnehmendem Interesse. Mein Dank gilt weiter Herrn Dr. W. SCHLEIP, der mir in liebenswürdiger Weise seine Präparate zur Verfügung stellte und mich mit wertvollem Rat unterstützte.

Material und Technik.

Das zur Untersuchung benutzte Material wurde im Lauf der Jahre 1905 und 1906 gesammelt, und zwar Larven und erwachsene Tiere von *Dytiscus marginalis* L.

Für ein gutes Gelingen der Arbeit ist vor allem wichtig ein rasches Herauspräparieren der Geschlechtsorgane und gute Konservierung. Die Tiere wurden decapitiert und die Geschlechtsorgane herauspräpariert und gleich fixiert. In einigen Fällen wurden sie unter Kochsalzlösung herausgenommen, doch halte ich dies nicht für günstig, weil

diese Flüssigkeit vielleicht manche wichtige Stadien verändern kann. Was die Larven betrifft, so wurden die abdominalen Segmente, in welchen die Gonaden liegen, herausgeschnitten und gleich fixiert.

Zum Fixieren und Härten wurden die zwei folgenden Lösungen angewandt: ZENCKERSche Flüssigkeit und das von PETRUNKEWITSCH modifizierte Sublimatgemisch nach GILSON. Im allgemeinen gab die besten Resultate das GILSON-PETRUNKEWITSCH-Sublimatgemisch, in welches die Geschlechtsorgane zur Härtung 24 Stunden gelegt wurden. Nach Härtung wurden sie in Jod-Alkohol gut ausgewaschen und zur weiteren Härtung in Alkohol von allmählich steigendem Prozentgehalt eingelegt.

Ein vorsichtiges Einbetten halte ich auch für wichtig, und so habe ich die folgende Methode angewandt. Nach Entwässerung wurden die Geschlechtsorgane mit Zedernholzöl durchtränkt und dann direkt in reines Paraffin gebracht. Diese Methode hat den Vorteil, daß die Objekte nicht brüchig werden. Wegen des Chitins habe ich die abdominalen Segmente der Larven folgenderweise behandelt. Sie wurden zuerst in Celloidin eingebettet, und dann kommen die Celloidin-Blöcke in:

- 1) Alkohol 70% auf 12 Stunden.
- 2) Alkohol 90% „ 6 »
- 3) Origanumöl $\frac{1}{3}$ — 90% Alkohol $\frac{2}{3}$ auf einige Stunden.
- 4) Reines Origanumöl » » »
- 5) Xylol $\frac{1}{3}$ — Origanumöl $\frac{2}{3}$.
- 6) Reines Xylol.
- 7) Xylol-Paraffin aa.
- 8) Reines Paraffin.

Diese Methode hat zweierlei Vorteile, nämlich daß man die von Chitin umgebenen Segmente ganz gut zusammen schneiden kann, und daß die Blöcke sich genau wie Paraffin-Blöcke schneiden lassen.

Zur Färbung wurde die HEIDENHAINSche Eisenhämatoxylin-Methode, nach Vorbehandlung mit Bordeaux- oder Kongorot angewandt, außerdem noch BÖHMERSches Hämatoxylin und Gegenfärbung mit Eosin, oder Pikrokarmine, was für die meisten Stadien bessere Resultate gibt als Eisenhämatoxylin. Ferner als Kontrolle wurden Boraxkarmine und Bleu de Lyon gebraucht und Hämatoxylin-Pikrokarmine-Präparate mit Eisenhämatoxylin umgefärbt. Die Schnittdicke betrug meistens 5μ , doch wurden auch Schnitte von $7,5 \mu$ angefertigt.

Spermatogonien.

Ganz am Anfang des Hodenschlauches der Larven kann man Kerne von verschiedener Größe leicht unterscheiden, die in einer Grundmasse von Protoplasma liegen. Diese Kerne von verschiedener Größe können als Kerne aufgefaßt werden, von welchen die jungen Spermatogonien ihren Ursprung nehmen, und es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß in diesem Falle die Spermatogonien aus den kleinsten dieser an Größe verschiedenen Kerne entstehen. Es ist unmöglich, irgendwelche Begrenzung des Protoplasmas wahrzunehmen, obgleich gegen das untere Ende des Hodens hin sich hier und dort Spuren einer Ansammlung des Protoplasmas um die verschiedenen Kerne finden. Dies muß als das erste wirkliche Anzeichen einer Zellentstehung betrachtet werden, obschon man bis jetzt keine Zellmembran wahrnehmen kann. In Fig. 1 u. 2 sieht man solche Kerne noch in einem Syncytium ohne Zellgrenzen.

In dem Hoden einer etwas älteren Larve tritt eine Trennung in Zellen ein, und es kann eine schärfere Begrenzung der einzelnen Zellbezirke auftreten, obwohl sie in den meisten Fällen nicht sehr deutlich ist. In Querschnitten durch den Hoden sind Zellen in verschiedenen Teilungsstadien nicht selten zu finden. In diesen Zellen teilt sich das Chromatin, welches im Ruhestadium sich als ein unregelmäßiges Netzwerk im Zellraum befand, in Chromosomen. Diese sind entweder regellos im Kernraum zerstreut, oder in einer Äquatorialplatte angeordnet. In verschiedenen Fällen wurden Zellen gefunden, in denen sich die Chromosomen schon geteilt, aber die Tochterchromosomengruppen die Pole noch nicht erreicht hatten. In diesen Teilungen besitzen die Chromosomen eine länglich gebogene, stäbchenförmige oder U-förmige Gestalt und sind in der Äquatorialplatte so angeordnet, daß ihre Längsachse senkrecht auf den Spindelfasern steht. Die Scheitelpartien sind der Mitte der Äquatorialplatte zugekehrt. Nach dem Aussehen der Chromosomen in den Zellen nach Ablauf der Chromosomenteilung kann man mit Sicherheit behaupten, daß eine Längsteilung stattgefunden hat. Die Zahl der Chromosomen kann nicht mit Bestimmtheit angegeben werden, da sie in dem kleinen Zellraum dicht zusammengedrängt sind.

Die Tatsache, daß Zellen von der oben beschriebenen Form der Mitose im Hoden vorhanden sind, halte ich für eine Stütze für meine Auffassung, daß Zellen von verschiedenen Generationen im Hoden vorkommen und auch für einen Beweis für meine Ansicht, daß die

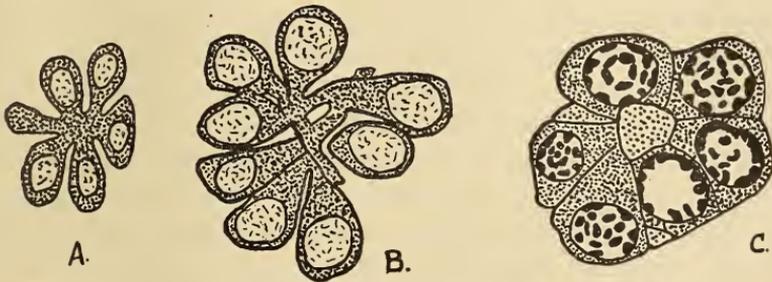
Spermatogonien nur von den kleinsten Zellen ihren Ursprung nehmen.

Bis jetzt sind die Zellen einander noch ähnlich, und man kann keine Differenzierung in Keimzellen und Cystenzellen wahrnehmen, wie infolge der späteren Anordnung der Spermatogonien zu Cysten anzunehmen wäre. Möglicherweise sind gewisse Zellen von Anfang an zu Cystenzellen bestimmt. Aber wenn dies auch der Fall ist, kann man sie doch äußerlich nicht von den Keimzellen unterscheiden.

In einer etwas älteren Larve kann man das erste Anzeichen davon in der folgenden Weise bemerken. Zwei dicht aneinander liegende Zellen sind einander im Anfang bis auf alle Einzelheiten ähnlich, aber bald beginnt das Protoplasma der einen Zelle sich zu verlängern, so daß sie eine sichelförmige Gestalt annimmt (Fig. 3). Auf diesem Stadium ist die Zellmembran beider Zellen keineswegs deutlich zu sehen, aber doch immerhin anwesend. Die hornförmigen Fortsätze dieser Zelle nehmen weiter an Länge zu, indem die von der angrenzenden Zelle am entferntesten liegende Seite am meisten wächst. Auf diese Weise wird allmählich die zweite Zelle von der Sichel umschlossen, und endlich sind die beiden Hörner lang genug, um an ihren Spitzen miteinander zu verschmelzen und so die Zelle zu encystieren. Dieses Stadium, wo nur eine einzelne Zelle in der Cyste liegt, konnte ich in meinen Präparaten nicht finden; es ist jedoch von vielen Beobachtern beschrieben worden, und man kann mit ziemlicher Gewißheit behaupten, daß es auch hier vorkommt. Eine solche encystierte Zelle stellt eine frühere Spermatogoniengeneration dar, denn sie muß noch einige Teilungen durchlaufen, bis sie den Zustand erreicht, wo die primären Spermatocyten durch die letzte Teilung aus ihr entstehen. Man muß bestimmt annehmen, daß eine wiederholte Teilung der encystierten Zelle stattfindet, da immer in der Cyste eine bedeutende Anzahl von Zellen vorhanden ist, die sich wiederum in die Spermatocyten erster Ordnung teilen. In einigen Fällen ist es offenbar möglich, daß eine in einer Cyste liegende Zelle sich nur einmal teilt, und daß dann die ersten Tochterzellen schon zu Spermatocyten werden. Wenn dieses der Fall wäre, so würde es einige Fälle erklären, in denen auf einem Querschnitt durch eine Cyste höchstens zwei Zellen gesehen wurden, welche schon die Vorbereitung zur Reifung zeigten.

Die Spermatogonien sind also in Cysten angeordnet und besitzen eine schlanke, kegelförmige Gestalt (Fig. 4, 5, 6). Die spitzen Enden aller in einer Cyste gelegenen Zellen convergieren gegen die Mitte der Cyste, wo sie miteinander zusammengebunden sind. Die an dieser

Stelle von HENKING (1891) bei *Pyrrhocoris* in vielen Fällen beobachtete Centralzelle der Cyste habe ich nie finden können. Die Anwesenheit dieser Centralzelle wird von GROSS (1904) dem Alter der untersuchten Tiere zugeschrieben, aber ich bin geneigt zu glauben, daß eine solche Zelle überhaupt nicht existiert, und daß HENKING ihre Anwesenheit irrthümlicherweise beschreibt. Meiner Meinung nach ist die Zentralmasse nicht der Anwesenheit einer zentralen Zelle zuzuschreiben, sondern der Tatsache, daß die durch Teilung entstehenden Zellen sich nicht vollständig voneinander trennen, vielmehr Zellkoppeln bilden. Das Vorkommen von Zellkoppeln ist von BOLLES LEE (1897) bei *Helix pomatia* und von WAGNER (1894) bei *Agelena* beschrieben worden. Diese centrale Verbindung zwischen den Spermatogonien zeigt eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Cytophor, das die Spermatogonien bei vielen Würmern, z. B. *Lumbricus terrestris* und *Plagiostoma* und Mollusken zusammenbindet. In Textfig. 1 tritt die Ähnlichkeit zwischen den



Textfig. 1.

A. Spermatogoniengruppe mit Cytophor von *Plagiostoma*. — B. Rachisartige Verbindung von Spermatogonien von *Pyrrhocoris*, vgl. Fig. 70, 71. — C. Spermatogoniengruppe mit Cytophor von *Lumbricus*.

verschiedenen Formen von Centralverbindungen gut hervor. Ein dem Cytophor ganz ähnliches Gebilde ist von WAGNER bei gewissen Araneen gefunden worden.

Das Plasma der Spermatogonien erscheint mit der stärksten bei der Untersuchung angewandten Vergrößerung feinwabig. An der Spitze der Zelle erscheint das Plasma mehr homogen und färbt sich intensiver. Ein solcher, sich stark färbender Fleck ist schon bei verschiedenen Insekten gefunden und auch bei andern Tieren beschrieben worden. Hinsichtlich seiner Bedeutung gehen die Meinungen weit auseinander. Nach MONTGOMERY ist er das Idiozom, aber zur Charakteristik eines solchen gehört nach MEVES (1897), daß in ihm das Centrosom gelegen ist, und dies ist in keinem Falle nachgewiesen. In meinem Objekt ist

es mir nicht gelungen, irgendeine Spur des Centrosoms an der strittigen Stelle zu finden. Ich kann mich mehr der Meinung PAULMIERS (1899) anschließen, der es als Spindelrestkörper der vorherigen Teilung betrachtet, da ich in vielen Fällen gefunden habe, daß die Reste der Spindelfasern eine Zeitlang in den Spermatogonien verfolgt werden können, indem sie sich von der Umgebung des Kerns allmählich in die zugespitzten Enden der Zellen zurückziehen, wo sie schließlich sich auflösen.

Der beträchtlich große, runde bis ovale Kern liegt an dem stumpfen Pol der Zelle. Er füllt das runde, verdickte Ende der Zelle beinahe ganz aus und ist nur von einem dünnen Plasmamantel umhüllt. Der Kern besitzt eine feine, aber deutliche Membran. Im Innern ist das Chromatin während des Ruhestadiums (Fig. 7, 8, 9) auf einem Lininnetz in Form von feineren und gröberen Partikelchen angeordnet. Im Kern ist ein rundlicher Nucleolus vorhanden, der zuweilen (Fig. 86) Anzeichen einer Zweiteilung beobachten läßt. In manchen Fällen sind zwei Nucleoli zu finden, und dieses könnte auf einer Teilung eines einzelnen Nucleolus beruhen, was sich aber nicht feststellen läßt. Auf Eisenhämatoxylin-Präparaten erscheint er tiefschwarz (Fig. 82), könnte daher für chromatinhaltig angesprochen werden. Schnitte dagegen, die mit Karmin und Bleu de Lyon gefärbt sind, zeigen zweifellos, daß er gänzlich chromatinfrei ist, denn er nimmt bei der Doppelfärbung die gleiche Farbe wie das Cytoplasma an. Ich habe noch verschiedene Färbungen versucht, z. B. EHRlich-BIONDI, Saffranin-Gentianaviolett, Orange u. a. Mit allen diesen Farben reagiert der Nucleolus wie das Plasma, zeigt also Plasmareaktion.

