(Aus dem zoologischen Institut der Universität zu Freiburg i. B.)

Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris* Latr.

Mit besonderer Berücksichtigung der Frage der Reductionstheilung.

Von

Dr. O. vom Rath.

Hierzu Tafel V.

Seit längerer Zeit bin ich mit vergleichenden Untersuchungen über die Samenbildung bei Würmern, Arthropoden, Mollusken und Vertebraten bechäftigt. Ausser den allgemeinen Fragen der Zellenmorphologie und Zellenbiologie, für welche bekanntlich die Sexualzellen schon wegen ihrer Grösse besonders günstige Untersuchungsobjecte abgeben, kamen in erster Linie folgende Gesichtspunkte in Betracht: I. An welcher Stelle und in welcher Weise findet in der Samenbildung die von Weismann theoretisch geforderte Reduction des Chromatins (Reductionstheilung) statt? II. Wie vollzieht sich die Umbildung der unreifen Samenzellen (Spermatiden) zu reifen Samenfäden (Spermatozoen)? III. Welche Bedeutung hat die amitotische Kerntheilung im Hoden? Da eine Beantwortung dieser drei Tagesfragen nicht gut bei ein und demselben Objecte zu erwarten war, lag es nahe die Spermatogenese einer grösseren Zahl von Vertretern verschiedener Thiergruppen gleichzeitig in Angriff zu nehmen und zu verschiedenen Jahreszeiten zu studiren.

Für die Beantwortung der ersten Frage ist *Gryllotalpa* ein besonders geeignetes Object, da die Zahl und Grösse der Chromosomen ein genaues Zählen zulässt, und die wichtigen Vorgänge vor den beiden letzten Theilungen viel klarer und verständlicher sind als bei allen anderen von mir untersuchten Thieren. Nebenbei war es von Wichtigkeit festzustellen, ob die von Henking (Nr. 5) bei *Pyrrhocoris apterus* beschriebenen Resultate auch bei allen anderen Insecten Geltung haben, oder ob vielleicht in der Samenbildung des einen oder des anderen Insectes Verhältnisse angetroffen werden, welche sich den von O. Hertwig (Nr. 7) bei

Ascaris megalocephala eruirten Befunden anschliessen. Ich will hier aber nicht zu betonen unterlassen, dass ich bei meinen Untersuchungen vollkommen unparteiisch und objectiv vorging, um zunächst nur eine Reihe von Thatsachen festzustellen, auf die hin erst später theoretische Betrachtungen angeknüpft werden sollen.

Meine Studien über die Samenbildung von *Gryllotalpa* habe ich im Frühjahr vorigen Jahres begonnen und bis in den Herbst hinein weitergeführt. Eine vorläufige Mittheilung (Nr. 12b) der wesentlichsten Resultate ist bereits im September vorigen Jahres erschienen. Mein Material erbeutete ich reichlich in den Gärten des zoologischen Instituts, besonders unter alten Brettern, welche absichtlich auf verwesendem Laube niedergelegt worden waren.

Die Begattung und Eiablage von *Gryllotalpa* erfolgte im vorigen Jahre in der Umgebung Freiburgs i. B. in der zweiten Hälfte des Juli bis in die Mitte des August hinein. Die Männchen starben bald nach der Copulation; ich habe wenigstens nach dem 12. August kein Männchen mehr fangen können, während ich Weibchen, die ihre Eier abgelegt hatten, bis in den October hinein ziemlich zahlreich antraf. Letztere sollen einer Art von Brutpflege vorstehen und erst bei Beginn der kälteren Jahreszeit absterben.

Bei den frisch gefangenen Thieren wurden die Hoden herauspräparirt, was sehr leicht und schnell von Statten geht, und sofort conservirt. Die Hoden sind paarig und liegen rechts und links neben und über dem Darm; jeder der beiden Lappen besteht aus einer grossen Zahl von Follikeln, die etwa die Gestalt einer Rübe oder Birne haben und jeweils von einer derben doppelt contourirten Membran mit eingelagerten platten Kernen umhüllt sind. Der verjüngte Abschnitt eines jeden Follikels setzt sich in einen feinen Ausführungsgang fort, der dem Stiele der Birne zu vergleichen ist. Eine grössere Zahl solcher Ausführungsgänge vereinigt sich zu einem gemeinsamen Sammelgang. Die am weitesten in der Entwicklung vorangeschrittenen Samenelemente liegen jedesmal in der Nähe des Ausführungsganges, während die jüngsten Zellen dementsprechend an dem blinden verbreiterten Theile der Follikel angetroffen werden. Bei dieser Anordnung findet man in jedem Follikel stets mehrere Entwicklungsphasen der Samenzellen nebeneinander,

so dass über die Aufeinanderfolge der Stadien kein Zweifel obwalten kann. Nur bei den Hoden ganz junger Männchen, bei welchen die Theilungen der Ursamenzellen zur Anschauung kommen, kann aus der Lage allein auf die Reihenfolge der Stadien nicht mit Sicherheit geschlossen werden, da verschiedene Zellgruppen in verschiedenen Theilungsphasen nebeneinander liegen.

Bevor ich nun zu einer Beschreibung meiner Befunde übergehe, will ich noch einige Worte über die Conservirungs- und Färbungsmethode vorausschicken und die später zu verwendenden Termini feststellen. Nach dem empirischen Theil soll eine Besprechung der Literatur und ein Vergleich meiner eigenen Resultate mit denen der früheren Autoren folgen.

Conservirungs- und Färbungsmethode.

Von Conservirungsflüssigkeiten leisteten mir besonders gute Dienste die Flemming'sche Chromessigsmiumsäure, die Hermann'sche Flüssigkeit (mit Holzessigreduction), sowie ein von mir zusammengestelltes Gemisch von Pikrinessigsmiumsäure (Nr. 12a). Weniger gute Bilder erhielt ich durch die vielfach (und zunal für die Ovogenese) beliebte Behandlung mit erwärmtem Sublimatacohol. Bei letzterer Methode kommen meist die Centrosomen weniger gut zur Anschauung und ist auch die Spaltung des Chromatinfadens im Knäuelstadium weniger sicher zu erkennen als bei den anderen angeführten Methoden; dagegen erwies sich heisser Sublimatacohol zur Conservirung ganzer, kleinerer Thiere, z. B. von Copepoden als sehr geeignet, da die so behandelten Thiere sofort absterben und dann die zu untersuchenden Organe in einer anderen Conservirungsflüssigkeit weiter gehärtet werden können. Vielfach wurde auch der dem lebenden Thiere entnommene Hoden auf dem Objectträger zerzupft und sofort untersucht; sehr schöne Bilder des frischen Hodens erhielt ich bei einer nur wenige Secunden währenden Färbung kleiner Stückchen mit wässriger Methylenblaulösung. Bei den conservirten Hoden kam zumeist die Schnittmethode nach Paraffineinbettung in Anwendung; nebenbei wurden aber auch von gefärbten Hoden Zupfpräparate in Cedernholzöl hergestellt, die von besonderer Wichtigkeit sind, zumal wenn es sich z. B. darum handelt festzustellen, wann im Knäuelstadium der bereits längsgespaltene Chromatinfaden durch Quertheilung in mehrere Segmente zergliedert wird. Die stets in

absolutem Alcohol nachgehärteten Hodenstücke wurden mit den üblichen Tinktionsmitteln in toto durchgefärbt und einige Serien auf dem Objectträger mit Hämatoxylin, Boraxcarmin oder Anilinfarben nachgefärbt. Die besten Resultate erhielt ich bei allen untersuchten Objecten durch ein 24stündiges Färben mit Alauncochenille im Paraffinofen bei 55° Celsius. In letzter Zeit kam auch die Färbung mit Safranin-Gentiana-Orange nach entsprechender Vorbehandlung genau nach den Flemming'schen Angaben in Anwendung. Dass stets mehrere Conservirungs- und Färbungsmethoden nebeneinander versucht wurden, braucht kaum erwähnt zu werden.

Terminologie.

Bezeichnung der verschiedenen Entwicklungsstadien der Samenzellen. Da die von La Valette St. George (Nr. 14) eingeführten Ausdrücke Spermatogonien, Spermatocyten, Spermatiden, Spermatosomen zwar von den meisten Autoren angenommen wurden, aber keineswegs immer in demselben Sinne Verwendung gefunden haben, will ich zur Vermeidung von Missverständnissen die von mir zu gebrauchenden Bezeichnungen zuvor feststellen. Ich unterscheide in der Samenbildung von *Gryllotalpa* 4 Perioden. Erstens die Keimzellen- oder Vermehrungsperiode; zweitens die Wachstums- oder Ruheperiode; drittens die Reifungsperiode (das ist die Periode der zwei letzten Theilungen) und viertens die Umwandlungsperiode. Die Zellen der ersten Periode nenne ich Ursamenzellen=Spermatogonien; die Zellen der zweiten Periode bezeichne ich mit Hertwig (Nr. 7, S. 8) als Samenmutterzellen. (Diese entsprechen etwa den Spermatocyten La Valette's). Die sich in der dritten Periode zweimal hintereinander theilenden Zellen sind Samentochterzellen. Es entstehen so aus jeder Samenmutterzelle 4 Samenenkelzellen (Spermatiden La Valette's), die sich in der vierten Periode ohne weitere Theilung direct in Samenfäden (Spermatosomen oder Spermatozoen) umwandeln.

Ueber einen Ersatz der Bezeichnungen Chromosom und Ahnenplasmen durch Idant und Ide. Bekanntlich werden die Chromatinkörper, welche sich bei der Caryomitose in der Aequatorialplatte der Spindel aufstellen, als Kernschleifen, Kernstäbchen, Chromosomen, Chromatophoren etc. benannt. Eine einheitliche Bezeichnung entspricht zwar einem dringenden Be-

dürfnisse, ist aber schwer zu geben. Weismann hat in seiner *Amphimixis* (Nr. 15) für diese wechselnden und willkürlichen Bezeichnungen den Ausdruck *Idant* und für die den *Idanten* zusammensetzenden *Ahnenplasmen* die Bezeichnung *Ide* eingeführt. „Die Ausdrücke *Id* und *Idant* sollen an Nägeli's *Idioplasma* erinnern, deren Theile sie sind.“ Ich werde zur Verhütung jeglichen Missverständnisses bei der Darstellung meiner eigenen Befunde einstweilen den Ausdruck *Chromosom* beibehalten.

