

Die Spermatocyteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion.

Von
Friedrich Meves in Kiel.

Hierzu Tafel XXII—XXVI und 5 Textfiguren.

Inhaltsangabe.

Einleitung.

A. Spezieller Teil.

- I. Material und Methode der Untersuchung.
- II. Vermehrungsperiode.
- III. Wachstumsperiode.
- IV. Reifungsperiode.
 1. Erste Reifungsteilung.
 2. Zweite Reifungsteilung.
- V. Die ferneren Schicksale der Teilungsprodukte.

B. Allgemeiner Teil.

- I. Bedeutung der Richtungskörperbildung im Bienenhoden.
- II. Heutige Anschauungen über Chromatinreduktion.
 1. Aus der Geschichte des Reduktionsproblems.
 2. Die Kopulation der Chromosomen.
 - a) Ältere Angaben.
 - b) Die Synapsis.
 - c) Endweise Kopulation der Chromosomen.
 - d) Parallele Kopulation der Chromosomen.
- III. Meine Auffassung der Chromatinreduktion.
- IV. Das Verhalten des Chromatins im Bienenhoden.
- V. Centriolen.
- VI. Mitochondrien.

Einleitung.

Im Herbst 1903 habe ich im anatomischen Anzeiger vorläufig mitgeteilt, dass die Reifungsteilungen im Hoden der Honigbiene und der Hummel nach Art der Richtungskörperbildung verlaufen. Die Spermatocyten erster Ordnung bei den genannten Hymenopteren stossen, ebenso wie sonst Eier bzw. Ovocyten erster Ordnung, nacheinander zwei „Richtungskörper“ aus. Von

diesen besitzt jedoch nur der zweite einen Kern, während der erste ausschliesslich aus Cytoplasma besteht. Bei der Bildung des ersten Richtungskörpers wird die Teilung des Kerns eingeleitet, kommt aber nicht zur Ausführung.

In einem Nachtrag konnte ich ferner mitteilen, dass die erste Reifungsteilung bei der Wespe (*Vespa germanica*) in gleicher Weise wie bei der Biene und Hummel vor sich geht, während die zweite zur Bildung zweier gleichgrosser und gleichbeschaffener Tochterzellen führt.

Die vorliegende Abhandlung, deren Fertigstellung durch meine Untersuchungen über Amphibienblut um ein paar Jahre verzögert wurde, beschäftigt sich ausschliesslich mit der Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen bei der Honigbiene. Den Hoden der Hummel habe ich dieses Mal ganz bei Seite gelassen. Das mir von diesem Tier vorliegende relativ spärliche Material gestattete wohl die schon 1903 von mir gemachte Feststellung, dass der Verlauf hier der gleiche ist wie bei *Apis mellifica*, erlaubte aber kein tieferes Eindringen in Details, wie z. B. in das Verhalten der Centriolen und der Mitochondrien.

Die Spermatocytenteilungen bei der Wespe werde ich demnächst mit Herrn Dr. J. Duesberg in Lüttich gemeinsam schildern; der von Duesberg bearbeitete Teil, welcher das Verhalten der Mitochondrien behandelt, ist bereits seit längerer Zeit druckfertig.

A. Spezieller Teil.

I. Material und Methode der Untersuchung.

Die Samenbildung spielt sich bei der Biene wie auch sonst vielfach bei den Insekten während des Embryonallebens ab, so dass bei dem ausschlüpfenden Imago nur noch fertige Samenfäden anzutreffen sind.

Beim Embryo befinden sich sämtliche Zellen des Hodens auf demselben oder annähernd demselben Entwicklungszustand.

Bei der Made sind ausschliesslich Spermatogonien vorhanden. Die Wachstumsperiode nimmt bald nach Beginn des Puppenstadiums ihren Anfang. Die Reifungsteilungen trifft man bei solchen Puppen, welche bereits einen grossen Kopf, aber noch völlig milchweisse Augen haben und (wie ich mit Hilfe einer in der Sammlung des Kieler zoologischen Instituts vorhandenen

Entwicklungsserie feststellen konnte) am elften Tag des Embryonal-lebens stehen. Bei Puppen mit sich bräunenden Augen (am zwölften Tag des Embryonallebens) enthalten die Hoden meistens keine Teilungen mehr, sondern bereits die ersten Stadien der Spermiogenese.

Die Beschaffung des Materials macht in den Monaten Mai, Juni und Juli keine Schwierigkeiten. Man lässt sich von einem Imker ein Stück Wabe mit Drohenbrut, welche sich auf dem gewünschten Entwicklungsstadium befindet, herausschneiden. Weiter tut man gut, die Hoden, sofern man sie nicht frisch untersuchen will, möglichst bald zu fixieren. Wenn man Puppen vom elften Tag des Embryonallebens vor Fixierung der Hoden einer längeren (stundenlangen) Abkühlung aussetzt, kann man hinterher vielfach finden, dass die Reifungsteilungen einen abnormen Verlauf genommen haben; z. B. hat die zweite Reifungsteilung infolge Ausbleibens der Zellleibsteilung zur Entstehung zweikerniger Zellen geführt.

Bei der Made sieht man die kleinen Hoden durch die Haut des Rückens beiderseits von der Mittellinie hindurchschimmern. Man halbiert das Tier durch einen Scheerenschnitt vor oder hinter den Hoden und drückt diese in einer Schale, welche Fixierungsflüssigkeit enthält, heraus. Handelt es sich um Puppen, so trennt man das Abdomen durch einen Scheerenschnitt ab, welcher durch den vordersten Bauchring hindurchgeführt wird, bringt es in eine Schale mit Fixierungsflüssigkeit und übt einen sanften Druck darauf aus; der ganze Inhalt des Abdomens tritt dann heraus; die am elften Tage sehr grossen, weisslichen Hoden werden aus der Fixierungsflüssigkeit herausgefischt und in ein Glas mit derselben Fixierungsflüssigkeit übertragen.

Die Präparate, welche den sämtlichen Figuren auf Tafel XXII—XXVI zugrunde liegen, sind dieselben, welche mir schon 1903 bei der Abfassung meiner vorläufigen Mitteilung zur Verfügung gestanden haben. Von Fixierungsflüssigkeiten habe ich in erster Linie Hermannsches und Flemmingsches Gemisch angewandt, und zwar beide mit dem gleichen Quantum destillierten Wassers verdünnt. Bei Gebrauch des verdünnten Hermannschen Gemisches tritt, wie ein Vergleich mit dem frischen Objekt zeigt, eine Volumenänderung der Zellen nicht ein, während das

Flemmingsche Gemisch, auch wenn man es verdünnt anwendet, etwas Schrumpfung verursacht.

Die mit Paraffin durchtränkten Hoden wurden in Schnitte von $6-7\ \mu$ Dicke zerlegt und mit Eiweiss, kombiniert mit Wasser, auf den Objektträger aufgeklebt.

Zur Färbung habe ich vorwiegend Eisenhämatoxylin nach der Vorschrift von M. Heidenhain (96) benutzt. Durch diese Färbung kann man, wie ich bereits früher mitgeteilt habe, an Material, welches mit Flemmingschem Gemisch fixiert ist, ausser den Centriolen auch noch die Mitochondrien gefärbt erhalten; nach Fixierung in Hermannschem Gemisch bleiben dagegen die Mitochondrien ungefärbt, wodurch das Studium der Centriolen wesentlich erleichtert wird.

Für die Darstellung der Centriolen sowohl wie für diejenige der Mitochondrien kommt bekanntlich alles darauf an, den richtigen Ausziehungsgrad bei der Differenzierung zu treffen.

Ich verfahre daher folgendermassen: ich nehme stets zirka 12 Objektträger, von denen jeder mit 2—3 Reihen von Schnitten beklebt ist, gleichzeitig in Behandlung. Die Objektträger werden zunächst ¹⁾ für 24 Stunden in einer 2—2 $\frac{1}{2}$ %igen Lösung von schwefelsaurem Eisenoxydammon, dann (nach kurzem Abspülen mit destilliertem Wasser) für ebenso lange Zeit in einer 1 %igen Hämatoxylinlösung ²⁾ aufgestellt. Sie werden dann, nachdem sie mit Leitungswasser abgespült sind, möglichst gleichzeitig zur Differenzierung in die Beizflüssigkeit zurückgebracht. Aus dieser werden sie in kleinen Intervallen nacheinander wieder herausgenommen; die einzelnen bis hierher gleich behandelten Objektträger werden demnach verschieden lange extrahiert. Sie werden dann weiter mit fliessendem Wasser zirka $\frac{1}{4}$ Stunde lang ausgewaschen und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Bei einem derartigen Vorgehen hat man offenbar Aussicht, wenigstens in einigen Fällen, den richtigen Differenzierungsgrad

¹⁾ Wenn es sich um Untersuchungsobjekte handelt, bei denen geschwärzte Fettgranula den Centriolennachweis stören könnten, bringe ich die Objektträger vorher auf mehrere (bis 24) Stunden in Terpentin, wie ich schon 1899 in Bd. 54 dieses Archivs, S. 331, Anm., angegeben habe.

²⁾ Die 1 %ige Hämatoxylinlösung bereite ich mir nach der Vorschrift von M. Heidenhain (96) in der Weise, dass ich 1 Teil einer vorrätig gehaltenen 10 %igen alkoholischen Lösung von Haematoxylinum purissimum mit 9 Teilen destillierten Wassers verdünne.

zu treffen. Jedoch kann man auch dann niemals mit Sicherheit auf einen Erfolg rechnen. Ist er ausgeblieben, so muss man weiter färben, wobei dieselben Lösungen, speziell die Hämatoxylinlösung, immer wieder benutzt werden. Wirklich schöne Färbungen der Centriolen ergeben sich häufig erst nach monatelangem Arbeiten.

Die schärfsten Darstellungen der Chromatinstrukturen erhält man bekanntlich nicht unmittelbar an der Oberfläche eines mit Flemmingschem Gemisch fixierten Objekts, sondern in ihrer Nähe, innerhalb desjenigen Bereichs, wo die Osmiumsäure noch gut erkennbar gewirkt hat. Aus dieser Gegend stammen die Figuren der Taf. XXIV, welche speziell für die Verfolgung des Chromatins bestimmt ist. Die von den Centriolen ausgehenden Cytoplasmastrahlungen sind hier nur wenig deutlich.

Zur Demonstration der Mitochondrien in den Zellen des Bienenhodens habe ich bereits im Sommer 1903 ausser der Eisenhämatoxylinfärbung auch die Bendasche Methode, wie er sie 1901 in Bonn bekannt gegeben hat, angewandt. Der Erfolg war bei den am besten gelungenen Präparaten der auf Taf. XXV dargestellte. Durch die Härtung mit dem starken Flemmingschen Gemisch (mit wenig Essigsäure) war eine nicht unerhebliche Schrumpfung bewirkt worden; ferner war in meinen Präparaten auch das Chromatin meistens violett tingiert, während es nach Benda bei ganz gelungener Färbung braunrot oder schmutzig grau erscheinen soll.

Benda hat 1904 Unvollkommenheiten der alten Methode durch Modifikationen beseitigt und besonders neuerdings weitere noch nicht publizierte Verbesserungen getroffen. Herr Dr. Duesberg, der diese verbesserte Methode im Bendaschen Laboratorium kennen lernte, hat mit ihr im hiesigen Institut besonders an Wespenhoden gearbeitet und dabei mit verhältnismässig grosser Konstanz gute Resultate erzielt. Mir selbst haben von der Biene nur solche Benda-Präparate vorgelegen, welche noch nach der alten Bendaschen Methode von 1901 hergestellt waren.

Die Mitochondrien bzw. die Chondromiten des Bienenhodens sind übrigens schon im frischen Zupfpräparat sehr schön sichtbar. Sie sind neben den Kernen das einzige, was in den lebenden Zellen wahrzunehmen ist. Bei Zusatz von Essigsäure verschwinden sie, während die von den Centriolen ausgehenden Strahlungen

hervortreten. Meine Absicht, Abbildungen nach dem lebenden Objekt zu geben, habe ich leider nicht ausführen können. Übrigens sind die „Richtungskörper“ am frischen Präparat schwierig zu erkennen; es ist deshalb nicht leicht, die Bilder, die man hier sieht, richtig einzuordnen.

II. Vermehrungsperiode.

(Fig. 1, 2, 7—13, 81.)

Der Hoden der Honigbiene besteht aus einer grossen Anzahl sog. solider Schläuche, langer zylindrischer Fäden, die kein Lumen haben, also eigentlich keine Schläuche sind. Jeder Faden geht an dem einen dem Hodenhilus zugekehrten Ende in einen Ausführungsgang über. Er setzt sich aus Spermatocysten zusammen, wie sie bei Insekten sehr verbreitet sind. Auf einem Querschnitt durch einen Faden (Fig. 2, 4) zählt man deren 4—6. Aussen wird er von einer Hüllhaut umkleidet.

Der Inhalt der Spermatocysten besteht bei der Made ausschliesslich aus Spermatogonien (Fig. 1, 2). Diese sind kegelförmig und hängen an den der Cystenmitte zugekehrten Spitzen durch homogen aussehende Spindelrestkörper unter einander zusammen. Sämtliche Spermatogonien einer Cyste stammen offenbar von einer gemeinsamen Ahnenzelle ab.

Der Kern jeder Spermatogonie liegt im basalen Teil der Zelle; er zeigt einen oder zwei grössere Chromatinklumpen und daneben ein spärliches Gerüstwerk (Fig. 7). Die Zellsubstanz enthält in ihrem, dem Cystenzentrum zunächst liegenden, vom Kern freien Teil zahlreiche Mitochondrien (Fig. 81). Centriolen habe ich in den ruhenden Zellen nicht nachweisen können.

Verschiedene Stadien der Mitose der Spermatogonien sind in den Figuren 8—13 dargestellt. Wenn man eine Äquatorialplatte in der Ansicht vom Pol vor sich hat, kann man leicht konstatieren, dass die Anzahl der Chromosomen 16 beträgt (Fig. 11). Die Mitochondrien liegen während der Mitose in Form von Körnern in der Umgebung der Teilungsfigur verstreut.

Die Tochterzellen nehmen immer wieder dieselbe Form und Anordnung an wie die Mutterzellen sie besaßen; es müssen demnach nach Ablauf der Mitose noch erhebliche Umformungen und Umlagerungen der Zellen vor sich gehen.

Die Wand jeder Spermatocyste wird von grossen Zellen, Wand- oder Follikelzellen, gebildet, deren Cytoplasma reich an Mitochondrien ist.

Mit der Vergrösserung der Spermatocysten durch öfter sich wiederholende Teilung der Spermatogonien geht eine Vergrösserung und Vermehrung der Follikelzellen einher. Die Kernteilung der Follikelzellen erfolgt auf dem Wege der Mitose (Fig. 5 und 6). Dabei treten sehr viel mehr Chromosomen auf als bei der Mitose der Spermatogonien. In Fig. 6 (Polansicht eines Muttersternstadiums einer Follikelzelle) habe ich zirka 60 Chromosomen zählen können. Petrunkevitch (01, S. 588) gibt an, dass in den Blastodermzellen des sich furchenden Bieneneneies etwa 64 vorhanden sind. Diese Zahl dürfte auch für die Follikelzellen zutreffen.

III. Wachstumsperiode.

(Fig. 3, 4, 14—21, 60, 82—85, 113.)

Mit dem Eintritt in die Wachstumsperiode beginnen die Samenzellen sich zu vergrössern. Während sie bis dahin kegelförmig waren, nehmen sie nunmehr eine kugelige Gestalt an. Sie hängen nach wie vor durch Spindelrestkörper miteinander zusammen, aber nicht mehr wie früher alle miteinander im Centrum der Spermatocyste. Fig. 3 zeigt zwei Cystendurchschnitte aus einem Hodenschlauch im Beginn der Wachstumsperiode, Fig. 4 einen Querschnitt durch einen ganzen Hodenschlauch gegen Ende derselben Periode.

Mit den einzelnen Bestandteilen der Samenzellen gehen im Lauf der Wachstumsperiode folgende Veränderungen vor sich.

In den Kernen tritt ein deutlicheres Gerüstwerk auf; die grösseren Chromatinklumpen nehmen ihre Lage an der Kernwand.

In der Zellsubstanz zeigen sich körnig aussehende Mitomfäden, welche vielfach konzentrisch um den Kern herum angeordnet sind.

Am Spindelrestkörper konstatiert man bald nach Beginn der Wachstumsperiode, dass er an derjenigen Stelle, wo er die Zelloberfläche durchsetzt, um sich mit dem Spindelrestkörper der Nachbarzelle zu verbinden, von einem ringförmigen Band umfasst wird, das sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbt. Es handelt sich hierbei um ein ringförmiges „Zwischen-

körperchen“, das im Anschluss an die Mitosen der Spermatogonien entstanden sein muss, wenn es auch früher nicht erkennbar war. Offenbar ist es mit der Vergrösserung der übrigen Zellbestandteile auch seinerseits gewachsen und dadurch leichter tingierbar geworden.

