

Organen unsrer Tiere genau entsprechen. Bei der Gattung *Oligotrema* ist aber der Kiemensack von einer Anzahl rudimentärer Kiemenspalten durchsetzt, was bei den Vertretern der Gattung *Hexacrobylus* keineswegs der Fall ist. Auch die Tentakel weisen Verschiedenheiten auf, indem sie bei *Oligotrema* verästelt, bei *Hexacrobylus psammnatos* einfach sind, während die neue Form derselben völlig entbehrt.

Was schließlich die systematische Stellung der Gattung *Hexacrobylus* anbetrifft, so schließe ich mich durchaus der Ansicht Sluiters an, daß die nächsten Verwandten bei den Molguliden zu suchen seien. Meine Befunde über die innere Anatomie der neuen Form haben sogar gezeigt, daß zwischen dieser Gattung und der Molgulidengattung *Oligotrema* eine viel engere Beziehung existiert, als man nach den Angaben Sluiters zu vermuten berechtigt war. Letztere Gattung stellt gewissermaßen eine Übergangsform dar, welche das Genus *Hexacrobylus* mit den übrigen Gattungen der Molgulidae verbindet, und es wäre vielleicht am zweckmäßigsten, den *Hexacrobylus* nicht als den Vertreter einer besonderen Ordnung, sondern als ein zwar höchst abweichendes, aber immerhin den Molguliden angehörendes Genus aufzufassen.

Tokio, Juni 1913.

## 2. Über die Bildung der Sexualzellen bei *Saccocirrus major*.

Von W. B. von Baehr.

(Mit 36 Figuren.)

eingeg. 29. Juli 1913.

Während meines längeren Aufenthaltes an der Russischen Zoologischen Station zu Villefranche s. M. benutzte ich die Gelegenheit, zu meinen Chromosomenstudien auch einige Vertreter der Anneliden heranzuziehen und sie aus eigener Erfahrung kennen zu lernen.

Unter den mir zu Verfügung stehenden Ringelwürmern interessierte mich *Saccocirrus major* um so mehr, da die bei der Bildung der Geschlechtszellen zutage tretenden Chromatinverhältnisse nach der jüngst von Hempelmann (1912)<sup>1</sup> veröffentlichten Arbeit mir recht eigenartig erschienen und mit unsern jetzigen Kenntnissen dieser Prozesse nicht leicht zu vereinbaren waren.

Im folgenden will ich nun die Resultate meiner Untersuchungen der Sexualzellen dieses Wurmes mitteilen, wobei ich mich sehr kurz fasse, denn eine ausführliche, eingehende Beschreibung der Spermato- und Oogenese bei *Saccocirrus* beabsichtige ich in meinen in Vorbereitung begriffenen Chromosomenstudien zugleich mit einer Darstellung

<sup>1</sup> F. Hempelmann, Die Geschlechtsorgane und -zellen von *Saccocirrus*. Zoologica Vol. 67. 1912.

der Vorgänge bei den andern von mir untersuchten Tierformen baldigst zu geben. Ich verzichte hier auch fast vollständig auf Besprechung der Literatur und will nur an der Hand einiger Figuren die Unterschiede zwischen meinen Beobachtungen und denjenigen Hempelmans hervorheben und zeigen, daß die Chromatinverhältnisse bei *Saccocirrus major*, abgesehen von gewissen Einzelheiten, ziemlich gut mit den an einigen Polychaeten gewonnenen Resultaten (Schreiner<sup>2</sup>, Grégoire et Deton<sup>3</sup>) harmonisieren.

Die Hauptergebnisse Hempelmans über die Bildung der Geschlechtszellen von *Saccocirrus major* lassen sich folgendermaßen zusammenfassen.

Die Normalzahl der Chromosomen sei acht, und dementsprechend finde er sowohl bei den Reifungsteilungen der männlichen wie der weiblichen Geschlechtszellen die reduzierte Zahl der Chromosomen vier. Die frei in der Leibeshöhle des Männchens flottierenden Spermatogonien sind nach Hempelmann fast immer zu Gruppen von je 4 Zellen vereinigt. Selten hat er auch solche Gruppen von zwei oder drei ähnlichen Zellen angetroffen. Ob gelegentlich auch einzelne freie Spermatogonien oder Bündel von mehr als 4 Zellen von dem Zellverbände des Hodens frei werden können und in die Leibeshöhle gelangen, mußte er unentschieden lassen. Die vier normalerweise im Zusammenhang flottierenden Spermatogonien wachsen unbedeutend, nehmen allmählich eine kugelige Gestalt an und beginnen dann die letzte Spermatogonienteilung durchzumachen. Die Chromosomen treten als kurze und dicke Stäbchen hervor. Ihre Zahl sei einwandfrei acht. Aus dieser Teilung der Spermatogonien-Vierergruppen gehen Bündel (»Spermatosphären«) von je 8 Spermatocyten I. Ordnung hervor. Die Kerne der 8 Spermatocyten I. Ordnung machen ein bläschenförmiges Ruhestadium durch. Hierauf tritt nach Hempelmann das Chromatin zu einem Spiremknäuel zusammen, der einseitig im Kerne gelagert ist, und dessen Schlingen eine Bukettfigur bilden. Der Spiremfaden zerfällt in 8 Chromatinelemente (also in die noch nicht reduzierte Chromosomenzahl), die nachträglich sich paarweise vereinigen. Bei den copulierenden Elementen ist eine teilweise Verdoppelung zu erkennen, und dadurch entstehen die bekannten Kreuz- und Ringfiguren, die schließlich in jedem

<sup>2</sup> A. u. K. E. Schreiner, Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis*. Arch. de Biol. Vol. 22. 1906. — Neue Studien über Chromatinreifung der Geschlechtszellen. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Ophryotrocha puerilis*. Anat. Anz. Vol. 29. 1906.

<sup>3</sup> V. Grégoire et W. Deton, Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans l'*Ophryotrocha puerilis*. La Cellule Vol. 23. 1906.

Kern der Spermatocyten I. Ordnung zur Ausbildung von je vier Chromatintetraden führen.