In den jüngsten, im Ruhezustand befindlichen Spermatogonien ist es mir nicht gelungen, ein Centrosom zu finden. Aber auf einem wenig älteren Stadium erscheint ungefähr halbwegs zwischen dem sich dunkel färbenden Fleck und dem Kern ein etwas hellerer, runder Fleck, in dessen Mitte man einen winzigen dunklen Punkt unterscheiden kann, das Centrosom (Fig. 4, 5, 7). In dem hellen Hof wurde keine Struktur gefunden. Das Centrosom verläßt nun seine Anfangsstellung und wandert nach der Kernmembran hin. Noch ehe es diese erreicht, hat es sich geteilt, und die Teile rücken ein wenig auseinander. Gleichzeitig beginnt eine Veränderung des Kerns. Der Nucleolus verschwindet, und das Chromatin fängt an sich für die letzte Vermehrungsteilung anzunordnen.

Betrachten wir jetzt die Veränderungen, die im Chromatin vor sich gehen. Zuerst war das Chromatin in Gestalt von Partikelchen verschie-

dener Größe auf einem Liningerüst verteilt, das den ganzen Kernraum einnahm. Jetzt wird das Chromatin an bestimmten Stellen des Liningerüsts so angeordnet, daß es einen einzigen zusammenhängenden Faden oder eine Anzahl kürzerer Fäden bildet. In meinen Präparaten ließ sich nicht feststellen, ob es sich um einen einzigen oder mehrere Fäden handelt. Diese Fäden verdicken sich allmählich, indem sie immer mehr Chromatinkörnchen aufnehmen, und ihre Oberfläche, die zuerst unregelmäßig war, wird glatter. Woher kommt es nun, daß sich das Chromatin an ganz bestimmten Stellen des Liningerüsts anordnet? Eine Erklärung ist nur möglich, wenn man die Veränderungen berücksichtigt, die nach der vorigen Teilung eingetreten sind. Jedes Chromosom dehnte sich in einen langen dünnen Faden aus, der sich im Kernraum knäuelartig lagerte. Während seiner Ausdehnung entsproßten dem Chromosom kurze dünne Seitenzweige aus Linin, die ähnlichen Seitenzweigen von andern Chromosomen begegneten und vielleicht mit ihnen verschmolzen. Zuerst lagerte sich das Chromatin in Gestalt eines zusammenhängenden Bandes auf dem Linin, zerfiel jedoch nach und nach in kleine Partikel in dem Maße, wie die Lininfäden sich verlängerten. Es ist sehr wahrscheinlich, daß einige von diesen Partikeln den Seitenzweigen entlang wanderten. Dies würde die netzförmige Anordnung des Chromatins erklären, ebenso die Tatsache, daß es sich wieder zu besonderen Bändern oder Fäden vereinigt.

Die Chromatinfäden, wie oben erwähnt, nehmen allmählich alle die zerstreuten Chromatinkörnchen auf und erhalten eine glatte Oberfläche. Darauf verkürzen sie sich und nehmen die Form gerader oder gekrümmter Stäbchen an (Fig. 10, 11, 12, 13). Die Zahl dieser stäbchenförmigen Chromosomen konnte ich auf diesem Stadium nicht genau feststellen; sie beträgt ungefähr 40. In verschiedenen Zellen ergaben Zählungen die folgenden Zahlen: 36, 38, 40, 37, 39, 41. Die Zahl 40 halte ich für die richtige, und sie würde mit der von GIARDINA (1901) für die Oogonien derselben Art angenommenen übereinstimmen.

Während dieser Vorgänge im Kern ist die Form des Spermatogoniums von einer kegelförmigen in eine polyedrische übergegangen. Die Centrosomen haben sich mehr voneinander getrennt und ihre Stellung an den Polen eingenommen. Die Chromosomen beginnen jetzt sich in ganz normaler Weise in der Äquatorialplatte anzuordnen, und zwar steht die Längsachse senkrecht zu den Spindelfasern. Während der Mitose findet eine Längsteilung der Chromosomen statt, so daß jede Tochterzelle die Hälfte jedes Chromosoms des Spermatogoniums erhält. Verschiedene Stadien der Längsteilung zeigen Fig. 14, 15, 16.

Diese Längsteilung ist also die typische mitotische Spermatogonienteilung, die sich bei allen daraufhin untersuchten Arten fand. Sie ist von MONTGOMERY (1905) bei *Syrbula* und *Lycosa*, von PAULMIER (1899) bei *Anasa* und von GROSS (1904) bei *Syromastes* beschrieben worden, obgleich es bei der letzterwähnten Art nicht so ganz klar ist. Bei Eisenhämatoxylin-Präparaten erscheinen in der Äquatorialplatte einige Chromosomen untereinander durch schwarze Fäden verbunden. Ähnliches bildet PAULMIER (1899) für *Anasa*, GROSS (1904) für *Syromastes*, und WILSON (1905 u. 1906) für verschiedene Insekten ab; auch SUTTON (1903) findet bei *Brachystola* wenigstens einige Chromosomen in dieser Weise verbunden. Für mein Objekt muß ich diese merkwürdige Erscheinung nur als Kunstprodukt betrachten, weil ich sie auf Karmin-Präparaten nie gefunden habe. Ebensowenig ließ sie sich bei Anwendung von EHRlich-BIONDI, und auch von BÖHMERSchem Hämatoxylin nachweisen.

Spermatocyten.

Nach Vollendung der letzten Vermehrungsteilung tritt der Kern in die Prophase der ersten Reifungsteilung ein. Noch bevor die Zellteilung ganz vollendet ist, hat der Kern im allgemeinen begonnen, die Veränderungen zu zeigen, die normalerweise während dieses Stadiums eintreten. In dem Maße, wie die Chromosomengruppen sich von der Äquatorialplatte entfernen und den Polen nähern, werden sie immer dichter zusammengedrängt, bis die Umrisse der Chromosomen nur noch schwer verfolgt werden können. Diese Zusammenballung der Chromosomen geht noch weiter, bis sie schließlich ein dichtes Knäuel bilden, in welchem die Konturen der einzelnen Chromosomen nicht zu erkennen sind. Zuerst könnte man glauben, daß die Chromosomen zu einer festen Masse verschmolzen wären; diese Verschmelzung ist aber nur scheinbar. Diese scheinbare Verschmelzung ist nicht nur der Zusammenballung der Chromosomen zuzuschreiben, sondern sie beruht darauf, daß sich jedes Chromosom jetzt zu verlängern beginnt. Auf diesem Stadium wird eine Kernmembran gebildet, und die Tochterzellen haben sich vollkommen voneinander getrennt. Nach der Bildung der Kernmembran treten noch weitere Veränderungen in dem Chromatin auf. Zuerst färbt sich das Chromatin mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz, aber jetzt zeigt es eine geringere Fähigkeit, Farbstoffe anzunehmen und erscheint blasser. Nur an wenigen Stellen lassen sich tiefschwarz färbende Partikel erkennen, und es ist eine interessante Erscheinung, daß diese schwarz gefärbten Partikel entweder auf oder in der Ober-

flächenschicht des Chromatins liegen. Ich bin nicht in der Lage, zu entscheiden, ob sie Bestandteile des Chromatins sind oder dieses nur dicht berühren, da sie mir hier zum erstenmal begegnen. Nichtsdestoweniger bin ich geneigt, das letztere für wahrscheinlicher zu halten. Auf einem etwas späteren Stadium haben sich alle diese Partikel zu einem einzigen, stark färbbaren Körper vereinigt, dem Nucleolus. Das Auftreten der kleinen, färbbaren Körper darf vielleicht als der Anfang der Bildung des Nucleolus aufgefaßt werden. Wenn dies nicht der Fall ist, findet das Auftreten des Nucleolus gleichzeitig mit dem Verschwinden der Körper statt. Aus diesen Bildern könnte man geneigt sein zu schließen, daß der Nucleolus von überflüssigem Chromatin gebildet ist oder, wie GUENTHER (1904) meint, dieser Teil des Chromatins in den Nucleolus eingetreten ist, um sich für künftige Teilungen vorzubereiten. Dem aber widersprechen meine EHRlich-BIONDI- und Karmin-Präparate aufs entschiedenste. In diesen ändert das Chromatin während des ganzen Stadiums nicht im geringsten seine Färbbarkeit. Die Präparate haben dagegen den Nachteil, daß die Bildung des Nucleolus nicht gut verfolgt werden kann, weil die Partikelchen durch das intensiver gefärbte Chromatin verdeckt werden. Wenn der Nucleolus gegen Ende dieses Stadiums sichtbar wird, ist es klar, daß er unmöglich Chromatin enthalten kann, da er sich fast genau wie das Plasma des Zellkörpers färbt. Es geht hieraus wohl mit Sicherheit hervor, daß das Material, das während dieses Stadiums den Nucleolus aufbaut, kein Chromatin enthält. Ob es eine von Chromatin ausgeschiedene Substanz ist, oder ob es infolge Osmose zwischen Kern und Protoplasma des Zellkörpers gebildet wird, wird später erörtert werden. Durch die Gestalt des Zellkörpers können die jüngsten Spermatocyten leicht von den Spermatogonien unterschieden werden, indem die einen eine kugelige, die andern mehr kegelförmige Gestalt besitzen. Das Wichtigste an der obigen Beschreibung ist, daß die Zusammenballung der Chromosomen so intensiv ist, daß ihr Verhalten in vielen Punkten erst aus ihrem späteren Schicksal erschlossen werden kann.

In den jüngsten Spermatocyten erster Ordnung habe ich nie die Centrosomen entdecken können. Sie treten erst auf viel späteren Stadien wieder deutlich erkennbar auf. Trotzdem es mir nicht gelungen ist, sie auf jüngsten Stadien zu erkennen, kann ich nicht GROSS (1904) zustimmen, der behauptet, es sei nicht wahrscheinlich, daß die Centriolen der letzten Vermehrungsteilung in den Spermatocyten bestehen bleiben. Vielmehr möchte ich die Unmöglichkeit, sie zu erkennen, dem Umstand zuschreiben, daß sie auf irgendeine Weise durch dunkler

färbbare Massen von Chromatin oder Cytoplasma verdeckt sind. In den Spermatocyten erster Ordnung erscheint zuweilen etwas, was man als Spindelrestkörper auffassen kann. Eine ähnliche Struktur wird von PAULMIER (1899) für *Anasa* beschrieben, aber bei unserm Objekt kann ich nicht mit Sicherheit deren Gegenwart behaupten.

Während dieses ganzen Stadiums war es mir nicht möglich, eine Eigentümlichkeit in dem Verhalten irgendeines Chromosomenpaares festzustellen. Dies mag eine Folge der Chromosomenzahl und ihrer geringen Größe sein. Wenn Chromosomen, aus denen sich das accessorische Chromosom entwickelt, auf diesem Stadium zugegen sind, so ist es mir nicht gelungen, eine Spur von ihnen wahrzunehmen. Ebensovienig würde sich das accessorische Chromosom durch irgendeine Eigentümlichkeit während der späteren Stadien auszeichnen. So muß die Frage nach Gegenwart oder Abwesenheit, vorläufig wenigstens, unbeantwortet bleiben.

Die kompakte Masse, welche mehr oder weniger im Centrum des Kerns liegt, fängt an, sich aufzulockern. Dies macht sich zuerst dadurch erkennbar, daß heller gefärbte Stellen in der dunkel tingierten Masse erscheinen. Nach Behandlung mit Alaun-Karmin und Bleu de Lyon zeigt es sich, daß diese hellen Punkte zwischen den Schlingen des Chromatins Zwischenräume darstellen. Auf diesem Stadium erscheint das Chromatin als ein vielfach verschlungener und aufgeknäuelter Faden oder als Fadengemenge. Auf dem Fadenknäuel liegt der rundliche Nucleolus. Es ist auf diesem Stadium unmöglich, zu konstatieren, ob ein echtes Spirem-Stadium vorliegt. Da man eine Anzahl freier Enden deutlich unterscheiden kann, wäre es möglich, daß man es mit einzelnen Fäden zu tun hat, nicht mit einem kontinuierlichen Spirem, also mit einer Anzahl von kurzen Schlingen, deren Zahl mit der Chromosomenzahl der Spermatogonien übereinstimmt. Die Auflockerung schreitet fort, und man könnte glauben, es mit einem echten Spirem zu tun zu haben. Wenn dies auch der Fall wäre, könnte man doch nicht alle vorhandenen freien Enden als Stellen, wo die Schlingen durchgeschnitten sind, erklären. Einige dieser Enden könnten zwar dieser Tatsache zugeschrieben werden, aber, meiner Meinung nach, nicht alle. Doch kann ich trotz genauer Untersuchung vieler Schnitte nicht mit hinreichender Gewißheit entscheiden, ob ein einziger, aufgeknäuelter Chromatinfaden vorliegt, oder nur eine Anzahl kleiner Bruchstücke. Indessen kann man ein wenig später konstatieren, daß, falls ein einziger Faden jemals vorhanden war, dieser dann in eine große Zahl kurzer, unregelmäßiger, schlingenförmiger Bruchstücke zerfallen

ist (Fig. 18, 19). Diese werden auf der Oberfläche rauh und uneben und senden hier und da zarte Seitenzweige von Linin aus, auf die ein Teil des Chromatins wandern kann. Die Schlingen nehmen dann weiter an Länge und Unregelmäßigkeit der Umrisse zu, aber nehmen noch nicht den ganzen Kernraum ein, sondern halten sich mehr in dem Teil des Kernraums auf, in dem der Nucleolus liegt.

Zu dieser Zeit beginnen an den Chromatinfäden wichtige Veränderungen vor sich zu gehen. Oben wurde beschrieben, wie das Chromatin in dünnen Fäden in einem Teil des Kernraums verteilt lag; jetzt aber fangen sie an, wieder regelmäßige Umrisse anzunehmen und eine feste Anordnung (Fig. 22—25) zu zeigen. Sie werden deutlich U-förmig — zwar sind sie zuerst nicht alle von gleicher Länge (Fig. 26—27) —, und die freien Enden convergieren gegen den Nucleolus hin. Es war unmöglich, die Anzahl der auf diesem Stadium vorhandenen Schleifen festzustellen, aber ihr weiteres Schicksal überzeugt mich, daß sie mit der in den Spermatogonien vorhandenen Chromosomenzahl übereinstimmt. Nun legen sich diese Schleifen paarweise dicht nebeneinander, so daß sie ihrer ganzen Länge nach parallel verlaufen (Fig. 28). Dies ist der Anfang, wie wir später sehen werden, einer longitudinalen Conjugation zweier univalenten Chromosomen.