Auch die Centriolen, welche ich in den ruhenden Spermatogonien nicht habe auffinden können, werden bald nach Beginn der Wachstumsperiode nachweisbar und zwar erscheinen sie als zwei rundliche Körnchen, welche dicht neben einander unmittelbar an der Zelloberfläche gelegen sind.

Später (Fig. 17) sind sie meistens deutlich stäbchenförmig. Von den an die Zelloberfläche anstossenden Enden der Stäbchen gehen feine Fädchen ab, welche nach kurzem Verlauf mit kleinen Bläschen endigen. In Fig. 18 sieht man statt zweier Centriolen deren drei.

Auf einem weiteren Stadium (Fig. 19) sind zu den beiden zuerst vorhandenen Centriolen weitere kleinere hinzugekommen, welche ebenfalls an oder auch auf der Zelloberfläche liegen. Ich bezeichne sie als „Nebencentriolen“ im Gegensatz zu den „Hauptcentriolen“, welche durch ihre Grösse und die von ihnen ausgehenden Fädchen (mit Endbläschen) ausgezeichnet sind. Offenbar stammen die Nebencentriolen durch Teilung oder Knospung von den Hauptcentriolen ab. Anfangs sind sie in der Nachbarschaft dieser gelegen; später verteilen sie sich auf die ganze Zelloberfläche (Fig. 20, 21). Nicht selten gehen auch von einem oder mehreren der Nebencentriolen feine Fädchen ab, welche entweder frei endigen oder auch ihrerseits Bläschen tragen, die jedoch in der Regel nur sehr winzig sind.

Die Mitochondrien ordnen sich mit Beginn der Wachstumsperiode zu wellig verlaufenden Fäden, Chondromiten, zusammen, welche an einer Stelle der Kernperipherie angehäuft liegen (Fig. 82). Diese Fäden sind anfangs dünn. Später werden sie dicker und breiten sich gleichzeitig mehr und mehr um den Kern herum aus (Fig. 83). Schliesslich umgeben sie ihn auf allen Seiten in Form einer Hohlkugel (Fig. 84, 85, 113). In der Wand dieser Hohlkugel hängen sie an vielen Stellen netzig miteinander zusammen, während sie an anderen, sich kreuzend, aneinander vorbeiziehen.

Die Follikelzellen strecken einige Zeit nach Beginn der Wachstumsperiode zwischen die Zellen des Cysteninneren lappige Fortsätze hinein, welche sich mehrfach verzweigen. Diese Fortsätze sind besonders reich an Mitochondrien (Fig. 4).

IV. Reifungsperiode.

1. Erste Reifungsteilung.

(Fig. 22—41, 61—71, 86—98, 114—123.)

Fig. 22—25, 61.

Im Anfang der ersten Reifungsteilung beginnen zunächst die beiden Hauptcentriolen, welche grösser und durch Fädchen mit grösseren Endbläschen ausgezeichnet sind, auseinander zu rücken (Fig. 22, 23). Diejenigen Stellen der Zelloberfläche, an denen sie auf ihrer Wanderung liegen, sind kegelförmig vorgebuchtet; die Centriolen nehmen die Spitzen der Kegel ein. Von jedem der beiden Centriolen geht ein Strahlenbüschel in den Zellleib hinein ab.

Zwischen den beiden Cytoplasmakegeln macht sich alsbald (Fig. 24) ein Unterschied bemerkbar, insofern als der eine kürzer und stumpfer, der andere länger und spitzer wird. Dasjenige Centriol, welches an der Spitze des längeren und spitzeren Kegels liegt (das obere in Fig. 24), gerät später in die sich bildende Knospe hinein, während das andere Centriol (das untere in Fig. 24) in der Mutterzelle zurückbleibt.

Die von den Centriolen ausgehenden Fädchen, welche mit Bläschen endigen, gehen zu Grunde; zuerst schwinden die Bläschen, während die Fädchen noch eine Zeitlang (bis zum Stadium der Fig. 28) erhalten bleiben können.

Der Kern nimmt seine Lage an der Basis des mehr stumpfen und kurzen Kegels. In seinem Innern ist der grössere Chromatinklumpen, welcher (Fig. 60) an einer Stelle der Kernmembran anlag, geschwunden. Offenbar ist er zum Aufbau der Chromatinstränge verwandt, welche (Fig. 61)¹⁾ unter der Kernmembran aufgetreten sind.

Fig. 26 · 32, 62—67.

In der Folge verlängert sich der spitze Cytoplasmakegel unter weiterem Wachstum der von dem Centriol ausgehenden

¹⁾ Die Fig. 61 ist bei Einstellung auf die dem Beschauer zugekehrte Oberfläche des Kerns gezeichnet.

Fasern und verschmälert sich zugleich zu einem fadenförmigen Fortsatz. Der stumpfe Kegel dagegen wird eingezogen, indem das Centriol, welches die Kegelspitze einnimmt, nach innen vorrückt. Eine schirmartig angeordnete Strahlung zieht von dem Centriol aus über den Kern herüber (Fig. 26, 27).

Die Nebencentriolen, welche anscheinend regellos an der Zellperipherie verteilt lagen, führen währenddessen ebenfalls Bewegungen aus, jedoch ohne dass eine von ihnen ausgehende Strahlung zu beobachten wäre. Man konstatiert, dass sie sich mehr und mehr an einer Stelle der Zelloberfläche, und zwar stets in der Umgebung eines ringförmigen Zwischenkörperchens, ansammeln (Fig. 26, 27). Diese Stelle der Zelloberfläche ist für die Knospenbildung ausersehen. Sie hat zunächst keine bestimmte Lagerung zu den beiden Hauptcentriolen, welche auf diesem Stadium die Teilungspole darstellen. Später aber kommt sie demjenigen Centriol, welches vorher die Spitze des stumpfen Kegels einnahm, mehr und mehr gegenüber zu liegen und nähert sich demnach der Basis des fadenförmigen Fortsatzes. Gleichzeitig fängt sie an sich vorzubuchten (Fig. 28). Die Gesamtheit der hier vorhandenen Nebencentriolen übernimmt mehr und mehr die Funktion eines zweiten Teilungspoles, während das Hauptcentriol am Ende des fadenförmigen Fortsatzes augenscheinlich nur noch eine nebensächliche Rolle spielt.

Der fadenförmige Fortsatz, welcher eben erst vorgestreckt wurde, beginnt nunmehr sich zurückzubilden, indem die Cytoplasmafasern, welche von dem Centriol ausgehen, grösstenteils resorbiert werden. Er verkürzt sich immer mehr und verschwindet schliesslich ganz (Fig. 28—32). Das Centriol, welches an seiner Spitze lag, kommt in einer Reihe mit den Nebencentriolen zu liegen (Fig. 31, 32), ist aber einstweilen noch an seiner Grösse und einer schwachen von ihm ausgehenden Strahlung erkennbar.

Am anderen Hauptcentriol sind bis zum Stadium der Fig. 32 keine Veränderungen eingetreten.

Was geht währenddessen mit dem Kern vor sich? Der Kern bewahrt anfangs noch seine exzentrische Lage in der Nähe desjenigen Centriols, welches vorher die Spitze des stumpfen Kegels einnahm. Die unter der Kernmembran gelegenen Chro-

matinstränge zeigen eine deutliche Längsspaltung (Fig. 62)¹⁾. Durch Verkürzung und Verdickung der Spalthälften entstehen Doppelstäbchen, wie sie in Fig. 63 abgebildet sind. Fig. 62 und 63 sind beide bei Einstellung auf die dem Beschauer zugekehrte Oberfläche des Kerns gezeichnet. Die Chromosomen liegen also nur scheinbar im Kerninnern.

Mittlerweile ist der Kern mehr ins Innere der Zelle hinein verlagert worden. Gleich darauf macht sich eine Verkleinerung seines Volumens bemerkbar, welche wohl darauf beruht, dass Kernsaft in die umgebende Zellsubstanz übertritt. Gleichzeitig geben die Chromosomen ihre Lage unter der Kernmembran auf und geraten in die Kernhöhle hinein (Fig. 28, 29). In dieser treten Lininfasern auf, welche unregelmässig angeordnet sind und eine körnige Beschaffenheit zeigen; in Präparaten, welche mit Hermannschem Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, findet man sie (in einiger Entfernung vom Schnitt- rand) vielfach ebenso schwarz wie das Chromatin gefärbt.

Ein weiteres Stadium zeigt die achromatische Spindel in der Entstehung begriffen. Der Kern spitzt sich an einer Stelle zu, sodass er birnförmig wird (Fig. 30, die beiden unteren Zellen). Die Spitze ist in der Regel auf dasjenige Hauptcentriol zu gerichtet, welches in der Mutterzelle zurückbleibt. Von dem zugespitzten Ende des Kerns strahlt ein kegelförmiges Bündel glatter Lininfasern ins Kerninnere hinein. Die Chromosomen sind gegen das Ende der Lininfasern an diese angeheftet. Es bildet sich also zunächst eine Halbspindel. Diese wird erst später in eine ganze übergeführt. Der Kern erscheint dann an zwei einander gegenüberliegenden Punkten zugespitzt, also spindelförmig.

Indem die Chromosomen in den Äquator der Spindelfigur eingeordnet werden, erfahren sie eine Umformung. Aus den Doppelstäbchen gehen Doppelkugeln hervor, deren Verbindungslinie der Spindelaxe parallel liegt. Jede Kugel entspricht offenbar einer Spalthälfte und ist durch weitere Verkürzung einer solchen entstanden (Fig. 64—67).

¹⁾ An einer Stelle im Kern der Fig. 62 haben sich zwei Spalthälften eine Strecke weit voneinander entfernt; wahrscheinlich handelt es sich hier um eine künstliche, durch das Reagens bewirkte Verzerrung.

Fig. 33—38, 68, 69.

Nachdem wir auch den Kern in seinem Verhalten bis zum Stadium der Fig. 32 bzw. 67 begleitet haben, wollen wir den Vorgang der Knospenbildung weiter verfolgen.

Die Vorbuchtung an der Stelle der Knospenanlage beginnt sich hügelartig vorzuwölben. Es sieht häufig so aus, als wenn der Zelleib in die entstehende Knospe ausgezogen würde. Das Hauptcentriol, welches bisher vielfach von den Nebencentriolen getrennt lag, vereinigt sich mit diesen. Sämtliche Centriolen sind nunmehr auf einem kleinen Bereich der Zellperipherie, an der Oberfläche der sich bildenden Knospe vereinigt, sodass es möglich ist, über ihre Zahl etwas auszusagen; dieselbe dürfte zirka 15 betragen. In den Figuren ist immer nur ein kleiner Teil der Centriolen gezeichnet, nämlich diejenigen, welche am Seitenrand der Knospe lagen.

Ausnahmsweise, wie in Fig. 36, kommt es vor, dass der fadenförmige Fortsatz, an dessen Spitze das eine der beiden Hauptcentriolen liegt, sich noch bis in spätere Stadien hinein erhält. In Fig. 36 entspringt er ausserdem entfernt von der Oberfläche der in Bildung begriffenen Knospe. Wahrscheinlich würde seine Basis später noch auf die Knospenoberfläche verlagert worden sein.

Das ringförmige Zwischenkörperchen, in dessen Umgebung die Nebencentriolen sich angesammelt haben, liegt entweder an der Spitze der Knospe oder an ihrer Seitenwand. Häufig findet man an der Oberfläche einer Knospe nicht nur ein, sondern zwei oder mehr ringförmige Zwischenkörperchen. Es zeigt sich, dass die sämtlichen in der Zelle vorhandenen Zwischenkörperchen hierhin verlagert werden.

Mit den Zwischenkörperchen bleiben die Spindelrestkörper in Verbindung. Sie gelangen also in die Knospe hinein, sind jedoch in dieser nicht mehr abgrenzbar. Die homogene Beschaffenheit, welche die Knospe von ihrer Entstehung an im Innern zeigt, ist wahrscheinlich auf die Anwesenheit der Substanz der Spindelrestkörper zurückzuführen.

Im Kerninnern waren die Tochterchromosomen auf dem Stadium der Fig. 32 zum Auseinanderrücken vollständig fertig. Eine Trennung in zwei Tochtergruppen findet jedoch in der Folge nicht statt. Die Teilung bleibt vielmehr stehen und wird zuletzt rückläufig, ohne dass es zu einer Auflösung der Kernmembran

gekommen wäre. Die Chromosomen häufen sich, in der Regel in einer der beiden Spitzen des spindelförmigen Kerns, zu einem Komplex zusammen

Fig. 39—42, 70, 71.

Die Cytoplasmaknospe gewinnt nun allmählich eine bestimmte (zylindrische) Form und schnürt sich an der Basis etwas ein (Fig. 39). An der Grenze zwischen Mutterzelle und Knospe tritt ein ringförmiges Zwischenkörperchen auf, welches sich folgendermaßen bildet. Von dem in der Mutterzelle zurückbleibenden Centriol erstreckt sich noch immer, wie schon auf dem Stadium der Fig. 26, eine schirmartig angeordnete Strahlung über den Kern herüber. Die der Kernoberfläche zunächst liegenden Fasern dieses Strahlenschirms treten in die Knospe ein und verlaufen unter ihrer Oberfläche ein Stück weit in sie hinein. An diesen Fasern, welche auf einem Querschnitt kreisförmig angeordnet sind, treten nun in der Höhe der Knospenbasis knötchenförmige Verdickungen auf. Später verlieren diese Knötchen ihren Zusammenhang mit dem Centriol, indem die Fasern, welche sie mit diesem verbinden, bis auf ein kurzes Stück resorbiert werden. Schliesslich schwinden die von den Knötchen ausgehenden Fasern gänzlich. Die Knötchen selbst werden durch die Zelleinschnürung etwas, wenn auch nur wenig, zusammengedrängt; sie schliessen sich, indem sie seitlich miteinander verschmelzen, zu einem Ring zusammen, welcher mit der Zelloberfläche in Berührung steht.

Das in der Mutterzelle zurückbleibende Centriol ist währenddessen nicht an Ort und Stelle liegen geblieben, sondern zeigt „telokinetische“ Bewegungen. Nachdem es zunächst vielfach von der Zellwand weg und ein Stück hinein ins Zellinnere gewandert war, kehrt es an die Zellwand zurück und verschiebt sich unter ihr entlang, gegen die Basis der abgetrennten Knospe zu. Die Bewegung des Centriols wird von einer solchen des Kerns begleitet. Der Kern nimmt regelmässig eine solche Lage ein, dass seine Längsachse mit der Verbindungslinie von Centriol und Knospenbasis annähernd zusammenfällt oder dieser Linie ungefähr parallel läuft.

Es sei noch einmal darauf hingewiesen, dass die Kernmembran sich während des ganzen Verlaufs der ersten Reifungsteilung intakt erhält. Es sieht zuweilen so aus, als wenn sie an

den beiden zugespitzten Enden des Kerns unterbrochen wäre; in Wirklichkeit aber ist sie wohl nur ausgezogen und daher verdünnt.

Wie ich eben bereits bemerkt habe, werden die sämtlichen Zwischenkörperchen, welche in einer Zelle vorhanden sind, auf die sich bildende Knospe verlagert. Das Resultat davon ist, dass die Zellen nach Ablauf der ersten Reifungsteilung nur noch durch Vermittlung der ausgestossenen Richtungskörper zusammenhängen; diese selbst aber sind untereinander in derselben Weise wie die ganzen Zellen vor der Teilung verbunden. Fig. 59 zeigt eine grössere Anzahl erster Richtungskörper (etwa zehn), welche eine Kette bilden; bei fünfen von ihnen sieht man die zugehörigen Mutterzellen (welche das Muttersternstadium der zweiten Teilung bereits wieder hinter sich haben). An die Richtungskörper treten Fortsätze der Follikelzellen heran.

Verhalten der Chondromiten bei der ersten Reifungsteilung.

(Fig. 86—98, 114—123.)

Die Chondromiten waren am Ende der Wachstumsperiode in Form einer den Kern umgebenden Hohlkugel angeordnet. Im Beginn der Teilung geben sie diese Anordnung auf und ziehen sich an einer Stelle unter der Zelloberfläche, und zwar dort, wo später die Knospe auftritt, zu einem Knäuel zusammen (Fig. 87, 88).

Zu der Zeit, wo die Chromosomen in den Äquator einer Spindelfigur eingeordnet werden, liegt die Knospenanlage, an welcher das Chondromitom angehäuft ist, dem Centriol, welches in der Mutterzelle zurückbleibt, in den meisten Fällen bereits direkt gegenüber. Man konstatiert nun, dass das Knäuel Fäden aussendet, welche einen der Teilungsachse annähernd parallelen Verlauf annehmen. Sie sind in der Regel rund um den Kern herum verteilt, laufen aber von ihm entfernt, zuweilen sogar unmittelbar unter der Zelloberfläche (Fig. 90, 92, 115—117; vergl. auch den in Fig. 118 dargestellten optischen Querschnitt eines Stadiums wie Fig. 117).