Es sei hier zu bemerken, daß Hempelmann nicht präzisiert, wie die Copulation der Elemente vor sich geht, und für welchen Modus der Chromatinreduktion die Verhältnisse bei *Saccocirrus* sprechen. Er erwähnt, daß bei der Kleinheit des Objektes und bei den ungünstigen Chromatinverhältnissen es unmöglich sei, die einzelnen Phasen dieser Vorgänge näher zu verfolgen. Hempelmann legt dagegen viel Gewicht zur Erkennung der aufeinander folgenden Stadien auf die Feststellung der Zellenzahl an den verschiedenen Zellenkomplexen, auf die Zellen- und Kerndimensionen und auf die Art und Weise, wie die Zellen in solchen Komplexen zueinander orientiert sind. Freilich, auch wir müssen Hempelmann zugeben, daß die Geschlechtszellen von *Saccocirrus major* für detaillierte cytologische Untersuchungen nicht besonders günstig sind, und daß bei der Erforschung der Frage, wie sich aus den Spermatogonien die Spermatocyten und dann die Spermatiden ableiten, es natürlich angebracht ist, die Aufmerksamkeit auf die Zahl und die Größe der Zellen in den jeweilig vorliegenden Zellhaufen zu lenken. Andererseits müssen wir doch betonen, daß in unserm Falle eine sichere Seriation ohne ein tieferes Eingehen auf die einzelnen Etappen der Chromatinreifung sehr schwierig ist, und daß ohne letzteres die ganze Arbeit als an unrichtiger Stelle angefaßt angesehen werden kann. Das Hauptinteresse muß ja doch immer, wie schwer und mühsam es auch ist, auf die Aufklärung der feinsten Chromatinveränderung gerichtet sein.

Nach dieser Bemerkung kehren wir zur weiteren Beschreibung der Spermatogenese, wie sie uns Hempelmann gibt, zurück.

Jede der 4 Chromatintetraden der Spermatocyten I. Ordnung teilt sich in 2 Dyaden, die zu den Tochterkernen der resultierenden 16 Spermatocyten II. Ordnung zusammentreten. Die Kerne, die aus dieser ersten Reifungsteilung hervorgehen, machen ein wirkliches Ruhestadium durch, indem ihre 4 Chromatinelemente sich allmählich auflösen.

Nach der beendeten Interkinese tritt in den Kernen das Chromatin wieder in 4 Dyaden auf, die nach Auflösung der Kernmembran sich zur Äquatorialplatte anordnen und durch den zweiten Teilungsakt in ihre beiden Bestandteile zerlegt werden. Aus dieser zweiten Reifungsteilung resultieren 32 Spermatiden, die sich in zwei ebenen aufeinander liegenden Platten anordnen. Die so entstandene 32 zellige Spermatidengruppe wird bald halbiert, indem die beiden Platten von 16 Spermatiden sich voneinander loslösen. — Die Umbildung der Spermatiden in die Spermatozoen geht nun in der Weise vor sich, daß sich die Hauptmasse des Chromatins am hinteren Pol des jetzt sehr hellen Kernbläschens in

drei große in der Mitte zusammenstoßende kugelige Gebilde zusammenzieht. Hinter dem Kern bildet sich eine sich nicht ganz so dunkel wie Chromatin färbende Masse, nämlich das Mittelstück, von dem nach hinten der Schwanzfaden ausgeht. Das Ganze streckt sich mehr und mehr, vor dem Kern wird eine Art Spitzenstück gebildet, und die dunkle Masse des Mittelstückes zieht sich, immer dünner werdend, weit nach hinten. Die Spermatozoen endlich besitzen einen kurzen, gedrungenen Kopfteil, der wohl auch das Mittelstück mit enthält, und einen äußerst langen Schwanzfaden.

Was die Chromatinverhältnisse der Oogenese betrifft, so findet sie Hempelmann in den jungen Oocyten (synaptische Kontraktion, Bucketstadium) identisch mit denjenigen der Spermatogenese. Auch die beiden Richtungsteilungen verlaufen nach ihm in ganz entsprechender Weise und bestätigen somit noch seine bei der Samenbildung gewonnenen Resultate. Am Ende der Wachstumsperiode angelangt, fängt die schon zur definitiven Größe herangewachsene Oocyte ihre Vorbereitung zur Bildung des ersten Richtungkörpers an, indem in ihrem Kern, ebenso wie bei dem entsprechenden Reifungsvorgange der männlichen Sexualzellen, vier Chromatintetraden ausgebildet werden. Das helle Kernbläschen rückt mit diesen 4 Chromatintetraden an die Peripherie der Oocyte, und die Tetraden teilen sich bei der ersten Richtungsteilung in zweimal 4 Dyaden, von denen die einen mit ein wenig Plasma als erster Richtungkörper aus dem Ei austreten. An die erste Richtungsteilung schließt sich sofort die zweite an. Die in der Oocyte zurückgebliebenen 4 Chromatindyaden werden jeweils halbiert, so daß vier einfache Chromatinelemente im Ei verbleiben, vier in den zweiten Richtungkörper gelangen.

Die Beobachtungen Hempelmanns über das Eindringen der Spermatozoen in die Oocyten, sowie über das Schicksal der Eier nach der Bildung der Richtungkörper werde ich am Ende dieser Mitteilung besprechen; jetzt wende ich mich zu meinen eignen Untersuchungen.

Um es gleich vorzuschicken, so haben mir meine Untersuchungen desselben Objektes in fast allen wichtigsten Punkten andre Resultate als die Hempelmanns gegeben.

Die diploide Zahl der Chromosomen bei *Saccocirrus major* ist, wie mir zahlreiche Zählungen in verschiedenen Zellgenerationen gezeigt haben, 18, und nicht 8, wie Hempelmann angibt. Ich verweise nur auf die Fig. 2, die uns eine polare Ansicht von einer Spermatogoniummetaphase zeigt und auf die Fig. 36, die eine ebensolche Ansicht einer Furchungsanaphase im zweiten Blastomerenstadium darstellt. Die Chromosomen zeigen verschiedene Größenkategorien, die man zu Paaren zusammenstellen kann. Ob trotz der gleichen Chromosomenzahl den-

noch irgendein morphologischer Unterschied im Chromatin der beiden Geschlechter besteht, konnte ich wegen Schwierigkeit des Objektes bis jetzt nicht feststellen.