Was versteht man unter *Reductionstheilung*? Die meisten Autoren, welche den Gedanken der *Reductionstheilung* angenommen haben, denken bei diesem Vorgang einfach an eine *Massenreduction* des *Chromatins*, die mit einer Herabsetzung der für die betreffende Thierart typischen Zahl der *Chromosomen* (*Idanten*) auf die Hälfte verbunden ist. Eine solche Auffassung entspricht aber nicht genau einer *Reductionstheilung* im Sinne Weismann's. Im Gegensatz zur *Aequationstheilung*, bei welcher sämtliche *Ahnenplasmen* (*Ide*) gleichmässig auf die Tochterkerne vertheilt werden, wird bei der *Reductionstheilung* nach Weismann die Zahl der *Ahnenplasmen* (*Ide*) halbiert und dem einen Tochterkerne werden diese, dem anderen jene *Ahnenplasmen* (*Ide*) zugeführt. „Unter *Reductionstheilung* verstehe ich, sagt Weismann in seinem letzten Werke (Nr. 15), eine jede *Kerntheilung*, durch welche die Zahl der *Ide*, welche im ruhenden Kern vorhanden war, für die Tochterkerne auf die Hälfte herabgesetzt wird; unter *Aequationstheilung* eine solche, durch welche jedem Tochterkern die volle *Id* Ziffer des ruhenden Kerns der Mutterzelle zugeführt wird. Im letzteren Fall wird zugleich jeder Tochterkern dieselben *Ide* erhalten, im ersteren würde dies nur in dem Falle eintreten müssen, wenn der Mutterkern lauter identische *Ide* enthielt.“

A. Empirischer Theil.

I. Die Periode der Theilungen der Ursamenzellen (*Spermatogonien*).

Die ersten jungen *Gryllotalpa*-Männchen erbeutete ich anfangs Mai und ich fand in den Hoden derselben eine überaus rege Theilung der Ursamenzellen vor. Die Hoden waren zu dieser Jahreszeit noch sehr klein und es hatten die einzelnen Follikel bei weitem nicht die Hälfte ihrer späteren Grösse

erreicht. In jedem Follikel sah ich mehrere Generationen von Ursamenzellen gleichzeitig in den verschiedenen Phasen der Caryomitose, die bei sämmtlichen Generationen in gleicher Weise zu verlaufen schien und keine Abweichung von dem gewohnten Schema der Mitose der Somazellen erkennen liess. In den Fig. 1—9 habe ich die verschiedenen Theilungsstadien der Reihe nach darzustellen versucht; die Abbildungen selbst bedürfen kaum einer weiteren Erklärung. Fig. 1 stellt eine Ursamenzelle im Ruhestadium dar; der bläschenförmige Kern lässt eine deutliche Membran erkennen und das gesammte Chromatin ist in demselben in Form eines feinmaschigen Netzwerkes vertheilt; meist fallen zwei intensiv tingirte Nucleolen auf, die bei den Vorbereitungen der Theilungen sehr lange persistiren und sich erst im letzten Knäuelstadium allmählich der Beobachtung entziehen. Der Beginn einer Theilung wird dadurch kenntlich, dass zuerst das feine Maschenwerk grober wird (Fig. 2.), und sich dann das Chromatin von der Kernmembran zurückzieht und nach einer Seite hin in Form eines unregelmässig gestalteten Klumpens zusammenballt Fig. 3. (Man vergleiche die ähnlichen Vorgänge, welche Hermann (Nr. 6) beim Salamander beschrieben hat.) Der Klumpen besteht aus fein gekörnelten Chromatinfäden und einzelne derselben treten aus dem Klumpen hervor und durchsetzen hier und dort den scheinbar leeren Kernraum.

Das gesammte Chromatin ordnet sich jetzt in Form eines einzelnen dünnen, vielfach verschlungenen Fadens an, der selbst aus Linin besteht und an welchem die kleinen Chromatinkügelchen perlschnurartig aneinander gereiht sind (Knäuelstadium). Dieser Faden, welcher den gesammten Kern in vielen Windungen und Krümmungen durchsetzt, wird allmählich dicker, indem die Chromatinkügelchen (Mikrochromatosomen) offenbar durch die Contractionen des Linins mehr und mehr mit einander verkleben, wodurch der Faden ein höckriges Aussehen gewinnt (Fig. 4). Bei gut conservirten Präparaten kann man um diese Zeit bei Anwendung starker Vergrösserungen deutlich eine bereits vollzogene Längsspaltung des Fadens erkennen; die so entstandenen Schwesterfäden trennen sich aber nicht von einander, vielmehr sind dieselben an vielen Stellen noch miteinander verklebt (Fig. 4a u. 4b). Der Doppelfaden zerfällt nun seinerseits durch Quertheilungen in 12 gleich grosse Segmente, bei denen gleichfalls die Schwesterfäden miteinander vereinigt bleiben. Für dieses Stadium sind

Zupfpräparate von grosser Wichtigkeit, da man an diesen die Zahl 12 mit Sicherheit feststellen kann, während auf Schnitten manchmal durch Anschneiden der Segmente eine grössere Zahl zur Anschauung kommt. In Figur 4a habe ich eine Abbildung eines Kernes mit quergetheiltem Faden nach einem Schnitt und in Figur 4 b nach einem Zupfpräparat gegeben. Die einzelnen Segmente verkürzen sich jetzt mehr und mehr und stellen sich schliesslich als 12 runde Chromosomen in der Aequatorialebene auf. Ich habe mich vergeblich bemüht an einem solchen Chromosom eine Andeutung davon zu erkennen, dass es eigentlich aus zwei Hälften besteht, die dann auf der Höhe des Aequators endgültig von einander getrennt werden. Durch die schon im Knäuelstadium durch Verdoppelung des Chromatinfadens vorbereitete und jetzt zum Vollzug kommende Längsspaltung werden nun die 12 Chromosomen getheilt und nach jedem Pol der Spindel wieder 12 Chromosomen (aber von der halben Grösse) angezogen. Bei Conservirung mit Pikrinessigsaure sind an der Spindel bei der Seitenansicht die Centrosomen und eine Strahlung um dieselben deutlich zu erkennen (Fig. 5). Da die Spindelfiguren vom Pol aus gesehen und auch von der Seite aus betrachtet (Fig. 5 u. 6) sehr häufig sind, gelang es mir nicht selten, die Zahl 12 für die Chromosomen aller Generationen der Ursamenzellen als typisch festzustellen, von welchen bei der Seitenansicht der Spindel meist fünf bis sieben zu erkennen sind (vergl. Fig. 5). Werfen wir nun noch einen Blick auf die Fig. 4 a u. 4b zurück, so erkennen wir bereits früh im Knäuelstadium zwei auseinanderweichende winzige Centrosomen; ich muss hier aber bemerken, dass ich letztere nur bei Anwendung bestimmter Conservirungs- und Färbungsmethoden in ganz seltenen Fällen nach längerem Suchen mit den stärksten Vergrösserungen auffinden konnte, ich möchte daher über ihr erstes Auftreten nichts Sicheres behaupten; in ruhenden Zellen mit bläschenförmigen Kernen habe ich bei *Grylotalpa* nie eine Spur eines Centrosomas oder einer Attractionssphäre erkennen können. Wenn nun auch, wie ich vorhin betonte, die Caryomitose sämtlicher Generationen der Ursamenzellen in gleicher Weise zu verlaufen scheint, so fallen doch Bilder auf (Fig. 8c), bei welchen von den 12 Chromosomen stets zwei und zwei einander genähert sind, ohne aber durch eine chromatische Brücke verbunden zu

sein. Wie diese paarweise Gruppierung zu Stande kommt, war mir nicht möglich zu eruiren.

II. Die Periode der Ruhe und des Wachsthum's der Samenmutterzellen.

Nachdem die Ursamenzellen sich während der ersten Periode beständig durch mitotische Theilungen vermehrt haben, wodurch die Zellen selbst an Grösse etwas eingebüsst, die Follikel aber und Hodenlappen wesentlich zugenommen haben, tritt plötzlich eine allgemeine Periode der Ruhe ein, während welcher die Zellen eine Zunahme des Zellplasma erfahren; ich bezeichne dieselben jetzt als Samenmutterzellen. Eine Dotterbildung, wie sie von Hertwig (Nr. 5) bei *Ascaris meg.* und von Henking (Nr. 5) bei *Pyrrhocoris apt.* während dieser Periode beschrieben wurde, ist mir bei *Gryllotalpa* nicht zur Anschauung gekommen. Die ruhenden Samenmutterzellen zeigen in dieser Zeit eine regelmässige rosettenförmige Gruppierung, indem jeweils eine grössere Zahl solcher Zellen mit ihren Spitzen um ein gemeinschaftliches Centrum angeordnet ist (Fig. 9). Eine derartige Gruppierung ist bei der Spermatogenese der Insecten häufig anzutreffen; sehr typisch ist sie bei den Samenmutterzellen der Drohnen. Der Habitus der Samenmutterzellen von *Gryllotalpa* ist von dem der ruhenden Ursamenzellen nicht wesentlich verschieden. (Vergl. Fig. 1 und Fig. 9.) Der bläschenförmige Kern der Samenmutterzellen ist auffallend blass und das Chromatin ist in einem noch feineren Maschenwerk durch den Kern vertheilt als bei den Ursamenzellen. Das Zellplasma erscheint feinkörnig, lässt aber bei Anwendung starker Vergrösserungen ein vielfach verschlungenes Gerüstwerk feiner Fasern deutlich erkennen. Mit auffallender Regelmässigkeit färben sich die Zellspitzen viel dunkler wie der übrige Zellleib und man kann häufig in diesen dunklen Partien eine Andeutung einer strahligen Anordnung erkennen; doch gelang es mir bei keiner Methode dort ein Centrosoma zur Anschauung zu bringen. Das Ruhestadium der Samenmutterzellen beobachtete ich in der zweiten Hälfte Mai, es scheint aber nicht lange zu dauern, da ich durchgängig bereits anfangs Juni die Vorbereitungen der beiden letzten Theilungen antraf. Eine längere Ruheperiode dürfte bei den Samenmutterzellen von *Gryllotalpa* überflüssig sein, da die Vermehrung des Zellplasma eine relativ geringe ist.