Wenn die Knospe ihre definitive Form gewonnen hat, ist das ganze Chondromitom aufgebraucht und in eine Anzahl dickerer ungefähr gleich langer Fadensegmente zerlegt, welche dieselbe Richtung innehalten. Sie haben ihre periphere Lage aufgegeben und verlaufen nunmehr an der Oberfläche des spindel-

förmig gewordenen Kerns, welchen sie von allen Seiten, also mantelförmig, umhüllen¹⁾ (Fig. 96, 119—121; Fig. 122 stellt einen Querschnitt senkrecht zur Teilungsaxe durch ein Stadium wie Fig. 121 dar).

Bei aufrechter Stellung der Teilungsfigur (mit nach oben gerichteter Knospe) liegen die unteren Enden der Fäden ungefähr in derselben Horizontalebene, in einiger Entfernung vom Centriol der Mutterzelle, die oberen an der Knospenbasis. Ein Teil der Fäden senden in die Knospe verdünnte Fortsetzungen hinein.

Stellenweise (besonders häufig an den Enden, welche dem in der Mutterzelle zurückbleibenden Centriol zugekehrt sind) erscheinen die Fäden mehr oder weniger stark verdickt. Besonders an diesen Stellen kann man konstatieren, dass sie nicht solide sind, sondern Röhren darstellen. Als solche erscheinen sie vielfach aber auch in ganzer Länge. Die Wandung der Röhren ist intensiv färbbar, während das Innere hell erscheint (man vergleiche besonders die Figuren der Taf. XXVI).

Nach erfolgter Bildung der Knospe wird, wie ich bereits oben beschrieben habe, das in der Mutterzelle zurückgebliebene Centriol unter der Zelloberfläche entlang gegen die Knospenbasis zu verschoben. Die Chondromiten werden dabei so verlagert, dass ihre Richtung derjenigen Linie annähernd parallel bleibt, welche das Centriol mit der Knospenbasis verbindet. Bei starker Annäherung des Centriols an die Knospenbasis muss der Platz für die Chondromiten zu klein werden. Dann schieben sich ihre der Knospenbasis zugekehrten Enden unter dieser hinweg (Fig. 97, 98, 123). In Fig. 98 ist der grösste Teil der Chondromiten zu einem Bündel paralleler Stäbe zusammengehäuft, welche, unter der Knospenbasis gelegen, mit der ursprünglichen Teilungsachse einen rechten Winkel bilden. Die Lage des Centriols war in diesem Fall nicht festzustellen.

2. Zweite Reifungsteilung.

(Fig. 42—59, 72—80, 99—112, 124—139).

Fig. 42, 72.

Das Ausgangsstadium der zweiten Reifungsteilung bilden rundliche Zellen, denen an einer Stelle die ausgestossene Knospe

¹⁾ Liegt jedoch die Knospungsstelle und das hier zusammengezogene Chondromitom zu dem Zeitpunkt, wo die Spindel sich bildet, dem Centriol der Mutterzelle noch nicht gegenüber (Fig. 91), so kommen die Fäden, welche ausgesandt werden, sämtlich auf einer Seite des Kerns zur Entwicklung; sie bilden hier eine mehrfache Schicht (Fig. 93, 94, 95).

ansitzt. An der Grenze zwischen Mutterzelle und Knospe liegt ein ringförmiges Zwischenkörperchen. Das Centriol, welches sich am Ende der ersten Reifungsteilung der Knospenbasis genähert hatte, liegt ihr wieder gegenüber. Die von dem Centriol ausgehende Strahlung hat keine Rückbildung erfahren.

Der Kern ist meistens länglich mit abgerundeten oder zugespitzten Enden, sein Kontur häufig eingebuchtet. Der grösste Durchmesser des Kerns fällt in der Regel mit der Verbindungslinie zwischen Centriol und Knospenbasis zusammen oder liegt dieser Linie (ganz oder annähernd) parallel. Die Chromosomen, welche sich an einer Stelle des Kerninneren zu einem Komplex vereinigt hatten, scheinen in eine Art Gerüst übergegangen zu sein.

Fig. 43—45, 73—77.

Die Teilung beginnt nun damit, dass der Kern sich an dem einen Ende, und zwar an demjenigen, welches dem Centriol zugekehrt ist, von neuem oder stärker zuspitzt. Von dieser Spitze aus strahlt ein kegelförmiges Bündel von achromatischen Fasern, eine Halbspindel bildend, in den Kernraum hinein. Die divergierenden Enden der Fasern scheinen vielfach die Kernmembran zu durchbohren. Der Chromatinkomplex liegt zunächst neben der Halbspindel. Er zerlegt sich in unregelmässig gestaltete Partikel, welche sich ihrerseits, so viel ich sehen kann, direkt zu den (16) Doppelkugeln umwandeln, welche gegen Ende der ersten Teilung in die Bildung des Komplexes eingegangen waren. Demnach darf angenommen werden, was sich auf Grund der vorliegenden Bilder (Fig. 42, 72) bezweifeln liesse, dass die Doppelkugeln zwischen den beiden Reifungsteilungen ihre Individualität bewahren.

Die Spitze der Halbspindel tritt darauf (anders als bei der ersten Reifungsteilung) mit dem Centriol direkt in Verbindung. Die Chromatindoppelkugeln heften sich an die Enden der Halbspindelfasern an. Die Kernmembran bleibt nicht intakt, sondern zerreisst. Fetzen von ihr, die sich an Präparaten aus Flemmingschem Gemisch intensiv färben lassen, sind noch bis über den Schluss der zweiten Reifungsteilung hinaus in der Zelle nachweisbar.

Sodann tritt eine zweite Halbspindel auf, deren Fasern sonderbarer Weise von der Basis des ausgestossenen Richtungs-

körpers ausgehen. Diese zweite Halbspindel bildet zusammen mit der ersten eine ganze Spindel, in deren Äquator die Chromosomen-Doppelkugeln sich einordnen (Fig. 45, 76); in Polansichten derartiger Stadien (Fig. 77) überzeugt man sich leicht, dass die Anzahl der Doppelkugeln wieder 16 beträgt.

Trotzdem die Chromosomen demnach bei beiden Teilungen völlig gleich sind und auch die Zellgrösse nicht merkbar verschieden ist, lässt sich dennoch das Muttersternstadium der zweiten Reifungsteilung von demjenigen der ersten bei einiger Übung leicht unterscheiden. Auf dem Muttersternstadium der ersten Teilung wird die achromatische Spindel von der erhaltenen Kernmembran umschlossen; die erste Knospe ist erst in Bildung begriffen. Auf demjenigen der zweiten Teilung dagegen liegt die Spindel frei in der Zellsubstanz; sie reicht durch die ganze Zelle hindurch; an ihrem einen Pol liegt ein Centriol, während der andere von dem ausgestossenen ersten Richtungskörper gebildet wird.

Fig. 46—51, 78, 79.

Auf einem weiteren Stadium (Fig. 46, 47) rücken die Tochterchromosomen gegen die Spindelpole zu auseinander, wobei sich zwischen ihnen „Verbindungsfasern“ ausspannen. Die achromatische Figur besteht demnach jetzt aus drei Teilen: aus zwei Faserkegeln, welche die Chromosomen als Basis, das Centriol bzw. die Basis des abgetrennten Richtungskörpers als Spitze haben, und einer zentralen zylindrischen Partie, welche von den Verbindungsfasern gebildet wird. Die Verbindungsfasern sind dünner als die Fasern der polaren Kegel. In demselben Maß, wie die beiden Chromosomengruppen auseinanderrücken, werden die Verbindungsfasern länger, während die polaren Kegel kürzer werden. Wenn die Tochterchromosomen sich so weit von einander entfernt haben, wie die Spindel auf dem Stadium der Äquatorialplatte lang war, sind die polaren Kegel vollständig geschwunden (Fig. 48); es sind nur noch die Verbindungsfasern zwischen den Chromosomen übrig geblieben.

Nunmehr (Fig. 49) beginnt diejenige Stelle der Zelloberfläche, welcher der abgeschnürte Richtungskörper anliegt, sich in Form eines Kegels vorzuwölben. Dieser Kegel nimmt die eine Gruppe der Tochterchromosomen auf. Auf der Spitze des Kegels sitzt der ausgestossene Richtungskörper.

Auf einem folgenden Stadium (Fig. 50 a, 51) haben sich die Tochterkerne rekonstruiert. Der in die sich bildende zweite Knospe hineingelangte Tochterkern nimmt stets die Spitze derselben ein. Die Verbindungfasern sind geschwunden. Die Chondromiten, welche bisher neben der Spindel lagen, haben sich zwischen die beiden Tochterkerne eingeschoben. Ferner hat das Centriol seine Lage an der Zellperipherie aufgegeben und ist mehr ins Zellinnere hineingerückt; es ist nach wie vor im Mittelpunkt einer mantelförmig angeordneten Strahlung gelegen.

Fig. 52—58, 80.

In der Folge schnürt sich die Knospe an der Basis ein und nimmt eine cylindrische Form an (Fig. 52). Weiter wird sie in derselben oder in ähnlicher Weise, wie die Knospe der ersten Teilung, gegen die Mutterzelle abgegrenzt: Von dem Centriol aus laufen Cytoplasmafasern parallel der Spindelachse an der Peripherie des Chondromitenbündels, welches sich zwischen die beiden Tochterkerne eingeschoben hat, entlang und ein Stück weit in die Knospe hinein. An diesen Fasern treten in der Höhe der Knospenbasis Verdickungen auf, welche Knotenform annehmen (Fig. 52, 53). Später verlieren die Fasern ihren Zusammenhang mit dem Centriol (Fig. 54—56) und schwinden schliesslich ganz. Die Knötchen verschmelzen zu einem ringförmigen Zwischenkörperchen (Fig. 57, 58).

Das Centriol, welches nach dem Stadium der Fig. 49 ins Zellinnere vorgerückt war, nimmt seine Lage wieder an der Zellperipherie, aber an einem Platz, welcher nicht mehr (wie in Fig. 41—49) der Knospenbasis direkt gegenüberliegt; weiter scheint es sich, wie in den Telophasen der ersten Teilung, unter der Zelloberfläche entlang zu verschieben, und zwar meistens¹⁾ in der Richtung auf die Knospenbasis zu (Fig. 54, 56—58). Die Strahlung, welche von ihm ausgeht, erfährt eine Rückbildung.

Die rekonstruierten Tochterkerne nehmen stark an Grösse zu, und zwar merkwürdigerweise der Kern, welcher in die Knospe hineingelangt ist, in stärkerem Mass als derjenige der Mutterzelle, sodass er bald deutlich grösser ist als dieser. Die abgetrennte

¹⁾ In Fig. 55 hat es sich dagegen anscheinend von der Knospenbasis wegbewegt.

Knospe besass zunächst einen relativ kleinen Kern und reichliches Cytoplasma; später ist der Kern relativ gross und das Cytoplasma spärlich.

Der ausgestossene erste Richtungskörper, welcher anfangs auf der Spitze des zweiten sass, gleitet schliesslich mit seiner Basis an diesem seitlich herunter, bis an die Mutterzelle heran. Auf dem Stadium der Fig. 57 ist von dem an der Zelloberfläche gelegenen Centriol ein feines Fädchen ausgewachsen, welches die erste Anlage des Achsenfadens der sich entwickelnden Spermie darstellt. Damit hat bereits die eigentliche Spermiogenese ihren Anfang genommen.

Verhalten der Chondromiten bei der zweiten Reifungsteilung.

(Fig. 99 — 112, 124 — 139.)

Das Verhalten der Chondromiten bei der zweiten Teilung stimmt in vielen Beziehungen mit demjenigen bei der ersten überein.

Auf dem oben (S. 428 — 429) skizzierten Ausgangsstadium liegen die Chondromiten an der Peripherie des Kerns, so, dass ihre Richtung der Verbindungslinie von Centriol und Knospenbasis, d. i. also der neuen Teilungsachse, annähernd parallel ist. Sie umgeben den Kern mantelförmig oder sind mehr an einer Seite desselben angehäuft. Mit dem einen Ende stossen sie an die Knospenbasis an, während sie mit dem anderen entfernt von dem Centriol aufhören.

In der Folge werden sie peripheriewärts verlagert, vielfach so stark, dass sie unmittelbar unter der Zelloberfläche zu liegen kommen. Gleichzeitig verlängern sie sich, sodass sie mit ihrem einen (in den Figuren unteren) Ende bis ans Centriol heranreichen (Fig. 101).

Auf einem weiteren Stadium (Fig. 102) nähern sie sich wieder der Teilungsachse, wobei sie sich offenbar verkürzen. Auf dem Stadium des Muttersterns (Fig. 103, 126) erstrecken sich ihre dem Centriol zugekehrten Enden nicht mehr bis an dieses heran. Die Anordnung, welche sie auf diesem Stadium haben, behalten sie bei (Fig. 127, 128), bis die Chromosomen auseinandergerückt sind. Dann vereinigen sie sich zu einem Bündel, welches sich an Stelle der untergehenden Verbindungsfasern

zwischen die beiden Gruppen der Tochterchromosomen, bzw. zwischen die rekonstruierten Tochterkerne, einschiebt (Fig. 104, 129).

Wieder wie bei der ersten Reifungsteilung sendet ein Teil der Fäden (4—6) verdünnte Fortsetzungen in die Knospe hinein, während die anderen an der Knospenbasis endigen.

Nachdem die Knospe sich gebildet hat, lockert sich das Bündel der Chondromiten auf (Fig. 106, 131).

Wenn das Centriol, nachdem es ins Zellinnere hineingerückt ist, sich später wieder an die Zelloberfläche begibt, um sich unter ihr gegen die Knospenbasis zu bewegen, werden die Chondromiten, welche an der Knospenbasis endigen, so verlagert, dass ihre Richtung der Verbindungslinie zwischen Centriol und Knospenbasis ungefähr parallel bleibt. Bei starker Annäherung des Centriols an die Knospenbasis schieben sich die der Knospenbasis zugekehrten Enden der Chondromiten unter dieser hinweg. Diejenigen Chondromiten dagegen, welche sich in die Knospe fortsetzen, behalten zunächst noch die ursprüngliche Lage bei (Fig. 107, 108, 132, 133). Später aber biegen auch sie sich in die Richtung der schon verlagerten um (Fig. 109, 112, 134, 136).

Wenn dagegen das Centriol bei seiner telokinetischen Bewegung in der Nähe seines alten Platzes, gegenüber der Knospenbasis, zu liegen kommt, ist auch der Verlauf der Chondromiten ein anderer, nämlich der in Fig. 135 wiedergegebene.

Häufig sieht man einzelne Fäden, welche von den übrigen abgesprengt sind (Fig. 106, 109, 110¹⁾, 112, 133, 135); eine sehr unregelmässige Anordnung zeigen sie in Fig. 111.

Weiterhin verschmelzen die Fäden zu einem einzigen Körper, dem „Mitochondrienkörper“, welcher an Präparaten mit gelungener Mitochondrienfärbung ein homogenes Aussehen zeigt (Fig. 137 — 139²⁾); anfangs verschieden gestaltet, rundet er sich schliesslich mehr und mehr ab, unter Einziehung seiner Ausläufer, von denen einer sich in die zweite Knospe hineinerstreckt.

Das Verhalten der Chondromiten bei der zweiten Reifungsteilung lässt sich in seinen Hauptzügen übrigens auch an Präpa-

¹⁾ Fig. 110 ist ein gleiches Stadium wie dasjenige der Fig. 109; jedoch sind die Chondromiten, welche man in Fig. 109 in der Längsansicht vor sich hat in Fig. 110 grösstenteils der Quere nach getroffen.

²⁾ Die durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten Gebilde, welche in den Fig. 137—139 neben dem Mitochondrienkörper und seinen Ausläufern vorhanden sind, halte ich für Residuen der Kernmembran.

raten aus Hermannschem Gemisch feststellen; an diesen sind die Chondromiten durch schwach gelbliche Färbung kenntlich (Taf. XXIII). Querschnittsbilder der Chondromiten zeigen auch an derartigen Präparaten deutlich, dass es sich um Röhren handelt; man vergleiche Fig. 50 b, welche einen Querschnitt senkrecht zur Teilungsachse durch ein Stadium wie dasjenige der Fig. 50 a in Höhe von $n-n$ darstellt.