Im Gegensatz zu dem, was Hempelmann beobachtet hat, konnte ich konstatieren, daß die in der Leibeshöhle flottierenden Spermato gonien sich in Gruppen von verschiedener Zellenzahl (z. B. 16, 12, 8, 4...) vorfinden, und somit seine Behauptung, daß normalerweise die die letzte Spermatoconiengeneration darstellende 4zellige Gruppe durch Teilung ihrer Zellen 8 Spermato cyten I. Ordnung gibt, nicht zutreffend ist. Unmittelbar nach der letzten Spermato gonienteilung sind nach meinen Beobachtungen die Zellen meistens in 16zelligen Gruppen vereinigt. Solche 16zellige Gruppen von jungen Spermato cyten I. Ordnung werden gewöhnlich im Laufe der Wachstumsperiode halbiert. Am Ende dieser Periode wird die traubenförmige Gruppierung der Zellen mehr und mehr aufgelockert: die beträchtlich gewachsenen Spermato cyten

Fig. 1.



Fig. 2.

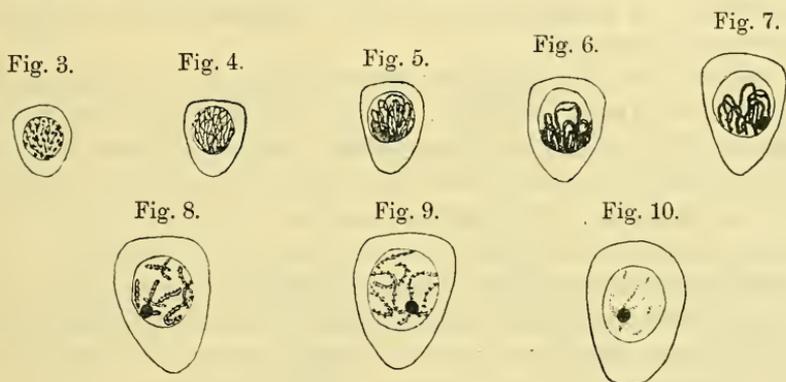


nehmen eine mehr rundliche Gestalt an und sind nicht mehr so eng zusammengepreßt. Endlich sind während der ersten Reifungsteilung die Spermato cyten fast immer in einer lockeren Assoziation zu vieren angeordnet und nicht in der Zahl acht auf einem Cytophor sitzend, wie dies Hempelmann beschreibt. Durch ihre Teilung entsteht ein 8zelliges kugeliges Bündel von acht radiär angeordneten Spermato cyten II. Ordnung. Diese acht (nicht 16) zusammengegrupperten Spermato cyten II. Ordnung geben durch die zweite Teilung einen 16zelligen Spermato tidenhaufen, der später 16 Spermato zoen liefert. Die Spermato zoen verwenden zu ihrer Ausbildung außer dem Spermato tidenkern nur einen kleinen Teil des Plasmaleibes. Der übrige Zellkörper wird vom Spermato zoon verlassen und bildet mit andern seinesgleichen noch eine Zeitlang einen Haufen von 16 hohlen, kernlosen Zellen.

Eine solche Gruppierung der Zellen findet man während der Samenbildung bei *Saccocirrus major* am häufigsten, doch können durch gelegentliche Abtrennung von einigen Zellen oder im Gegensatz hierzu durch ein anormales längeres Zusammenhalten auch andre Gruppierungskombinationen stattfinden. So z. B. findet man ziemlich oft nicht nur in Ausstrichpräparaten, wo man noch vielleicht einen mechanischen äußeren Eingriff dafür verantwortlich machen könnte, sondern auch auf Schnitten eine erwachsene Spermato cyte I. Ordnung ganz isoliert in einiger Entfernung von andern, die zu dreien oder zu zweien zusammenbleiben. Andererseits findet man auch die Spermato cyten, die ihre erste Reifungsteilung in Haufen von acht und noch mehr Zellen durchmachen. Die aber am meisten vorkommende Gruppierungsart der sich teilenden

Spermatocyten I. Ordnung ist, wie erwähnt, zwei in naher Nachbarschaft liegende Gruppen von je 4 Zellen. Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß die Zahl der einen Haufen bildenden Zellen für uns nur eine untergeordnete Bedeutung besitzt und als ein sicheres Kriterium bei Beurteilung der Qualität der Stadien nicht aufgefaßt werden kann.

Ein schon zuverlässigeres Merkmal dürfte in der Zellgröße gegeben sein. Wenn ich auch, wie gesagt, bestrebt war, eine Seriation hauptsächlich auf dem Verhalten des Chromatins zu begründen, so muß ich doch bemerken, daß unsre Reihenfolge auch durch den Größenvergleich der Zellen und der vor ihnen gebildeten Bündel unterstützt war; denn bei unserm Objekt sind nicht nur die verschiedenen Zellgenerationen, sondern auch die aufeinander folgenden Phasen der Wachstumsperiode im Gegensatz zu einigen andern Objekten durch ungleiche



Zell- und Kerndimensionen sehr gut charakterisiert. Es finden sich ja natürlich individuelle Schwankungen, doch sind sie, wie uns besonders die Totalpräparate gezeigt haben, unbedeutend.

Nun wollen wir auf das Verhalten des Chromatins eingehen.

Nach der letzten Spermatogonienteilung lockern sich die Chromosomen auf, ihre Konturen sind nicht mehr im Kern zu unterscheiden. Die Vorbereitung zur Ausbildung der Chromatinelemente für die Reifungsteilungen (Fig. 3, 4) beginnt mit dem Zusammenziehen des Chromatins in feine, gut ausgeprägte Fäden (Leptotenstadium). Wir sehen schon auf diesem Stadium, daß die dünnen Fäden mit freien Enden endigen; es findet hier somit keine Ausbildung eines kontinuierlichen Spiremfadens statt. Die Zahl dieser Fäden kann man nicht feststellen, da die Fäden ziemlich lang sind und deswegen einen gewundenen Verlauf im Kerne haben. Auf einem etwas vorgerückteren Stadium (Fig. 5) bemerkt man deutlich, daß die dünnen Fäden mit ihren freien Enden gegen den inneren Pol des Kernes orientiert sind und hier an die Kern-

membran stoßen. Unter diesen Fäden finden sich einige, die paarweise gruppiert sind. Sie können miteinander parallel verlaufen oder umeinander gewunden sein; an ihren Enden nähern sie sich mehr als an andern Stellen. Mit dem weiteren Wachstum der Spermatocyten treten diese Doppelfäden immer deutlicher hervor, die Aneinanderlegung der Paarlinge wird immer intimer; sie werden viel dicker und färben sich sehr intensiv. Schließlich resultieren neun durch verschiedene Länge ausgezeichnete dicke Pachytenschleifen, die in einer schönen Bukettfigur angeordnet sind und ihrer Zählung keine Schwierigkeit mehr bieten. Der äußere Pol des Kernes ist vom Chromatin befreit (Fig. 6, 7). — Da nach unsern Beobachtungen die Normalzahl der Chromosomen bei *Saccocirrus major* 18 beträgt, so ergibt sich, daß die Pachytenschleifen in reduzierter Zahl hervortreten. Nach Hempelmann, wie gesagt, zerfällt nach dem Bukettstadium der einheitliche Spiremfaden in die gleiche Zahl von Elementen, wie er in den Spermatogonien fand, also noch in die Normalzahl.