III. Die Periode der Reifung und der beiden letzten Theilungen.

Die Vorbereitungen zu einer neuen Theilung werden dadurch kenntlich, dass plötzlich und fast gleichzeitig sämtliche ruhenden Zellerne im gesammten Hoden in das Knäuelstadium eintreten, während nur einige wenige Zellen am blinden Ende der Follikel im Ruhezustand verharren und welche aus Analogie als Regenerationszellen gedeutet werden können. Die verschiedenen Prophasen der Theilung habe ich in den Fig. 10—15 dargestellt. Bereits im Stadium des feinen Knäuels Fig. 12 konnte ich bei Pikrinessigossmiumsäure-Behandlung die Längsspaltung des Fadens erkennen, es fehlte aber, wie ich auf Zupfpräparaten feststellen konnte, jede Andeutung der bald nachher erfolgenden Quertheilungen, die im Stadium des groben Knäuels (Fig. 13) unverkennbar vollzogen sind. Ein Nucleolus ist bis in dies Stadium (Fig. 11) deutlich wahrnehmbar geblieben, während ein zweiter (Fig. 12) völlig unsichtbar geworden ist. Soviel steht fest, dass die Nucleoli an dem Aufbau des chromatischen Fadens keinen directen Antheil nehmen. Wie bei den Theilungen der Ursamenzellen habe ich zwei winzige auseinanderweichende Centrosomen in seltenen Fällen bereits zur Zeit des feinen Knäuels erkennen können (Fig. 12). Auch bei den Theilungen der Tochterzellen möchte ich mich bei der Kleinheit des Objectes in Betreff des ersten Auftretens der Centrosomen sowie über die Bildung der Spindel jeglichen Urtheils enthalten und nur erwähnen, dass mir hin und wieder Bilder zur Anschauung kamen, die für eine Entstehung der Spindel innerhalb des Zellplasma zu sprechen schienen (Fig. 12) und eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den diesbezüglichen Abbildungen Hermann's (N. 6) beim Salamander verriethen. Während aber früher bei den Ursamenzellen durch Quertheilungen des Doppelfadens stets 12 Segmente hervorgingen (Fig. 13b), wird der Doppelfaden jetzt nur an 6 Stellen der Quere nach durchgeschnürt; es kann folglich jeder der jetzt entstandenen Abschnitte zwei Segmenten homolog gesetzt werden. Die Fadenabschnitte verkürzen sich und die Schwesterfäden jedes Doppelsegmentes verlöthen an ihren freien Enden miteinander (Fig. 13d) und so entstehen im Kerne 6 Chromatinringe, von denen jeder 4 Fadenstücken oder 4 Chromosomen homolog ist.

Diese 6 Ringe jedes Kernes liegen der Kernperipherie dicht an, so dass man nur durch Heben und Senken des Tubus die Sechszahl feststellen kann, meist verdecken ein oberer und ein unterer Ring einander, so dass scheinbar nur 5 Ringe vorhanden sind. Dies Stadium (Fig. 13d), welches, wie wir nachher noch sehen werden von grosser Wichtigkeit ist, hat nur kurze Dauer und kommt relativ selten zur Anschauung. Viel häufiger sieht man das nächstfolgende Stadium, in welchem sich aus jedem Ring 4 sternchenförmige, durch Linin mit einander verbundene Chromosomen herausdifferencirt haben (Fig. 14 u. 15). Wir sehen so 6 Gruppen von je 4 Chromosomen oder 24 Einzelchromosomen. Es sind aber nun nicht nur je vier Chromosomen miteinander durch Linin verbunden, vielmehr sieht man auch feine Lininfäden von gekörneltem Aussehen zwischen den Chromosomen verschiedener Gruppen verlaufen, so dass sämtliche 24 Chromosomen in einem gewissen Zusammenhang stehen, und späterhin durch die Contractionen des Linins von der Kernperipherie in das Kerninnere zusammengezogen werden. Da nun die 4 Chromosomen jeder Gruppe keineswegs in einer Ebene liegen, so sind von einigen Gruppen oft nur zwei Chromosomen sichtbar, da die zwei anderen durch sie verdeckt sind (Fig. 15). Sowohl für das Ringstadium als für dieses Gruppenstadium sind Zupfpräparate von grossem Werthe. In Fig. 14 habe ich das Gruppenstadium etwas schematisirt nach einem Zupfpräparat und in Fig. 15 nach einem dickeren Schnitt in natürlichen Lageverhältnissen abgebildet. Mit grösster Aufmerksamkeit habe ich die Verbindungsfäden zwischen je 4 Chromosomen studirt, aber niemals eine Spur von chromatischer Substanz wahrgenommen, so dass die 4 Chromosomen jeder Gruppe als Einzelchromosomen und nicht die Gruppen selbst als Einheiten aufgefasst werden müssen. Welche Bedeutung diese Frage hat, werden wir weiter unten noch besprechen.

Die Zahl der Chromosomen ist folglich vor der ersten Theilung der Reifeperiode, aber nach der Ruheperiode (Periode II) von 12 auf 24 verdoppelt. Eine nähere Betrachtung einer solchen Gruppe (Fig. 14 u. 15) zeigt, dass die 4 Chromosomen in Form eines Vierecks (an den Ecken eines Quadrates) angeordnet sind; wie wir gleich noch näher ausführen werden, wird bei der ersten Theilung das Viereck durch eine dem einen Paar der Seitenwände parallele Theilungslinie getheilt und bei der zweiten Theilung

ist die Theilungslinie senkrecht auf der ersten, geht also dem anderen Paar der Wände des ursprünglichen Vierecks parallel. Durch die beiden Theilungen entstehen so aus jeder der 6 Gruppen von 4 Chromosomen 4 Spermatozoen, deren jedes 6 Chromosomen und zwar je 1 Chromosom aus jeder Gruppe erhält.

Der Verlauf der beiden Theilungen ist folgender: Anstatt, dass sich die 24 Chromosomen sämmtlich in der Aequatorialebene der Spindel aufstellen, ordnen sich die 24 Chromosomen (die jetzt völlig rund erscheinen) in 2 parallelen Kränzen von je 12 Chromosomen an, sie stellen sich „zweireihig“ auf (Fig. 16 u. 19) und es wandern jetzt nach jedem Pol 12 ungetheilte Chromosomen, somit erhält jede Tochterzelle 12 Chromosomen, von denen auch wieder zwei und zwei einander genähert sind, ohne aber durch Chromatin miteinander verbunden zu sein (Fig. 17). Es stellen sich also bei der Spindelbildung jeweils die im Viereck angeordneten Chromosomen so in der Aequatorialebene auf, dass diese durch die Hälfte des Vierecks geht und dasselbe einer Seite parallel in zwei Hälften theilt. Hiermit ist die erste Reductionstheilung vollzogen und die typische Zahl 12 (die auf 24 verdoppelt war) wieder hergestellt. Bei der gleich auf die erste Theilung mit Ueberspringen des bläschenförmigen Ruhezustandes des Kernes erfolgenden zweiten Theilung (Fig. 22—25), die wie gewöhnlich senkrecht auf die erste stattfindet, werden auch jeweils die 2 zu einander gehörenden Chromosomen (Paarlinge) getrennt und jede der vier Einzelzellen (Fig. 25), hat jetzt 6 Chromosomen womit die zweite Reductionstheilung vollzogen ist.

Bei diesen Vorgängen ist vor allem dies festzustellen, dass beim Beginn der vorletzten Theilung die Zahl der Chromosomen das Doppelte der typischen Zahl beträgt, dass dann bei der vorletzten Theilung die verdoppelte Zahl auf die gewöhnliche Zahl reducirt und bei der letzten Theilung die gewöhnliche Zahl auf die Hälfte herabgesetzt wird.

Betrachten wir nun einmal die beiden letzten Theilungen (Reductionstheilungen) vom rein histologischen Standpunkte aus, so fallen sofort mehrere erhebliche Abweichungen von dem gewohnten Schema der Caryomitose auf, wie sie sonst im Thierreich nur noch bei der Bildung der Richtungskörper beschrieben sind.

Erstens: Zwischen den beiden sofort aufeinander erfolgenden Theilungen gehn die beiden Tochterzellen nicht wie gewöhnlich ein Ruhestadium ein, womit zusammenhängt, dass die zweite Theilung ohne die gewohnten Vorbereitungen (Knäuelbildung und Fadenspaltung stattfindet; zweitens ist zu beachten, dass bei beiden Theilungen auf der Höhe des Aequators keine Durchschnürung der einzelnen Chromosomen stattfindet, vielmehr werden zweimal hintereinander die nur durch Linien miteinander verbundenen Chromosomen (Paarlinge) definitiv von einander getrennt. Bei der Beurtheilung dieser eigenthümlichen Kerntheilungen wird man zunächst daran denken, dass die Theilungen der Chromosomen, welche sonst in der Aequatorialebene stattfinden (aber stets durch die Längsspaltung des Chromatinfadens im Knäuelstadium vorbereitet sind), bereits vorzeitig stattgefunden haben; es kann folglich die eine der beiden Trennungen der Chromosomen auf diese vorzeitige Spaltung des Chromatinfadens zurückgeführt werden, ob dies nun aber die erste oder die zweite Theilung ist, kann nach den Präparaten nicht mit Sicherheit entschieden werden, ich möchte eher an die zweite Theilung denken.