V. Die ferneren Schicksale der Teilungsprodukte.

Über die ferneren Schicksale der Produkte der beiden eben beschriebenen Reifungsteilungen habe ich seit dem Erscheinen meiner vorläufigen Mitteilung weitere Untersuchungen nicht angestellt. Damals habe ich mit Bezug auf diesen Punkt folgendes ermitteln können:

„Nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers wandeln die zurückbleibenden grossen Zellen sich in Spermien um. Die ersten Richtungskörper gehen nach einiger Zeit zu Grunde. Die zweiten Richtungskörper dagegen beginnen ebenfalls sich zu Spermien zu entwickeln, wobei ihre Kerne dieselben Veränderungen wie die Kerne der grossen Zellen und zeitlich parallel mit ihnen durchmachen. Jedoch scheint dieser Entwicklungsprozess schliesslich, wenn auch erst sehr spät, zum Stillstand zu kommen und in Degeneration überzugehen. Jedenfalls habe ich in Ausstrichpräparaten, die ich von dem Hodeninhalte geschlechtsreifer Drohnen angefertigt habe, bisher nur eine Art von Spermien, die aus den grossen Zellen hervorgegangen sind, auffinden können.“

Eine ausführliche Darstellung dieser Vorgänge muss einer späteren Abhandlung überlassen bleiben.

B. Allgemeiner Teil.

I. Bedeutung der Richtungskörperbildung im Bienenhoden.

Mit Bezug auf die Richtungskörper, welche bei der Eireifung ausgestossen werden, hat zuerst Mark (81, S. 556) die Meinung ausgesprochen, dass sie den Wert von abortiven Eiern haben. Näher begründet wurde diese Auffassung von Boveri (87, S. 103) in folgender Weise:

„Da die Bildung eines jeden Richtungskörpers eine Zellteilung ist, so müssen in dem Entwicklungsgang, den man als

Eireifung bezeichnet, drei Generationen unterschieden werden nach folgendem Stammbaum:

Grossmutterzelle des Eies (sog. unreifes Ei)			
Mutterzelle des Eies		I. Richtungskörper	
Ei	II. Richtungskörper	Tochterzelle d. I. R.-K.	Tochterzelle d. I. R.-K.
		Kann auch fehlen.“	

„Der aufgestellte Stammbaum zeigt, wenigstens bei manchen Tieren, in der letzten Generation vier Zellen, von denen eine zur Entwicklung bestimmt ist, während die drei anderen zu Grunde gehen. Der Prozess der Richtungskörperbildung trägt in jeder Hinsicht so sehr den Charakter des Rudimentären, dass man zu der Annahme gezwungen ist, diese drei Zellen hätten dereinst an sich eine Bedeutung besessen; und will man nun eine Hypothese aufstellen, worin dieselbe bestanden habe, so ist die wahrscheinlichste, ja wohl die einzig mögliche die, dass diese drei dem Untergang bestimmten Zellen ursprünglich die gleiche Funktion hatten, wie die der nämlichen Generation angehörige entwicklungsfähige Zelle, dass sie also, wie diese, Eier waren. Das I. Richtungskörperchen ist demnach eine rudimentäre Eimutterzelle, das zweite und die Tochterzellen des ersten sind abortive Eier.“

Endgültig wurde die Einatur der Richtungskörperchen durch die Arbeit O. Hertwigs aus dem Jahre 1890 festgestellt, welche den schon von Platner (89) hervorgehobenen Parallelismus zwischen Ei- und Samenbildung über jeden Zweifel hinaus klarlegte.

Was nun die Richtungskörperbildung im Bienenhoden anlangt, so ergibt ein Vergleich mit der regulären Spermatogenese ohne weiteres, dass die Zelle, welche in die erste Knospung eintritt, als Spermatocyte erster Ordnung aufzufassen ist; die beiden ungleich grossen Tochterzellen der ersten Knospung sind demnach Spermatocyten zweiter Ordnung, die ungleich grossen Tochterzellen der zweiten Knospung sind Spermatiden.

Der rudimentäre Charakter ist bei den Knospen im Bienenhoden noch stärker als bei den Richtungskörperchen der Eier ausgesprochen. Die letzteren sind ausschliesslich ihrer Kleinheit

wegen rudimentär; im übrigen haben sie anscheinend alle Bestandteile einer Zelle. Die erste Knospe im Bienenhoden dagegen besitzt keinen Kern; sie besteht ausschliesslich aus Cytoplasma und einer grossen Anzahl von Centriolen; der zweiten Knospe gehen Centriolen, an denen die erste Knospe so reich ist, vollständig ab.

Warum die Eier rückgebildet wurden, wird von Mark (81, S. 556—557) folgendermassen beantwortet: „the renewed proliferation was formerly a means of increasing the number of the reproductive parts, just as in the formation of the spermatozoa the mother cells, after a period of growth, finally break up into a number of individual elements. In the case of the male elements natural selection has operated, through the multiplied chances of their failing of the opportunity to execute their normal functions, for the preservation of the functional integrity of every individual, and even for a great increase in the number of the elements which arise by this last act of proliferation. In the case of the ova different influences have been in operation. The vigor of the elements has here — i. e. as compared with the male elements — been a more important factor in the preservation of the individual and the ultimate success of the race than the multiplication of numbers. The last act of proliferation has therefore never resulted, in this case, in the production of more than a very few individual elements, and these have practically been still further reduced by the suppression of the function of the cells called polar globules, in order to afford the remaining cell (ovum) that increased chance of survival which a better equipment is capable of insuring.“

Auf den gleichen Standpunkt stellt sich Boveri (87, S. 104): „Ein Organismus bringt durch successive Teilung der embryonalen Keimzellen eine gewisse Anzahl von Eiern hervor und stattet jedes derselben mit einer bestimmten Menge von Nährsubstanzen aus. Ist nun ein Bedürfnis nach besser ausgestatteten Eiern vorhanden, so wird es für die Erhaltung der Art von Vorteil sein, wenn die letzten Teilungen, aus denen die Eier hervorgehen, ungleich ausfallen, so dass die Hälfte der Eier oder der vierte Teil (wenn schon die vorletzte Teilung ungleich war) besser ausgerüstet ist und so eine gesicherte Entwicklung garantiert erhält, wenn auch der übrige Teil umso gewisser zu Grunde geht.

Dieser Prozess wird sich dann im Laufe der Phylogenie zu seiner jetzigen Höhe steigern.“

Es fragt sich, ob ähnliche Betrachtungen auch mit Bezug auf die Reifungsteilungen im Bienenhoden Gültigkeit haben. Mit Bezug auf die erste Teilung haben sie es meines Erachtens nicht oder jedenfalls nur teilweise; denn diese verläuft in der geschilderten Weise ungleich in erster Linie aus Gründen innerer Notwendigkeit, welche wir später kennen lernen werden. Dagegen sind für die Rückbildung der einen der beiden Spermatiden, welche aus der zweiten Reifungsteilung hervorgehen, wohl ausschliesslich Zweckmässigkeitsgründe massgebend gewesen, von eben der Art, wie sie nach Mark und Boveri zur Entstehung der Eirichtungskörper geführt haben.

Die Menge der Spermien, welche der Bienenkönigin bei der Begattung einverleibt werden, ist von Leuckart auf 25—30 Millionen berechnet worden. „Nimmt man auch nur die Hälfte dieser Menge oder noch weniger, und berücksichtigt dann weiter, dass bei der Befruchtung der einzelnen Eier immer nur einige wenige Fäden (vielleicht selten mehr als 6—8) verbraucht werden, so wird man leicht im Stande sein, zu begreifen, dass der Inhalt der Samentasche unter gewöhnlichen Verhältnissen, wo jährlich vielleicht 150—200 000 Eier abgesetzt werden, für die Dauer eines 3—4jährigen Lebens völlig ausreicht“ (Leuckart 58, S. 64, Anm.). Eine doppelt so grosse Anzahl von Spermien, wie sie resultieren würde, wenn die zweite Reifungsteilung bei der Honigbiene ebenso wie bei der Wespe die Entstehung von zwei gleichgrossen Tochterzellen zur Folge hätte, wäre demnach offenbar unnütz; es hat den Zwecken der Art besser entsprochen, weniger Spermien zu bilden und diese besser auszurüsten.

Die Frage, warum die Richtungskörper der Eier nicht vollständig rückgebildet worden sind, wird bekanntlich dahin beantwortet, „dass durch die Teilungen der Ovo- bzw. Spermatocyten eine als Vorbereitungsprozess dienende Chromatinreduktion bewirkt werde.“

Im Bienenhoden liegen bezüglich des Chromatins ganz besondere Verhältnisse vor. Zunächst erfolgt im Beginn der ersten Reifungsteilung keine Herabsetzung der Chromosomenzahl. Dann unterbleibt bei der ersten Reifungsteilung die Kernteilung;

die erste Reifungsteilung ist im Bienenhoden tatsächlich auf dem Wege, völlig unterdrückt zu werden.

Bevor wir die Bedeutung dieser das Chromatin betreffenden Vorgänge erörtern, müssen wir zu der viel umstrittenen Frage, wie die Chromatinreduktion bei den übrigen Metazoen vor sich geht, Stellung nehmen.

II. Heutige Anschauungen über Chromatinreduktion.

1. Aus der Geschichte des Reduktionsproblems

Nachdem verschiedene Forscher die Bedeutung der Eirichtungskörperchen darin gesucht hatten, dass durch Ausstossung derselben die Menge des im Ei enthaltenen Chromatins auf die Hälfte herabgesetzt würde, kam bekanntlich Weismann (87) von theoretischen Gesichtspunkten aus zu dem Postulat, dass bei der Bildung der Richtungskörper die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reduziert werden und die zweite Teilung eine „Reduktionsteilung“ sein müsse, „d. h. eine Teilung, bei welcher die primären Kernschleifen des Äquators nicht gespalten werden, sondern ungeteilt sich in zwei Gruppen scheiden, von denen jede einen der beiden Tochterkerne bildet.“

Eine derartige Teilung wurde nun zwar nicht gefunden, wohl aber beschrieben vom Rath (92, 93) Haecker (92) und Rückert (94) und weiter zahlreiche andere einen Reduktionsmodus, bei welchem die zweite Reifungsteilung durch Querteilung der Chromosomen erfolgen sollte.

Diesen Angaben über das Vorkommen einer Querteilung stehen nun aber zahlreiche andere gegenüber, nach welchen beide Reifungsteilungen mit Längsspaltung einhergehen. Hierzu kommt weiter, dass die Befunde von vom Rath, Haecker und Rückert bei den von ihnen untersuchten Objekten keine Bestätigung gefunden haben. Die Angaben vom Rath (93) über die Spermatogonese von Salamandra sind von mir bereits 1896 widerlegt worden.¹⁾ Den Resultaten von Haecker und Rückert wurde von Lerat (05) widersprochen, nach welchem auch bei Cyclops beide Reifungsteilungen unter dem Bilde einer Längsspaltung verlaufen. Das gleiche ist ganz neuerdings von A. und K. E. Schreiner (06) für Ophyotrocha behauptet worden,

¹⁾ Die Gryllotalpaarbeit desselben Autors (92) ist bisher noch nicht nachuntersucht worden.

wo die erste Reifungsteilung nach Korschelt (95) eine Querteilung sein sollte.

Ich selbst habe schon 1902, nachdem ich bei zahlreichen Objekten immer nur eine Längsspaltung gefunden hatte, Zweifel ausgesprochen, ob eine Teilung mit Querteilung der Chromosomen überhaupt existiert und halte diesen Zweifel auch heute noch durchaus aufrecht.

Im Gegensatz zu Weismann vertrat Boveri früher bezüglich der Chromatinreduktion folgende Auffassung, die ich mit Haeckers Worten (99, S. 161—163) wiedergebe. „Boveri nimmt zunächst nur eine individuelle, von Kerngeneration zu Kerngeneration sich erhaltende Selbstständigkeit der Chromosomen, aber keine qualitative Verschiedenheit derselben an (Individualitätshypothese) und es kommt für ihn darauf an, zu sehen, an welcher Stelle der Ovo- und Spermatogenese und auf welche Weise die numerische Reduktion der Chromosomen, wie sie in den tatsächlich beobachteten Zahlenverhältnissen zum Ausdruck gelangt, zu Stande kommt.“ Boveri fand bekanntlich in dem Keimbläschen von *Ascaris megalocephala bivalens*, welches sich zum Übergang in die erste Richtungsspindel vorbereitet, nicht die der Normalzahl entsprechende Zahl von vier Chromosomen, sondern nur zwei, diese jedoch in Gestalt von Viererbündeln, welche nach ihm durch zweimalige Längsspaltung je eines Chromosoms entstanden sind. Hieraus schloss er, „dass die Reduktion der Chromosomenzahl schon im Keimbläschenstadium in einer nicht weiter erkennbaren Weise, etwa durch Resorption der einen Hälfte der Chromosomen stattgefunden hat.“

O. Hertwig (90) stimmt mit Boveri in Bezug auf die tatsächlichen Befunde überein, differiert jedoch stark von ihm hinsichtlich der Deutung.

Die im Keimbläschen und Samenmutterkerne vorbereitete Menge wirksamer Kernsubstanz ist nach ihm gleich gross wie in jedem anderen Kern vor der Teilung. Eine Reduktion durch Ausstossung oder Rückbildung hat nicht stattgefunden.

„Während der zwei unmittelbar aufeinander folgenden Teilungen 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 Teilprozesse weder an Masse

zunehmen noch sich der Länge nach spalten. Die aus dem zweiten Teilungsakt hervorgehenden Endprodukte enthalten daher in Folge der zweimal eingetretenen Halbierung nur die Hälfte der Kernmasse, welche ein gewöhnlicher Kern nach der einfachen Teilung besitzt.“

Die Anzahl der im Keimbläschen und Samenmutterkern vorhandenen chromatischen Elemente ist bei *Ascaris* doppelt so gross wie sie ein gewöhnlicher Kern in der Vorphase der Teilung zeigt. O. Hertwig betrachtet nämlich jede Vierergruppe von *Ascaris* nicht als ein einziges, zweimal gespaltenes Chromosom, sondern als vier selbständige Chromosomen. Auf diese Weise kommt er zu dem Resultat, dass durch die zweite der beiden Teilungen, welche sich ohne Ruhezustand folgen, die Anzahl der chromatischen Elemente auf die Hälfte der typischen Zahl herabgesetzt wird.

Die Spermatiden, das Ei und die Richtungskörper haben „Kerne, die nur aus der halben Kernsubstanz und aus der halben Zahl chromatischer Elemente bestehen.“

Gegenüber dieser Darstellung hat Boveri (92, S. 461—463) aufrecht erhalten, dass die Einzelstäbchen des Viererbündels bei *Ascaris* nicht als selbständige Chromosomen anzusehen sind; der Ausfall des Ruhezustandes zwischen den beiden Reifungsteilungen, bemerkt er (92, S. 454), kann zwar die Reduktion der Chromatinmasse, nicht aber die der Chromosomenzahl erklären.

Es ergaben nun aber auch weitere Untersuchungen, zuerst diejenigen von Brauer (92) über die Eibildung von *Branchipus*, keine Anhaltspunkte für die Annahme Boveris, dass vor der Reifung die Hälfte der Chromosomen, sei es nun durch Atrophie oder durch Ausstossung, zu Grunde geht.

Die Tatsache der Reduktion musste also „eine andere Erklärung ihrer Entstehung erhalten“ (Brauer 92, S. 52).

Eine solche wurde zuerst 1892 von Brauer in seiner *Branchipus*-Arbeit gegeben und bei Untersuchungen über die Spermatogenese von *Ascaris* (93) bestätigt gefunden. Nach Brauer wird die Zahl der Chromosomen dadurch auf die Hälfte herabgesetzt, dass in den Prophasen der ersten Reifungsteilung der Chromatinfaden durch Querteilung in nur halb soviel Segmente zerlegt wird wie bei der Mitose einer Somazelle. Durch den Ausfall des Ruhestadiums zwischen den beiden Teilungen wird

eine Halbierung der Masse erzielt. Eine Reduktionsteilung im Sinne Weismanns findet nicht statt.

Diesem Standpunkt Brauers habe ich mich (96) ohne Vorbehalt angeschlossen.

Besonders neuerdings glauben nun zahlreiche Autoren, „in das Wesen der Chromatinreduktion tiefer eingedrungen“ zu sein; sie wollen durch direkte Beobachtung festgestellt haben, dass die Zahlenreduktion durch Kopulation oder Konjugation zweier somatischer Chromosomen zu Stande kommt. Ich habe es mir zur Aufgabe gestellt, im folgenden zu untersuchen, wie weit diese, eine „Chromosomenkopulation“ betreffenden Angaben als fundiert anzusehen sind.

2. Die Kopulation der Chromosomen.

a) Ältere Angaben.