Es muß hier hervorgehoben werden, daß die Pachytenschleifen auch jetzt eine Duplizität zeigen. Sie ist zwar dank der immer intimer werdenden Vereinigung der Komponenten etwas verschleiert, doch tritt ab und zu durch die stellenweise Spreizung die Dualität der Schleifen sehr deutlich hervor. Dies zeigt uns, daß bei *Saccocirrus*, wie auch bei einigen andern Formen, die zwei vereinigten Chromatinfäden in den Pachytenschleifen ihre Selbständigkeit gegeneinander bewahren, und also hier keine vollständige Zusammenschmelzung zweier Fäden zu einem neuen Element stattfindet, wie das einige Forscher für verschiedene Objekte behaupten. Es ist dagegen nicht ausgeschlossen, daß hier ein Austausch von Substanzen oder irgendeine gegenseitige Beeinflussung der so dicht angelagerten Fäden vor sich geht.

Nach dem Bukettstadium verlieren die Pachytenschleifen allmählich ihre polare Anordnung, ziehen sich von der Kernmembran fort und zerstreuen sich im ganzen Kern. Sie sind jetzt viel weniger gekrümmt. Ihre Dualität tritt viel deutlicher hervor (Fig. 8). Bald fangen die Schleifen an, sich in die Länge zu strecken, werden dünner, ihre Färbbarkeit nimmt ab, ihre Konturen werden allmählich undeutlich (Fig. 9) und endlich nicht mehr analysierbar (»confused stage« Wilsons)<sup>4</sup>. Dieses durch einen intensiven Metabolismus des Chromatins gekennzeichnete Stadium (Fig. 10)<sup>5</sup> dauert bei *Saccocirrus major* nicht lange. Man kann

<sup>4</sup> E. B. Wilson, Studies on Chromosomes. VIII. Observations on the Maturation-phenomena in certain Hemiptera and other Forms, with Considerations on Synapsis and Reduction. Journ. Exper. Zool. Vol. 13. 1912.

<sup>5</sup> Auch bei Aphiden werden, wie es sich zeigt, die Chromatinelemente in dieser Periode sehr in Anspruch genommen.

ihm kaum eine größere Bedeutung zuschreiben, da in dem Entwicklungsgang der männlichen Sexualzellen vieler anderer Objekte es sehr wenig oder gar nicht zum Ausdruck kommt. Es darf ja auch nicht sein Vorhandensein als ein Argument für die Diskontinuität der Chromosomen aufgefaßt werden, ebensowenig wie die Unsichtbarkeit der Chromatinelemente in der Interkinese bei vielen Objekten.

Im weiteren Verlauf bringt uns nach dem Stadium des intensiven Metabolismus allmählich der Kerninhalt wieder die geformten Elemente zur Ansicht (Fig. 11). Diese Elemente erscheinen jetzt als sehr dünne, sich schwach färbende Fäden, die paarweise vereinigt sind. Die Verbindung dieser Paarlinge ist hier sehr locker; sie sind meistens umeinander gewunden, wobei sie an einigen Stellen voneinander beträchtlich entfernt, an andern dagegen ganz und gar genähert sind. Im allgemei-

Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.

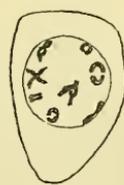


Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 18.



nen sind es Bilder, die für das sogenannte Strepsitenstadium charakteristisch sind. Wir sind wohl berechtigt, diese je zwei zusammenhängenden Fäden als identisch mit den auch aus zwei Komponenten zusammengesetzten Pachytenschleifen aufzufassen. Durch die fortschreitende Kondensation des Chromatins, durch die Verkürzung der Paarlinge (Fig. 12) und durch das nachträgliche Auftreten eines Längsspaltcs in ihnen bilden sich allmählich die typischen diakinetischen Figuren in Form von Ringen, Kreuzen, Tetraden usw. aus (Fig. 13, 14). Im frischen, nach der Schneiderschen Essigkarminmethode behandelten Material fand ich öfters, daß die beiden Komponenten der verschiedenen diakinetischen Figuren sehr weit voneinander getrennt sein können und dadurch eine höhere Zahl (10, 11, 12) der Chromatinelemente bei nur flüchtigem Studium vortäuschen können. Auf der Fig. 14 sieht man dies, wenn auch nicht so besonders ausgeprägt, an der größten Ringfigur. Die diakinetischen Chromatinelemente werden

sehr rasch durch eine noch weitergehende Kondensation zu den definitiven Chromosomen der ersten Reifungsteilung (Fig. 15), die sich nach der Auflösung der Kernmembran in die Äquatorialplatte der ersten Reifungsspindel einstellen (Fig. 16). Es ist wichtig, daß einige Chromatinelemente auch jetzt ihre frühere, so charakteristische Kreuz- oder Ringgestalt bewahren und somit zeigen, daß während der ersten Reifungsteilung die zwei ihrerseits längsgespaltenen Komponenten sich trennen (Fig. 16, 17).

Nach Hempelmanns Beschreibung sollen die acht durch Zerfall des Bukettspirems entstandenen Chromosomen erst am Ende der Prophase durch paarweise Vereinigung und teilweise Verdoppelung die vier Tetraden bilden. Wie wir es jetzt gesehen haben, ist dies aber bei *Saccocirrus* nicht der Fall, und im allgemeinen ist es wohl sicher, daß bis jetzt noch kein einziges Objekt gefunden ist, bei dem eine so spät eintretende Copulation von Autosomen nachgewiesen werden konnte. Es sind ja zwar auch in den letzten Jahren solche Angaben erschienen, und zwar glaubten Stevens<sup>6</sup> und Tannreuther<sup>7</sup> festgestellt zu haben, daß bei Aphiden erst während der Diakinese unmittelbar vor der ersten Reifungsteilung die Paarung der noch in diploider Zahl vorhandenen, ganz ausgebildeten Chromosomen vorkommt; ähnliche späte Pseudoreduktion beschrieb neulich Dehorne<sup>8</sup> gerade für die von ihm untersuchten Polychäten *Sabellaria spinulosa* und *Lanice conchylega*. Was die Angaben Stevens und Tannreuthers betrifft, so zeigte ich schon im Jahre 1908<sup>9</sup>, daß sie auf der unrichtigen Feststellung der Chromosomenzahl und auf dem Übersehen der vorhergehenden Stadien beruhen. Die Behauptungen Dehornes sind auch nicht beweisend. Ich will hier auf sie nicht eingehen, da ich schon an anderer Stelle<sup>10</sup> die Arbeiten Dehornes einer Kritik unterzogen und gezeigt habe, daß seine Resultate nicht anerkannt werden können.