Die Doppelschleifen nehmen sehr an Länge zu, bis sie den ganzen Kernraum ausfüllen. Dabei weichen die einzelnen Schleifen ein wenig auseinander. Dann legen sie sich dicht an die Kernmembran an, vielleicht im Sinne einer Erhöhung des Stoffwechsels zwischen ihnen und dem Zelleib. Das Längenwachstum hat noch eine Veränderung der Schleifen verursacht (Fig. 29), die ich als eine Vorbereitung für das wichtigste Stadium der ganzen Reifung betrachte. Die Veränderung ist nämlich die, daß das Chromatin jeder Schleife in eine Anzahl kleiner, runder, gleichgroßer Mikrosomen zerfällt, welche auf den Lininfäden gleich verteilt liegen. Eine bemerkenswerte Tatsache, die zuerst sicher übersehen wird, ist die, daß die Zahl der Mikrosomen bei den beiden Schleifen eines Schleifenpaares die gleiche ist. Diese Übereinstimmung in der Mikrosomenzahl jeder Schleife eines Schleifenpaares wird wohl nicht zufälliger Natur sein. Wie oben erwähnt, ist dies nur die Vorbereitung für das nächste Stadium — das wichtigste des ganzen Reifungsprozesses.

Auf diesem Stadium nähern sich die beiden Schleifen jedes Paares, die schon ein wenig auseinander gerückt waren, wieder einander und zwar so, daß sie einander parallel liegen und jedes Chromatinkörnchen oder Mikrosom der einen Schleife dem korrespondierenden der andern

Schleife genau gegenüberliegt (Fig. 30). Die Mikrosomen nähern sich einander immer mehr, bis sie sich berühren und schließlich eine »Conjugation« der korrespondierenden Mikrosomen oder Chromatinkörnchen stattfindet (Fig. 31). Es ist bemerkenswert, daß die Conjugation der Chromosomen erst dann eintritt, wenn die Mikrosomen sichtbar sind. Während dieser Conjugation der Mikrosomen ist das aus der Conjugation hervorgehende Chromosom aus einer Anzahl von ziemlich großen, runden Chromatinteilchen zusammengesetzt, die untereinander durch zwei zarte Lininfäden verbunden sind und so ein strickleiterähnliches Aussehen hat. Dieses »Strickleiterstadium« (Fig. 31) scheint eine Zeitlang anzudauern, und findet sich ziemlich häufig in einigen Hoden, während man ihm in andern nicht so oft begegnet. Bald jedoch teilt sich jede durch Aneinanderlegen entstehende Schleife wieder in zwei Hälften, und zwar sieht man, daß dies dadurch verursacht wird, daß jedes der oben erwähnten Chromatinteilchen sich in zwei Teile trennt (Fig. 32—36), ähnlich denen, die vorhanden waren, ehe die Conjugation stattfand. Die Bedeutung dieser Conjugation und späteren Teilung der Chromatinkörnchen wird später erörtert werden. Die Mikrosomen der Einzelfäden sind, zuweilen schon bevor die Teilung der Doppelfäden vollendet ist, in der Längsrichtung der Fäden verlängert, erscheinen also spindelförmig. Die Mikrosomen desselben Einzelfadens kommen dann miteinander in Berührung und verschmelzen schließlich, so daß ein zusammenhängendes Band entsteht. Dies tritt indessen meistens erst nach der Teilung ein. Dann ist also auf jeder einzelnen Schleife ihrer ganzen Länge nach das Chromatin gleichmäßig verteilt, so daß der Lininfaden vollständig bedeckt und unsichtbar ist. Jetzt findet eine Verkürzung der Chromatinschleifen statt, aber man kann noch immer wahrnehmen, daß jede Schleife aus einer Reihe von Chromatinkörnchen besteht, die sich berührt haben, so daß schließlich jede Schleife ein rosenkranzartiges Aussehen angenommen hat (Fig. 37, 38).

Die Verdickung und Verkürzung jedes Schleifenpaares schreitet fort, und es ist interessant zu beobachten, daß jedes Paar sein besonderes Kondensationscentrum besitzt, so daß endlich die Paare durch den ganzen Kernraum zerstreut liegend gefunden werden. Auf diesem Stadium konnte man in einigen Zellen eine helle Linie bemerken, die in der Mitte jedes Fadens der ganzen Länge nach sichtbar ist. Diese Linie muß man, meiner Auffassung nach, als das erste Anzeichen einer späteren Längsteilung betrachten.

Wenn die Chromatinfäden ihre größte Länge erreicht haben, und

nachdem die Conjugation und spätere Trennung vollendet ist, beginnt der Nucleolus Zeichen des Zerfalls zu zeigen. In einigen Fällen wird er rau und gekörnt, in andern findet man in Abschnürung begriffene Knospen, oder schließlich kann der Nucleolus eine tiefe Einschnürung in der Mitte zeigen, als ob er im Begriff wäre, in zwei Teile zu zerfallen (Fig. 85). Alle diese Tatsachen müssen als Auflösungsvorgänge aufgefaßt werden, da man auf einem etwas späteren Stadium deutlich wahrnehmen kann, wie durch den Kernraum eine Anzahl kleiner Teilchen zerstreut liegen, die eine deutliche Plasmareaktion zeigen, indem sie sich entweder dem Zellplasma gleich oder ein wenig dunkler oder heller färben. In andern Zellen geht der Nucleolus nicht zugrunde, bevor die Kernmembran sich ganz aufgelöst hat und Plasma und Zellsaft sich miteinander vermischt haben.

Es wird von Interesse sein, das tinktorielle Verhalten der Kernbestandteile der verschiedenen Stadien bei den oben beschriebenen Veränderungen zu betrachten. Während das Chromatin sich in dem segmentierten Spirem-Stadium befindet, erscheint es mit Eisenhämatoxylin-Eosinfärbung blaßrötlich, so daß es beinahe vollständig dem Zellplasma gleicht. Dagegen hat der Nucleolus seine tiefschwarze Färbung beibehalten. Vergleichen wir hiermit Präparate, die einer Doppelfärbung mit Alaun-Karmin und Bleu de Lyon unterzogen wurden, so ergibt sich folgendes Bild. Alle chromatinhaltigen Kernbestandteile sind leuchtendrot gefärbt. Der Nucleolus dagegen erscheint blaßbläulich, zeigt also Plasmareaktion. Umgekehrt erscheint bei Hämatoxylin-Eosinfärbung das Chromatin blau, der Nucleolus dagegen blaßrosa wie das Zellplasma. Eine ähnliche scharfe Differenzierung zwischen dem Chromatin und dem Nucleolus wird durch verschiedene andre Farbstoffe hervorgerufen, z. B. bei EHRlich-BIONDI-Färbung ist das Chromatin grün, der Nucleolus dagegen braunrot oder rot. Dieses Verhalten beweist wohl mit Sicherheit, daß Eisenhämatoxylin nicht nur Chromatin färbt und deshalb nie ohne Kontrolle angewandt werden darf, wenn es darauf ankommt, die An- oder Abwesenheit von chromatischer Substanz zu konstatieren.

Indem wir von dieser Abschweifung wieder zurückkehren, wollen wir die weitere Umwandlung der Chromosomen verfolgen. Die beiden Spalthälften jedes Paares liegen gewöhnlich einander parallel, können sich aber auch umeinander wickeln. Die Verkürzung geht weiter, bis schließlich die beiden Teile Stäbchenform angenommen haben (Fig. 39). Die beiden Stäbchen eines Paares bilden also ein bivalentes Chromosom.

Auf diesem Stadium, wenn jede Hälfte der bivalenten Chromosomen sich verkürzt und verdickt hat, beginnt die Oberfläche rau und gezackt zu werden. Gleichzeitig werden eine große Zahl zarter Lininfäden ausgesandt, die nach allen Richtungen hin den Kernraum durchdringen und sich an der Kernmembran befestigen, vielleicht auch mit ähnlichen Fäden sich vereinigen, die von den andern Chromosomen kommen. Dieses ist nur ein Übergangsstadium, und muß sehr rasch durchlaufen werden, da es nur auf sehr wenigen Schnitten sichtbar ist.

Die jetzt auftretenden Veränderungen gehen ebenfalls ziemlich schnell vor sich und sind schwer zu beobachten. Ich glaube aber mit ziemlicher Sicherheit die nächsten Stadien in folgender Weise aneinander reihen zu dürfen.

Die Doppelchromosomen werden kompakter, zu kurzen schmalen Stäbchen. Dieser Prozeß nimmt offenbar eine beträchtliche Zeit in Anspruch, und so können alle Phasen der Chromatinverdickung ziemlich vollständig aufgefunden werden. Jede Hälfte eines Paares verkürzt sich noch weiter, und dann krümmen sich beide Hälften in der Weise, daß ein ovaler Ring gebildet wird. Die Enden der Stäbchen liegen an den spitzeren Polen und berühren sich innig, jedoch tritt keine Verschmelzung ein. Die Krümmung der Stäbchen schreitet fort, bis man schließlich einen kreisförmigen Ring erhält, an dem jedoch Einkerbungen die Enden der früheren Stäbchen anzeigen. Dies wäre der einfachere Fall der vorkommenden Veränderungen, aber oft tritt die Krümmung der Stäbchen in der Mitte nicht ein. Die Chromatiringe verändern sich so, daß eine auffallende Ähnlichkeit mit »Tetraden«



Textfig. 2.
Tetradenähnliches
Chromosom.

entsteht, wie sie von so vielen Forschern beschrieben sind. Dies kommt auf folgende Weise zustande. Das Chromatin vieler Ringe verdickt sich nach den Enden zu, so daß es das in Textfig. 2 angegebene Aussehen zeigt. Diese tetradenartigen Gebilde sieht man in Fig. 48 noch deutlicher. Es kommen Kreuze und 8-förmige Figuren vor, während man in einigen Fällen noch weitere Modifikationen wahrnehmen

kann, die möglicherweise durch die verschiedenen benutzten Reagenzien verursacht werden. Einige dieser Modifikationen sind in Textfig. 3 dargestellt. Die Entstehung der V-förmigen Figuren kann erklärt werden, wenn wir annehmen, daß die Verbindung zwischen den beiden Einzelchromosomen an einem Ende sich gelöst hat. Die kreuzförmigen Figuren sind vielleicht ebenso zu erklären, wie es nach A. und K. E. SCHREINER bei *Salamandra*, *Spinax*, *Myxine* und *Tomopteris* ist (vgl.

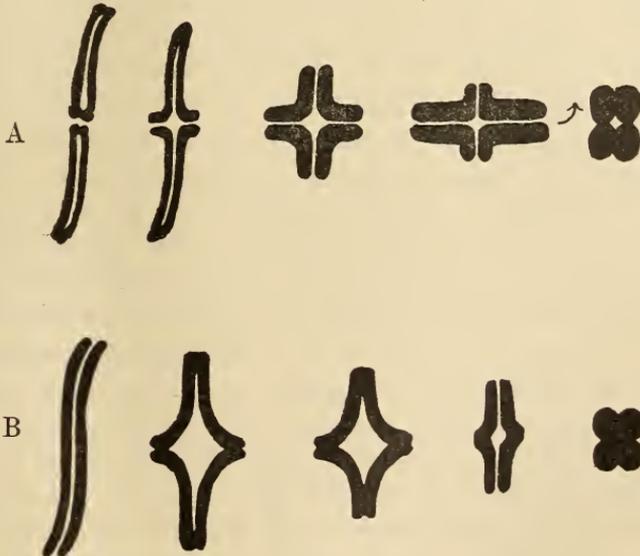
ihre Fig. 22, 72, 108, 112). Sicherlich nicht in der Weise, wie GROSS die kreuzförmigen Chromosomen bei *Syromastes* deutet. Das geht schon aus der Entwicklung der Chromosomen bei *Dytiscus* hervor. Die weitere Entwicklung der Kreuze kann man am besten aus der Textfig. 3 ersehen. Ein Beweis für meine Auffassung ist der Umstand, daß die



Textfig. 3.

Verschiedene Formen von bivalenten Chromosomen.

Enden der Seitenschenkel, welche am längsten sind, dadurch sich von den andern auszeichnen, daß sie glatt sind und keine Spur einer Einkerbung, wie sie die andern immer zeigen, aufweisen. Diese Schenkel sind diejenigen Schenkel, die den Spindelfasern während der ersten Reifungsteilung parallel liegen. Die 8-förmigen Figuren entstehen



Textfig. 4.

A. Bildung der Tetraden von *Syromastes* nach GROSS. — B. Bildung der Tetraden von *Anasa* nach PAULMIER.

infolge einer Kreuzung der univalenten Elemente. Diese Kreuzung kommt auf früheren Stadien der Chromosomenentwicklung häufig vor.

Bevor jedoch die Chromosomen ihre Stellung in der Äquatorialplatte einnehmen, verschwindet diese Verschlingung, und das Resultat ist ein einfaches ringförmiges Chromosom. Das Schema in Textfig. 3 zeigt, wie die verschiedenen Formen der zweiwertigen Chromosomen aus einer paarweisen Anordnung der univalenten Chromosomen hervorgegangen sind. Meine Auffassung der Chromosomenentwicklung weicht entschieden von den Ansichten von MONTGOMERY und von GROSS ab, aber die Erörterung der Unterschiede behalte ich mir für die Vergleichung am Schluß vor (Textfig. 4).

Erste Reifungsteilung.