Der Gedanke einer Chromosomenkopulation taucht meines Wissens zum ersten Mal bei Henking (91) auf. Henking beobachtete im Kern der Spermatocyten von *Pyrrhocoris* in den Vorstadien der ersten Reifungsteilung zwölf sehr verschieden grosse Ringe. Diese wandeln sich später zu zwei Doppelkugeln um. Jede der Doppelkugeln kann sich gelegentlich noch wieder einschnüren, sodass aus einem Ring eine Gruppe von vier Kügelchen entsteht. Neben diesen „normalen“ Elementen findet Henking vielfach einfach kugelige, deren Grösse „derjenigen eines aus einem normalen Halbringe hervorgehenden Elementes“ entspricht. Henking vermutet daher, „dass sie eben auch nur der Hälfte eines Ringes gleichwertig zu erachten seien“. Demnach muss in diesen Fällen eine grössere Zahl von Elementen als zwölf vorhanden sein; wovon man sich nach Henking in der Tat überzeugen kann.

In der Äquatorialplatte der ersten Spermatocytenteilung kommen nun aber stets zwölf Doppelkugeln zur Beobachtung. Henking schliesst daraus, dass die isolierten Kugeln der vorhergehenden Stadien sich mit je einer anderen Kugel zu einem Doppelement verbunden haben.

Boveri (92, S. 465) hält diese Befunde Henkings für geeignet, die Reduktion der Chromosomenzahl zu erklären.

Er bemerkt dazu folgendes: „Betrachtet man von den Abbildungen der zur Teilung sich vorbereitenden Kerne nur Fig. 23a und 25, so scheinen diese in der Tat Henkings Auffassung unzweideutig zu beweisen. Denn

in diesen Figuren beträgt die Zahl der deutlich voneinander isolierten Chromatinkörper ohne Zweifel mehr als zwölf. Die Annahme, dass die zwölf Doppelchromosomen, welche bei der Teilung der Spermatocyten I. Ordnung vorliegen, in der typischen Weise aus zwölf einfachen durch Spaltung hervorgegangen seien, ist danach hinfällig. Sie können nur durch paarweise Verschmelzung von ursprünglich 24 Elementen entstanden sein. — Vergleicht man jedoch mit den erwähnten Figuren einige andere, die gleichfalls als Vorbereitungsstadien für die Teilung der Spermatocyten I. Ordnung, und zwar nach Henking selbst als besonders frühe anzusehen sind (Fig. 18 und 19), so versteht man nicht, wie die einen aus den anderen hervorgehen sollen. Denn in Fig. 19 sind zwölf Chromatinringe zu sehen, ganz entsprechend den Ringen, die vom Rath bei *Grylotalpa* und schon vor längerer Zeit Flemming in den Spermatocyten von *Salamandra* nachgewiesen hat. Ich selbst konnte solche Ringe bei der Spermatogenese des Flusskrebses beobachten und kam hier zu dem gleichen Resultat, wie Flemming bei *Salamandra*, dass nämlich jeder Ring auf Längsspaltung eines fadenförmigen Chromosoma zurückzuführen ist, in der Weise, dass die Enden der Schwesterfäden in Zusammenhang bleiben, während die mittleren Abschnitte auseinanderweichen. Nimmt nun Henking im Gegensatz hierzu an, dass bei der Feuerwanze die zwölf Ringe durch die von ihm beschriebene paarweise Vereinigung von 24 Chromosomen entstehen? Oder sollen umgekehrt die zwölf Ringe, deren Entstehung dann unaufgeklärt bliebe, in je zwei Stücke zerfallen, worauf die so gebildeten 24 Stücke erst wieder paarweise zusammenträten? Ich vermag aus Henkings Darstellung nicht zu ersehen, wie er sich den Verlauf vorstellt; weder die eine noch die andere Möglichkeit ist aus der Serie der von ihm gegebenen Bilder mit Sicherheit abzuleiten. Sollte die letztere verwirklicht sein, so bliebe der Reduktionsprozess unaufgeklärt, da ja schon die zwölf Ringe die reduzierte Zahl repräsentieren; es käme nur noch ein weiterer rätselhafter Prozess hinzu. Nimmt man aber an, dass aus dem ruhenden Kern direkt 24 Chromosomen hervorgehen, die sich dann paarweise verbinden und Ringe liefern, und dass sich diese Ringe dann in die Doppelchromosomen der karyokinetischen Figur umwandeln, so bleibt es doch immer noch zweifelhaft, ob wir die Reduktion als durch die folgende Teilung bewirkt ansehen dürfen, ob wir von einer Reduktionsteilung sprechen können. Denn die Ringe sehen so einheitlich aus, dass es fast näher liegt, anzunehmen, die beiden Chromatinstücke, aus denen sich der Ring konstituiert, träten in innigere Beziehung zueinander und formierten eine Einheit, die sich erst sekundär wieder in zwei Hälften für die zu bildenden Tochterzellen spalte. Dann käme die Reduktion nicht durch Teilung, d. h. durch einfache Verteilung der 24 Chromosomen zu je zwölf und zwölf auf die beiden Tochterzellen, zu Stande, sondern durch einen Vorgang, den man als Kopulation oder Konjugation bezeichnen könnte: durch paarweise Verschmelzung je zweier Chromosomen zu einem einzigen.

Endlich halte ich es nicht für vollkommen ausgeschlossen, dass gerade diejenigen Bilder Henkings, auf welche er die paarweise Vereinigung der Chromosomen gründet, Abnormitäten vorstellen könnten, welche vielleicht

mit einem von ihm beschriebenen abnormen Fall (Fig. 30a) in Zusammenhang zu bringen wären.“

Ich vermag mich meinerseits der Annahme von Henking und Boveri, dass bei *Pyrrhocoris* ein „Zusammentritt differenter Elemente“ stattfindet, nicht anzuschliessen. Die Tatsache, dass in den Figuren 23a und 25 von Henking die Anzahl der deutlich isolierten Chromatinkörper mehr als 12 beträgt, halte ich durchaus nicht für beweisend.

Henking zählt in seiner Fig. 23a, welche ich in nebenstehender Textfigur a reproduziert habe, 1, 2, 3 als „normale“ Elemente, d. h. als Doppelkugeln, die aus einem Ring hervorgegangen sind. Die vier Kugeln, welche zwischen 1 und 7 gelegen sind, betrachtet er hingegen anscheinend als zwei Elemente; sie könnten aber ebensogut wie 1, 2, 3 einem einzigen Element entsprechen, dessen Doppelkugeln sich noch einmal durchgeschnürt haben. Andererseits rechnet er 8, 9, 10 als je eine Kugel, gibt aber selbst zu, dass eine Nötigung nicht vorliegt; sie könnten bei der ausserordentlichen Verschiedenheit in der Chromosomengrösse (man vergleiche die Fig 19 von Henking) ebensogut zweiwertig sein. Fernerscheint es mir nicht auszuschliessen, dass bei den anscheinend ganz isoliert liegenden „einfach kugeligen Elementen“ Henkings zwei in Deckung über einander befindliche vorliegen. Endlich möchte ich glauben, dass der Zusammenhang zwischen den zwei bzw. vier Chromatinkugeln, welche aus einem Ring hervorgehen, sich vorübergehend lockern kann, ohne dass es zu einer Trennung kommt. So ist z. B. 10 möglicherweise nicht zweiwertig, wie Henking vermutet, sondern nur einwertig; es könnte mit den rechts davon gelegenen Doppelkugeln zu einem Element zusammengehören. Das gleiche könnte noch öfter der Fall sein.

Es ergibt sich also, dass in der Fig. 23a Henkings hinsichtlich der Wertung und Zusammengehörigkeit der einzelnen Chromatinkörper eine hochgradige Unsicherheit besteht. Dasselbe gilt von anderen Figuren Henkings. Von einer Beweiskraft seiner Befunde kann daher keine Rede sein. —

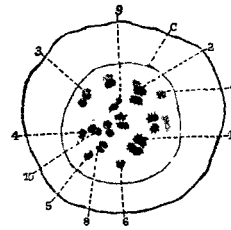


Fig. a.

Spermatocyte I. Ordnung
von *Pyrrhocoris*, im Beginn
der Teilung.
Nach Henking.

Ähnlich wie Henking in den Spermatocyten von *Pyrrhocoris* hat Rückert (92, S. 157) im Keimbläschen von Selachiern „vereinzelte ungepaarte Chromosomen“ aufgefunden, „die, wie man annehmen muss, ihre Schwesterfäden verloren haben, und die oft in weiter Entfernung von einander liegen“. Wenn diese sich später wieder zu je zweien vereinigen, so ist nach Rückert „die Möglichkeit einer völligen Neugruppierung zwischen ihnen gegeben.“

Fick (93, S. 594) zog die Entstehung der Chromosomenpaare im Axolotlei durch „unvollständige Vereinigung von zwei verschiedenen solchen zu einem neuen Chromosomenindividuum“ zwecks Herbeiführung der Zahlenreduktion in Erwägung, fand aber selbst diese Hypothese „an sich unwahrscheinlich.“

Auch Born (94, datiert 93, S. 56) vermutete in seiner Arbeit über das Ovarialei von *Triton taeniatus*, dass „die Verdoppelung und Paarung der Chromosomen nicht durch Längsspaltung herbeigeführt wird, sondern dadurch, dass der Chromatinfaden sich (der Quere nach) in die doppelte Zahl von Stücken zerlegt und diese sich dann zu zweien umeinander winden“, vermochte jedoch ebenfalls keine tatsächlichen Beobachtungen zur Stütze dieser Annahme beizubringen.

b) Die Synapsis.

Die Autoren, welche neuerdings eine Chromosomenkopulation annehmen, lassen sie grösstenteils auf einem Stadium vor sich gehen, welches sie nach Moore (95) als Synapsis bezeichnen.

Moore (95, S. 285) hat beschrieben, dass der Übergang aus der Wachstums- in die Reifungsperiode sich bei den Zellen des Selachierhodens durch wachsende Feinheit des Kerngerüsts markiert. Nach einer Weile wird dann das Balkenwerk wieder gröber und dicker. Gleichzeitig entfaltet es eine besondere Tendenz sich zu kontrahieren. Dabei lässt es einen grossen hellen Raum zurück, durch welchen zahlreiche Lininfäden quer hindurch ziehen. Moore sagt (S. 285): „The contraction is not so marked when the cells have been preserved with osmic acid, nor on the outside of sections which have been preserved with Flemmings fluid, where the osmium has acted directly upon the cells. I have, however, seen it in elements of *Torpedo* which were simply immersed in dilute glycerine; and whether it exists in nature or

not, the cells display at this period, and at no other, a remarkable tendency to have their chromatin contracted, in consequence of some internal change which renders these nuclear figures diagnostic of the particular period in question. Similar figures have been obtained at corresponding periods in the spermatogenesis of Amphibia, Mammals, Nematodes, and various Arthropods, and I do not think it probable that the contraction in many of these cases has anything to do with the reagents used."

Das Chromatin ordnet sich weiter zu einem groben, unter der Kernperipherie gelegenen Netzwerk an, dessen Balken eine polare Orientierung zeigen. Damit beginnt nach Moore die erste Reifungsteilung. Aus dem Netzwerk gehen lange parallele Schlingen hervor, welche Längsspaltung zeigen und sich in (zwölf) Ringchromosomen umwandeln.

"There are thus, after the rest of transformation, only half as many chromosomes, i. e. separate chromatic masses, as there were before, and the halving of their number, being brought about while the nuclei are still at rest, is to that extent comparable to what is now known to go forward during the maturation of the reproductive elements of plants. I therefore propose the term Synaptic phase to denote the period at which this most important change appears in the morphological character of reproductive cells" (S. 287).

Nach dieser Darstellung sind demnach für die Synapsis zwei Vorgänge, die Zusammenballung des Chromatins und die Halbierung der Chromosomenzahl, charakteristisch.

Was nun zunächst die Zusammenballung anbetrifft, so bin ich durchaus der Meinung, dass sie einzig und allein durch die Wirkung der angewandten Reagentien hervorgebracht wird. An Amphibienhoden, die mit Flemmingschem oder Hermannschem Gemisch gut fixiert sind, ist sie nur im Hodeninnern wahrzunehmen, fehlt dagegen vollständig an der Peripherie, wo die Osmiumsäure gewirkt hat. Hier erfüllt das Chromatingerüst die ganze Kernhöhle gleichmässig, ohne an einer Stelle stärker verdichtet zu sein. Jedoch muss die Tendenz des Chromatingerüsts, zu einer bestimmten Periode sich zusammenzuziehen, zugegeben werden; denn auf Stadien, die vor oder hinter ihr liegen, findet man auch im Innern der Schnitte an gut fixierten Präparaten keine Schrumpfung.

Ferner möchte ich gegen die Annahme Moores Einspruch erheben, dass die „Synaptic phase“ ein Ruhestadium darstellt; es handelt sich vielmehr um ein Anfangsstadium der ersten Reifungsteilung (erstes Stadium des feinen Knäuels); wie auch daraus hervorgeht, dass die Centrotheca bereits zerfallen ist (vergl. hierzu S. 38 meiner Salamandraarbeit 1896).

Schliesslich halte ich es für durchaus unbewiesen, dass die Halbierung der Chromosomenzahl in der Synapsis erfolgt; zu diesem Zeitpunkt vermag man meistens (auch im Selachierhoden) überhaupt noch nicht zu konstatieren, dass getrennte Segmente vorhanden sind.

Es bleibt also zur Kennzeichnung des in Rede stehenden Stadiums nur übrig, dass es sich um ein initiales Stadium der ersten Reifungsteilung handelt, welches durch seine Tendenz zur Schrumpfung ausgezeichnet ist. Dieser Umstand allein rechtfertigt es aber meines Erachtens nicht, einen besonderen Namen dafür einzuführen.

Dass das Chromatin bei einigen Tieren auf dem Übergang von der Wachstums- in die Reifungsperiode an einer Stelle des Kerninnern eine Zusammendrängung zeigen kann, welche nicht artifizieller Natur ist, soll dabei durchaus nicht bestritten werden. Duesberg und ich werden demnächst beschreiben, dass es in den jungen Spermatocyten der Wespe in der Umgebung des Nucleolus angehäuft ist. Hier liegt wohl sicher kein Kunstprodukt vor. Aber diese Bilder sind von denjenigen der Synapsis von Moore total verschieden und weit davon entfernt, ein konstantes Stadium der ersten Reifungsteilung bei allen Tieren zu sein.

Da ich den eben dargelegten Standpunkt seit 1896 einnehme, habe ich es in meiner Salamandraarbeit (96), welche kurz nach der Mooreschen Abhandlung, aber mit Berücksichtigung dieser, veröffentlicht wurde, mit voller Absicht unterlassen, überhaupt von „Synapsis“ zu sprechen.¹⁾ Ebenso habe ich in

¹⁾ Immerhin muss ich zugeben, dass die Tatsache, dass im Beginn der ersten Reifungsteilung Schrumpfungen ausserordentlich leicht auftreten, Erwähnung verdient hätte. — Offenbar auf die von mir 1896 gegebene Darstellung hin haben bereits einige Autoren (z. B. Schoenfeld, *Ol.*, S. 50) die Meinung ausgesprochen, dass eine „Synapsis“ im Salamanderhoden überhaupt nicht existiert. Das ist nach dem oben Gesagten durchaus richtig. Nur muss bemerkt werden, dass man auch bei Salamandra an weniger gut fixierten Präparaten Zusammenballungen beobachten kann, die mit den meisten, die

meinen Arbeiten aus den Jahren 1900 und 1902, welche die Spermatogenese eines Schmetterlings (*Pygaera*) und einer Schnecke (*Paludina*) behandeln, die Synapsis mit Stillschweigen übergangen. Wenn ein Autor Zusammenballungen im Beginn der Reifungsperiode beschrieben hat, so ist dies für mich meistens ein Hinweis gewesen, dass er entweder keine tadellos fixierten Präparate vor sich gehabt hat oder sich wenigstens bei der Untersuchung nicht auf diejenigen, mehr peripheren Teile seiner Schnitte beschränkt hat, wo er vielleicht gute Fixierungen der betreffenden Stadien hätte finden können.

Die Kritik in Worten, die ich 1896 und später zu geben unterlassen hatte, ist inzwischen grösstenteils von anderer Seite nachgeholt worden.

Mc Clung kam 1900 bei seinen Studien über Insekten-spermatogenese zu dem Resultat, dass die Zusammenziehung in der Synapsis ein Kunstprodukt darstellt. Er sagt (00, S. 91): „Doubtless Moore and Haecker are correct in their belief that the nucleus is in a peculiar condition at the time when the contraction phenomenon occurs, but that the chromatin exists in the living cell in the form of a concentrated mass, I very much doubt. My study upon insect spermatocytes leads me to this belief, for the following reasons: In properly treated material no synapsis occurs. When observed, its artificial character is evident because the mass of chromatin is always to be found in the region of the nucleus opposite to the point at which the fixing or dehydrating fluids had free entrance. Thus, in a freely exposed follicle, the chromatin masses always lie toward the central axis of the follicle“.¹⁾

von anderen Tieren abgebildet sind, durchaus konkurrieren können. — Eine Zelle des Salamanderhodens auf dem in Rede stehenden Stadium, allerdings ohne Schrumpfung des Kerns, habe ich 1896 in Fig. 44 wiederzugeben versucht. Jedoch ist das Bild kein besonders typisches, weil die Chromatinfäden in der Zeichnung etwas dick geraten sind und ihre polare Anordnung in der den Centriolen benachbarten Kernhälfte nicht klar hervortritt; ausserdem ist von der bei *Salamandra* allerdings auch nur sehr schwer erkennbaren Längsspaltung der Chromatinfäden nichts wahrzunehmen.