Nach meinen Beobachtungen gibt es nach der ersten Reifungs-

<sup>6</sup> N. M. Stevens, Study of the Germ Cells of *Aphis rosae* and *Aphis oenotherae*. Journ. Exper. Zool. Vol. 2. 1905. — Studies in the Germ Cells of Aphids. Carnegie Inst., Washington. 1906.

<sup>7</sup> G. W. Tannreuther, History of the Germ Cells and Early Embryology of certain Aphids. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Vol. 24. 1907.

<sup>8</sup> A. Dehorne, La valeur des anses pachytènes et le mécanisme de la réduction chez *Sabellaria spinulosa*. Compt. Rend. de l'Acad. de Sc. Paris. Vol. 150. 1910. — Recherches sur la division de la cellule II. Homéotypie et hétérotypie chez les Annélides polychètes et les Trematodes. Arch. de Zool. exp. et générale. Vol. 9. 1911.

<sup>9</sup> W. B. von Baehr, Über die Bildung der Sexualzellen bei Aphididae. Zool. Anz. Bd. 33. 1908.

<sup>10</sup> W. B. von Baehr, Contribution à l'étude de la caryocinèse somatique, de la pseudoréduction et de la réduction (*Aphis saliceti*). La Cellule Vol. 27. 1912.

teilung kein wirkliches Ruhestadium. Während der ganzen Interkinese werden die Chromosomen in dem Kernbläschen nicht aufgelockert, sondern bleiben kompakt, wobei einige von ihnen einen feinen Spalt zeigen (Fig. 18).

Die zweite Reifungsteilung folgt rasch nach der ersten und bietet nichts Besonderes (Fig. 19, 20, 21). Die Chromosomen werden entsprechend der schon seit der Diakinese existierenden Spalte halbiert. In den hellen Spermatidenkernen sieht man noch eine Zeitlang die neun einfachen Chromatinelemente (Fig. 22); später lösen sie sich allmählich auf, und der Kern wird immer kleiner.

Fig. 19.

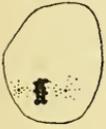


Fig. 20.



Fig. 21.

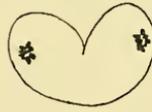


Fig. 22.



Was die Umbildung der Spermatiden in Spermatozoen anbelangt, so sei hier nur erwähnt, daß die drei kugeligen Körper, welche Hempelmann als Hauptchromatin auffaßt und welche er im Innern des Kernes abbildet, kein Chromatin sind, sondern nach meinen Beobachtungen die Mitochondriensubstanz darstellen (mit dem Triacid-Biondi färben sie sich dunkelrot, während das Chromatin intensiv grün wird) und somit außerhalb des Kernes liegen (Fig. 23). Sie nehmen auch keinen Anteil am Bau des Spermiumkopfes, sondern ziehen sich in die Länge und umhüllen auf eine gewisse Strecke den Achsenfaden. Später lockern sie sich allmählich auf.

Fig. 26.

Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 25.



Die Fig. 24—26 zeigen uns einige Stadien der Formierung der Spermien vor dem Verlassen des Zellkörpers. Auf der Fig. 27 sieht man den nicht veränderten Kopf des ausgebildeten Spermiums in der jungen Oocyte.

Es wäre vielleicht jetzt am Platze, den Versuch zu machen, die Abbildungen Hempelmanns in unserm Sinne zu deuten. Leider findet man bei ihm in den Tafelerklärungen keine Angaben über die

Vergrößerungen, bei welchen die verschiedenen Zeichnungen ausgeführt sind, und das erschwert noch mehr die Aufgabe. Trotzdem bin ich fast sicher, daß z. B. seine Fig. 22, die die Spermatogonienteilungen darstellen soll, in Wirklichkeit die Spermatocyten I. Ordnung in Teilung wiedergibt, und daß damit seine Angabe im Text, nach der die Dimensionen dieser Zellen (kaum  $10 \mu$ ) sich so unbedeutend von denen der noch im Hoden verbleibenden Spermatogonien ( $6-8 \mu$ ) unterscheiden, nicht genau ist. Nach meinen Erfahrungen ist der Größenunterschied zwischen den erwachsenen Spermatocyten I. Ordnung (Fig. 16) und den noch an der Wand der Leibeshöhle in der Keimzone sitzenden Spermatogonien (Fig. 1) sehr bedeutend.

Was z. B. auch seine Fig. 36, 37 betrifft, die nach ihm Spermatidenhaufen repräsentieren sollen, so möchte ich die eine (Fig. 37) für die Spermatogonien oder für die noch sehr jungen Spermatocyten I. Ordnung am Anfange der Wachstumsperiode, die andre (Fig. 36) für ein etwas älteres Stadium derselben Periode halten.

Seine Fig. 32, in der er nur vier Tetraden abgebildet sehen will, erlaubt mir, obgleich sie auf eine schlechte Konservierung und teilweise Verklebung der Chromosomen hindeutet, mehr als vier zusammengesetzte Elemente zu zählen usw.

Nach unsrer kurzen Darstellung ergibt sich wohl, daß sich der Entwicklungsgang der männlichen Sexualzellen bei *Saccocirrus major* ungezwungen unter das Schema der pseudoreduktionellen Parasynthese mit Heterohomöotypie (Grégoire<sup>11</sup>) unterordnen läßt. Die feinen Leptotenfäden sind als Chromosomen aufzufassen und mit den univalenten Telophasenchromosomen der letzten Spermatogonienteilung zu identifizieren. Bei dem Übergang des Leptoten- zum Pachytenstadium bedeutet die paarweise, der Länge nach erfolgende Vereinigung der Fäden (Zygotenie) eine parallele Conjugation der Chromosomen — die Pachytenschleifen sind somit bivalente Elemente. Während der ersten heterotypischen Teilung werden die miteinander conjugierten Chromosomen wieder voneinander getrennt und auf die Spermatocyten II. Ordnung übertragen; durch die zweite homöotypische Mitose, die eine gewöhnliche Äquationsteilung darstellt, werden die Hälfte der univalenten Chromosomen auf Spermatidenkerne verteilt.