Ich will hier aber nicht zu erwähnen unterlassen, dass bei manchen Thieren und zumal bei den Copepoden die Vorbereitungen zu den beiden letzten Theilungen in der Ovogenese und Spermatogenese derselben Thiere wesentlich von einander verschieden sind. Besonders deutlich sah ich bei den marinen Copepoden *Eucheta* und *Calanus*, dass die Spaltung des Chromatinfadens und Verdoppelung der Zahl der Chromosomen vor der ersten Theilung in der Ovogenese weit früher schon in der Periode II, in welcher die Vergrößerung und Dotterbildung der Eimutterzellen stattfindet deutlich wahrnehmbar sind, während dieselben Vorgänge in der Spermatogenese derselben Thiere erst in Periode III (Reifungsperiode) stattfinden, so dass in der Eibildung die Verdoppelung des Fadens noch weiter vorverlegt ist, als in der Samenbildung. Dieser frühzeitige Verdoppelungsprocess in der Ovogenese hängt aber unzweifelhaft damit zusammen, dass die Periode des Wachstums der Eimutterzellen wegen der erheblichen Grössenzunahme und Dotterbildung der unreifen Eier wesentlich länger andauert als die entsprechende Wachstumsperiode (Periode II) in der Spermatogenese. Ich möchte daher auch keineswegs den Verdoppelungsprocess in der Ei- und Samenbildung als eine von den beiden

letzten Theilungen unabhängigen Vorgang hinstellen. Auch die Art und Weise der Vorbereitungsvorgänge vor den beiden letzten Theilungen sind bei vielen Copepoden in der Ei- und Samenbildung desselben Thieres wesentlich von einander verschieden. In der Orogenese konnte ich stets und besonders schön bei den marinen Formen *Eucheta* und *Calanus* eine typische Ring-Kranzbildung beobachten, ohne dass mir ähnliche Bilder in der Samenbildung derselben Thiere zur Anschauung gekommen wären.

IV. Die Periode der Umwandlung.

Für die Beantwortung der Frage, in welcher Weise sich die unreifen Samenzellen (Spermatiden) in Samenfäden (Spermatosomen, Spermatozoen) umwandeln, und aus welchen Theilen der Samenzelle der Samenfaden, der seine Zellennatur meist gänzlich eingebüsst hat, zusammengesetzt ist, gibt *Gryllotalpa* kein günstiges und entscheidendes Object ab. In den Figuren 25—28 habe ich alles wiederzugeben versucht, was ich bei Anwendung der stärksten Vergrösserungen (bis zu 2000) mit Sicherheit erkennen konnte. Wie ich bereits oben erwähnte, gehen aus den beiden letzten Theilungen jeweils 4 Einzelzellen (Fig. 25) hervor, von denen jede 6 Chromosomen und zwar stets eins aus jeder Gruppe erhält. In Figur 26 habe ich eine unreife Samenzelle abgebildet und fällt auf den ersten Blick eine grosse Aehnlichkeit mit einem den beiden letzten Theilungen vorausgehenden Stadium (Fig. 14 und 15) auf; wie dort 6 Gruppen von je 4 Chromosomen vorlagen, so sind jetzt in derselben Anordnung 6 einzelne Chromosomen vorhanden, welche auch wieder Sternechenform besitzen und durch Lininfäden verbunden sind. Neben dem Kern befindet sich im Zellplasma ein ovaler Körper, der je nach der Conservierungsmethode einen verschiedenen Habitus zeigt und dem entsprechend bald homogen bald knäuelförmig zu sein scheint. Da ich über die Entstehung dieses Körpers keine weiteren Angaben machen kann, will ich denselben zunächst als Nebenkern bezeichnen (S. 122; man vergleiche die Erörterung bei Henking Nr. 5 pag. 731 u. 725—726). In dem nächsten Stadium (Fig. 27) sehen wir ein Spermatid, welches aus einem rundlichen Kopf und langen Schwanz besteht. An dem Kopf bemerken wir einen kleinen Aufsatz, der offenbar aus dem Nebenkern hervorgegangen ist, während der Kopf dem Zellkern

entspricht und noch deutlich die 6 Chromosomen erkennen lässt; der Schwanz ist, wie die Färbung meiner Präparate beweist, aus dem Zellplasma entstanden und hat folglich die gesamte Zelle an dem Aufbau dieses Spermatiden theilgenommen. Der reife Samenfaden (Fig. 28) zeigt einen spindelförmigen länglichen Kopf und langen Schwanz.

Ueber amitotische Theilungen im Hoden von *Gryllotalpa*.

Für eine Entscheidung der Frage, welche Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden zukommt, ist *Gryllotalpa* schon deshalb ungeeignet, da die Männchen nach einmaliger Spermaproduction zu Grunde gehen und die wichtige Specialfrage von der Neubildung von Samenzellen hierdurch von selbst in Wegfall kommt. Ich erinnere aber daran, dass (wie schon oben erwähnt wurde) während der Reife- und Umwandlungsperiode am blinden Ende jedes Follikels einige ruhende Zellen mit Regelmässigkeit zu finden sind, die offenbar einen Regenerationsherd bilden (pag. 110). Wenn nun auch bei *Gryllotalpa* eine Samenneubildung nicht erfolgt, so gibt uns das Vorhandensein dieser Zellen doch einen Fingerzeig dafür, an welcher Stelle wir bei andern Insecten, die mehrmale Sperma produciren, den Regenerationsherd zu suchen haben. Bilder amitotischer Kerntheilungen sind übrigens bei *Gryllotalpa* wie bei den übrigen Insecten mit grosser Regelmässigkeit anzutreffen, und zumal während der Reife- und Umwandlungsperiode recht typisch und häufig wahrnehmbar. Einige solcher Kerne habe ich in Figur 29 u. 30 abgebildet; es gelang mir mehrfach in unmittelbarer Nähe der Kerne 2 winzige Centrosomen zu erkennen (Fig. 29) und ebenso constatirte ich in seltenen Fällen bei eingeschnürten Kernen (Fig. 30) eine deutliche Strahlung um die beiden Centrosomen, die offenbar als Attractionssphäre bezeichnet werden muss. Eine Verwechslung dieser Zellkerne (die nur von einem unregelmässigen Plasmahofe umgeben sind und keine Zellmembran erkennen lassen) mit Kernen von Sexualzellen ist bei *Gryllotalpa* schon durch den eigenthümlichen Habitus und die relative Grösse der ersteren Kerne so gut wie ausgeschlossen. Die in Rede stehenden Zellen haben mit der Samenbildung selbst absolut nichts zu schaffen und entsprechen den

Zellen, welche ich in einer früheren Publication (Nr. 12a) als Rand- oder Stützzellen bezeichnete. Ich erinnere hier daran, dass ich in derselben Publication bereits die Frage von der Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden eingehend discutirt habe; in nächster Zeit gedenke ich noch einmal auf Grund meiner vergleichenden Untersuchungen auf denselben Gegenstand zurückzukommen und auch die amitotischen Kerntheilungen der „Spermatogonien“ der Amphibien¹⁾ zu besprechen, die scheinbar eine Ausnahme von der von mir früher aufgestellten Regel bilden.

1) Nachdem schon von La Valette St. George (Nr. 14), Nussbaum (Nr. 9), Flemming (Nr. 4), Hermann (Nr. 6) u. a. im Hoden von Amphibien und zumal bei *Salamandra mac.* neben vollkommen normalen und runden Spermatogonien auf eigenthümlich gelappte oder zerklüftete sogenannte polymorphe Kerne in Zellen aufmerksam gemacht worden ist, die offenbar den Spermatogonien gleichwerthig sind (trauben- oder maulbeerförmige Kerntheilung), hat in letzter Zeit Meves (Nr. 10) ausser diesen Bildern noch hantelförmige Kerndurchschnürungen und „Lochkerne“ bei Spermatogonien des Salamanderhodens in einer vorläufigen Mittheilung beschrieben, ohne aber eine definitive Ansicht darüber auszusprechen, ob aus den Producten dieser amitotischen Theilungen neue Sexualzellen hervorgehen. Ehe ich dieser Frage gegenüber eine entscheidende Stellung einnehmen kann, muss die definitive Arbeit von Meves abgewartet werden. Ich möchte einstweilen nur soviel sagen, dass ich auf Grund meiner Untersuchungen bei *Triton cristatus*, *alpestris* und *palmatum*, sowie bei *Rana esculenta* und *Rana fusca*, die ich nebeneinander zu allen Jahreszeiten untersucht habe, behaupten muss, dass von solchen durch amitotische Theilung entstandenen Kernen niemals eine Neubildung von Samenzellen ausgeht. In Uebereinstimmung mit Flemming und Meves habe ich in der betreffenden Region des Hodens der Tritonen und Frösche, die offenbar ein Regenerationsfeld darstellt, viele Spermatogonien in mitotischer Theilung angetroffen, und nur von diesen aus geht die Neubildung der Follikel von Statten. Die durch amitotische Theilungen der Spermatogonien entstandenen Kernfragmente gehen langsam zu Grunde; manche von ihnen dürften vielleicht bei der Follikelbildung noch als Rand-Stützzellen Verwendung finden. Die Annahme einer Umwandlung von solchen Kernfragmenten in Sexualzellen ist nach meinen Befunden eine völlig unbewiesene und überflüssige Hypothese. Ich erinnere hier daran, dass von H. E. Ziegler (Nr. 16 und 17) und von mir (Nr. 12a und 17) der Nachweis geliefert wurde, dass in den Organen, in welchen mitotische und amitotische Kerntheilungen nebeneinander vorkommen, die eigentliche Regeneration nur auf mitotischem Wege zu Stande kommt.

Bestätigung der bei *Gryllotalpa* gefundenen
Resultate über die Reductionsfrage bei andern
Insecten, Crustaceen und Mollusken.