¹⁾ Wenn Montgomery (01, S. 197) demgegenüber geltend macht, dass „exactly the same appearances are to be found after the action of most diverse fixatives“, so ist dieser Umstand natürlich nicht geeignet, irgend etwas zu beweisen.

Janssens (01, S. 67—68) konstatiert an Tritonhoden, die mit Flemmingschem und besonders mit Hermannschem Gemisch fixiert sind: „que plus on s'approche des bords de la préparation, moins la masse nucléaire est séparée de la membrane du noyau. En même temps, la structure interne du noyau devient d'autant plus évidente que la membrane est en contact plus intime avec son contenu. Il paraît donc évident qu'on doit s'adresser à ces cellules qui sont bien conservées à ce point de vue pour chercher la clef des phénomènes qui s'y passent. Il paraît aussi démontré par cette observation, qu'au moins pour les urodèles, on ne peut pas admettre que la rétraction et le refoulement du contenu du noyau soit un phénomène naturel. Nous croyons d'autre part qu'à ce stade les noyaux sont très sensibles aux réactifs et que ce phénomène de rétraction qui se produit jusqu'à un certain point dans tout noyau dont la fixation n'est pas parfaite, se produit ici beaucoup plus facilement“.

In einer weiteren Abhandlung (05, S. 383) vermeidet es Janssens (wie ich selbst in allen meinen bisherigen Arbeiten) die Bezeichnung Synapsis zu gebrauchen, wobei er auf seine früheren (eben zitierten) Äusserungen hinweist.

A. und K. E. Schreiner sagen noch 1905, S. 252—253: „Überall, wo in den letzten Jahren die Entwicklung der Geschlechtszellen einer genauen Untersuchung unterworfen wurde, ist es auch gelungen ein Synapsisstadium oder ein synapsisähnliches Stadium aufzufinden. Es liegt nach dem allgemeinen Vorkommen desselben nahe, ihm eine wichtige physiologische Rolle während der Entwicklung der Geschlechtszellen beizumessen.“ Dieselben Autoren schreiben aber noch nicht ein Jahr später (06, S. 37): „In unseren Arbeiten über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine* haben wir für den ganzen Vorgang der Konjugation, der durch eine polare Anordnung des Chromatins charakterisiert wird, den Namen Synapsis benutzt. Je mehr wir uns aber mit der Frage nach der Chromatinreifung beschäftigt haben, um so mehr haben wir die Auffassung gewonnen, dass die Anwendung dieses Namens bei Objekten, wo die Reifungserscheinungen so klar wie bei *Myxine* hervortreten, überflüssig ist und leicht zu Missverständnissen Anlass geben kann; denn in seiner ursprünglichen Bedeutung (Moore), die später von vielen Verfassern, besonders auf dem botanischen Gebiete, aufgenommen

worden ist, bezeichnet wohl Synapsis ein so starkes Zusammenballen des Chromatins, dass man eigentlich nicht sehen kann, was mit ihm vor sich geht, und sich hierüber mit Vermutungen begnügen muss. Eine Synapsis in diesem Sinne kommt aber bei Myxine wie bei Spinax nur an weniger gut gelungenen Präparaten vor; an guten Osmiumpräparaten zeigt sich die ganze Chromatinmasse aus feinen, dicht neben einander verlaufenden Fäden aufgebaut.“ —

Durch die Erkenntnis, dass es sich bei der vielen Autoren so merkwürdig erscheinenden Zusammenballung um ein Kunstprodukt handelt, verliert die Synapsis viel von dem ihr anhaftenden Geheimnisvollen. Die Möglichkeit, dass auf diesem Stadium eine „Kopulation“ von Chromosomen stattfindet, bleibt jedoch bestehen.

Im folgenden gehe ich die hauptsächlichsten Schilderungen von Chromosomenkopulation allerdings unter Beschränkung auf die zoologische Literatur, der Reihe nach durch; ein Eingehen auf die botanischen Arbeiten würde zu weit führen; jedoch sind auch diese, soweit sie mir bekannt geworden sind (Allen, Berghs, Grégoire, Miyake, Overton, Rosenberg, Strasburger) in das Literaturverzeichnis aufgenommen.

Bezüglich der Art und Weise, wie die Kopulation der Chromosomen erfolgen soll, werden zwei verschiedene Auffassungen vertreten. Nach der einen sollen je zwei somatische Chromosomen mit ihren Enden verkleben, nach der zweiten sollen sie sich der Länge nach aneinanderlegen. Ich werde zunächst die sog. endweise, sodann die parallele Kopulation der Chromosomen besprechen.

c. Endweise Kopulation der Chromosomen.

Nach Montgomery (00, S. 291 ff.) sind die Chromosomen der Spermatogonien bei Peripatus mehr oder weniger gekrümmte Stäbe. Auf dem Dyasterstadium kann man an ihnen ein zentrales (gegen den Pol gerichtetes) und ein distales Ende unterscheiden. Zu einem späteren Zeitpunkt der Anaphase verlängern sie sich, werden weniger kompakt und vereinigen sich dann paarweise mit ihren zentralen Enden; die Vereinigung geschieht durch ein Linienband. Gleichzeitig spalten sie sich der Länge nach.

Das Stadium, auf welchem die Vereinigung erfolgt, bezeichnet Montgomery als Synapsis und bemerkt dazu folgendes (S. 299): „The term „synapsis“ is used here as it was first employed by Moore (1895), and later used by myself (1898), to denote that portion of the spermatogonic anaphase in which the reduction of number of the chromosomes is effected. There is no sharp line of demarcation between this stage and what has been termed by me the „early anaphase“; for the sake of convenience in description, the synapsis stage may be said to begin when the nuclear membrane has appeared, and when in the central pole of the nucleus, thus bounded, a large amount of nuclear sap is present.“

Nach der „Synapsis“ lässt Montgomery die Telophase der Spermatogonienmitose und dann erst (!) das Ruhestadium der Spermatocyten folgen.

Ebenso wie bei *Peripatus* will Montgomery (01) bei zahlreichen von ihm untersuchten Hemipteren gefunden haben, dass die „bivalenten“ Chromosomen in der späten Anaphase der letzten Spermatogonienteilung („Synapsis“ Montgomery) durch endweise Kopulation von zwei „univalenten“ gebildet werden.

Ich kann nicht umhin zu erklären, dass ich diesen Angaben durchaus skeptisch gegenüberstehe. Ich glaube, dass diejenigen Stadien, auf welchen nach Montgomery eine Kopulation von Chromosomen stattfinden soll, nicht vor, sondern hinter dem Ruhestadium der Spermatocyten gelegen sind und dass sie Prophasen der ersten Reifungsteilung darstellen. Auf diese Weise dürfte das von Montgomery beobachtete Auftreten längsgespaltener, der Zahl nach reduzierter Chromosomen in höchst einfacher Weise seine Erklärung finden.

Angenommen aber, die Beschreibung der Tatsachen wäre richtig, so würde es sich bei Montgomery um eine missbräuchliche Anwendung des Ausdrucks Synapsis handeln, da Moore (95) hiermit nicht ein Stadium der letzten Spermatogonienteilung, sondern ein solches bezeichnet hat, welches noch hinter dem Ruhestadium der Spermatocyten gelegen ist. Man vergleiche hierzu die Bemerkungen von McClung (00, S. 91). —

Sutton (02) hat in den Spermatogonien von *Brachystola* 22 Chromosomen, 6 kleinere und 16 grössere, beobachtet, von denen je zwei immer gleich gross waren. Im Ruhezustand des

Kernes ist jedes der 16 grösseren Chromosomen in einem separaten Bläschen eingeschlossen; die sämtlichen Bläschen kommunizieren, indem sie in eine gemeinsame Kammer ausmünden, in welcher häufig die sechs kleineren Chromosomen gelegen sind.

Auf dem Spiremstadium der ersten Reifungsteilung treten nun elf Chromosomen auf, welche sich ebenso wie die elf Chromosomenpaare der Spermatogonien in eine Reihe bringen lassen. Sutton kann nicht glauben, dass sie anders entstanden sind als dadurch, dass je zwei gleich grosse Spermatogonienchromosomen an ihren Enden, welche in die gemeinsame Kernkammer vorragen, miteinander verschmolzen sind. „To such a conclusion additional weight is added by the occasional finding of telophases of the last spermatogonial generation which actually shows such a fusion“ (02, S. 30).

Ich kann meinerseits den Beweis, dass hier eine Kopulation stattfindet, nicht als erbracht ansehen. Ich bezweifle aber auch, dass die Angaben Suttons, nach welchen die Chromosomen der Spermatogonien einander paarweise in der Grösse entsprechen, richtig sind;¹⁾ ich möchte vielmehr glauben, dass dabei Zufälligkeiten zugrunde gelegen haben. Dass die Chromosomen derselben Teilungsfigur oft erhebliche Grössendifferenzen zeigen, ist längst bekannt und speziell für Hodenzellen z. B. von Henking (91, S. 693 und 695—696) und mir selbst (96, S. 39) angemerkt worden. Aber Chromosomenpaare in den Spermatogonien zu unterscheiden, habe ich auch neuerdings bei den früher von mir untersuchten Objekten trotz aufrichtigen Bemühens nicht fertig gebracht. —

Weiter wird das Vorkommen einer endweisen Kopulation von Chromosomen von Montgomery (03) für die erste Reifungsteilung von Amphibien angenommen. Montgomery findet, dass die zwölf Chromosomen in der Prophase der ersten Teilung Schleifenform haben und meint, dass jeder Arm von einer dieser Schleifen ein univalentes Chromosom der Spermatogonien repräsentiert. Gegen diese Annahme finde ich nichts wesentliches einzuwenden, da sie der Hauptsache nach auf diejenige Brauers hinauskommt, nach welcher die Zahlenreduktion dadurch zustande kommt, dass der Chromatinfaden durch Querteilung in nur halb soviel Segmente zerfällt wie bei der Mitose einer Somazelle.

¹⁾ Trotzdem diese Angaben, wie mir bekannt ist, bereits von mehreren Autoren bei anderen Objekten bestätigt sind.

Um so nachdrücklicher möchte ich gegen die Darstellung, welche Montgomery von dem weiteren Verlauf der ersten Reifungsteilung bei Amphibien gibt, Einspruch erheben.

Nach Montgomery sollen die 12 Reifen, welche auf dem Tonnenstadium der ersten Reifungsteilung auftreten, nicht wie Flemming (87) beschrieben hat, durch eine Längsspaltung der Chromatinsegmente entstehen, bei welcher diese an den Enden entweder sich nicht völlig von einander trennen oder nachträglich wieder verkleben, sondern dadurch, dass 12 bügel-förmige Chromatinfäden, welche längsgespalten sind, an ihren freien Enden mit einander verkleben. In der ersten Reifungsteilung soll sich die Verklebung wieder lösen, und zugleich sollen die Bügel an ihren Scheitelpunkten durchbrechen. Die erste Teilung ist demnach eine Querteilung.

Da Janssens und Dumez (03) diese Angaben bereits einer scharfen Kritik unterworfen haben, kann ich auf eine detaillierte Widerlegung verzichten und mich mit der erneuten Feststellung begnügen, dass die Schilderung, welche Flemming von der Entstehung der Reifen gegeben hat, durchaus zu Recht besteht.

Es muss aber bemerkt werden, dass auch Farmer und Moore (03 und 05) unabhängig von Montgomery bei Periplaneta und Selachiern (und bei einer Anzahl pflanzlicher Objekte) zu der gleichen Auffassung der Chromatinringe gelangt sind, wie dieser Autor sie für Amphibien ausgesprochen hat. Was die Zahlenreduktion anlangt, so lassen Farmer und Moore sie zustande kommen „by the association or by the non-separation of somatic pairs of chromosomes during the heterotypic prophase.“

Weitere Angaben über diesen Punkt sind in einer Mitteilung enthalten, welche Moore gemeinsam mit Miss Embleton veröffentlicht hat.

Moore und Embleton (06) beschreiben, dass bei Triton die Chromosomen nach Ablauf der Spermatogonienteilungen als unregelmässige Stäbe sichtbar bleiben, welche einzeln im Kerninnern verstreut liegen. Mit dem Herannahen der Reifungsperiode verbinden sich je zwei Stäbe paarweise, im allgemeinen so, dass sie sich mit je einem Ende aneinander lagern. Die dadurch entstandenen „gemini“ werden durch Wachstum und Verlängerung zu den Chromatinschleifen, welche in der Prophase der ersten Reifungsteilung auftreten; diese Schleifen werden der Länge nach gespalten. Der weitere Verlauf ist derselbe, wie ihn Farmer und Moore (03 und 05) und Montgomery (03) bereits früher beschrieben haben.

Moore und Embleton sagen S. 560, Anm.: „We regard our present observations, as well as those upon numerous other forms dealt with in our former paper with Professor Farmer, as incompatible with the idea,, that the split in the spirem of the first meiotic (heterotypic) division is due to an approxi-

mation, and are inclined to think that this view can only have originated through a confusion having been made between the conjugation during the formation of the gemini and the longitudinal fission which, without any doubt whatever, does take place during the spirem stage."

Ich stimme mit Moore und Embleton darin durchaus überein, dass die Entstehung des Spaltes auf dem Spiremstadium der ersten Reifungsteilung nicht, wie viele Autoren annehmen, auf eine Annäherung (approximation) von Chromatinfäden zurückzuführen ist; im übrigen aber habe ich ihre Resultate bei einer Nachuntersuchung am Salamanderhoden nicht bestätigen können.

Bei Salamandra weist die Kernstruktur einige Zeit nach Ablauf der letzten Spermatogonienteilung dasselbe Bild auf wie nach den früheren; sie besteht aus groben, rundlichen oder eckigen Chromatinklumpen und einem Lininfadenwerk. Vereinzelt kommen auch stäbchenförmige Chromatinkörper vor; in grösserer Zahl beobachtet man solche jedoch nur gleich nach Ablauf des Dispiremstadiums, solange die Kerne noch ovale Formen haben. Zu diesem Zeitpunkt müsste demnach eine Kopulation von Chromatinstäben, wie Moore und Embleton sie beschreiben, vor sich gehen; ich habe aber weder dann noch später etwas davon finden können. Selbst wenn Chromatinstäbe sich noch längere Zeit erhalten und sich vereinigen sollten, so würde es bei Salamandra doch unmöglich sein, die „gemini“ durch die Wachstumsperiode hindurch zu verfolgen (vergl. auch unten S. 459). Nach den Abbildungen, die Janssens (01) von Zellen entsprechender Stadien des Tritonhodens gegeben hat, möchte ich aber glauben, dass die Verhältnisse hier die gleichen wie bei Salamandra sind.

Ebenso wenig beweisend wie die bereits besprochenen erscheinen mir die Angaben, welche Stevens (03) bei Sagitta, Gross (04 1, 04 2 und 06) bei Syromastes und Pyrrhocoris, Dublin (05) bei Pedicellina, Foot und Stroebeil (05) bei Allobophora, Montgomery (05) bei Lycosa über das Vorkommen einer endweisen Kopulation gemacht haben.

d) Parallele Kopulation der Chromosomen.

Die Möglichkeit einer parallelen Kopulation, welche schon von Rückert (92), Fick (93), Born (94) ins Auge gefasst

wurde, ist neuerdings zuerst wieder von v. Winiwarter (00) bei seinen Untersuchungen über die Ovogenese der Säugetiere vertreten worden.

Nach v. Winiwarter tritt bald nach Beginn der Wachstumsperiode in den Kernen, deren Chromatin bis dahin netzförmig angeordnet war, ein feiner und dünner Chromatinfaden auf, welcher zuerst die ganze Kernhöhle erfüllt (leptotene Kerne). Dann zieht er sich allmählich auf einen beschränkten Raum zusammen oder bildet einen nicht zu entziffernden Klumpen. Zu diesem Zeitpunkt existiert ein Parallelismus oder eine augenscheinliche Dualität der Fäden, die besonders für diejenigen von ihnen deutlich ist, die nicht in dem Klumpen einbegriffen sind (synaptene Kerne). Bald aber erfüllt der Chromatinfaden von neuem den ganzen Kernraum; er ist nunmehr perlschnurförmig und dick und zeigt nur an sehr wenigen Stellen Zeichen von Doppelheit (pachytene Kerne). Endlich teilt er sich in eine bestimmte Anzahl von Segmenten, die ihrerseits eine sehr deutliche Doppelheit zeigen (diplotene Kerne). Aber auch dieser Zustand ist vorübergehend und schliesslich nimmt das Chromatin wieder eine mehr oder weniger vollständig reticuläre Struktur an.