Da es mir nicht gelungen ist, die Leptotenfäden auf die achtzehn Telophasenchromosomen zurückzuverfolgen und ihre unmittelbare Entstehung aus den letzteren zu sehen, so wird man mir wohl, wie das ja schon von verschiedenen Seiten gegen die Untersuchungen Schreiners

<sup>11</sup> V. Grégoire, La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule Vol. 21. 1904. — Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique. La Cellule Vol. 26. 1910.

an ihrem in dieser Beziehung viel günstigeren Objekt *Tomopteris* geschah, entgegenhalten, daß es eine willkürliche Annahme sei, die Dualität der Fäden in der frühesten Prophase der ersten Reifungsteilung als eine Aneinanderlegung der Chromosomen aufzufassen und daß es viel ungezwungener wäre, sie durch eine sehr früh auftretende Längsspaltung der Chromosomen zu erklären. Die einen werden hierin eine Längsspaltung der schon früher mit den Enden conjugierenden zwei Chromosomen erblicken, die andern, Gegner der Individualitätstheorie, werden noch weiter gehen und in den Fädenpaaren je zwei völlig voneinander getrennt angelegte Schwesterhälften der durch eine neue Organisation der Chromatinmasse unerklärlicherweise in der halben Anzahl auftretenden Chromosomen sehen. Dementsprechend müßte man natürlich auch die Interpretation aller folgender Stadien ändern.

Hierzu möchte ich bemerken, daß ja gewiß bei vielen Objekten die Mehrdeutigkeit der Bilder in gewissen Phasen der Chromatinreifung auch solche Interpretationen nicht ausschließt; doch ist für diese Deutungen bis jetzt bei keinem Objekt ein ganz einwandfreier, wirklicher Nachweis erbracht worden, andererseits existiert nach meinen Erfahrungen ein Objekt, bei dem, trotz der Undeutlichkeit der Prozesse am Anfang der ersten Prophase, nur die Annahme der oben erwähnten parasynetischen Präreduktion ungezwungen zugelassen werden kann. Ich meine hier *Aphis saliceti*<sup>12</sup> und erlaube mir, mit ein paar Worten an diese interessanten Verhältnisse zu erinnern. Bei diesem Objekt enthalten die Spermatogonien fünf (die männliche somatische Zahl) fast ganz gleiche Chromosomen, und in der Prophase der ersten Reifungsteilung erscheinen drei etwa gleichlange Elemente, von denen zwei doppelt so dick sind wie das dritte, und eine deutliche Duplizität zeigen. Während der Metaphase I werden die beiden Doppelchromosomen, die hier in Gestalt von zwei parallelen Stäbchen erscheinen, in ihre Komponenten getrennt, das einfache Chromosoma (Heterochromosoma) dagegen zieht sich ungeteilt zu dem einen Pole hin. Erst im Laufe der Anaphase I tritt in den sich trennenden Komponenten der Doppelchromosomen, sowie auch in dem Heterochromosoma eine Längsspaltung auf. In den Spermatocyten II. Ordnung, welche das Heterochromosoma erhalten haben, ist das letztere nicht mehr von den andern zwei Elementen zu unterscheiden, da alle drei jetzt gleich sind sowohl an Dicke wie auch

<sup>12</sup> W. B. von Baehr, Über die Bildung der Sexualzellen bei Aphididae. Zool. Anz. Bd. 33. 1908. — Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti* mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909. — Formation des cellules-sexuelles et détermination du sexe chez les Aphididae (en russe). St. Pétersbourg. 1910. — Contribution à l'étude de la caryocinèse somatique, de la pseudoréduction et de la réduction (*Aphis saliceti*). La Cellule Vol. 27. 1912.

an Länge. Die zweite Reifungsteilung besteht in einer Längsspaltung aller Chromosomen. Dies zeigt uns, daß für *Aphis saliceti* eine Metasyndese schwerlich angenommen werden kann, denn bei einer paarweisen Conjugation mit den Enden müssen zwei Elemente entstehen, die doppelt so lang sind, wie das übrig bleibende, das keinen Partner hatte; das ist aber nicht der Fall. Auch für die Annahme, daß die Duplizität der Elemente in der ersten Prophase mit der gewöhnlichen zu zwei Schwesterhälften führenden Spaltung der somatischen Chromosomen zu homologisieren sei, und daß also im Prinzip zwischen den Reifungs- und den somatischen Teilungen kein Unterschied bestehe, findet man hier keinen Platz. Denn warum zeigt nicht auch das dritte Chromosoma in der ersten Prophase ebensolche Duplizität wie die zwei andern, und warum teilt es sich nicht in der ersten Metaphase, wie das ja in den somatischen Mitosen alle Chromosomen tun, sondern nur in der zweiten Reifungsteilung? Es muß betont werden, daß das Heterochromosoma bei *Aphis saliceti* durchaus keinen degenerierenden Zustand verrät. Es sei hier noch angefügt, daß ich bei *Aphis saliceti* ebensowenig wie bei *Saccocirrus major* Anhaltspunkte für die Faltungshypothese im Sinne McClung und Farmer-Moore beobachten konnte.

Diese Erwägungen, auf die ich speziell in einer früheren Publikation<sup>13</sup> ausführlich eingegangen bin, habe ich hier eingeschaltet, um den Ansichten entgegenzutreten, daß eine Annahme der Metasyndese oder eine Verwerfung der Chromosomenconjugation überhaupt überall viel einfacher die Reifungserscheinungen erklären könne und uns schon von vornherein berechtige, mit großem Skeptizismus alles das zu betrachten, was als eine parallele Chromosomencopulation gedeutet werden kann.

Bei der Oogenese spielen sich die Erscheinungen der Chromatinreife, wenn wir das große Wachstum der Oocyte beiseite lassen, ent-

Fig. 27.



sprechend unsern schon bei der Spermatogenese gemachten Beobachtungen, ab. Ich will hier nur einige Bemerkungen über die Richtungsteilungen machen, da ja auch Hempelmann diese Stadien ausführlicher behandelt.