Ausser bei *Gryllotalpa* gelang mir das Zählen der Chromosomen bei einem andern Insect, unserm grossen Wasserkäfer, *Hydrophilus piceus*. Bei den Theilungen der Ursamenzellen fand ich regelmässig 16 Chromosomen. Vor der ersten Reductionstheilung ist die Zahl der Chromosomen auf 32 verdoppelt, die sich in der Nähe des Aequators in 2 parallelen Kränzen von je 16 anordnen. Jede Tochterzelle erhält 16 ungetheilte Chromosomen und bei der zweiten Theilung, die wieder mit Ueberspringen des bläschenförmigen Ruhezustandes des Kerns zu Stande kommt, wird die Chromosomenzahl auf 8 herabgesetzt. Die Prophasen der ersten Theilung sind von denen bei *Gryllotalpa* beschriebenen einigermaassen verschieden; eine Ringbildung konnte ich nicht erkennen, die Bilder, die am häufigsten zur Anschauung kamen, erinnerten sehr an die von Hertwig bei *Ascaris* beschriebenen Ophiuren ähnlichen Figuren. Ein Zählen der Arme dieser Ophiuren war bei der Kleinheit des Objectes und der grossen Zahl der Arme nicht möglich.

Bei *Dytiscus marginalis* liess die geringe Grösse der Chromosomen ein sicheres Zählen nicht zu, immerhin konnte ich vor der ersten Reductionstheilung eine Längsspaltung des Chromatinfadens im Knäuelstadium und eine Verdoppelung der Chromosomenzahl schätzungsweise feststellen. Die Samenbildung bei *Dytiscus* hat mehr Aehnlichkeit mit *Gryllotalpa* als mit *Hydrophilus*.

Unter den Crustaceen sah ich die Längsspaltung des Fadens und Verdoppelung der Chromosomen bei der Samenbildung von *Astacus fluviatilis*, *Branchipus stagnalis* und mehreren Copepoden, z. B. *Heterocope saliens*, *Canthocamptus* (Spec.?), *Encheta Prestandreae*, *Calanus gracilis*. Bei den gleichen Copepoden constatirte ich, wie oben (Seite 114) erwähnt wurde, eine Verdoppelung der Chromosomenzahl auch vor der ersten Theilung in der Ovogenese. Ich erinnere hier daran, dass bereits im vorigen Jahre V. Häcker in den Berichten der naturforschenden Gesellschaft in Freiburg (Juli 1891) in einer vorläufigen Mittheilung für *Cyclops* und *Canthocamptus* in der Ovogenese beide Theilungen als Reductionsprozesse dargestellt und eine Verdoppelung der Anzahl der „Elemente“ vor der ersten Theilung constatirt hat¹⁾.

1) Während des Druckes dieser Schrift erschien die definitive

Das Studium der Zwitterdrüse einiger Mollusken (Pulmonaten) ergab folgende Zahlenverhältnisse. In der Samenbildung von *Helix pomatia* constatirte ich für die Theilungen der Ursamenzellen die Chromosomenzahl 24, welche bereits von Platner (Nr. 11), als für *Helix pomatia* typisch bezeichnet wurde. Vor der ersten Reductionstheilung war die Zahl auf 48 verdoppelt und diese 48 Chromosomen waren in Gruppen von je 4 mit einander durch Linien verbunden und zeigten so genau die Bilder, die ich für *Gryllotalpa* beschrieben und in Fig. 14 u. 15 dargestellt habe, nur waren bei *Helix pomatia* stets 12 Gruppen von je 4 Chromosomen zu zählen. Selbstverständlich sind diese Verhältnisse bei *Helix pomatia* wegen der doppelten Zahl der Chromosomen und der geringen Grösse derselben ungleich schwieriger zu erkennen als bei *Gryllotalpa*. Durch die erste Reductionstheilung wird dann bei *Helix pomatia* die Zahl der Chromosomen auf 24 und bei der zweiten Reductionstheilung auf 12 herabgesetzt.

Wie Platner (Nr. 11) für *Limax agrestis* die Chromosomenzahl 16 feststellen konnte, fand ich dieselbe Zahl 16 auch bei den Theilungen der Ursamenzellen von *Limax cinereoniger*. Vor der ersten Reductionstheilung erkannte ich 8 Gruppen von je 4 Chromosomen, also 32 Chromosomen; nach der ersten Reductionstheilung zählte ich 16, nach der zweiten Reductionstheilung 8 Chromosomen. Jede der vier Samenenkelzellen erhält auf diese Weise trotz der zweimaligen Reduction in Folge des Verdoppelungsprocesses bei *Helix pomatia* 12, bei *Limax cinereoniger* 8 Chromosomen, also die Hälfte der typischen Zahl 24 respective 16. Die Aehnlichkeit der Vorgänge vor den beiden Reductionstheilungen bei *Gryllotalpa* und den Pulmonaten und zumal die Gruppenbildung von je vier Chromosomen, ist von grosser Wichtigkeit und dürfte wesentlich dazu beitragen, die weiter unten noch näher zu besprechenden scheinbar abweichenden Verhältnisse bei *Pyrrhocoris apterus* zu erklären.

Ich behalte mir vor einzelne besonders interessante Momente aus dem hier beiläufig erwähnten Beobachtungsmaterial gelegentlich ausführlicher zu beschreiben.

Arbeit von V. Häcker „Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*“ Zool. Jahrb. V. Bd. Auf den Inhalt dieser Arbeit kann ich hier leider nicht mehr eingehen.

B. Besprechung der Literatur.

Auf die Arbeiten der Autoren, welche vor den grundlegenden Untersuchungen Hertwig's (Nr. 7) Angaben über „Reductions-theilungen“ in der Samenbildung (und zum Theil auch in der Eibildung desselben Objectes) enthalten, will ich hier nicht näher eingehn, da die wesentlichsten Gesichtspunkte schon von O. Hertwig (Nr. 7) pag. 71—73, Henking (Nr. 5) pag. 722—726 und Weismann (Nr. 15) pag. 56 ausführlich discutirt wurden. Ich beschränke mich daher auf einige kurze Angaben.

Die Annahme von van Beneden und Julin (Nr. 1), dass bei *Ascaris meg.* die *corps résiduels* (Zwischenkörperchen Hertwig's) im Hoden den Richtungkörperchen entsprechen sollten, ist schon desshalb nicht haltbar, da es Hertwig gelang, auch in der Eiröhre desselben Thieres diese Gebilde nachzuweisen.

In wieweit man in den Untersuchungen Flemming's (Nr. 4) über die Samenbildung von *Salamandra* eine Reduction des Chromatins erkennen kann, ist von Hertwig (Nr. 7) pag. 71 u. 72 mit gewohntem Scharfsinn ausgeführt. Ich möchte hier aber nicht zu betonen unterlassen, dass es von grösster Wichtigkeit wäre, wenn noch einmal vom Gesichtspunkte der Reductionsfrage aus das Vorkommen der heterotypen Theilung (Flemming) bei Amphibien studirt und mit ähnlichen Vorgängen, wie sie z. B. Carnoy (Nr. 3) bei Arthropoden abgebildet hat, verglichen würde.

Dass Platner (Nr. 11) im Wesentlichen die Vorgänge in der Reduction der Samenbildung bei Lepidopteren und Pulmonaten richtig erkannt hat, geht schon aus folgenden Sätzen hervor: „Die Spermatocyten entsprechen den Eiern. Die zwei Theilungen, welche sie noch eingehen, denen der beiden Richtungsspindeln. In beiden Fällen findet eine Reduction der chromatischen Substanz auf ein Viertel der ursprünglichen Quantität statt, indem die zweite Theilung ohne eingeschaltetes Ruhestadium sofort an die vorhergehende sich anschliesst.“ — „Bei der letzten Theilung der Spermatocyten findet eine Reduction der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl statt. Diese wird dadurch bewirkt, dass das Ruhestadium nach der vorhergehenden Theilung übersprungen wird. Genau der gleiche Process findet sich auch bei der Theilung der zweiten Richtungsspindel.“

Ein Eingehen auf die Untersuchungen Carnoy's (Nr. 3), in

dessen Abbildungen hin und wieder Reductionsvorgänge unverkennbar sind, würde hier zu weit führen.

Die wichtigsten Arbeiten über die Reductionsfrage in der Samenbildung sind die Untersuchungen Hertwig's (Nr. 7) „Ueber die Ei- und Samenbildung der Nematoden“, die von Henking (Nr. 5) „Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwicklung bei *Pyrrhocoris apterus*“, Weismann's „*Amphimixis*“ (Nr. 15), sowie Ishikawa's Angaben „Ueber die Ovogenese und Spermatogenese von *Diaptomus*“ (Nr. 8).

Die wichtigsten Sätze dieser Autoren werde ich zur Vermeidung jeglichen Missverständnisses wörtlich citiren.

Hertwig hat die Resultate seiner Untersuchungen folgendermaassen formulirt:

1). Die Samenmutterzelle entspricht der Eimutterzelle oder dem unreifen Ei.

2) Während des länger dauernden Ruhezustandes des anschliessenden bläschenförmigen Kerns der beiden Geschlechtsproducte wird die Kernsubstanz gleich für zwei Zelltheilungen, die sich unmittelbar aufeinander folgen, in eigenartiger Weise vorbereitet.

3) Die im Keimbläschen und in dem Samenmutterkern vorbereitete Menge wirksamer Kernsubstanz ist gleich gross, wie in jedem andern Kern vor der Theilung. Eine Reduction durch Ausstossung oder Rückbildung hat nicht stattgefunden.

4) Während der zwei unmittelbar aufeinander folgenden Theilungen findet eine Vermehrung der Kernsubstanz nicht statt, da das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns ausfällt, und da die im Keimbläschen und Samenmutterkern vorbereiteten chromatischen Elemente während der zwei Theilprocesse weder an Masse zunehmen, noch sich der Länge nach spalten. Die aus dem zweiten Theilungsact hervorgehenden Endproducte enthalten daher in Folge der zweimal eingetretenen Halbierung nur die Hälfte der Kernmasse, welche ein gewöhnlicher Kern nach der einfachen Theilung besitzt.