Nachdem die Kernmembran verschwunden ist und die Bildung der Spindel begonnen hat, beginnen die Chromosomen sich zur Äquatorialplatte anzuordnen (Fig. 49). An jedes bivalente Chromosom heften sich vier Spindelfasern, und zwar an jede Längshälfte zwei. Die Chromosomen begeben sich nicht gleichzeitig in die Äquatorialplatte, denn man sieht oft, daß ein oder zwei zurückbleiben, wenn die andern sich schon geordnet haben. Bevor die Teilung beginnt, haben alle Chromosomen ihre Stellung in der Äquatorialplatte eingenommen (Fig. 50, 51). In einigen Fällen können Chromosomen beobachtet werden, die die typische äußere Gestalt noch nicht erreicht zu haben scheinen, wenn die Teilung beginnt. In andern Fällen zeigen nur einige der Chromosomen in der Äquatorialplatte die charakteristische Ringform, während alle andern das Aussehen zweier dicht aneinander liegender Stäbchen haben, die in der Mitte ein wenig auseinander gerückt sind, und so eine winzige Lücke zwischen sich einschließen (Fig. 52). Die ringförmigen und ähnlich geformten Doppelchromosomen nehmen ihre Stellung in der Äquatorialplatte so ein, daß die Enden der univalenten Teile nicht nach den Polen zu gerichtet sind, sondern in der Äquatorialebene (Fig. 50—54) liegen. Es war schwierig, zu entscheiden, wie die Kreuze in der Äquatorialplatte angeordnet sind, aber nach Untersuchung einiger Zellen, in denen sie vorkamen, glaube ich mit Sicherheit behaupten zu dürfen, daß sie sich so stellen, daß die Mitte jedes einwertigen Chromosomteils nach den Polen zu gerichtet ist. Das stimmt also mit der Anordnung der andern Chromosomen überein. Die außenliegenden Chromosomen bilden nun ungefähr einen Ring, während die andern innerhalb desselben liegen und ungefähr in konzentrischen Kreisen angeordnet sind. Dies ist die typische Lagerung der Chromosomen in der Äquatorialplatte, aber Ausnahmen hiervon kommen nicht selten vor. Zuweilen liegen ein oder zwei Chromosomen überhaupt außerhalb des äußeren

Kreises, oder es zeigen die innerhalb des äußeren Kreises gelegenen Chromosomen keine bestimmte Anordnung. Es folgt also, daß sich alle Chromosomen zur ersten Reifungsteilung in der oben beschriebenen Weise so aufstellen, daß die Mittelpunkte ihrer univalenten Teile nach den Polen zu gerichtet sind. Jetzt findet die erste Reifungsteilung statt. Darin sind die Ringe und andre Chromosomenformen in der Äquatorialebene geteilt, so daß die univalenten Teile, die Einzelchromosomen, die sich während der Synapsis parallel aneinander gelegt hatten, voneinander getrennt sind. In den Ringen sind die Punkte, wo die Teilung stattfindet, diejenigen, die durch eine Einkerbung ausgezeichnet sind. Demnach ist die Teilung eine Reduktionsteilung im Sinne WEISMANNS. Denn sie bedeutet die Trennung der beiden univalenten Chromosomen, die sich während der Synapsis parallel aneinander gelegt hatten (Fig. 55). Die Anordnung der Spindelfasern bietet einen weiteren Beweis für meine Auffassung. An jede der ursprünglichen Hälften sind zwei Spindelfasern befestigt, die von einem Pol kommen.

Während des Auseinandergehens der Chromosomenhälften kommt es oft vor, daß an einem Ende des Chromosoms die Trennung vollendet ist, während das andre Ende unverändert bleibt. Das bivalente Chromosom wird dann zu einem feinen Faden ausgezogen, der schließlich in der Mitte reißt (Fig. 56, 57). Während die Chromosomen auseinandergehen und den Polen zuwandern, bleiben die Hälften jedes Chromosoms noch geraume Zeit vermittels einiger stark färbender Fasern miteinander verbunden. Diese Fasern sind von GROSS (1904) bei *Syromastes* und von verschiedenen andern Beobachtern bei manchen Insekten und andern Tieren beschrieben worden. GROSS betrachtet dies als Beweis für eine Querteilung der bivalenten Tetraden und eine gleichzeitige Längsteilung der univalenten Teile der Tetraden, und daß eine Postreduktionsteilung stattfindet.

Unglücklicherweise sind alle meine Präparate, die dieses Stadium zeigen, mit Eisenhämatoxylin behandelt, und so ist es unmöglich, zu konstatieren, ob die Fäden Chromatinfäden sind oder nicht. Jedenfalls kann ihre Gegenwart nicht, wie GROSS es getan hat, zum Beweis dafür benutzt werden, daß eine Längsteilung jedes univalenten Teils des bivalenten Chromosoms stattfindet.

Oft hat, bevor die Chromosomen sich in der Äquatorialplatte geteilt haben, das Centrosom an jedem Pol eine hantelförmige Gestalt angenommen und teilt sich bald in zwei Teile. Dies ist das erste Anzeichen einer Vorbereitung für die zweite Reifungsteilung. Während der Annäherung an die Pole werden die dyadenähnlichen Chromosomen

etwas dicker und kürzer, und dann verschwinden allmählich die Verdickungen an den Enden.

Wenn die Tochterchromosomengruppen die Pole erreicht haben, lösen die Spindelfasern ihre Verbindung mit ihnen und ziehen sich nach der Mitte der Zelle zurück. Die erste Andeutung der Teilung des Zelleibes erscheint als eine geringe ringförmige Einschnürung. Auf den Spindelfasern bemerkt man an der Stelle, wo später die Teilung stattfinden wird, kleine, sich stark färbende Verdickungen, welche die Mittelplatte bilden. Bald wird eine zarte Querwand gebildet, und die Zelle schnürt sich immer tiefer ein, bis zur völligen Durchteilung. Während der Durchschnürung des Zelleibes haben die beiden Teile, die Tochterzellen, an Länge zugenommen, so daß sie eine elliptische Gestalt besitzen.

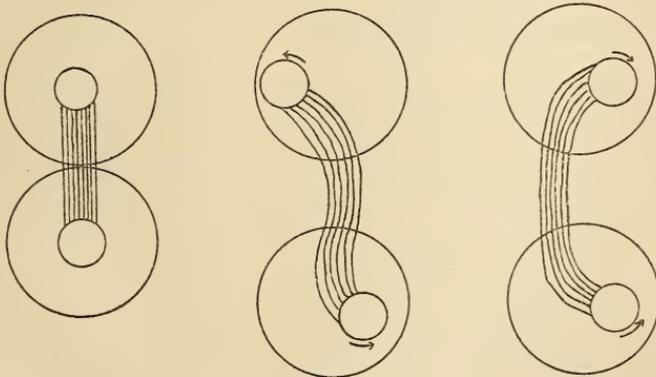
Zweite Reifungsteilung.

Meine Beobachtungen auf diesem Stadium sind lückenhaft, da die Anfangsstadien nicht in allen Hoden angetroffen wurden, jedoch kommen die späteren Stadien häufiger vor. Bei der Annäherung der Chromosomen an die Pole drängen sie sich dicht zusammen, wie auf dem entsprechenden Stadium nach der Spermatogonienteilung. Gleichzeitig mit dieser Zusammendrängung findet eine Gestaltsveränderung der Chromosomen statt. Die dyadenförmigen Chromosomen verlieren allmählich ihre dyadenähnliche Gestalt und werden mehr ellipsenförmig. Die andern Chromosomenformen werden ebenfalls elliptisch, doch können einige ihre stäbchenähnliche Gestalt noch beibehalten. Nun verteilen sie sich durch den ganzen Kernkörper. An einigen Chromosomen kann man eine geringe Einkerbung an den Enden wahrnehmen, die als die erste Andeutung einer späteren Längsteilung aufgefaßt werden muß. Dieses Stadium der Verteilung der Chromosomen dauert längere Zeit an und ist zweifellos eine Art Ruhestadium, das zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung auftritt. Ähnliche Stadien sind von SCHREINER (1906) bei *Myxine* und *Spinax* und von ZWEIGER (1906) bei *Forficula* beschrieben worden. Während dieses »Ruhestadiums« tritt jedoch keine Disintegration und Reorganisation der Chromosomen ein, sondern sie bleiben während dieser ganzen Phase ungeändert. Es ist schwierig, festzustellen, ob eine Kernmembran vorhanden ist. Auf einem Stadium, welches in mehreren Zellen sichtbar ist, ist eine stärkere Ansammlung des Plasmas nach der Peripherie der Zelle zu wahrzunehmen.

Die Chromosomen geben jetzt ihre zerstreute Anordnung auf und lagern sich in der Äquatorialplatte in der Weise an, daß die äußeren

einen Kreis bilden. Je zwei von den Polen ausgehende Spindelfasern heften sich an jede Seite der Chromosomen an, so daß deren Längsachse in der Äquatorialplatte liegt (Fig. 58). Die verschiedenen Phasen in der Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte sind nur sehr schwer zu verfolgen, doch glaube ich im Recht zu sein, wenn ich behaupte, daß die Längsachse in der Äquatorialplatte liegt, denn in einer Anzahl von Fällen kann an den Enden einiger Chromosomen eine leichte Einkerbung unterschieden werden. Während der zweiten Reifungsteilung teilen sich die Chromosomen längs der durch diese Einkerbungen angedeuteten Linie. Also findet in der zweiten Reifungsteilung eine Längsteilung jedes univalenten Chromosoms statt. Das Auseinandergehen der Hälften jedes univalenten Chromosoms verläuft ganz normal (Fig. 59, 63).

Die Teilung des Zelleibes hingegen bietet verschiedene hochinteressante Tatsachen. Die Spindelfasern verlieren ihre Verbindung mit den Chromosomen nicht, bis die Kernmembran sich zu bilden beginnt. Sie bleiben ziemlich lange in enger Verbindung mit der Kernmembran,



Textfig. 5.

und während dieser Zeit geht eine eigentümliche Veränderung mit dem Zellplasma innerhalb der Zellmembran vor sich. Diese Veränderungen sind in Fig. 64 dargestellt, wo eine deutliche S-förmige Anordnung der Spindelfasern zu sehen ist. Fig. 65 zeigt eine andre Anordnung, wo eine bogenförmige Figur entsteht. Ähnliches bildet HENKING bei *Pyrrhocoris* ab.

Es handelt sich jetzt um die Entstehungsursachen der eben beschriebenen Gebilde. Ich bin der Meinung, daß diese Figuren der Spindelfasern durch eine Drehung des Kerns innerhalb der Zellmembran

hervorgerufen werden. Die S-Form entsteht durch eine Drehung der beiden Kerne in derselben Richtung, der Bogen durch eine Drehung der Kerne im entgegengesetzten Sinne. Die Schemata in Textfig. 5 werden dies besser veranschaulichen.

Nährzellen.

In dem Teil des Hodens, wo die Spermatogonien in Spermatocyten erster Ordnung sich geteilt haben, degenerieren innerhalb bestimmter Cysten alle Zellen. Es fragt sich nun, ob man dies als Kunstprodukt, normalen oder abnormalen Vorgang betrachten muß. Diese Erscheinung kann man nicht als pathologisch betrachten, da in allen untersuchten Hoden solche Cysten, obgleich in ganz verschiedener Zahl, vorhanden sind. Im allgemeinen geschieht diese Degeneration in folgender Weise. In dem Kernraum fließen an verschiedenen Stellen die Chromatinkörnchen zusammen und bilden sich zu großen, Farbe begierig aufnehmenden Klümpchen, die zuerst unregelmäßig, später aber linsenförmig sind, sich dann an die Kernmembran anlegen und dort eine Zeitlang bleiben (Fig. 73). Nach kurzer Zeit rücken alle diese Klümpchen zusammen und verschmelzen, und so entsteht eine solide Masse, dabei sind aber in einigen Fällen auch mehrere kleinere Klümpchen vorhanden, statt des einen großen. Zur gleichen Zeit, in vielen Fällen wenigstens, aber nicht immer, verschwindet die Kernmembran. Bis jetzt ist das Cytoplasma des Zelleibes unverändert geblieben, dann geht es auch zugrunde und bildet mit dem Chromatin zusammen eine homogene Masse (Fig. 74), die eine kugelige oder polyedrische Gestalt annimmt, je nach der ursprünglichen Form der Zelle. Der zweifache Ursprung dieser homogenen Masse läßt sich noch nach längerer Zeit dadurch erkennen, daß die äußere Schicht sich nicht so dunkel wie der centrale Teil färbt. Ein andres Zeichen der Entartung, das vor dem Anfang der Degeneration des Kernes oder gleichzeitig erscheinen kann, ist das Zurückziehen der in einer Cyste enthaltenen Zellen von der Cystenwand. Die Cysten zellen können schon frühzeitig total verschwinden, oder, wenn auch degeneriert, sichtbar bleiben selbst bis zu dem Stadium, wo in Nachbarcysten die Spermatozoen fast ganz ausgebildet sind. Die Tatsache, daß solche Cysten mit degenerierenden Zellen an jener Stelle vorhanden sind, wo die größte Zunahme an Masse und in den einzelnen Zellen die stärkste Veränderung des Protoplasmas und Kernsubstanz stattfindet, macht es sehr wahrscheinlich, daß die degenerierenden Zellen nichts andres als Nährzellen sein können, die auf irgendeine Weise von den danebenliegenden Zellen oder Cysten

verbraucht werden. Deshalb könnte man sie mit den von KORSCHULT und andern beschriebenen Nährzellen in den Ovarien der Insekten vergleichen. Bei *Ascaris* (HERTWIG 1890) und auch bei *Pyrrhocoris* (HENKING 1892) wurden ähnliche Zellen beobachtet und dort als »degenerierende Zellen« betrachtet. Bei *Cicada* und *Caloptenus* (WILCOX 1897) kommen solche Cysten und Zellen vor, aber in diesem Fall ist keine Funktion angegeben. Auch PAULMIER (1899), der dieselben bei *Anasa* vorkommenden Zellen beschreibt, ist der Meinung, daß sie Nährzellen sind, die später von benachbarten Spermatocyten gebraucht werden.

Es ist sehr bemerkenswert, daß bei *Dytiscus* solche Cysten auf die Zone zwischen den Spermatogonien und den Spermatocyten erster Ordnung nicht beschränkt sind, sondern in den Hodenschläuchen vom ersten Stadium der Spermatocyten bis zum Ende der Umwandlung der Spermatiden vorkommen können. Auf allen Stufen der histologischen Ausbildung der Spermien bilden sich neue Cysten infolge der Entartung der enthaltenen Zellen, sei es von Spermatocyten, sei es von Spermatiden. Die Anwesenheit und die Bildung solcher Cysten auf verschiedensten Stufen der Entwicklung steht im Gegensatz zu PAULMIERS Angabe über *Anasa*, wo sie auf die Zone zwischen Spermatogonien und Spermatocyten beschränkt sind.

Betrachten wir nun, in welchem Stadium die Veränderungen in den Zellen stattfinden. Im allgemeinen sind die Kerne im Ruhezustand begriffen, und dies sieht man am besten bei den Spermatocyten erster Ordnung, wo eine große Anzahl von Cysten degenerieren, um eine genügende Menge von Nährsubstanz zu erzeugen für die Zellen, welche, wie das normale Verhalten ist, die ganze Entwicklung durchlaufen. In den Zellen anderer degenerierender Cysten sind in nicht sehr seltenen Fällen die Chromosomen in der Äquatorialplatte gelagert (Fig. 75), die Centrosomen sichtbar und ist auch die Spindel vollständig ausgebildet, doch lassen sich in der Cyste unzweifelhafte Anzeichen von Degeneration nachweisen. Man sieht zunächst, daß die Zellen von der Cystenwand etwas zurückgezogen sind und einen leeren Raum ringsherum lassen. Nun beginnen die Chromosomen sich an verschiedenen Stellen zusammenzuballen, und auch zur gleichen Zeit treten Veränderungen der Spindelfasern ein; die letzteren weichen von den Centrosomen ab, färben sich stärker und verschwinden schließlich, vielleicht durch Zurückziehen in die von Chromosomen gebildeten Chromatinklumpchen. Kurz nachher durchlaufen die Chromatinklumpchen und das Zellplasma zusammen die gewöhnlichen, schon früher geschilderten Degenerationsvorgänge.