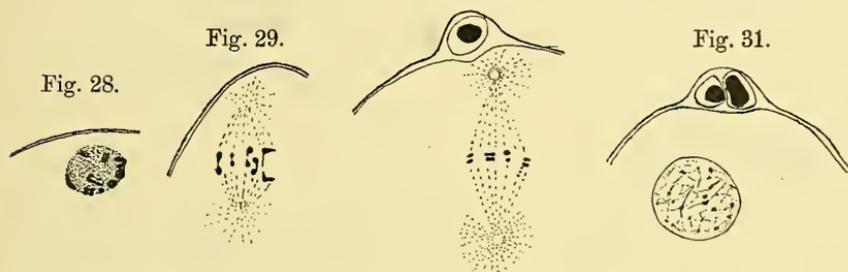
Nach Beendigung der Wachstumsperiode und nach der Auflösung der Keimbläschenmembran findet man im Centrum der Oocyte neun zusammengesetzte Chromatinelemente (Tetraden) in einem dichten, feinkörnigen Plasmahäufchen eingebettet. Dieses Plasmahäufchen wandert samt den Chromosomen an die Peripherie der Oocyte (Fig. 28). Es ist schwer zu erklären, wie Hempelmann auf diesem Stadium ein kleines, helles Kernbläschen mit vier Tetraden beobachten konnte (Fig. 56); denn schon abgesehen von den Chromatinverhältnissen, die hier ziem-

<sup>13</sup> W. B. von Baehr, Contribution à l'étude de la caryocinèse somatique, de la pseudoréduction et de la réduction (*Aphis saliceti*). La Cellule Vol. 27. 1912.

lich klar sind, hebt sich das Plasmahäufchen, in dem die Chromosomen liegen, nach allen Fixierungen und Färbungen gerade durch Dichtigkeit und Undurchsichtigkeit seiner Struktur sehr scharf von der Umgebung ab. Die Oocyte besitzt auf den früheren Stadien, noch während der Wachstumsperiode, ein helles, durchsichtiges Keimbläschen, dann liegt es aber im Centrum der Zelle und ist außerordentlich groß.

Die zwei Richtungsteilungen (Fig. 29, 30) folgen rasch nacheinander. Die achromatische Substanz (Spindeln, Sphären und Strahlungen) tritt sehr hübsch hervor. Die Chromatinelemente in den Spindeln sind viel mehr voneinander getrennt als auf den entsprechenden Stadien der Spermatogenese. Sonst bieten diese Teilungen nichts Besonderes.

Fig. 30.



Auf den Fig. 29, 30 sind nur die in einem Schnitt getroffenen Chromosomen abgebildet.

Nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers wird der Eikern sehr bald rekonstruiert (Fig. 31).

Jetzt bleibt mir zum Schluß noch übrig, über das Eindringen der Spermatozoen in die Oocyten und über das Schicksal der reifen und besamten Eier kurz zu sprechen.

Hempelmann<sup>14</sup> war der erste, der im Jahre 1906 bei *Saccocirrus* die interessante Beobachtung machte, daß die Spermatozoen auf einem direkten Verbindungsweg zwischen Receptaculum und Ovarium in das letztere einwandern und in die noch nicht erwachsenen Oocyten eindringen, um sie auf diese Weise zu besamen. In demselben Jahre, unabhängig von Hempelmann, haben van Gaver und Stephan<sup>15</sup> ebenfalls das frühzeitige Eindringen von Spermatozoen in die unreifen Oocyten von *Saccocirrus* konstatiert. Die Beobachtungen der letzt-

<sup>14</sup> F. Hempelmann, Eibildung, Eireifung und Befruchtung bei *Saccocirrus*. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.

<sup>15</sup> F. van Gaver et P. Stephan, Intervention des spermatozoides dans l'ovogénèse chez *Saccocirrus papillocereus* Bobr. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 61. 1905. — A propos de l'ovogénèse de *Saccocirrus papillocereus* Bobr. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 62. 1907.

genannten Forscher unterscheiden sich aber von denen Hempelmans dadurch, daß sie eine Polyspermie annehmen und glauben, daß während der Wachstumsperiode die Spermatozoen mehrmals in ein und dieselbe Oocyte eindringen. Von den eingedrungenen Spermien werde nur eines (wie es scheint, das letzte) zum männlichen Vorkern, alle andern würden vom Plasma assimiliert und förderten so die Ernährung der Oocyte. Hempelmann dagegen stellt fest, daß jede Oocyte nur mit einem einzigen Spermatozoon besamt wird, aus dem sich später der männliche Vorkern entwickelt, der mit dem Eikern verschmilzt.

In dieser Beziehung kann ich die Angaben Hempelmans bestätigen. Die jungen, noch sehr kleinen Oocyten (gleich nach der Auf-

Fig. 32.

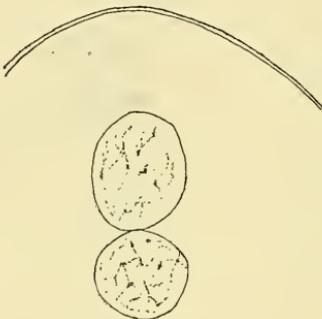
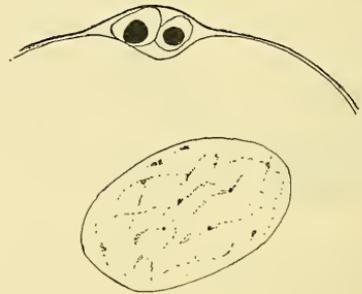
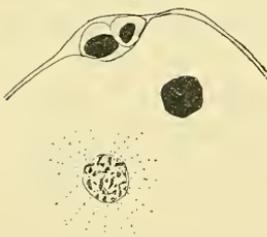


Fig. 33.



lösung der Pachytenschleifen im Keimbläschen) empfangen je ein Spermium (Fig. 27), das bis zum Ende der Wachstumsperiode im Zelleib unverändert bleibt und dann anfängt, sich zum Vorkern umzuformen.

Fig. 34.



Nach der Besamung mit einem einzigen Spermatozoon ist die Oocyte unfähig, ein andres aufzunehmen. In allen Phasen des Oocytenwachstums fand ich immer im Plasma nur einen einzigen Spermiumkopf und nie Bilder, die auf eine stattfindende Resorption der Chromatinsubstanz anderer Spermien deuten könnten.