Aus dieser Schilderung ergibt sich also, dass das Chromatin des Kerns zwischen zwei Stadien, in denen es eine reticuläre Struktur zeigt, in Form eines Fadens angeordnet ist. Dieser Faden wird nachdem er sich gebildet hat, zuerst doppelt, dann ist er einfach und schliesslich wird er noch ein zweites Mal doppelt.

Die Doppelheit der Fäden, wie sie zum ersten Mal in den synaptenen Kernen auftritt, könnte sich, wie v. Winiwarter zugeht, durch eine Längsspaltung erklären; diese könnte später vorübergehend wieder undeutlich werden. v. Winiwarter neigt aber vielmehr der Annahme zu, dass die Doppelheit durch eine Annäherung und darauf folgende Aneinanderlagerung von ursprünglich getrennten Fäden zustande kommt. Aus der Vereinigung dieser Fäden würde der dicke und perlschnurförmige Faden der pachytenen Kerne resultieren. Die Doppelheit, welche sich von neuem auf einem späteren Stadium zeigt, würde keine Längsspaltung sein, sondern einfach eine Lockerung von zwei zuerst aneinander gelagerten Fäden.

v. Winiwarter kann sich des Gedankens nicht erwehren, dass die Bildung des Klumpens unnütz sei, wenn es sich um eine

einfache Längsspaltung der Chromatinfäden handeln würde, umsomehr als diese Spaltung verschwindet und erst später wieder erscheint. Im Gegenteil scheint es ihm, dass die Konzentration der Fäden in dem Klumpen gerade den Zweck hat, die verschiedenen Teile der Fäden einander zu nähern, sie in Kontakt zu bringen und die dicken Fäden der pachytenen Kerne durch Aneinanderlagerung zu bilden. Er sagt (00, S. 105):

„Ce qui me pousse plutôt vers cette hypothèse, c'est d'une part, la présence du grumeau qui, loin d'être une formation artificielle, est au contraire une phase retrouvée dans la genèse des produits sexuels de quantité d'animaux les plus divers. Ce grumeau est donc un stade normal important; il doit se passer durant lui un phénomène qui, à mon avis, ne peut être une simple division longitudinale. D'autre part, avant le grumeau, il n'existe dans les cordons des noyaux leptotènes pas la moindre trace de dualité ni de parallélisme.“

Wie ich oben auseinandergesetzt habe, bin ich der Meinung dass die Zusammenballung der Chromatinfäden in der „Synapsis“ einzig und allein durch Reagentienwirkung bedingt wird; sie kann demnach meines Erachtens auch nicht die Bedeutung haben, die v. Winiwarter ihr zuschreibt, nämlich die Chromosomen einander zu nähern.

Ebenso wenig sind die weiteren Gründe, welche v. Winiwarter für seine Ansicht anführt, für mich überzeugend. Der einfache Faden der pachytenen Kerne, meint v. Winiwarter, sei sehr viel dicker als derjenige der vorhergehenden Stadien; die Verkürzung für sich allein könne keine so beträchtliche Verdickung erzeugen. Ferner sei die Doppelheit der Fäden, wie sie sich bei den diplotenen Kernen zeige, von denjenigen der synaptenen Kerne völlig verschieden. „Dans ceux-ci il y a plutôt parallélisme des filaments chromatiques, tandis que dans les premiers il y a la véritable dualité d'un cordon qui se dédouble.“

Auf diese Weise kann man aber ebensogut argumentieren, dass bei der Mitose einer Epithelzelle des Salamanders eine Kopulation von Fäden stattfindet; denn auch hier ist der Faden der „pachytenen“ Kerne sehr viel dicker als derjenige der früheren Stadien; nach unserer bisherigen Anschauung genügt aber die eintretende Verkürzung vollständig, um diese Verdickung zu erklären. Auch hier ist ferner die Doppelheit der Fäden in einem

frühen und in einem späten Stadium des Spirems durchaus verschieden; und zwar deswegen, weil zuerst eine Längsspaltung eintritt und dann erst die Längstrennung und Sonderung der Spalthälften folgt.

Übrigens darf nicht vergessen werden, dass v. Winiwarter seine Meinung durchaus als eine Hypothese hinstellt, deren Unsicherheit er sich bewusst sei. —

A. und K. E. Schreiner (04, 05) beschreiben bei *Myxine* ähnlich wie zuerst Moore (95) bei *Selachiern* und ich selbst (96) bei *Salamandra*, dass das Chromatin in der Wachstumsperiode ein feinfädiges, dichtes Reticulum bildet. Eine Zeitlang sieht man zwischen den feinen Fäden eine Anzahl Chromatinklumpen, welche sich nach und nach verteilen. Dann bemerkt man, dass die Fäden „in der einen Hälfte des Kerns, nämlich derjenigen, ausserhalb welcher die Sphäre mit den beiden Centriolen gelegen ist, sich immer dichter ansammeln und hier parallel oder konvergierend gegen den Pol verlaufen, als würden sie von der Sphäre angezogen“. Während der weiteren Entwicklung nähern sich je zwei von den feinen Fadenschlingen und lagern sich einander parallel, um nach und nach zu verschmelzen. Gleichzeitig strömt das Chromatin aus den Querkommunikationen in die langen Schlingen ein; diese kontrahieren sich und werden dicker. Während man unmittelbar nach dem Zusammenlegen in dem dicken Faden seine beiden Komponenten noch zu erkennen vermag, wird dies in der Folge mit der Kontraktion der Fäden schwieriger oder sogar oft unmöglich. Etwas später tritt aber die Doppelheit der Fäden wieder deutlicher hervor. Das Chromatin bildet auf diesem Stadium keinen zusammenhängenden Faden mehr, sondern ist in Schleifen gesammelt, die sich hauptsächlich unter der Oberfläche des Kerns ausbreiten. Durch die erste Reifungsteilung werden die beiden Komponenten der Doppelchromosomen von einander getrennt; diese ist somit eine Reduktionsteilung.

A. und K. E. Schreiner vermuten, dass die Reifungsteilungen auch bei anderen Wirbeltieren und ebenso bei Wirbellosen in solchen Fällen, wo zwei Längsteilungen beobachtet sind, nach dem gleichen Modus wie bei *Myxine* vor sich gehen. —

Wenn ich die dieser Arbeit beigegebenen Figuren betrachte, komme ich zu dem Resultat, dass A. und K. E. Schreiner nur

durch eine irrtümliche Serierung ihrer Figuren zu der Annahme einer parallelen Kopulation gelangt sind. In den Figuren 61—63 sieht man eine grosse Anzahl feiner Fäden gegen dieselbe Stelle der Kernoberfläche gerichtet. Diese Fäden verlaufen einander parallel. Aber von einer Kopulation sieht man hier nichts, was von A. und K. E. Schreiner auch nicht behauptet wird. Die Kopulation soll sich in den Figuren 64—69 vollziehen oder vollzogen haben. Hier sind in der Tat Doppelfäden vorhanden. Diese sind aber meines Erachtens nicht durch Zusammenlagerung zweier Fäden, sondern durch Spaltung eines dickeren entstanden. Die Figuren 70—77 sind wahrscheinlich vor Fig. 64—69 einzuschalten. Dann aber sind die Befunde von K. E. Schreiner mit denjenigen von Flemming (87) und mir selbst (96) bei Salamandra durchaus im Einklang.

Eine weitere Arbeit derselben Autoren (06,1) behandelt die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen bei *Tomopteris*, einem pelagischen Anneliden.

Bei diesem Tier kommt nach A. und K. E. Schreiner ein eigentliches Kernnetz in der Wachstumsperiode nicht zur Entwicklung. Vielmehr kann man um diese Zeit noch deutlich die Chromosomen der letzten Spermatogonienteilung als lange, stark aufgelockerte, mit einander ungefähr parallel verlaufende Bügel erkennen. Die Enden der Bügel sind an der einen Seite des Kerns dicht neben einander gelegen, während ihre Scheitel der gegenüberliegenden Seite zugekehrt sind.

Die erste Veränderung, welche mit dem Chromatin vor sich geht, besteht nun darin, dass die Bügel sich zu deutlich begrenzten, feinen Fäden kondensieren; die Kondensation fängt an den freien Enden der Bügel an. Gleichzeitig bemerkt man, dass diese Enden zu je zweien gegen einander konvergieren. Sie nehmen darauf einen parallelen Verlauf an und vereinigen sich schliesslich zu Doppelbändern. Die Vereinigung schreitet weiter gegen die Bügelscheitel fort, welche sich inzwischen ebenfalls zu deutlichen Fäden kondensiert haben.

Aus den 18 Chromosomen der Spermatogonien gehen auf diese Weise durch parallele Vereinigung von je zweien, neun bivalente Chromosomen hervor. —

Mir fällt an dieser Beschreibung zunächst auf, dass bei *Tomopteris* das Ruhestadium der Spermatocyten, welches ich

selbst noch bei keinem Objekt vermisst habe, fehlen soll. Die Richtigkeit dieser Angabe glaube ich um so mehr bezweifeln zu dürfen, als zwischen den Fig. 15 und 16 von A. und K. E. Schreiner nicht unerhebliche Differenzen in der Grösse besonders der Kerne bestehen. Im übrigen bin ich der Meinung, dass die Kritik, welche ich an den Befunden über parallele Kopulation bei Amphibien zu üben habe, auch für *Tomopteris* zutrifft.

Bei *Amphibien* ist eine parallele Kopulation von Janssens (05) und ebenfalls von A. und K. E. Schreiner (06, 2) beschrieben worden.

Janssens, dessen Abhandlung (05) schon vor der *Tomopteris*-arbeit von A. und K. E. Schreiner erschienen ist, findet in den Auxocyten des *Batrachosepshodens* am Ende des dünnfädigen Bouquetstadiums („bouquet leptotène“) Kerne, in denen die proximalen Enden der Schleifen paarweise vereinigt sind, ohne dass man Verschmelzungen beobachten könnte. Auf einem etwas späteren Stadium („stade amphitène“) weist der Kern am proximalen Pol die Struktur des pachytenen Bouquets auf, während er am distalen Pol noch das Aussehen des dünnfädigen Bouquets bewahrt hat. Die aufmerksame Betrachtung dieses Stadiums gibt nach Janssens die Erklärung für die Entstehung der dicken Fäden des nunmehr folgenden „bouquet pachytène“; sie resultieren aus der paarweisen Aneinanderlagerung dünner Fäden.

A. und K. E. Schreiner (06, 2) schildern eine parallele Kopulation von Chromosomen im Hoden von *Salamandra maculosa* folgendermaßen. Nach Ablauf der letzten Spermatogonienteilung lockern die bügelförmigen Chromosomen sich auf; es kommt aber bei *Salamandra* ebenso wenig wie bei *Tomopteris* zur Bildung eines eigentlichen Kernnetzes, das demjenigen der ruhenden Spermatogonienkerne an die Seite gestellt werden kann. „Auf einer bestimmten Stufe, wo die Kerne annähernd die Grösse der erwachsenen Spermatogonienkerne erreicht haben und die Grenzen der einzelnen Chromatinbügel noch, wenn auch nur schwer, erkennbar sind, hört die Auflockerung der Chromosomen auf und sie kondensieren sich wieder zu scharf begrenzten Schlingen, die die Chromosomen der Telophase mehrmals an Länge übertreffen, und die viel dünner sind, als sich die Chromosomen zu irgend einer anderen Zeit zeigen.“ Die Kondensation der Schlingen fängt an ihren freien (den Centriolen zugekehrten) Enden an und

setzt sich allmählich gegen ihre Scheitelpartien fort. „In der ersten Zeit nach dem Anfange der Kondensation sieht man daher, dass die Chromosomen im Polteile des Kerns als begrenzte Schlingen hervortreten, die sich im Gegenpolteile in ein Wirrwar von Klumpen und feinen Verbindungsfäden verlieren“

Die weitere Entwicklung geht nun sehr rasch von Statten. Je zwei der dünnen Fadenschlingen nähern sich einander, und der Konjugationsprozess fängt an. Dieser „verläuft in allem wesentlichen wie der nämliche Prozess bei Tomopteris; die Bilder aus der Konjugation sind aber lange nicht so schön und klar wie bei diesem Objekte, was wahrscheinlich wenigstens zum Teil darauf beruht, dass die Konservierung des Chromatins bei Salamandra schwieriger gelingt.“¹⁾ —

Ich habe diese die Amphibien betreffenden Angaben an dem in meinem Besitz befindlichen Präparatenmaterial gewissenhaft nachgeprüft, habe aber von einer parallelen Kopulation mit bestem Willen nichts finden können.

Bei Salamandra geht, wie ich hier schon S. 453 bemerkt habe, nach der letzten Teilung der Spermatogonien ebenso wie nach den früheren aus den Chromosomen des Dispiremstadiums ein Kerngerüst hervor, welches sich aus groben, rundlichen oder eckigen Chromatinklumpen und einem Lininfadenwerk zusammensetzt. Ich kann demnach A. und K. E. Schreiner durchaus nicht beistimmen, wenn sie behaupten, es käme nicht zur Bildung eines Kernnetzes, das dem der ruhenden Spermatogonienkerne an die Seite gestellt werden könne. Schon auf diesem Stadium kann man nicht mehr von einem Erhaltensein der Spermatogonienchromosomen sprechen.

Beim Übergang in die Wachstumsperiode beginnen nun, wie ich bereits 96 beschrieben habe, die von den Chromatinklumpen abgehenden Lininstränge sich mit Chromatin zu beladen, während die Klumpen selbst kleiner werden. Es erscheint ein ausserordentlich dichtes Chromatingerüst, das sich aus unregelmässig geformten Knoten und dünneren Bälkchen zusammensetzt. Derartige

¹⁾ In derselben Arbeit (06, 2) beschreiben A. und K. E. Schreiner ferner noch die Entwicklung der Samenzellen von *Spinax niger* und geben ausserdem eine nochmalige Darstellung des Reifungsprozesses bei *Myxine*, durch welche die „frühere Schilderung erweitert und an einigen Punkten auch berichtigt“ wird.

Bilder treten in der Entwicklung der Samenzellen zum ersten Mal auf; in ihnen haben wir die Ruhestadien der Spermatocyten vor uns.

Ein derartiges schon 96 von mir gezeichnetes Ruhestadium haben A. und K. E. Schreiner in ihrer Fig. 4 wiedergegeben; sie bezeichnen es jedoch in der Figurenerklärung fälschlich als „späte Telophase“ der letzten Spermatogonienteilung. Von dieser ist es aber durch einen langen Zwischenraum getrennt, wie schon daraus hervorgeht, dass die Centrotheca Zeit gehabt hat sich zu bilden (vergl. hierzu meine Salamandraarbeit 96, S. 13—15 und 32). Der Behauptung, dass man auf diesem Stadium noch die Chromosomen der letzten Spermatogonienteilung erkennen könne, bedaure ich verständnislos gegenüber zu stehen.

Kurz darauf beginnt nach meiner (96) gegebenen Schilderung die Zelle in die erste Reifungsteilung einzutreten. Das Chromatingerüst des Kerns gewinnt mehr und mehr ein „gleichmässiges Aussehen“; die Knoten verschwinden, der Umfang der Chromatinbalken gleicht sich aus, sodass sie überall ungefähr gleich dick werden. In derjenigen Hälfte des Kerns, welche der Centrotheca mit den Centriolen zunächst liegt, sieht man, wie ich (96) anzugeben unterlassen habe, dass die Balken eine polare Orientierung annehmen; dabei verlaufen sie unter sich annähernd parallel. Gegen den Gegenpol zu verlieren sie sich in ein Gerüst. Zwischen den Balken konstatiert man zahlreiche feine Querverbindungen.¹⁾

An denjenigen Balken nun, welche polarwärts orientiert sind, kann, wie Janssens (01) zuerst beschrieben und in Fig. 32 abgebildet hat, gleichzeitig mit dem Hervortreten dieser Orientierung eine anscheinende Dualität erkennbar werden (vergl. Textfig. b).

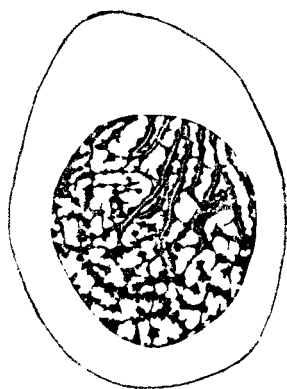


Fig. b.
Spermatocyte I. Ordnung
von Salamandra, im Beginn
der Teilung.