5) Die Anzahl der im Samenmutterkern und Keimbläschen verbreiteten chromatischen Elemente ist bei *Ascaris* ebenso gross, wie bei einem gewöhnlichen Kerne in der Mitte des Theilungsprocesses, also die doppelte, wie sie ein Kern in der Vorphase der Theilung zeigt. Der morphologische Werth dieser Elemente scheint aber ein anderer zu sein in Folge einer vom normalen

Verlauf abweichenden Entstehung. Während normaler Weise acht Tochterchromosomen durch einfache Längsspaltung von vier Fäden entstehen, scheinen sie hier durch doppelte Längsspaltung von nur zwei Fäden gebildet worden zu sein. Diese zwei Fäden enthalten aber dieselbe Substanzmenge, wie vier durch Quertheilung am Anfange der Karyokinese gebildete Fäden.

6) Da die Eimutterzelle und die Samenmutterzelle dieselben Kerntheilungsprocesse mit allen ihren von der Norm abweichenden Eigenthümlichkeiten in genau der gleichen Weise durchmachen, müssen die Theilproducte auch denselben morphologischen Werth besitzen.

a) Den beiden Samentochterzellen entsprechen Ei und erster Richtungskörper.

b) Den vier Samenenkelzellen (Samenkörpern) sind das reife Ei, der zweite Richtungskörper und die aus Theilung des ersten Richtungskörpers entstehenden zwei Kügelehen zu vergleichen.

c) Die Richtungskörper haben daher den morphologischen Werth rudimentärer Eizellen.“

Beiläufig möchte ich hier erwähnen, dass Carl Camillo Schneider (Nr. 13) für *Ascaris megalocephala* auf Grund eigener Untersuchungen eine wesentlich andere Auffassung über den Reductionsvorgang vertritt.

„Die zwei rasch aufeinander folgenden Theilungen der Ei- und Spermatomutterzellen bewirken die Reduction des Chromatins auf ein Viertel der ursprünglichen Menge. Die zwei Elemente der Keimzone (*Asc. meg. univalens*) vereinigen sich in der Wachstumszone zu einem einheitlichen Chromatophor (die Abweichung der Form desselben von der gewohnten deutet schon auf eine verschiedene Entstehungsweise hin), dieser wird geviertelt und das im Ei und Spermatozoon verbleibende Viertel im Stadium des Vorkernes verdoppelt, so dass aus diesem in die Furchungsspindel von beiden Seiten je ein normaler Chromatophor eingeht.“

Die Vergleichung der Entwicklung von Ei und Samen bei *Pyrrhocoris* ergibt nach Henking (Nr. 5) das Folgende:

1) Den Ursamenzellen entsprechen die Ureier. Beide Zellformen enthalten die für die Körperzellen charakteristische Zahl von 24 Chromosomen.

2) Den unreifen Eiern entsprechen die Samenmutterzellen (Spermatocyten I. Ordn.). Beide wachsen erheblich heran, in

beiden kommt es zur Ausbildung eines verhältnissmässig grossen bläschenförmigen Kernes, in beiden werden Dotterkügelchen erzeugt.

3) Die Abschnürung des ersten Richtungskörperchens entspricht der ersten Theilung des Spermatocyten. In beiden Fällen kommt es zu einer Weismann'schen Reductionstheilung, indem sich die Chromosomen „zweireihig“ aufstellen und zu je 12 Elementen in die neuen Zellen übergehen. Die typische Zahl 24 wird also hier durch einfache Trennung der chromatischen Elemente auf 12 reducirt.

4) Die Ausbildung des zweiten Richtungskörpers entspricht der zweiten Theilung der Spermatocyten. Die 12 chromatischen Elemente werden unter Beibehaltung der Zahl durch Aequationstheilung direct halbt, ohne dass sich das Stadium eines ruhenden Kernes dazwischen einstellte. Die sofortige Theilung der Spermatocyten II. Ordn. wurde möglich, weil die vorhergehende erste Theilung nicht als normal anzusehn ist und weil die letztere wahrscheinlich bewirkte, dass sich gleich die auch für eine zweite Theilung nöthige (also doppelte) Zahl achromatischer Fäden an die Chromosomen anheftete.

Für das Spermatosom ist noch Folgendes bemerkenswerth.

1) Aus den peripherischen Verbindungsfasern und unter Betheiligung von Spindelfasern entsteht der Nebenkern. Die Dottermasse wird gewissermaassen als Füllmaterial bei Bildung desselben benutzt.

2) Das centrale Bündel der Verbindungsfasern lässt aus sich das Mitosoma hervorgehn.

3) Der paarig gewordene Nebenkern haftet sich hinten an den zum Kopfe werdenden Kern an und durchzieht den Schwanzfaden.

4) Das dem Kern zugewandte Stück des Mitosoma wird chromatisch und wandert als Spitzenkopf an das vordere Ende des Samenfadens.

5) In Nebenkern und Mitosoma sind wahrscheinlich kleine Mengen von Chromatinsubstanz übergegangen.

6) Es sind zwei verschiedenwerthige Arten von normalen Samenfäden vorhanden. Die einen enthalten nur 11 chromatische Elemente, die anderen ausser 11 chromatischen Elementen auch

noch ein einzelnes zuletzt ungetheilt gebliebenes Chromatinelement, welches wahrscheinlich als Nucleolus anzusehn ist.“

Während also nach Hertwig bei der Samen- und Eibildung von *Ascaris meg.* bei der zweiten der beiden letztern unmittelbar aufeinander folgenden Theilungen eine Herabsetzung der Anzahl der chromatischen Elemente auf die Hälfte der ursprünglichen Zahl stattfindet, wodurch verhindert wird, „dass durch die im Befruchtungsact erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summirung der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente auf das Doppelte des für die betreffende Thierart geltenden Normalmaasses herbeigeführt wird“, findet nach Henking in der Ei- und Samenbildung von *Pyrrhocoris apterus* die gewünschte Reduction schon bei der ersten der in Rede stehenden Theilungen statt und wird die zweite Theilung als eine gewöhnliche Aequationstheilung bezeichnet. Henking versucht ferner die von Hertwig gewonnenen Resultate mit seinen Befunden in Einklang zu bringen, indem er überhaupt die Verdoppelung der Zahl der Chromosomen bei *Ascaris* vor der ersten Theilung anzweifelt, was allerdings nicht angeht (vgl. Weismann's *Amphimixis* pag. 35). Bei diesem wenig glücklichen Erklärungsversuche betont aber Henking mit Recht, „dass bei der Annahme von acht selbständigen Elementen bei *Ascaris* es streng genommen auch schon bei der ersten Halbierung zu einer Reductionstheilung kommt; denn es gehen vier Chromosomen in die Tochterzelle über, ohne auf der Höhe des Aequators eine Aequationstheilung erfahren zu haben.“

In einer vorläufigen Mittheilung (Nr. 12b) habe ich bereits im September vorigen Jahres darauf hingewiesen, dass man ausser bei *Ascaris meg.* nach meinen eigenen Befunden auch bei *Gryllotalpa vulgaris* von einer zweimaligen Reduction sprechen könne, da die 12 Chromosomen der Ursamenzellen dieses Insectes vor der ersten der in Rede stehenden Theilungen zu 24 verdoppelt, durch die erste Theilung wieder auf 12 gebracht und durch die zweite Theilung auf 6 herabgesetzt werden.

Kurze Zeit nach dieser Mittheilung erschien Weismann's wichtiges Buch „*Amphimixis*“, in welchem unter anderem der Nachweis geliefert wird, dass trotz des scheinbaren Widerspruches in den Resultaten von Hertwig und Henking eine Vereinbarung doch möglich ist, wenn nämlich die empirischen Befunde beider Autoren eine andere Deutung erfahren. Nach Weismann sind

sowohl bei *Ascaris meg.* als bei *Pyrrhocoris apt.* beide letztern Theilungen sowohl in der Ei- als Samenbildung als Reductionstheilungen aufzufassen.

Beinahe gleichzeitig mit dem eben genannten Werke publicirte C. Ishikawa (Nr. 8) seine Arbeit über Spermatogenese, Ovogenese und Befruchtung bei *Diaptomus*. Nach Ishikawa findet in der Ei- und Samenbildung dieses Copepoden die gewünschte Reduction bei der letzten Theilung statt. Die wesentlichsten Resultate seiner Untersuchungen hat genannter Autor in folgenden Sätzen zusammengestellt.

1) The primary sperm cells correspond exactly with the primary egg-cells. Both contain eight chromatic elements.

2) In both cells the eight chromosomes become constricted transversely giving rise to eight dumb-bell shaped bodies. These arrange themselves in an equatorial zone and begin to divide in such a manner that half of each chromosome goes to one cell and the other half to the other. This kind of cell-division takes place two or three times and the resulting cells form the mother cells of eggs or spermatozoa, as the case may be.

3) These grow considerably; after which.

4) They begin to divide as before; each chromosome dividing transversely. This stage corresponds in the egg to the formation of the first polar body, which takes place exactly in the same manner as that of the first division of the sperm-mother cell. In both cases the original eight chromosomes become divided into two, giving rise to the daughter cells also containing eight chromosomes (Weismann's „Aequationstheilung“).

5) This is immediately followed by another division, without an intervening resting stage of the nuclei, and by reduction in the original number of chromosomes (Weismann's „Reductionstheilung“). The eight chromosomes which at first are arranged in a single row become arranged in double rows of four each, and the cell begins to divide in such a manner that four chromosomes go to one cell and the remaining four to the other.

By divisions described under Nr. 4 and 5 a sperm-mother cell as well as an egg-mother cell increases to four cells, which in case of the former give rise to four spermatozoon, while in that of the latter a single egg cell with two polar bodies, results (or three when the first polar body divides).