Dagegen stimmen meine Beobachtungen nicht ganz mit den Angaben Hempelmans über die Verschmelzung der beiden Vorkerne, also über die eigentliche Befruchtung, überein. Nach seiner in der letzten Arbeit (1912) gegebenen Darstellung befinden sich die Eier meistens noch im Ovarium, wenn die beiden Vorkerne schon fertig ausgebildet sind. Gelegentlich aber trifft man Eier bereits in der Leibeshöhle, in denen die Kerne erst im Stadium der Rekonstruktion begriffen sind (seine Fig. 63). Die beiden Vorkerne der schon in die Leibeshöhle übergetretenen Eier bleiben lange Zeit hindurch in

ihrem bläschenförmigen Ruhestadium nebeneinander liegen. Nur selten wurden in der Leibeshöhle von *Saccocirrus major* reife Eier, die nur einen einzigen, sehr großen Kern, das Verschmelzungsprodukt des Ei- und des Spermakernes, enthalten, angetroffen.

Demgegenüber habe ich festgestellt, daß normalerweise die Verschmelzung der beiden Vorkerne noch während des Aufenthaltes der Eier im Ovarium erfolgt (Fig. 32, 33). Der Furchungskern ist anfangs entsprechend den zwei ziemlich großen Vorkernen, die ihn gebildet haben, recht groß. Hempelmann hat in seiner ersten Arbeit (1906), wo er in dieser Beziehung der Wirklichkeit viel näher war, ein derartiges Ei auf der Fig. 19 abgebildet. Nach dem Übergang des Eies in die Leibeshöhle nimmt der große Furchungskern sehr beträchtlich an Größe

Fig. 35.

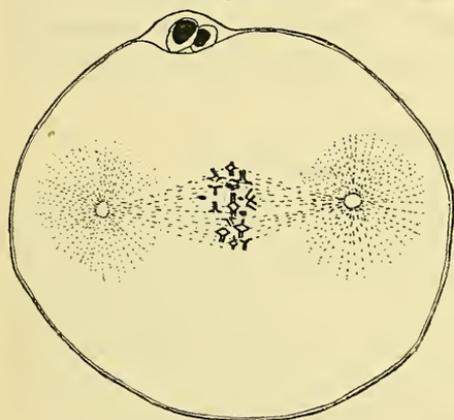
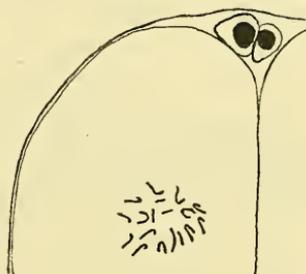


Fig. 36.



ab (Fig. 34). Alle oft in enormer Zahl die Leibeshöhle ausfüllenden Eier enthalten nur einen verhältnismäßig kleinen Kern, den Furchungskern. Die Behauptung Hempelmanns, daß die in der Leibeshöhle flottierenden Eier gewöhnlich noch zwei nicht verschmolzene Vorkerne besitzen, ist wohl dadurch zu erklären, daß er, wie seine Fig. 63 beweist, den schon klein gewordenen Furchungskern noch für einen Vorkern und einen runden homogenen Körper (irgendeinen Plasmaeinschluß) für den zweiten Vorkern gedeutet hat. Solche runde, homogene Plasmaeinschlüsse (meine Fig. 34) kommen oft in Mehrzahl vor und werden noch während des ersten Furchungsstadiums in verschiedenen Blastomeren beobachtet. Ihre Substanz hat wohl nichts mit dem Chromatin zu tun: mit Biondi-Triacid färben sich diese Gebilde dunkelviolett. Ihre Entstehung habe ich nicht verfolgt.

Wie Hempelmann richtig beobachtet hat, findet man niemals in der Leibeshöhle gefurchte Eier. Man kann sie aber leicht zur Entwick-

lung bringen, indem man das mit den befruchteten Eiern prall angefüllte Weibchen im Seewasser zerzupft. Das Seewasser stimuliert die Furchung (Fig. 35), und etwa in einer Viertelstunde findet man schon 2-Blastomerenstadien (Fig. 36).

Makowlany p. Sidra, 19. Juli 1913.

### 3. Dipterologische Studien. VII.

*Kertesxina tunesica*, eine neue Mycetophilidengattung aus Nordostafrika.

Von Dr. Günther Enderlein, Stettin.

(Mit 1 Figur.)

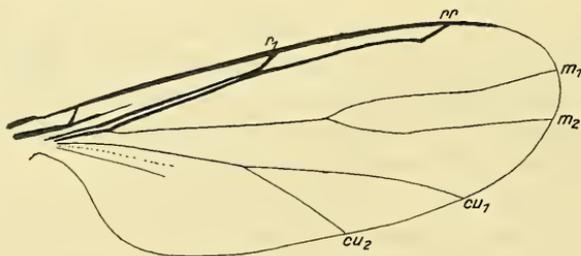
eingeg. 30. Juli 1913.

Unter einer Anzahl Dipteren aus dem Budapester Museum, die mir Herr Dr. Kertész in freundlicher Weise zur Bearbeitung anvertraute, fand sich folgende sehr extreme Mycetophiliden-Gattung, die noch unbekannt war.

#### *Kertesxina* nov. gen.

Typus: *K. tunesica* nov. spec. Tunis.

Gattung der Subfamilie Mycetophilinae. Proboscis nicht verlängert. Cubitus außerhalb der Mitte gegabelt, ebenso die Media; die beiden Gabeln vollständig. Abdomen nicht verlängert. Subcosta sehr kurz, viel kürzer als die Hälfte der Medialzelle, endet frei in der Costalzelle. Costa geht ein längeres Stück über das Ende von *rr* hinweg. Ocellen klein, in einer Linie liegend, die seitlichen etwas (etwa 2 Ocellendurchmesser) vom Augenrand abgerückt. Fühler 16gliedrig, die sieben



*Kertesxina tunesica* Enderl. ♂. Flügel. Vergr. 35:1.

ersten deutlich isoliert, die folgenden etwas aneinander gedrängt. Zelle *R* sehr schmal und lang. Radiomedianquerader ungewöhnlich lang und das proximale Ende weit basalwärts gerückt; am distalen Ende eine längere Strecke (etwa so lang wie *r<sub>1</sub>*) dicht an *r* angelegt und *rr* dicht an der Basis treffend, ohne eine Basalstrecke von *rr* abzuschneiden. *rr* lang, vor dem Ende ziemlich scharf geknickt. Cubitalgabelungspunkt

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1913/14

Band/Volume: [43](#)

Autor(en)/Author(s): Baehr (Baehr-Hoffmann) Barbara

Artikel/Article: [Über die Bildung der Sexuaizellen bei Saccocirrus major.  
10-26](#)