Möglicherweise degenerieren auch Zellen einer Cyste, die sich eben

geteilt haben, deren Chromosomen also eben auseinanderrücken, doch noch bevor die beiden Chromosomengruppen an den Polen angekommen sind. Das erste Anzeichen ist in diesem Fall das, daß jede Verbindungsfaser zwischen den beiden Chromosomengruppen sich unregelmäßig krümmt, dann sich von ihnen löst und schließlich zugrunde geht. Die Spindelfasern, die zwischen den Centrosomen und den benachbarten Chromosomengruppen verlaufen, lösen sich von den Centrosomen ab, krümmen sich unregelmäßig, nehmen rauhe und zackige Umrisse an und verschwinden schließlich. Meiner Auffassung nach geht in diesen degenerierenden Zellen das Centrosom auf diesem Stadium auch zugrunde, da es mir nicht gelungen ist, es in der Zelle auf irgend einem späteren Stadium zu erkennen. Gleichzeitig mit dem Verschwinden des Centrosoms teilt sich jede Chromosomengruppe in kleine, unregelmäßige, kugelige oder polyedrische Klümpchen, die bald auseinander weichen, erst später wieder miteinander verschmelzen und die gewöhnliche, obenerwähnte, solide Masse bilden. Vor dem Zerfall jeder Chromosomengruppe konnte man nicht konstatieren, ob die einzelnen Chromosomen miteinander verschmelzen oder nicht. Aus dem Grund aber, daß die Chromosomengruppen in unregelmäßige Klümpchen sich teilen, muß man schließen, daß eine Verschmelzung stattgefunden habe.

Noch zwei andre Formen, unter denen sich die Degeneration vollzieht, können vorkommen, obwohl nicht so häufig wie die oben beschriebene Art und Weise. In beiden Fällen beginnt die Degeneration im Kern, während das Plasma anfangs noch normal bleibt. Das Chromatin im ersten Fall ist in Fäden angeordnet; diese Fäden lassen aber bald Anzeichen von Degeneration erkennen und sind schließlich im Kernraum als Kette von Ringen verteilt (Fig. 76). Im zweiten Fall verliert das Chromatin seine Anordnung in Fäden, klumpt sich mehr und mehr zusammen und bildet schließlich ein mit Vacuolen durchsetztes Klümpchen (Fig. 77). Hier bleibt das Plasma ganz normal, und nur der Nucleolus und die Kernmembran sind verschwunden.

Wenn wir eine mit degenerierenden Zellen versehene Cyste verfolgen, so sehen wir, daß, falls sie schon vor der Ausbildung der Spermien nicht resorbiert ist, viele Veränderungen während der Ausbildung der Spermien an der Cyste auftreten. Der Kern der Cystenwand degeneriert in ähnlicher Weise wie die Cystenzellen, und schließlich ist die Cystenwand in kleine Stücke zerbrochen. Infolgedessen liegen die kleinen Reste von der Cystenwand und von den degenerierenden Zellen frei zwischen den reifenden Spermien.

In den Hodenschläuchen ist an bestimmten Stellen eine Art von

Achse gebildet worden, und dies hängt mit dem Vorhandensein der oben beschriebenen Zellen so eng zusammen, daß es angebracht ist, wenn wir hier die »Achse« einer kurzen Betrachtung unterwerfen. Diese »Achse« besteht aus Bindegewebe, das mit großen, viel Chromatin enthaltenden Kernen versehen ist. Manchmal liegt ringsherum ein Band, oder richtiger ein Schlauch von Cysten, in denen die Zellen auf verschiedenen Stufen von Degeneration begriffen sind, sehr häufig jedoch fehlt der Schlauch vollständig. Wie ist diese centrale Achse entstanden? Wenn man die Achse an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Schläuchen untersucht, kann man kleine Hohlräume zerstreut sehen, in denen man stark färbare Körperchen von sehr verschiedener Größe findet. Letztere sind dem in degenerierenden Cystenzellen vorkommenden Körperchen auffallend ähnlich. Manchmal kann man auch die Grenze zwischen den einzelnen Cysten wenigstens für kurze Strecken verfolgen, und dies ist meines Erachtens so zu erklären, daß die angrenzenden Schichten der Cystenwände aufgelöst oder irgendwie verloren gegangen sind. Alles dieses möchte ich als Beweis für meine Auffassung hinstellen, daß die Achse aus den Resten von degenerierten Cysten besteht. Die dichte Struktur des Protoplasmas der Achse läßt sich auch zum Teil folgenderweise erklären: Die an der Membran des Hodenschlauches liegenden Cysten nehmen infolge von wiederholten Teilungen ihrer Zellen an Größe zu, und, da die Wände des Hodenschlauches nicht ausdehnbar sind, müssen die Cysten nach innen zu sich verlängern und infolgedessen gegen den inneren Teil einen starken Druck ausüben.

Es handelt sich jetzt darum, wie und wozu die entarteten Zellen und Cysten aufgebraucht werden. Werden sie einfach aufgelöst und ohne weiteres direkt von entwicklungsfähigen Nachbarcysten mittels einer Art von Osmose aufgenommen, oder werden sie zunächst von den Kernen der Cystenwandzellen absorbiert? Ich halte das letztere für mehr wahrscheinlich, da meine Beobachtungen mich zu der Vermutung geführt haben, daß der Kern der Cystenwand eine große Rolle in der Auflösung der enthaltenen Zellen spielt. Was für Veränderungen treten zunächst in den Kernen der Cystenwände auf? Das Chromatin ist, wie oben erwähnt, in großer Menge vorhanden und bietet dasselbe Bild wie der ruhende Kern der Spermatogonien. Nun aber treten wichtige, das Gesamtbild betreffende Veränderungen auf. Die Kerne vergrößern ihr Volum bedeutend, und das Chromatin verteilt sich durch den ganzen Kernraum in Form von winzigen Körnern. Die letzteren werden zackig, senden nach allen Richtungen kleine Fortsätze aus, um eine möglichst große Oberfläche zu erzeugen und legen sich dicht

an die Membran an. Auf diesem Stadium bietet das Chromatin der Kerne der Cystenwandzellen dasselbe Bild, wie jenes der Kerne der Drüsenzellen während ihrer größten Vegetativtätigkeit.

So sind wir zu der Vermutung geführt, daß die Kerne der Cystenwände vom Cysteninnern Material aufnehmen, um dasselbe zu verarbeiten und es dann ihrerseits an die benachbarten Cysten abzugeben. Indem die Kerne der Cystenwände von außen Stoffe aufnehmen, um dieselbe in Nährsubstanz überzuführen, funktionieren sie als Assimilationszellen. Möglicherweise äußert sich im allgemeinen die Funktion der Kerne der Cystenwände vorwiegend in dieser Richtung, vielleicht aber können sie sich selbst in Nährsubstanz umwandeln und so die Bedeutung secernierender Nährzellen gewinnen. Daneben bleibt jedoch die ersterwähnte Funktion bestehen. Sowohl an der assimilierenden, wie an der secernierenden Tätigkeit können sich die Kerne der Cystenwände unmittelbar beteiligen. Die Anteilnahme der Kerne der Cystenwände an der Funktion der Cystenzellen kommt im Kern zum Ausdruck durch Gestaltsveränderungen, Auftreten von Fortsätzen, Verschwinden der Kernmembran und Grenzen.

Der Grund, warum die degenerierenden Zellen und die Kerne der Cystenwände im Hoden eine so große Rolle spielen, ist wahrscheinlich in der verschiedenen Entwicklung der männlichen und der weiblichen Keimelemente zu suchen. Die Keimzellen der Männchen entwickeln sich lediglich durch wiederholte Teilung zu den Spermien, für welche geringe Körpermasse und leichte Beweglichkeit von höchster Bedeutung sind. Die männlichen Keimzellen selbst besitzen daher nur eine geringe Menge Nährsubstanz. Um die Hodenzellen während der Entwicklung zu ernähren, müssen andre mit einer ernährenden Tätigkeit versehenen Zellen, die degenerierenden Cystenzellen und die Kerne der Cystenwände auftreten.

Einige Bemerkungen über den Nucleolus.

Die alternierende An- und Abwesenheit, die verschiedene Färbbarkeit, und das gänzliche Fehlen des Nucleolus in der Äquatorialplatte der Reifungsteilungen bei *Dytiscus*, drängt die Frage nach der Beschaffenheit des Nucleolus auf.

Er bot bei *Dytiscus* so viele interessante Punkte, daß ich bei dem Suchen nach einer Erklärung seiner Natur und seines Vorkommens die diesbezügliche Literatur zu Rate zog; es herrscht jedoch völlige Meinungsverschiedenheit. Von den neueren Arbeiten berücksichtige ich hauptsächlich die von GUENTHER (1903) und die von MOORE und

ROBINSON (1905), weil ihre Resultate von denen, die aus dem Verhalten des Nucleolus bei den von mir untersuchten Objekten gefolgert werden können, in ganz erheblichem Maße abweichen.

Um mich zu versichern, daß kein Fehler gemacht wurde, habe ich Schnitte von *Asterias glacialis*, *Holothuria tubulosa* gemacht und nach Behandlung mit verschiedenen Farbstoffen untersucht.

Betrachten wir jetzt im Falle von *Dytiscus* die Tatsachen über den Nucleolus. In den jüngsten Spermatogonien ist der Nucleolus sehr klein und von etwas unregelmäßiger Gestalt. Während der Teilungen der früheren Generationen der Spermatogonien verschwindet der Nucleolus. Die Art und Weise seines Verschwindens läßt sich nicht feststellen, aber es ist sehr wahrscheinlich, daß er in eine Anzahl kleiner Stücke zerfällt. In allen Spermatogonien färbt sich der Nucleolus wie das Cytoplasma, zeigt also Plasmareaktion.

In den Spermatocyten können wir die Entstehungsweise des Nucleolus mit großer Leichtigkeit verfolgen. Er tritt zuerst als eine Anzahl von kleinen Teilchen auf, die auf der Oberfläche des Chromatins liegen, jedoch, wie die Anwendung verschiedener Färbemethoden zeigt, kein Chromatin enthalten. Wenn man diese Teilchen mit einem Chromatinfarbstoff behandelt, bleiben sie ungefärbt und werden nur sichtbar, wenn der Schnitt noch mit einem Plasmafarbstoff tingiert wird. Wenn der Nucleolus als ein einziger Körper innerhalb des Kerns erscheint, sind alle Teilchen verschwunden. Auf diesem Stadium bleibt der Nucleolus auch mit Chromatinfärbungen ungefärbt. Da das Erscheinen des Nucleolus als ein einziger Körper gleichzeitig mit dem vollständigen Verschwinden der Partikelchen stattfindet, ist es sehr wahrscheinlich, daß diese den Nucleolus bilden.

In den Spermatiden tritt der Nucleolus auch als eine Anzahl von kleinen Teilchen auf. Diese Partikelchen erscheinen in nächster Nähe des Chromatins, auf der inneren Fläche der Kernmembran. Sie können dann an verschiedenen Punkten ihrer Wanderung nach der Mitte des Kerns verfolgt werden. Hier, wie in den Spermatogonien, zeigen diese Partikelchen nur Plasmareaktion.

In den somatischen Zellen von *Dytiscus* kann nicht die geringste Spur irgendeiner Verbindung des Chromatins mit dem Nucleolus gefunden werden. In den Zellen der Malpighischen Gefäße ist der Nucleolus sehr groß und oft in der Mehrzahl vorhanden. Eine Verbindung des Chromatins mit dem Nucleolus kann in dem Kern nicht gesehen werden. Wenn man diese Zellen mit besonderen Kernfarbstoffen behandelt, bleibt der Nucleolus ungefärbt, aber nach Behandlung der Schnitte

mit Plasmafärbstoff wird der Nucleolus gleich sehr deutlich sichtbar. Auf der Innenfläche der Kernmembran werden Partikelchen gesehen, die sich mit einem Plasmafärbstoff färben und einigen Chromatinteilchen sehr nahe liegen. Ähnliche Partikel können durch den ganzen Kernraum zerstreut wahrgenommen werden, besonders aber in der Nähe des Nucleolus. Meines Erachtens bestehen diese Teilchen aus Material für den Aufbau des Nucleolus und suchen sich allmählich der Hauptmasse des Nucleolus zu nähern.

Die wichtigsten Tatsachen über den Nucleolus in den männlichen Geschlechtszellen von *Dytiscus* sind folgende:

1) Der Nucleolus enthält auf keinem Stadium seiner Entwicklung jemals Chromatin.

2) Seine Entstehung kann auf kleine Teilchen zurückgeführt werden, welche in den Spermatogonien an der Oberfläche des Chromatins, dagegen in den Spermatocyten in enger Verbindung mit dem Chromatin an der inneren Fläche der Kernmembran entstehen.

Übrigens habe ich bei *Asterias glacialis* die jüngsten Stadien des reifenden Eies untersucht, aber habe hier, ebensowenig wie bei *Dytiscus*, einen Zusammenhang zwischen Chromatin und Nucleolus entdecken können. Wenn die Schnitte auf diesen Stadien mit Eisenhämatoxylin und Eosin behandelt werden, färbt sich der Nucleolus intensiv, während das Chromatin im großen und ganzen ungefärbt bleibt. Dieses könnte zuerst zu der Meinung Anlaß geben, daß sich das gesamte Chromatin im Nucleolus angesammelt hat. Andre Färbemittel zeigen jedoch, daß dies nicht der Fall ist (Fig. 78). Auf den Stadien, wo die Chromatinfäden in dem Nucleolus zu entstehen scheinen, kann man bei vorsichtiger Einstellung bemerken, daß die beiden in verschiedenen Ebenen liegen.

Bei *Holothuria tubulosa* (Fig. 79) konnte nicht die geringste Spur einer Entstehung des Chromatins aus dem Nucleolus gefunden werden. Die Bemerkungen über *Asterias* haben auch hier Gültigkeit.

SCHLEIP hat bei *Planaria gonocephala* nachgewiesen, daß der Nucleolus auf keinem Stadium etwas mit dem Chromatin zu tun hat.

Vergleicht man diese Tatsachen mit den Behauptungen GUENTHERS, so sieht man, daß sie diesen direkt widersprechen. Möglicherweise konnte GUENTHER infolge der angewandten Färbungen die feinen Chromatinfäden nicht wahrnehmen.