6) During the formation of the second polar body the spermiatic cell enters into the egg-cell. The nucleus of the spermiatic cell is, as a general thing, at first rather small and colours deeply and homogeneously, but soon the differentiation sets in and the four chromosomes become distinctly visible. The nucleus of the egg-cell remaining after the formation of the second polar body — the female pronucleus of Ed. van Beneden — shows at first distinctly four elements. These soon grow longer, show many convolutions, and pass into a „skein“ stage.

7) The two nuclei gradually approach one another until they come in close contact, but they do not unite into a single piece before the equatorial plate is formed. The number of chromatic elements in each of the copulating nuclei is now found to be eight, exactly double the number present in the maternal nucleus after the expulsion of the second polar body, and in the ripe spermatozoon.

This number goes unchanged to the formation of the first segmentation spindle, which gives rise to two first segmentation spheres, each of which contains eight single chromosomes.“

Aus den theoretischen Betrachtungen Ishikawas will ich noch folgenden Passus citiren:

„Henking tries also to make his observations coincide with those of Hertwig upon *Ascaris* by giving different interpretations to the results obtained by the latter investigator. Whatever may be the interpretation in the case of *Ascaris*, my own case, given above, can not to my mind be made to coincide with his observation on *Pyrrhocoris*. I will not, however, assert the „Reductionstheilung“ in the formation of the second polar body and in the last cell division in the spermatogenesis to be the universal rule until a sufficient number of observations be obtained in other groups of animals and perhaps of plants too. Theoretical considerations concerning the phenomena of fertilization lead us in all probability to the „Reductionstheilung“ as occurring in the second polar body and in the last division of spermiatic cells.“

Vergleichen wir jetzt einmal der Reihe nach die Befunde der eben genannten Autoren mit meinen Resultaten, so werden wir sehn, dass einer einheitlichen Auffassung der Reductionsvorgänge nichts im Wege steht, wenn man nur eine geringe Aenderung in der Deutung dieser Befunde vornimmt. Mit den Hert-

wig'schen Angaben stehen meine Resultate in vollem Einklang, wenn man nach dem Vorgang von Weismann (Nr. 15) die 8 Stäbchen von *Ascaris meg. bivalens* vor der ersten Theilung als selbständige Stäbchen auffasst, dann sind auch beide Theilungen in der Ei- und Samenbildung von *Ascaris* als Reductionstheilungen zu bezeichnen, indem die 4 Stäbchen der Urei- und Ursamenzellen vor der ersten Theilung auf 8 verdoppelt, durch die erste Theilung auf 4 und durch die zweite Theilung auf 2 herabgesetzt werden.

Auch die Angaben Camillo Schneider's (Nr. 13) bei *Ascaris meg. univalens* stehen weder mit meinen Befunden, noch mit meinen Deutungen in einem so schroffen Widerspruch als es auf den ersten Blick erscheint. Nach Schneider treten die 2 Stäbchen der Urei- und Ursamenzelle vor der ersten R-Theilung als ein einheitlicher „Chromatophor“ auf, dieser wird dann durch die beiden Theilungen geviertelt. Ich erinnere zunächst daran, dass Carnoy, van Gehuchten und Hertwig jedes Stäbchen als ein chromatisches Element auffassen, während van Beneden, Julin, Boveri und Schneider die Gruppe von 4 Stäbchen als ein einziges chromatisches Element bezeichnen, welches aber nach Boveri (Nr. 3) schon in 4 Unterabtheilungen gesondert und viertheilig ist. Der Unterschied der Angaben liegt mehr in der Deutung als in der Beobachtung. Bei *Gryllotalpa* sind nun auch stets 4 Chromosomen zu einer Gruppe vereinigt, aber die Verbindung wird durch Linin hergestellt und nicht durch Chromatin.

Ob nun die Verbindung des viertheiligen Chromatophors von *Ascaris meg. univalens* auch durch Linin oder durch Chromatin vermittelt wird, ist der strittige Punkt; bei ersterer Annahme, die nach der Hertwig'schen Darstellung viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, würden die 2 Stäbchen der Urei- und Ursamenzellen vor der ersten Theilung zu 4 verdoppelt sein und so der Annahme einer zweimaligen Reduction nichts im Wege stehn; aber selbst wenn bei *Ascaris* die 4 Chromosomen durch Chromatin zu einer Einheit verbunden sind, so könnte daraus keine principielle Differenz abgeleitet werden, da ja die Chromosomen von *Gryllotalpa* im Ringstadium auch zu je vierein aus einer Einheit hervorgehn. Wir sehn, dass die Vorgänge bei *Ascaris* und *Gryllotalpa* sich sehr gut mit einander vergleichen lassen, nur liegen die Verhält-

nisse bei *Gryllotalpa* viel klarer vor Augen, da über die Verdoppelung der Chromosomen vor der ersten Theilung, sowie über die Verbindung von je 4 Chromosomen zu einer Gruppe gar kein Zweifel aufkommen kann.

Von besonderer Wichtigkeit ist ein Vergleich der Samenbildung von *Pyrrhocoris* mit der von *Gryllotalpa*, da sehr viele übereinstimmende Momente angetroffen werden und so eine einheitliche Deutung der Befunde bei beiden Insecten erleichtert wird. Wenn die von Henking für seine Befunde aufgestellte Deutung die richtige wäre, dann würde *Pyrrhocoris* eine eigenthümliche schwer begreifliche Ausnahmestellung in Bezug auf den Reductionsprocess einnehmen; ich glaube aber, dass die von Weismann in seiner *Amphimixis* gegebene Deutung der Henking'schen Befunde viel mehr Wahrscheinlichkeit beanspruchen darf. Nach Weismann sind die 24 Idanten (Chromosomen) von *Pyrrhocoris* vor der ersten Theilung, die also der Zahl nach den Idanten der Ursamenzellen gleich wären, in Wirklichkeit Doppelidanten (Doppelchromosomen). Jede Tochterzelle erhält bei dieser Auffassung 12 Doppelidanten und jede Enkelzelle 12 einfache Idanten (conf. Weismann, *Amphimixis* S. 53—61). Vergleichen wir jetzt einmal die Abbildungen Henking's mit meinen, so werden sofort bei den Vorgängen vor der ersten R-Theilung einige Aehnlichkeiten in die Augen fallen. Bei beiden Insecten kommt es zu einer Ringbildung, aus welcher die definitiven Chromosomen sich herausbilden, während aber bei *Gryllotalpa* die 6 Ringe gleichzeitig auftreten und sich aus ihnen kurze Zeit später 24 Chromosomen herausdifferenziren, gehen diese Vorgänge bei *Pyrrhocoris* nebeneinander einher, so dass man die 12 Ringe nie gleichzeitig erkennen kann, sondern stets einige Ringe und einige fertige Chromosomen sieht. Durch letzteren Umstand wird ein genauerer Einblick in diese Vorgänge bei *Pyrrhocoris* wesentlich erschwert.

Bei *Gryllotalpa* gehen, wie ich oben gezeigt habe, in die Ringbildung jeweils 4 Chromatinfäden ein, von denen jeder einem Chromosom entspricht, und aus jedem Ring differenziren sich nachher wieder 4 Chromosomen heraus. Nach Henking (Nr. 5) soll aber jeder Ring nur 2 Chromosomen entsprechen. Von besonderer Wichtigkeit für die Beurtheilung dieser Frage ist die Fig. 20 bei Henking l. c., da in dieser Abbildung deutlich Ringe mit 4 Verdickungen zu sehn sind. Vergleichen wir diese Fig. 20

mit meinen Figuren 14 u. 15, so liegt der Gedanke nahe, ob nicht auch bei *Pyrrhocoris* jeder Ring 4 Chromosomen entspricht. Ich erinnere daran, dass auch bei *Grylotalpa* bei den beiden letzten Theilungen stets 2 Chromosomen einander genähert sind und ein Paar bilden, bei *Pyrrhocoris* könnte eine noch weiter gehende Vereinigung eines Chromosomen-Paares bis zu einer scheinbaren Verschmelzung stattgefunden haben. Bei dieser Auffassung ist auch die zweite Theilung bei *Pyrrhocoris* keine Aequationstheilung im Sinne Weismann's (Nr. 15), vielmehr dürfen beide Theilungen als Reductionstheilungen bezeichnet werden, indem bei beiden Theilungen Doppelchromosomen oder Paarlinge von einander getrennt werden. Weismann möchte annehmen, dass bei der zweiten Theilung der Mutterzellen von *Pyrrhocoris* „die Ide zweireihig nebeneinander stehen und dass der Idant eigentlich ein Doppelidant ist.“ Ob nun die Ringbildung wie bei *Grylotalpa* der Gruppenbildung von je 4 Chromosomen vorausgeht, oder ob in umgekehrter Reihenfolge aus der Vierergruppe der Ring gebildet wird, wie Weismann es schematisch für *Pyrrhocoris* dargestellt hat, ist im Wesentlichen völlig gleichgültig und scheint nach meinen vergleichenden Beobachtungen bei verschiedenen Thieren verschieden zu sein. Nach den Abbildungen Carnoy's (Nr. 3) ist das Chromatin in der Aequatorialebene vieler Spindelfiguren, die offenbar der vorletzten Theilung zuzurechnen sind, in deutlichen Ringen angeordnet, die dann durch die beiden aufeinander folgenden Theilungen in 4 gleich grosse Abschnitte, die 4 Chromosomen entsprechen, getheilt werden.

Die Befunde Ishikawa's bei der Ei- und Samenbildung von *Diaptomus* schliessen sich direct den Hertwig'schen Resultaten an und soll auch bei diesem Objecte bei der zweiten Theilung die Reduction des Chromatins stattfinden; auf Grund eigener Untersuchungen über die Ei- und Samenbildung der bereits oben erwähnten Copepoden des süssen Wassers, *Canthocamptus* und *Heterocope*, sowie vieler mariner Formen, z. B. *Eucheta*, *Calanus* u. a. glaube ich, dass die Befunde Ishikawa's auch eine andere Deutung zulassen. Ishikawa betont zunächst ausdrücklich, dass bei den Theilungen der Ursamenzellen und Ureizellen die Chromosomen quer getheilt werden. „The only difference from the ordinary karyokinesis consists in the mode of division of the chromosomes, which generally divide

longitudinally and not transversely.“ Bei den von mir untersuchten Copepoden findet bei den Theilungen der Urei- und Ursamenzellen im Knäuelstadium eine Längsspaltung des Chromatinfadens statt, und ich bin daher geneigt die Theilungen der Chromosomen als Längstheilungen aufzufassen. Ferner bezeichnet Ishikawa die erste Theilung nach der Ruheperiode in der Ei- und Samenbildung seines Untersuchungsobjectes als eine Aequationstheilung, da die 8 Chromosomen, welche bereits bei den Theilungen der Urei- und Ursamenzellen vorhanden waren, bei der ersten Theilung auf der Höhe des Aequators quer getheilt und somit den Tochterzellen wieder 8 Chromosomen zugeführt werden. Bei den von mir untersuchten Copepoden findet aber vor der ersten Theilung in der Ei- und Samenbildung eine unverkennbare Längsspaltung des Fadens und Verdoppelung der Chromosomenzahl statt, so dass es mir wahrscheinlich erscheinen muss, dass auch bei *Diaptomus* keine eigentliche Durchschneidung der 8 (hantelförmigen) Chromosomen auf der Höhe des Aequators vor der ersten Theilung stattfindet, dass vielmehr wie bei allen von mir beobachteten Fällen die verdoppelten, also 16 Chromosomen sich gleich „zweireihig“ (das heisst in zwei parallelen Kränzen von je 8 Chromosomen) aufstellen und auf diese Weise jede Tochterzelle bei der ersten Theilung 8 und bei der zweiten Theilung 4 Chromosomen erhält. Die Abbildungen Ishikawa's l. c. lassen eine solche Auffassung von zwei Reductionstheilungen sehr wohl zu, ich verweise zumal auf Fig. 25, 26 u. 27.

Nach der vorstehenden Besprechung, darf es wohl als Regel angesehen werden, dass sowohl in der Ovogenese als in der Spermatogenese stets eine mehr oder weniger deutlich erkennbare Verdoppelung der typischen Chromosomenzahl vor der vorletzten Theilung stattfindet, und dass durch die erste Theilung die ursprüngliche Zahl der Chromosomen wieder erreicht und bei der zweiten Theilung auf die Hälfte herabgesetzt wird.

Da nun aber die Natur die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte auf viel einfacherem Wege erreichen kann, muss der complicirte Vorgang der Verdoppelung und zweimaligen Theilung eine besondere Bedeutung haben. Nach Weismann liegt die Bedeutung dieser Verdoppelung „in dem Bestreben, eine möglichst vielgestaltige Mischung der vom Vater und von der Mutter herstammenden Vererbungs-Einheiten herbeizuführen.“ Der

Sinn der Längsspaltung und Verdoppelung der Idanten vor der Reductionstheilung bestände darin, „eine fast unendliche Zahl von verschiedenen Keimplasma-Mischungen zu ermöglichen, um dadurch die individuellen Unterschiede in so vielen verschiedenen Combinationen der Naturzüchtung zur Verfügung zu stellen, als Individuen entstehen“. — „Die beiden Theilungen der Keim-Mutterzellen bedeuten eine Periode der Reduction und des Umbaues des Idioplasmas. Handelte es sich blos um eine Reduction, d. h. Verminderung der Id-Ziffer auf die Hälfte, so würde eine einzige Theilung genügt haben; die zweite wurde dadurch nöthig, dass zugleich eine möglichst grosse Mannigfaltigkeit des Keimplasmas erreicht werden sollte.“ Für das Zustandekommen von solchen Combinationen sind die Ring- oder Kranzbildungen von grosser Wichtigkeit, vorausgesetzt, dass die aus der Kranzbildung hervorgehenden Doppelidanten von den Doppelidanten, welche in die Kranzbildung eintreten, in Bezug auf die Anordnung und Vertheilung der Ide verschieden sind. Es würde dann die Kranzbildung des Idioplasmas bei der Reductionstheilung der Keimzellen eine Neugruppirung der Ide zum Zwecke haben (conf. Amphimixis pag. 59—61 u. Fig. VII).

Hinsichtlich der genaueren Ausführung der Weismann'schen Ansichten will ich auf die Originalarbeit verweisen, da ich hier nicht in eine Besprechung der theoretischen Fragen eintreten möchte, sondern nur die Abklärung und Feststellung des tatsächlichen Verlaufes der Vorgänge beabsichtigte.

März, 1892.

Literatur.

1. v a n B e n e d e n u. J u l i n, La spermatogénèse chez l'ascaride mégalocéphale. Bulletins de l'académie royale de Belgique. 1884.
2. B o v e r i, Zellenstudien. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. 1887—1890.
3. C a r n o y, Cytodiérèse des Arthropodes. La Cellule T. 1. 1885.
4. F l e m m i n g, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 29. 1887.
5. H e n k i n g, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwicklung bei *Pyrrhocoris apterus* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. LI. 4. 1891.

6. Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII.
7. O. Hertwig, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
8. C. Ishikawa, Studies of Reproductive Elements. I. Spermatogenesis, Ovogenesis and Fertilization in *Diaptomus* Sp. Reprinted from the Journal of the College of Science, Imperial University, Japan. Vol. V, Pt. I. 1891.
9. M. Nussbaum, a) Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18.
b) Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung. Arch. für mikr. Anat. Bd. 23.
10. Meves, Ueber amitotische Kerntheilung in den Spermatogonien des Salamanders etc. Anat. Anzeiger Nr. 22, 1891.
11. Platner, a) Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Histol. Bd. III. 1886.
b) Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33, Heft 1 u. 2. 1889.
12. vom Rath, a) Ueber die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden. Zool. Anzeiger Nr. 373—375. 1891.
b) Ueber die Reduction der chromatischen Elemente in der Samenbildung von *Gryllotalpa*. Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. VI, Heft 9. 1891.
13. Carl Camillo Schneider, Untersuchungen über die Zelle, Arbeiten aus dem zool. Institute der Univ. Wien. Tom. IX. 1891.
14. v. La Valette St. George, a) Ueber die Genese der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.
b) Spermatologische Beiträge 1.—5. Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat. 1885—1887.
c) Zelltheilung und Samenbildung bei *Forficula auricularia*, in: Festschrift zu v. Kölliker's 70. Geburtstage. 1887.
15. Weismann, Amphinixis. Jena 1891.
16. Ziegler, Die biologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Thierreich. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.
17. Ziegler u. vom Rath, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf *Gryllotalpa vulgaris* Latr. und sind mit Seibert's Apochrom. Homog. Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Oc. 8 gezeichnet. Vergr. ca. 1334. Einzelheiten wurden bei noch stärkeren Vergrößerungen eingetragen.

- Fig. 1. Ursamenzelle mit bläschenförmigem Kern (Ruhestadium).
- Fig. 2. Ursamenzelle in Vorbereitung zur Theilung. Das chromatische Netzwerk ist wesentlich derber und deutlicher geworden.
- Fig. 3. Zusammenballen des Chromatins an einer Kernseite.
- Fig. 4. Querdurchschnürung des chromatischen Doppelfadens in 12 Segmente a) nach einem Schnitte; b) nach einem Zupfpräparate.
- Fig. 5. Spindel in Seitenansicht.
- Fig. 6. Die Aequatorialplatte der Spindel wird in etwas schräger Richtung gesehen.
- Fig. 7. Beginn der Trennung zweier Tochterzellen.
- Fig. 8. Verschiedene Ansichten der Aequatorialplatten der Tochterzellen.
- Fig. 9. Eine rosettenförmig angeordnete Gruppe von Samenmutterzellen im Ruhestadium, gegen Ende der Wachstumsperiode (Periode II).
- Fig. 10. Samenmutterzelle in Vorbereitung zur Theilung.
- Fig. 11. Knäuelstadium ohne erkennbare Verdoppelung des chromatischen Fadens.
- Fig. 12. Knäuelstadium mit Längsspaltung des Fadens, aber ohne Quertheilungen.
- Fig. 13. Der chromatische Doppelfaden ist durch Quertheilungen in 6 Segmente zergliedert; a) nach einem Schnitt; b) und c) nach Zupfpräparaten; d) aus den 6 Segmenten sind durch Verlöthen der freien Enden 6 Ringe entstanden.
- Fig. 14 u. 15. Aus den 6 Ringen haben sich 6 Gruppen von je 4 Chromosomen herausdifferenzirt, in Fig. 14 etwas schematisirt nach einem Zupfpräparat, in Fig. 15 nach einem Schnitt naturgetreu dargestellt.
- Fig. 16. Zusammenziehen der 6 Gruppen nach dem Kerneentrum, und Anordnung der 24 Chromosomen in 2 parallelen Kränzen von je 12 Chromosomen.
- Fig. 17 u. 18. Zwei Ansichten auf die Aequatorialplatte der ersten Theilungsspindel (der Reifungsperiode) vom Pol aus gesehen.
- Fig. 19. Seitenansicht der Spindel der ersten Theilung.
- Fig. 20 u. 21. Verlauf der ersten Theilung.
- Fig. 22, 23 u. 24. Verlauf der zweiten Theilung.
- Fig. 25. Die aus den beiden Theilungen einer Samenmutterzelle hervorgegangenen 4 Samenkelzellen vor der Anaphase.
- Fig. 26. Samenkelzelle vor dem Beginn der Umwandlungsperiode.
- Fig. 27. Umwandlung einer unreifen Samenzelle (Spermatid) zu einem Samenfaden (Spermatozoon, Spermatozoon).
- Fig. 28. Reifer Samenfaden.
- Fig. 29. Kern einer Randzelle (Stützzelle) mit 2 Centrosomen.
- Fig. 30. Eingeschnürter Kern einer Randzelle (Stützzelle) mit 2 Centrosomen und einer Attractionsphäre.