MOORE und ROBINSON (1905) sind der Meinung, daß der Nucleolus aus Chromatin besteht und auf verschiedenen Stadien ebensoviel davon enthält, wie die Chromosomen. Ihre Untersuchungen scheinen sehr

genau zu sein, aber möglicherweise haben sie das accessorische Chromosom, oder den Chromatinnucleolus (MONTGOMERY) mit dem eigentlichen Nucleolus verwechselt, wie die folgende Stelle ihrer Abhandlung zeigt. »Since HENKING published this work (1890), a few investigators have devoted their attention particularly to this subject, describing the nucleolus as an "accessory chromosome", and attempting to connect its function with such interesting problems as "determination of sex" and "heredity".«

Was ist denn eigentlich der Nucleolus? Zwei Theorien sind aufgestellt worden:

1) GUENTHER behauptet: »Der Nucleolus stellt einen vom Kerngerüst ausgeschiedenen Tropfen vor, in den das Chromatin hineindringt, um sich in ihm zu sondern und für seine Teilung zu ordnen. Dabei kann es immerhin mit der Nucleolarflüssigkeit auch einen regen Stoffwechsel eingehen.«

2) HÄCKER betrachtet den Nucleolus als Produkt des in dem Kern stattfindenden Stoffwechsels.

Dieses letztere dürfte wohl einen höheren Grad der Wahrscheinlichkeit für sich beanspruchen.

Was den Entstehungsort des Nucleolus anbetrifft, so pflichte ich HÄCKER bei, der eine Entstehung innerhalb des Kerns annimmt und bin der Ansicht, daß das Erscheinen des Nucleolus an der Peripherie kein Beweis für eine extranucleare Entstehung ist, wie MONTGOMERY vermutet.

Soweit man aus dem von mir untersuchten Material schließen darf, kann gesagt werden, daß der Nucleolus aus einer Substanz besteht, die als eine Folge des Materialaustausches zwischen Kern und Zelleib entsteht und daher eine Ansammlung von Stoffwechselprodukten darstellt.

Ich möchte behaupten, daß der Nucleolus eine wichtige Rolle in dem Leben der Zellen spielt. Er wird ähnlich wie ein excretorischer Apparat funktionieren, der die für den Kern schädlichen Stoffe unmittelbar vor der Teilung in das Zellplasma befördert. Sie werden dort unschädlich gemacht, und so ist es möglich, daß die Tochterzellen mit vollständig reinem Chromatin ausgerüstet werden.

Zusammenfassung und Deutung der Befunde.

Fassen wir die wichtigsten Befunde der vorliegenden Arbeit in einer Übersicht zusammen, so ergibt sich folgender Verlauf der Spermatogenese von *Dytiscus marginalis*.

In den Hoden der Larven befinden sich verschieden große Kerne, die in einem Syncytium liegen. Es gibt daher verschiedene Spermatogoniengenerationen in den Hoden, und die Spermatogonien, aus denen die Spermatocyten erster Ordnung durch Teilung entstehen, leiten sich von den kleinsten der in diesem Syncytium befindlichen Kerne ab. Die Zellmembranen entstehen später. Die Cystenzelle nimmt ihren Ursprung von einer Zelle, die sich in keiner Weise von den andern Zellen unterscheidet, und sie erhält allmählich ihre definitive Gestalt, wie Schnitte zeigen, dadurch, daß sie sichelförmig wird und die hornförmigen Fortsätze weiter wachsen, bis sie zusammentreffen. Die in der Sichel eingeschlossene Zelle teilt sich mehrmals. In den Spermatogonien ist das Chromatin in einem Netzwerk angeordnet, und dieses bildet eine Anzahl kurzer Stücke, die Chromosomen. Man kann unmöglich feststellen, ob ein kontinuierlicher Faden oder mehrere kürzere Fäden gebildet werden. Alles deutet darauf hin, daß letzteres am wahrscheinlichsten ist. Die Chromosomenzahl beträgt ungefähr 40. In der letzten Spermatogonienteilung (Vermehrungsteilung) findet eine Längsteilung der Chromosomen statt, und jedes Spermatocyt erster Ordnung erhält die Hälfte jedes in den Spermatogonien vorhandenen Chromosoms.

In dem Spermatocyt erster Ordnung ist das Chromatin zuerst sehr zusammengedrängt, aber bald lockert es sich, und es wird ein segmentiertes »Spirem« aus etwa 40 kurzen Stücken bestehend, gebildet. Diese ordnen sich paarweise an, und ihre freien Enden convergieren nach dem Nucleolus, der indessen in keinem einzigen Falle sich mit ihnen berührt. Sie zerfallen dann in kleinere Teile, die Mikrosomen, und es findet eine Conjugation der Mikrosomen-Individuen jedes Paares statt. Es tritt ein Strickleiterstadium auf. Die Anzahl der Mikrosomen ist in jedem Element eines Paares die gleiche. Nach der Conjugation trennen sich die Mikrosomen wieder, und dann entstehen aus den Teilungsprodukten bivalente Chromosomen, die entweder wie Ringe oder Kreuze gestaltet sind, oder 8- oder V-Form besitzen.

In der ersten Reifungsteilung werden die univalenten Teile der bivalenten Chromosomen voneinander getrennt. Es findet also eine Reduktionsteilung statt. Zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung befindet sich ein Ruhestadium. Aus diesem treten die nunmehr univalenten Chromosomen in die Äquatorialplatte ein und erleiden eine Längsteilung, die Äquationsteilung. Auf keinem Stadium hat der Nucleolus je etwas mit dem Chromatin zu tun. Er nimmt niemals einen Teil des Chromatins auf, um es für dessen spätere Umwandlungen vorzubereiten. Nach der Spermatogonienteilung entsteht

der Nucleolus de novo in dem Spermatocty erster Ordnung. Vor dem Eintreten der Teilung zerfällt der Nucleolus, und meines Erachtens werden die Zerfallstücke schließlich vom Zellplasma absorbiert. In den Spermatiden entsteht er ebenfalls von neuem, aber auf etwas andre Art. Kein Chromosom hat sich im gesamten Verlauf der Spermatogenese in der Weise ausgezeichnet, daß man sicher sein kann, es mit dem sog. »accessorischen« Chromosom zu tun zu haben, es bleibt daher die Frage nach seiner Gegenwart oder Abwesenheit unbeantwortet.

Was ist nun die Bedeutung der paarweisen Anordnung der Chromosomen und die Conjugation der Mikrosomen jedes Paares während der Vorbereitung für die erste Reifungsteilung? Dieser Vorgang kommt sowohl bei den Wirbellosen als auch bei den Wirbeltieren vor und ist eine normale Erscheinung bei allen Phanerogamen. Jedenfalls muß er daher eine besondere Bedeutung besitzen.

RÜCKERT wurde zu dem Schluß geführt, daß sie eine Befruchtung der Chromosomen, eine Amphimixis bedeute. Es wurde keine präzisere Formulierung gegeben, bis MONTGOMERY und SUTTON die Vermutung aussprachen, es möchten die »homologen« Chromosomen der beiden Eltern sein, die vor dieser ersten Reifungsteilung zu bivalenten Elementen miteinander verbunden sind. Dies setzt voraus, daß die übrigen Chromosomen nicht sämtlich einander homolog sind, d. h., daß sie nicht alle dieselben Anlagen enthalten — eine Vermutung, die noch nicht unzweifelhaft erwiesen ist.

Wir haben gesehen, daß während der parallelen Anordnung der Chromosomen jedes Mitglied eines Paares in Körnchen, oder Mikrosomen, zerfällt, die in gleicher Anzahl vorkommen. Die korrespondierenden Körnchen der homologen Chromosomen sind einander homolog und conjugieren. So ist der Prozeß, der als parallele Conjugation der Chromosomen beschrieben worden ist, eigentlich nicht eine Conjugation der Chromosomen als Gesamtindividuen, sondern vielmehr eine Conjugation der homologen Chromatinkörnchen oder Mikrosomen. Man muß annehmen, daß während der Conjugation der Mikrosomen eine sehr innige Wechselbeziehung und ein Stoffaustausch zwischen ihnen stattfindet, und daß das spätere Auseinandergehen der Teilchen ein Zeichen für die Vollendung dieses Austausches ist.

Wenn man diese Annahme macht, und meiner Meinung nach muß sie gemacht werden, wie läßt sich dann die terminale Conjugation der Chromosomen erklären, welche bei andern Arten doch sicher beobachtet ist? Erwägt man die Tatsache, daß die parallele Conjugation weitaus am häufigsten angetroffen wird, so scheint es mir, daß die terminale

Conjugation nicht als ein niedriger oder höher entwickelter Typus aufgefaßt werden darf, sondern auf einer unrichtigen Deutung der Vorgänge beruht in den Fällen, wo sie beschrieben worden ist.

So gelangen wir zu dem Schluß, daß die parallele Conjugation eine notwendige Phase in der Reifung der Geschlechtszellen ist, und daß sie den Vorgang darstellt, der den Geschlechtszellen die Fähigkeit verleiht, durch Teilung ein neues Individuum derselben Art hervorgehen zu lassen.

Was für einen Einfluß übt diese Conjugation der Mikrosomen, diese »Qualitätenmischung« auf die Variabilität der Art aus? Ich glaube, daß A. und K. E. SCHREINER recht haben, wenn sie behaupten, daß »durch die Conjugation der Chromosomen die Variabilität der Nachkommenschaft reguliert wird, indem dieser Prozeß auf eine zu starke Abänderungstendenz in einseitiger Richtung ausgleichend wirkt und dadurch die Variabilität der Art innerhalb gewisser Grenzen hält, hier aber eine größere Zahl und eine feinere Abstufung der Variationen ermöglicht«.

Vergleich.

Vergleichen wir die Spermatogenese von *Dytiscus* mit den Ergebnissen von PAULMIER, GROSS, MONTGOMERY, SCHREINER u. a.

Die Veränderungen, die PAULMIER (1899) bei den Spermatogonien von *Anasa* beschreibt, stimmen im allgemeinen mit den bei *Dytiscus* vorkommenden überein. Doch sind in den Spermatocyten die Umwandlungen durchaus verschieden. Nach seinen Angaben zerfallen die Chromosomen nach der Spermatogonienteilung in ein Wirrwarr von Filamenten, die sich verlängern usw., darauf sich zusammenziehen und verdicken und zehn kurze Segmente aus sich hervorgehen lassen, von denen sich jedes längsspaltet. Nach der Teilung entstehen die Tetraden, die während der ersten Teilung eine Querteilung erleiden, und dann tritt in der zweiten Reifungsteilung eine Längsteilung der Dyaden ein. Wie erwähnt, unterscheidet sich dieses sehr wesentlich von den Erscheinungen bei *Dytiscus*, jedoch scheint es mir, als ob PAULMIER in Wirklichkeit das erste Stadium der parallelen Anordnung der Chromosomen vor sich hatte, und daß er auch das Auseinanderrücken, nachdem die Conjugation vollendet war, gesehen hat. Eine Vergleichung seiner Fig. 15—19 macht dies um so wahrscheinlicher, da man in Fig. 16 mindestens die parallele Anordnung der Chromatinteilchen mit Leichtigkeit verfolgen kann. Diese Parallelanordnung wird in Fig. 17 u. 18 ganz evident. Meines Erachtens ist dies die richtige Deutung der Vorgänge,

und wenn dies der Fall ist, stimmen sie auf das genaueste mit meinen Befunden bei *Dytiscus* überein. Es ist sehr zu bedauern, daß PAULMIER die Entstehung der Chromosomen aus dem Wirrwarr der Filamente nicht verfolgt hat, denn ich bin überzeugt, daß er eine gleiche Entstehungsweise wie die bei *Dytiscus* gefunden haben würde.

Die von GROSS (1904) beschriebene Spermatogenese von *Syro-mastes* zeigt der Hauptsache nach eine Übereinstimmung mit der von *Dytiscus* bis zu den Veränderungen, die in den Spermatocyten erster Ordnung vor sich gehen. Von jetzt ab verläuft die Spermatogenese anders. GROSS findet ein echtes Spirem, welches sich in kleinere Segmente teilt, deren Anzahl mit der der Spermatogonien übereinstimmt. Es findet schließlich eine Längsteilung statt und eine terminale Anordnung von je zwei Chromosomen (vgl. seine Fig. 14—36). Darauf folgt eine eigentümliche Reihe von Veränderungen, darunter eine Lageveränderung der Achse, und es resultiert schließlich eine Postreduktionsteilung mit Symmisis. Diese Befunde stehen im Gegensatz zu allen andern bei Insekten gefundenen Resultaten. GROSS kommt zu dieser Deutung wegen einer hypothetischen sekundären Gestaltsveränderung der Chromosomen, doch beschreibt er merkwürdigerweise eine Präreduktionsteilung des bivalenten Chromatin-Nucleolus (accessorischen Chromosoms), des einzigen Chromosoms, das nicht das »Kreuzstadium« durchlaufen soll. Endlich gibt GROSS zu, daß diese Formen eine andre Erklärung gestatten: »Man könnte mir entgegenhalten, daß der von mir aus den Tatsachen erschlossene Modus der Tetradenbildung auf einer willkürlichen, durch nichts bewiesenen Annahme beruhe . . . Sichere Anhaltspunkte dafür, nach welcher Richtung die Hälften der Kreuze auseinander weichen, lassen sich aus den beobachteten Figuren nicht entnehmen.« Hierin pflichte ich ihm bei. Aber wenn er behauptet: »Dasselbe gilt aber auch von der bis jetzt allgemein angenommenen Bildungsweise«, so begeht er einen Irrtum, denn es gibt Fälle von Spermatogenese, in denen keine Kreuzformen vorkommen, oder in denen ihre Entstehungsweise verfolgt werden kann, und hierfür sind willkürliche Annahmen nicht notwendig.

GROSS bemerkt in einer Arbeit »Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation« (Biol. Centralb. 1906), daß er *Pyrrhocoris* nachuntersucht hat. Er gibt bloß seine Resultate an, die eine Postreduktionsteilung mit Symmisis enthalten, und so den von HENKING erreichten diametral entgegengesetzt sind. Hierzu möchte ich nichts bemerken, da ich nur einen Hinweis auf diese Arbeit gelesen habe und nicht sagen kann, wie er zur Annahme des Schlusses geführt worden ist.

McCLUNG (1900, 1902) behauptet den Postreduktionstandpunkt, indem er aus der endgültigen Gestalt der Chromosomen schließt, die in der späten Prophase der ersten Spermatocyten sehr wechselt und zu Ring- und Kreuzformen usw. Anlaß gibt. Er schließt aus diesen Gestaltsveränderungen, daß sich die axiale Lage verändert, aber gibt in seiner Arbeit keine Begründung seiner Annahme. In Wirklichkeit hat McCLUNG eine Präreduktionsteilung vor sich, und auf diese Weise können seine Resultate mit den meinigen in Einklang gebracht werden.

Die Beschreibungen von MONTGOMERY (1905) bei *Syrbula* stimmen, soweit es auf die Veränderungen der Spermatogonien ankommt, mit den meinigen überein, aber nachher gehen sie auseinander. Es entsteht ein Chromatinreticulum, das in Schleifen zerfällt, und es findet dann eine terminale Conjugation der Chromosomen und darauf eine Präreduktionsteilung statt. Einen ähnlichen Vorgang beschreibt er (1905) bei *Lycosa*. Die terminale Conjugation erscheint mir ein wenig fraglich, aber ich bin nicht imstande, zu entscheiden, ob sie stattfindet oder nicht; obschon ich geneigt bin, sie als irrtümliche Deutung aufzufassen. Die Resultate MONTGOMERYS können also mit den meinigen nicht in Übereinstimmung gebracht werden, ausgenommen die Zeit der Reduktionsteilung.

Meine Ergebnisse decken sich im großen und ganzen mit denen von A. und K. E. SCHREINER (1904—1906), ja sogar bis ins einzelste, ausgenommen, daß bei *Dytiscus* die Auflockerung jedes Chromosoms während der Interkinese nicht so weit geht, wie bei den von ihnen untersuchten Objekten.

SCHLEIP hat in seiner Arbeit (1906) über *Planaria gonocephala* gefunden, daß Oogenese und Spermatogenese, abgesehen von unbedeutenden Abweichungen, ebenso verlaufen, wie ich sie dargestellt habe.

Zum Schluß möchte ich den Unterschied in der Entstehungsweise der Kreuze, wie sie einerseits GROSS angibt, andererseits sozusagen alle andern Forscher beschreiben, hervorheben. Nach GROSS tritt eine gänzliche Veränderung der Verteilung der Kreuze ein, jedoch ist eine solche Veränderung bei *Dytiscus* vollständig ausgeschlossen, da die Kreuze eine ganz andre Entstehungsweise besitzen.

Eine andre Tatsache, die sich bei einem Studium der Literatur aufdrängt, ist die, daß die Präreduktionsteilung überwiegt. Dies wird immer offenkundiger, wenn man nur die neuere Literatur in Betracht zieht, und es gibt zu der Hoffnung Anlaß, daß wir langsam, aber sicher

einer Übereinstimmung in dem Verlauf der verschiedenen Stadien der Spermatogenese, wenn nicht aller Tiere, so doch jeder einzelnen Tierklasse, zutreiben.

Freiburg i. B., im Februar 1907.

Literaturverzeichnis.

- ALBRECHT 1898, Untersuchungen zur Struktur des Seeigeleies. S. B. Ges. Morphol. Physiol. München.
- B. M. ALLEN 1905, The Embryonic Development of the Rete-cords and Sex-cords of *Chrysemys*. Amer. Journ. of Anat. Vol. V.
- CH. ALLEN 1904, Chromosome Reduction in *Lilium canadense*. Bot. Gaz. Vol. XXXVII.
- L. AUERBACH 1893, Über merkwürdige Vorgänge am Sperma von *Dytiscus marginalis*. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin. XVI.
- 1893, Bemerkungen über das Sperma von *Dytiscus marginalis*. Anat. Anz. Bd. VIII.
- E. BALLOWITZ 1890, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Diese Zeitschrift. Bd. L.
- 1895, Die Doppelspermatozoen der Dytisciden. Diese Zeitschrift. Bd. LX.
- W. J. BAUMGARTNER 1904, Some new Evidences for the Individuality of the Chromosomes. Biol. Bull. Vol. VIII.
- J. BERGHS 1904, La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. II. La Cellule. T. XXI.
- 1905, Idem. III. IV. Ibid.
- M. W. BLACKMANN 1901, Spermatogenesis of the Myriapods. Bull. Univ. Kansas. Vol. 10.
- K. BONNEVIE 1905, Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enterobios oestergreni*. Anat. Anz. Bd. XXVI.
- H. BÖSENBERG 1905, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Arachnoiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI.
- P. BOUIN et R. COLLIN 1901, Contribution à l'étude de la division cellulaire chez les Myriapodes. Anat. Anz. Bd. XX.
- TH. BOVERI, Zellenstudien. Jena. Zeit. Naturwiss. 1887. Bd. XXI; 1888. Bd. XXII; 1890. Bd. XXIV; 1901. Bd. XXXV.
- 1903, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Verh. D. Zool. Ges.
- 1904, Idem. Jena.
- A. BRAUER 1892, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.
- C. DE BRUYNE 1899, La cellule folliculaire du testicule d'*Hydrophilus piceus*. Verh. Anat. Ges. XIII. Vers.
- E. BUGNION 1906, La signification des faisceaux spermatiques. Bibl. Anat. T. XVI. fasc. 1.

- O. BÜTSCHLI 1871, Über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insekten und Crustaceen. I. u. II. Diese Zeitschrift. Bd. XXI.
- G. N. CALKINS 1895, The Spermatogenesis of *Lumbricus*. Journ. Morphol. Vol. XI.
- J. B. CARNOY 1885, La cytotodièrese chez les Arthropodes. La Cellule. T. I. II. IV.
- J. B. CARNOY et LEBRUN 1897, 1898, La cytotodièrese de l'œuf, la vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. T. XII. XIV.
- N. CHOŁODKOWSKY 1894, Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. XVII.
- PH. DEPDOLLA 1905, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Lumbricus terrestris*. Zool. Anz. Bd. XXVIII.
- 1906, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese beim Regenwurm. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXI.
- L. DONCASTER 1906, Spermatogenesis of the Hive Bee (*Apis mellifica*). Anat. Anz. Bd. XXIX. No. 18.
- DRUNER 1894, Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jena. Zeit. Naturwiss.
- L. J. DUBLIN 1905, The History of the Germ Cells in *Pedicellina americana*. Ann. New York Acad. Sc. Vol. XVI.
- EISEN 1901, The Spermatogenesis of Batrachoseps. Journ. Morphol. Vol. XVII.
- R. v. ERLANGER 1896, Über den sogenannten Nebenkern in den männlichen Geschlechtszellen der Insekten. Zool. Anz. Bd. XIX.
- 1897, Spermatogenetische Frage. Die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen. Zool. Centralbl. Bd. III.
- J. B. FARMER and J. E. S. MOORE 1903, New Investigations into the Reduction Phenomena of Animals and Plants. Proc. Roy Soc. Lond. Vol. LXXII.
- — 1905, On the Meiotic Phase in Animals and Plants. Quart. Journ. Mic. Sc. Vol. XLVIII.
- — and D. SHOVE, On the Structure and Development of the Somatic and Heterotype Chromosomes of *Tradescantia virginica*. Quart. Journ. Mic. Sc. Vol. XLVIII.
- GARDINER 1899, The Growth of the Ovum, Formation of the Polar Bodies and the Fertilisation in *Polychoerus caudatus*. Journ. Morphol. Vol. XV.
- A. GIARDINA 1901, Origine dell' oocite e delle cellule nutritive nel *Dytiscus*. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVIII.
- 1902, Sui primi stadii dell' oogenesi, e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz. Bd. XXI.
- GOLDSCHMIDT 1902, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung von *Polystomum integerrimum*. Diese Zeitschrift. Bd. LXXI.
- V. GREGOIRE 1904, La réduction numérique de chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule. T. XXI.
- 1905, Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule. T. XXII.
- et A. WYGAERTS 1904, La réconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule. T. XXI.
- R. J. GREGORY 1904, Spore Formation in Leptosporangiate Ferns. Ann. of Bot. Vol. XVIII.

- J. GROSS 1904, Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus* L. Zool. Jahrb. Bd. XX.
- K. GRÜNBERG 1903, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIV.
- K. GÜNTHER 1903, Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrb. Bd. XIX.
- 1904, Keimfleck und Synapsis. Studien an der Samenreifung von *Hydra viridis*. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Festschrift für A. WEISMANN.
- V. HÄCKER 1891, Die Richtungkörperbildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. Ber. naturf. Ges. Freiburg. VI.
- 1892, Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. Zool. Jahrb.
- 1893, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI.
- 1895, Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.
- 1899, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.
- 1902, Über das Schicksal der elterlichen und großerlicher Kernanteile. Jena. Zeit. Naturw. Bd. XXXVII.
- 1904 a, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Festschrift für A. WEISMANN.
- 1904 b, Heterotypische Teilung, Reduktion und andere zelltheoretische Begriffe. Zool. Anz. Bd. XXVIII.
- M. HARTMANN 1902, Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von *Asterias glacialis*. Zool. Jahrb. Bd. XV.
- H. HENKING 1891, Untersuchungen über usw. II. Über die Spermatogenese und deren Beziehungen zur Entwicklung bei *Pyrrhocoris apterus*. Diese Zeitschrift. Bd. LI.
- 1892, Untersuchungen über usw. III. Spezielles und Allgemeines. Diese Zeitschrift. Bd. LIV.
- O. HERTWIG 1906, Allgemeine Biologie. Jena.
- N. HOLMGREN 1900, Über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Staphylinus*. Anat. Anz. Bd. XIX.
- ISHIKAWA 1893, Studies on Reproductive Elements, Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilisation in *Diaptomus* sp. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. V.
- F. A. JANSSENS et G. A. ELLINGTON 1904, L'élément nucléinien pendant les divisions de maturation dans l'œuf de *Aplysia punctata*. La Cellule. T. XXI.
- 1905, Evolution des Auxocytes males du *Batrachoseps attenuatus*. La Cellule. T. XXII.
- J. W. JENKINSON 1905, Observations on the Maturation and Fertilisation of the Egg of the Axolotl. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XLVIII.
- E. KORSCHOLT 1891, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Bd. IV.
- und K. HEIDER 1903, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. 2. Lief. 1. u. 2. Aufl.
- P. LERAT 1902, La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*. Anat. Anz. Bd. XXI.

- P. LERAT 1905, Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*. La Cellule. T. XXII.
- LIST 1896, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII.
- W. LUBOSCH 1902, Über die Eireifung der Metazoen usw. Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. XI.
- C. E. McCLUNG 1899, A Peculiar Nuclear Element in the Male Reproductive Cells of Insects. Zool. Bull. Vol. II.
- 1900, The spermatocyte Divisions of the Acrididae. Bull. Univ. Kansas. Vol. IX.
- 1901, Notes on the Accessory Chromosome. Anat. Anz. Bd. XX.
- 1902a, The Accessory Chromosome-Sex Determinant. Biol. Bull. Vol. III.
- 1902b, The Spermatocyte Divisions of the Locustidae. Kansas Univ. Sci. Bull. Vol. I.
- J. MARÉCHAL 1904, Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz. Bd. XXV.
- 1905, Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei. Anat. Anz. Bd. XXVI.
- K. MIYAKE 1905, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahr. f. wiss. Bot. Bd. XLII.
- T. H. MONTGOMERY 1898, The Spermatogenesis in *Pentatoma* up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb. Bd. XII.
- 1899a, Chromatin Reduction in the Hemiptera, a Correction. Zool. Anz. Bd. XXII.
- 1899b, Comparative Cytological Studies with especial Regard to the Morphology of the Nucleolus. Journ. Morphol. Vol. XV.
- 1900, The Spermatogenesis of *Peripatus* (*Peripatopsis*) *balfouri* up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb. Bd. XIV.
- 1901a, A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of the Metazoa. Trans. Amer. Phil. Soc. Vol. XX.
- 1901b, Further Studies on the Chromosomes of the Hemiptera heteroptera. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.
- 1903, The Heterotypic Maturation Mitosis in Amphibia and its General Significance. Biol. Bull. Vol. IV.
- 1904, Some Observations and Considerations upon the Maturation Phenomena of the Germ Cells. Biol. Bull. Vol. VI.
- 1905, The Spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with General Considerations upon Chromosome Reduction and the Heterochromosomes. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.
- 1906, The Terminology of Aberrant Chromosomes and their Behaviour in certain Hemiptera. Science. Vol. XXIII.
- MOORE and ROBINSON 1905, On the Behaviour of the Nucleolus in the Spermatogenesis of *Periplaneta americana*. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XLVIII.
- P. OBST 1899, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Diese Zeitschrift. Bd. LXVI.
- H. OTTO 1906, Samenreifung und Samenbildung bei *Locusta viridissima*. II. Samenbildung. Zool. Anz. Bd. XXX.

- J. B. OVERTON 1905, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII.
- F. C. PAULMIER 1898, Chromatin Reduction in the Hemiptera. Anat. Anz. Bd. XIV.
- 1899, The Spermatogenesis of *Anasa tristis*. Journ. Morphol. Vol. XV. Suppl.
- K. PETER 1899, Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIII.
- G. PLATNER 1889, Zellteilung und Samenbildung im Hoden der Schmetterlinge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII.
- O. VOM RATH 1892, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL.
- 1895, Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.
- O. ROSENBERG 1903, Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXI.
- 1904, Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastards. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXII.
- L. RHUMBLER 1893, Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen). Eine Theorie zur Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde. Diese Zeitschrift Bd. LVI.
- J. RÜCKERT 1894, Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. Bd. IV.
- W. SCHLEIP 1906, Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Planaria gonoccephala* Duq. Zool. Jahrb. Bd. XXIII.
- R. SCHOCKAERT 1901, L'ovogénèse chez le Thysanozoon brocchi. I. Partie. La Cellule. T. XVIII.
- 1902, L'ovogénèse chez le Thysanozoon brocchi. II. Partie. La Cellule T. XX.
- A. und K. E. SCHREINER 1904, Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage der Chromatinreduktion. Anat. Anz. Bd. XXIV.
- — 1905, Über die Entstehung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*. I. II. Arch. de Biol. T. XXI.
- — 1906, Neue Studien usw. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis*. Arch. de Biol. T. XXII.
- — 1906, Neue Studien. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*, *Spinax niger* und *Myxine glutinosa*. Arch. de Biol. T. XXII.
- N. M. STEVENS 1905, Studies in Spermatogenesis with especial Reference to the »Accessory chromosome«. Publication 36. Carnegie Institute, Washington.
- 1905, A Study of the Germ Cells of *Aphis rosae* and *Aphis oenotherae*. Journ. Exp. Zool. Vol. II.
- E. STRASBURGER 1904, Über Reduktionsteilung. Sitzb. preuß. Akad. Wiss. Berlin.
- 1905, Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. für wissenschaft. Bot. Bd. XLII.
- CH. STRUCKMANN 1905, Eibildung, Samenbildung und Befruchtung von *Strongylus filaria*. Inaug.-Diss. Marburg.
- W. S. SUTTON 1900, The Spermatogonial Divisions in *Brachystola magna*. Bull. Univ. Kansas. Vol. IX.

- W. S. SUTTON 1902, On the Morphology of the Chromosome Group in *Brachystola magna*. Biol. Bull. Vol. IV.
- A. TICHOMOROW 1898, Zur Anatomie des Insektenhodens (Spermatogenese — VERNONsche Zelle). Zool. Anz. Bd. XXI.
- A. v. LA VALETTE, ST. GEORGE 1897, Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.
- E. VERNON 1889, La Spermatogenese nel *Bombyx mori*. Padua.
— 1889, Zur Spermatogenese. Zool. Anz. Bd. XII.
— 1891, Zur Beurteilung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI
— 1894, Zur Spermatogenese bei der Seidenraupe. Diese Zeitschrift. Bd. LIII.
— 1899, Sul ufficio della cellula gigante nei follicoli testicolari degli insetti. Annuario d. R. bacologica di Padova. Vol. XXVII.
- J. WAGNER 1896, Einige Beobachtungen über die Spermatogenese bei den Spinnen. (Vorläuf. Mitt.) Zool. Anz. Bd. XIX.
— 1896, Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Spinnen. Arb. K. Nat. Ges. St. Petersburg. Bd. XXVI.
- W. WALDEYER 1901, Die Geschlechtszellen. Handb. d. vergleich. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena.
- L. B. WALLACE 1900, The Accessory Chromosome in the Spider. Anat. Anz. Bd. XVIII.
— 1905, The Spermatogenesis of the Spider. Biol. Bull. Vol. VIII.
- A. WEISMANN 1904, Vorträge über Descendenztheorie. Jena.
— 1891, Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena.
- E. V. WILCOX 1895, Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and *Cicada tibicen*. Anat. Anz. Bd. X.
— 1901, Longitudinal and Transverse Division of Chromosomes. Anat. Anz. Bd. XIX.
- E. B. WILSON 1901, Experimental Studies in Cytology. Arch. Entwmech. Bd. XII.
— 1904, The Cell in Inheritance and Development.
— 1904, Cytasters and Centrosomes in Artificial Parthenogenesis. Zool. Anz. Bd. XXVIII.
— 1905, Studies on Chromosomes. I. The Behaviour of the Idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exper. Zool. Vol. II.
— 1905, Studies etc. II. The paired Microchromosomes, Idiochromosomes and Heterotypic Chromosomes in Hemiptera. Journ. Exper. Zool. Vol. II.
— 1906, Studies etc. III. The Sexual Differences of the Chromosome Groups in Hemiptera, with some Considerations on the Determination and Inheritance of Sex. Journ. Exper. Zool. Vol. III.
- H. VON WINIWARDER 1900, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères. Arch. de Biol. T. XVII.
- H. ZWEIGER 1906, Die Spermatogenese von *Forficula auricularia*. Zool. Anz. Bd. XXX.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXII und XXXIII.

Alle Figuren sind mit dem ABBESchen Zeichenapparat auf Objektstischhöhe entworfen bei einer Tubuslänge von 160 mm. Bei Fig. 79a wurde ZEISS Apochrom. Immers. 1,5 und Comp. Ocular 4 angewandt, bei Fig. 70—78 ZEISS Apochrom. Immers. 1,5 und Comp. Ocular 6, bei allen anderen ZEISS Apochrom. Immers. 1,5 und Comp. Ocular 12.

- Fig. 1, 2. Zellen ohne Zellmembran.
 Fig. 3. Sichelförmige Cystenzelle.
 Fig. 4—6. Kegelförmige Spermatogonien.
 Fig. 7—9. Spermatogonien im Ruhestadium.
 Fig. 10—13. Stäbchenförmige Chromosomen.
 Fig. 14—16. Chromosomenteilung in den Spermatogonien.
 Fig. 17—19. Auflockerung des Knäuels.
 Fig. 20—21. Auflockerung des Knäuels.
 Fig. 22—23. Anfang der Anordnung der Chromatinschleifen.
 Fig. 24—25. Weitere Stadien derselben.
 Fig. 26—27. U-förmige Schleifen, die freien Enden konvergieren nach dem Nucleolus hin.
 Fig. 28. Paarweise Anordnung der Schleifen.
 Fig. 29. Zerfall der Fäden in Mikrosomen.
 Fig. 30. Anfang der Conjugation.
 Fig. 31. Strickleiterstadium.
 Fig. 32—35. Auseinandergehen der Einzelchromosomen.
 Fig. 36. Vollendung des Auseinandergehens.
 Fig. 37. Anfang der Verdickung.
 Fig. 38—39. Verschiedene Stadien der Verdickung.
 Fig. 40—47. Ringförmige Chromosomen.
 Fig. 48. Tetradenähnliche Chromosomen.
 Fig. 49. Anordnung der Chromosomen in die Äquatorialplatte.
 Fig. 50—54. Äquatorialplatte in Seitenansicht.
 Fig. 55—57. Erste Reifungsteilung in Seitenansicht.
 Fig. 58. Zweite Reifungsteilung. Äquatorialplatte in Seitenansicht.
 Fig. 59—63. Verschiedene Stadien der Teilung.
 Fig. 64—65. S- und C-förmige Anordnung der Spindelfasern.
 Fig. 66. Teilung des Zelleibes.
 Fig. 67—69. Spermatiden.
 Fig. 70—71. Verbindung zwischen Spermatogonien.

Fig. 72. Übersichtsbild von Spermatocyten *I. O.*

Fig. 73—77. Degenerierende Zellen.

Fig. 78. *Asterias glacialis*; junges Oogonium.

Fig. 79. *Holothuria tubulosa*. *a* Kern eines Oogoniums, *b* Nucleolus, *c* Nucleolus und Chromatinnetzwerk.

Fig. 80. *Dytiscus*: Spermatogonium mit zwei Nucleoli.

Fig. 81. » Zelle von Malpighischen Gefäßen.

Fig. 82. » Spermatocyte mit zwei Nucleoli.

Fig. 83—86. » Nucleolus- u. Chromatinfäden.

Fig. 87. » Chromatinfäden, die auf dem Nucleolus liegen.

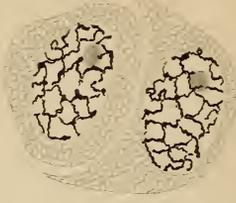
1.



2.



3.



4.



10.



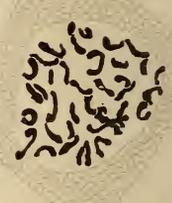
11.



12.



13.



14.



21.



22.



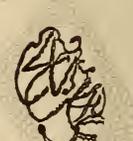
23.



23.



24.



25.



28.



29.



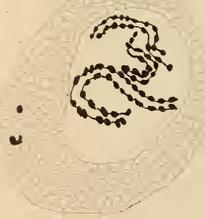
30.



31.



36.



37.



38.



39.



40.

46.



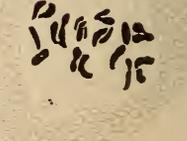
47.



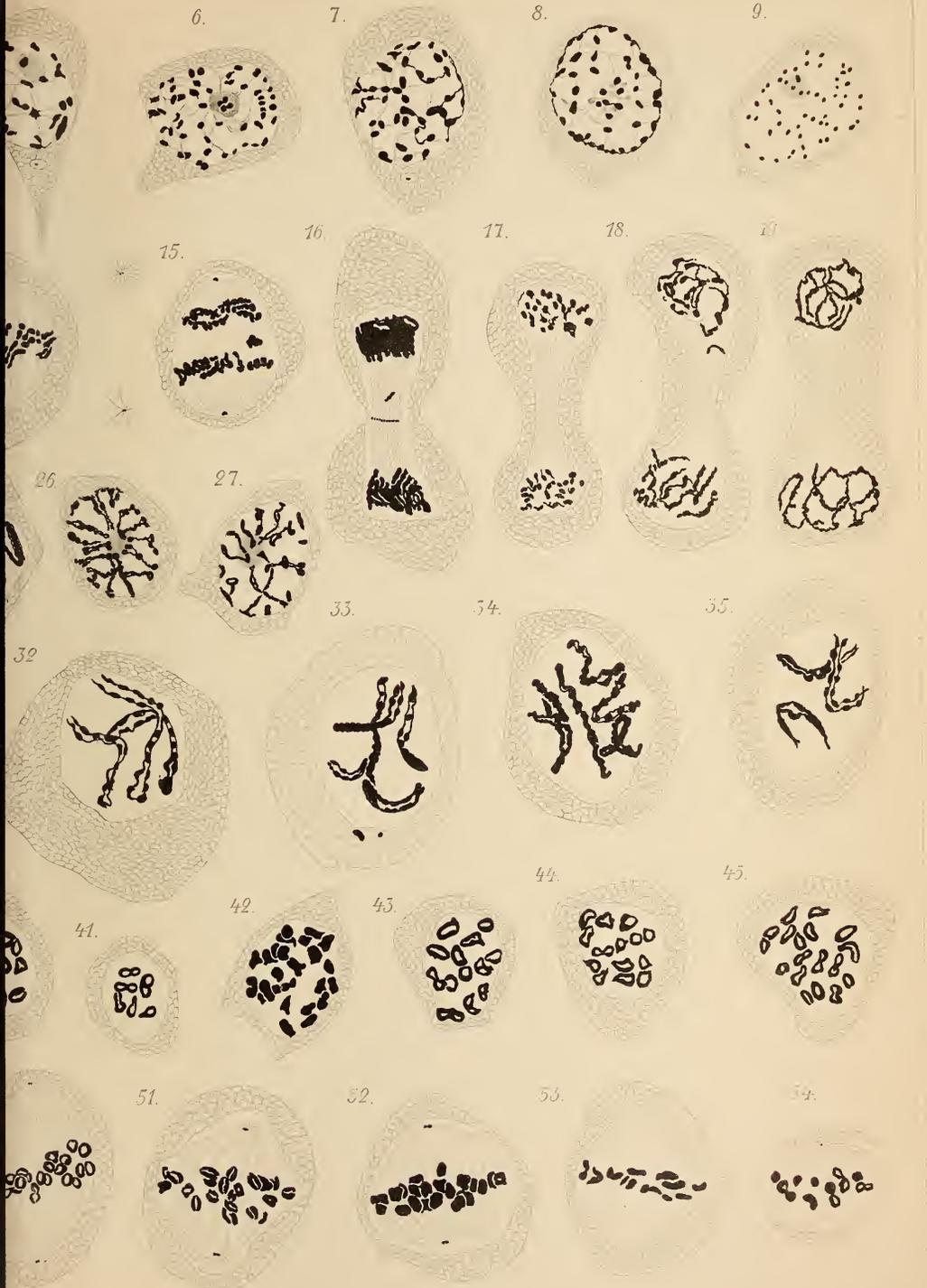
48.

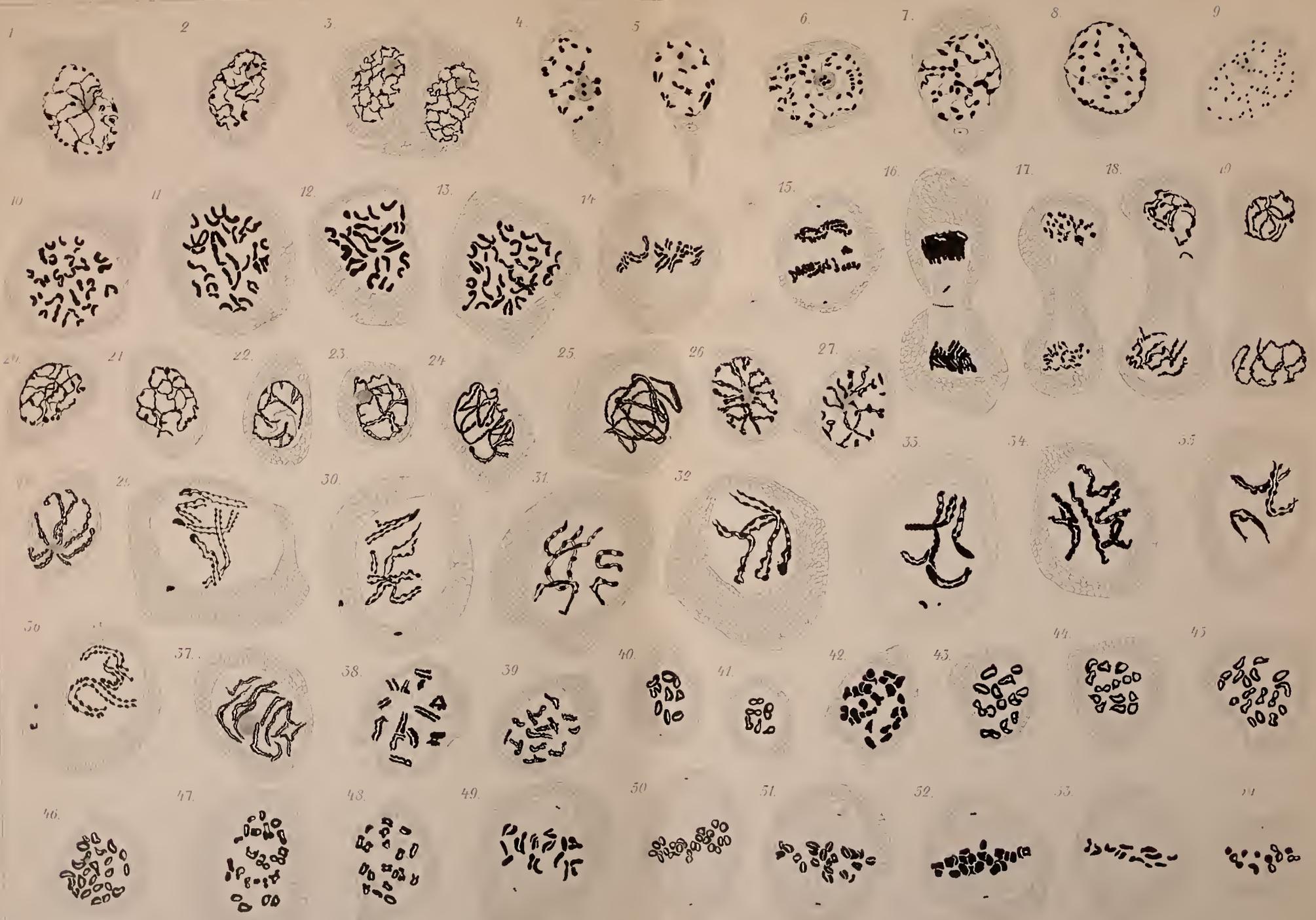


49.



50.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [87](#)

Autor(en)/Author(s): Henderson William Dawson

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Dytiscus marginalis* L. nebst einigen Bemerkungen über den Nucleolus 644-682](#)