¹⁾ Es verdient bemerkt zu werden, dass diese Querverbindungen sich sehr lange erhalten, zum Teil noch bis nach Auflösung der Kernmembran (vergl. meine Salamandraarbeit 96, S. 39).

Von dieser glauben Janssens (05) und A. und K. E. Schreiner (06, 2), dass sie durch parallele Kopulation von je zwei dünnen Chromatinfäden zu Stande kommt. Ich bin dagegen entschieden der Meinung, dass sie durch das erste Auftreten der Längsspaltung bedingt wird.

Schon die in der Zeichnung nicht wiederzugebende, ausserordentliche Dichtheit des Kerngerüstes, sowie die zahlreichen, zwischen den Fäden vorhandenen Querverbindungen lassen es meines Erachtens ausgeschlossen erscheinen, dass zwei Fäden sich der Länge nach aneinander lagern und sich vereinigen

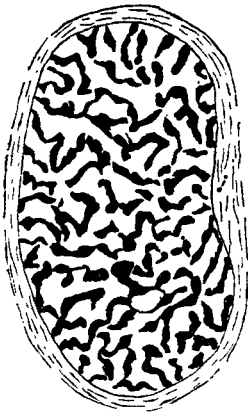


Fig. c.

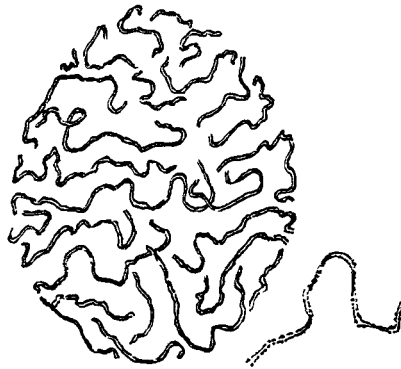


Fig. d.

Fig. c. Beginnendes Spirem (mit einem Teil der Zellsubstanz) von einer Endothel- oder Bindegewebszelle des Peritoneums (Salamander).
Fig. d. Spirem von einer Epithelzelle der Mundbodenplatte (Salamander); nur der obere Umfang der Figur gezeichnet. Rechts ein Chromosom stärker vergrössert dargestellt. Nach Flemming (91).

könnten; die Fäden besitzen auf diesem Stadium überhaupt gar nicht die Möglichkeit freier Bewegung, wie sie etwa den fertigen Chromosomen nach Auflösung der Kernmembran zukommt.

Ferner aber ist die Dualität der Fäden, wie gesagt, überhaupt nur eine anscheinende; es handelt sich nicht je um ein Paar von parallel verlaufenden Fäden, sondern um je einen Faden, welcher längsgespalten ist bez. eine zweireihige Anordnung der Chromatinkörner aufweist.

Die Längsspaltung bei der Mitose erfolgt, wie Flemming zuerst für Epithel- und Bindegewebszellen der Salamanderlarve

gezeigt hat, „in einem viel früheren Stadium als viele Untersucher anzunehmen scheinen.“ Flemming beschreibt und zeichnet Längsspaltung bei sehr engen Spiremen (s. Textfig. d hier), „Manchmal,“ sagt er, „kann ich die Längsspaltung auch schon in noch frühzeitigeren Formen des Knäuels, als die eben beschriebenen sind, erkennen; ich wollte solche hier wegen der Schwierigkeit der Wiedergabe nicht zeichnen, da die dargestellten für das, was ich hier zeigen will, schon völlig genügen. Es ist aber darnach gar nicht unmöglich, dass schon in Formen, welche sehr nahe auf Fig. 6¹⁾ folgen, die Längsspaltung beginnt.“

„Man kann,“ heisst es weiter, „in diesen ihren ersten Stadien, und überhaupt weiter bis zur Muttersternform, ja eigentlich nicht wörtlich von einer Spaltung reden, da es in den Chromosomen ausser den zwei Chromatinkörnerreihen jetzt, wie vor der Spaltung, ein achromatisches Lininsubstrat gibt, das die beiden Chromatinreihen zusammenhält in Form einer flachen Platte, der „*lame intermédiaire*“ Van Benedens, welcher zuerst bei *Ascaris* in späteren Stadien deren Vorhandensein feststellte²⁾. Ich glaube aber wohl, ohne Missverständnisse anzuregen, den Ausdruck Spaltung hier anwenden zu können, da es keinen gleich kurzen und bezeichnenden gibt, und bemerke nur ausdrücklich, dass er sich lediglich auf die Zweireihenanzordnung der Chromatinsubstanz beziehen soll.“

Die Befunde von v. Winiwarter, Janssens und A. und K. E. Schreiner bestätigen meiner Meinung nach nur für die erste Teilung der Ovo- bez. Spermatocyten, was Flemming zuerst für diejenige von Somazellen nachgewiesen hat: dass die Längsspaltung schon sehr früh auftritt bzw. (Flemming, schon 87, S. 448) „in den Fäden praeformiert“ ist.

In den letzten Jahren haben ferner noch eine parallele Kopulation von Chromosomen beschrieben: Schoenfeld (01) in den Spermatocyten des Stiers, Maréchal (04) in den Ovocyten von Selachiern, Tretjakoff (04) bei den Keimzellen von *Ascaris megalocephala*, Bonnevie (05) bei denjenigen einer Schnecke (*Enteroxenos*), Lerat (05) bei der Reifung der Geschlechtszellen von *Cyclops*, Stevens (55) in der Ovogenese von *Sagitta* und (06) bei den Keimzellen von Aphiden, Marcus (06) bei der Ei-

¹⁾ Hier als Textfigur c reproduziert.

²⁾ La maturation de l'oeuf, pag. 327.

und Samenreife von *Ascaris canis*, A. und K E Schreiner (06, 3) in den Keimzellen von *Ophyotrocha*. Meines Erachtens dürfte in allen diesen Fällen Längsspaltung vorliegen, mit Ausnahme vielleicht des von Schoenfeld beschriebenen, wo die Parallelanordnung der Fäden mir überhaupt mehr als Zufälligkeit erscheint.

III. Meine Auffassung der Chromatinreduktion.

Mein Standpunkt in der Reduktionsfrage ist noch immer (allerdings mit einer wesentlichen Einschränkung¹⁾) derselbe wie im Jahre 1896, wo ich mich an die von Brauer ausgesprochene Auffassung anschloss, welche ihrerseits derjenigen von O. Hertwig am nächsten steht.

Nach meiner Meinung handelt es sich bei der Chromatinreduktion um zwei auch zeitlich scharf von einander getrennte Vorgänge: Herabsetzung der Chromosomenzahl und der Chromatinmasse. Die Herabsetzung der Chromosomenzahl wird im Beginn der ersten Reifungsteilung vollzogen, die Herabsetzung der Masse erfolgt durch die beiden Reifungsteilungen.

Ebensowenig wie O. Hertwig (90) betrachte ich die Chromosomen als „selbständige Individuen, die ihre Selbständigkeit auch im ruhenden Kern bewahren“; vielmehr nehme ich mit diesem Autor an, dass es sich bei ihnen ebenso wie bei den Spindelfasern und Polstrahlungen um Bildungen handelt, welche „vorübergehend bei der Kernteilung unter dem Einfluss der dann in Wirksamkeit tretenden Kräfte hervorgerufen“ werden (O. Hertwig, 90, S. 108); „dass das Chromosom ein taktischer Verband ist, der nur unter besonderen Umständen in Kraft tritt und in welchem sich die elementaren Einheiten sammeln, um besondere Funktionen zu erfüllen, wobei es gleichgültig ist, ob die Sammlung stets in derselben Ordnung wie bei anderen Gelegenheiten stattfindet“ (O. Hertwig, 06, S. 207).

Die gleiche Anschauung, für welche sich auch Brauer (93) ausgesprochen hatte, wird neuerdings besonders von Fick (05 [auch schon 99]) vertreten.

Von diesem Standpunkt aus besitzt aber die Herabsetzung der Chromosomenzahl, wie R ü c k e r t bereits (94, S. 530) bemerkt hat, überhaupt nur untergeordnete Bedeutung. Sie kommt dadurch

¹⁾ Die Frage nach der Existenz einer Idenreduktion betreffend.

zu Stande, dass die vorhandene Chromatinmasse sich im Beginn der ersten Reifungsteilung in der halben Anzahl von „taktischen Verbänden“, Chromosomen zusammenfindet. Dies ist eine Tatsache, die als solche hingenommen werden muss. Eine besondere Erklärung dafür lässt sich nicht geben. Für den Fall, dass ein kontinuierlicher Spiremfaden gebildet wird, kann man mit Brauer annehmen, dass dieser Faden durch Querteilung in nur halb so viel Segmente zerlegt wird wie bei der Mitose einer Somazelle.

Die in halber Zahl auftretenden, der Länge nach gespaltenen Segmente können bei einer Anzahl von Tieren durch das Auftreten eines Querspalts noch einmal halbiert werden; dadurch entstehen „Vierergruppen“ von der Art, wie sie von vom Rath und zahlreichen anderen beschrieben sind. Das Auftreten dieses Querspalts ist meines Erachtens als ein Rückschlag in die Spermatogonienmitose aufzufassen; irgendwelche Bedeutung kommt ihm nicht zu. Speziell möchte ich bis auf weiteres auch heute noch (ebenso wie 02, 2, S. 22) bezweifeln, dass es vorkommt, dass die Einzelstücke der so gebildeten Vierergruppen durch die beiden Reifungsteilungen auf die Spermatiden „verteilt“ werden.

Was weiter die Herabsetzung der Chromatinmasse anbelangt, so besteht sie in einer Viertelung derselben durch zwei Teilungen, welche ohne Pause aufeinander folgen. Wie sich aus dem oben gesagten ohne weiteres ergibt, muss das einzelne Chromosom der Reifungsperiode, wenn es in die erste Teilung eintritt, doppelt soviel Chromatinmasse enthalten wie ein Chromosom einer Somazelle („Normalchromosom“) im Beginn der Mitose. Da es nun durch die beiden Reifungsteilungen, zwischen welchen ein Ruhestadium ausfällt, zweimal nach einander halbiert wird, besitzt es nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung nur noch die halbe Chromatinmasse wie ein Normalchromosom im Beginn der Mitose oder noch ebensoviel Chromatinmasse wie ein Normalchromosom am Schluss derselben.

Von derartigen Chromosomen, von denen jedes einem Chromosom einer Somazelle am Schluss der Mitose aequivalent ist, erhält nun der Kern der Spermatide, welcher sich zum Spermienkopf umwandelt, und ebenso der Eikern, die halbe Normalzahl. Beide Kerne besitzen demnach am Schluss der zweiten Reifungsteilung zunächst jeder nur ein Viertel der Chromatinmasse eines in die Teilung eintretenden Normalkerns. Bis zur Kopulation der Vorkerne im befruchteten Ei wächst ihre Chromatinmasse wieder auf das doppelte an; dadurch erhalten

sie den Wert von Halbkernen. Bei der Befruchtung vereinigen sich zwei Halbkerne zu einem Ganzkern.

Wann die Verdoppelung des männlichen Chromatins stattfindet, muss dahin gestellt bleiben. Möglich ist, dass in den Spermienkopf nur $\frac{1}{4}$ der Chromatinmasse eines Normalkerns verpackt wird und dass die Verdoppelung erst im männlichen Vorkern vor sich geht.

Nach obiger Auseinandersetzung wird man mir glauben, dass ich die Schwierigkeiten des Reduktionsproblems, von dem Janssens schreibt, dass es alle Welt beunruhigt, niemals recht begriffen habe.¹⁾ Schwierigkeiten werden in dieses Problem lediglich durch die „Individualitätshypothese der Chromosomen“ hineingebracht. Das Verhalten des Chromatins bei der Reifung der Geschlechtszellen ist nur ein Grund unter verschiedenen anderen, welche gegen die allgemeine Gültigkeit dieser Hypothese sprechen.

Wie ich bereits oben gesagt habe, verlaufen nach meinen Beobachtungen beide Reifungsteilungen stets unter dem Bilde einer Längsspaltung. Meistens wird angenommen und ich selbst (96 und 02) habe es bisher ebenfalls geglaubt, dass eine solche Verlaufsart mit einer Idenreduktion im Sinne Weismanns unvereinbar sei. Neuerdings bin ich von dieser Meinung, auf deren Irrtümlichkeit zuerst Fick (05, S. 187 u. 207) aufmerksam gemacht hat, zurückgekommen.

In den ruhenden Kernen ist das Chromatin wohl überall in Form von Körnchen vorhanden, welche durch eine gerüsthörmig angeordnete Grundmasse von Linin, in welche sie eingelagert liegen, verbunden sind. Diese Körnchen gelten vielen Autoren als die „morphologischen Einheiten“ des Chromatins; von Weismann werden sie als die „Vererbungseinheiten“ (Ide oder Ahnenplasma) angesprochen.

Auf Grund der Befunde von Balbiani (76) und Pfitzner (81) nimmt man nun meistens an, dass diese Körnchen in den Chromosomen hinter einander aufgereiht liegen. Der Längsspaltung der Chromosomen geht nach Pfitzner eine Teilung der Körnchen in zwei voraus.

¹⁾ Auch Brauer hat schon (1893, S. 207) erklärt, dass ihm „das Reduktionsproblem, soweit das Chromatin in Frage kommt, im wesentlichen gelöst“ scheine.

Auch Weismann lässt seine Ide im Chromosom hinter einander geordnet sein und durch die Längsspaltung halbiert werden.

Nun hat aber Flemming bei Epithel- und Bindegewebszellen der Salamanderlarve bereits 1882 konstatiert, dass er in den Knäueln „eine eigentliche Aufreihung der Körner nicht recht finden“ könne. „Die Körnchen“, sagt er 82, S. 204, „liegen in den Knäuelfäden nicht regelrecht gereiht, sondern ungleichmässig, schon bei feinfädigen Knäueln kommen oft mehrere Körnchen in einem Querdurchmesser des Fadens vor.“ Auch in Sternfiguren, die keine Längsspaltung zeigen, konnte Flemming „eine doppelte Aufreihung von Körnchen, wie sie Pfitzner darstellt, nicht ganz sicher sehen“ (S. 127). An Tochterkernfiguren von Knäuelform findet er die Körner im Faden irregulär verteilt (S. 218).

1891 hat Flemming dann weiter gezeigt, dass der Knäuelfaden auf dem frühesten Stadium bereits aus zwei Reihen von Chromatinkörnern besteht.

Ein Stadium, auf welchem die Körner einreihig aufgestellt sind, existiert demnach überhaupt nicht. Die Körner haben sich, wenn sie sich zum Spiremfaden anordnen, bereits geteilt, und zwar muss angenommen werden, dass je zwei durch Teilung entstandene Tochterkörner in gegenüberliegenden Reihen Platz nehmen.

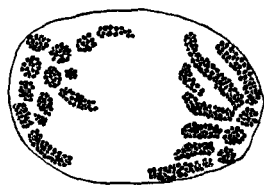


Fig. e.

Doppelsternstadium der Mitose, aus dem Kleinhirn eines Salamanderembryos von 8 mm Länge. Fixierung mit Osmiumsäure und Goldchlorid, Färbung mit Cyanin.

Nach Altmann (94).

Wenn nun der im Beginn der Teilung ausserordentlich dünne Faden sich verkürzt, so müssen notwendig die Chromatinkörner jeder Spalthälfte zusammengeschoben werden, sodass sie nun nicht mehr hinter einander aufgereiht, sondern auf einem Querschnitt zu mehreren neben einander liegen. Da die Chromosomen sich nach Flemming (82, S. 236) noch über das Muttersternstadium hinaus bis zum Doppelsternstadium verkürzen und dafür entsprechend verdicken, so muss die Zusammenschiebung

der Körner zu diesem Zeitpunkt am stärksten sein. Man vergleiche hierzu die Kernteilungsbilder (aus dem Kleinhirn von Salamanderembryonen), welche Altmann in der zweiten Auflage seines Buches auf Taf. 33 gegeben hat; ein Dyasterstadium (Fig. 7 von Altmann) habe ich hier in Fig. e reproduziert.

Unserer weiteren Betrachtung wollen wir die Reifungsteilungen des Salamanderhodens zu Grunde legen.

Was zunächst die erste Reifungsteilung anbetrifft, so finde ich keinen Grund, sie anders als eine erbgleiche im Sinne von Roux oder als „Äquationsteilung“ (Weismann) aufzufassen, d. h. also als eine solche, durch welche „identische“ Körnchen auf die Tochterzellen verteilt werden.

Wenn aber die erste Reifungsteilung eine Äquationsteilung ist und wenn, wie ich angenommen habe, eine Vermehrung des Chromatins, d. i. der Chromatinkörnchen zwischen erster und zweiter Reifungsteilung nicht stattfindet, dann muss die zweite Reifungsteilung unter allen Umständen eine Reduktionsteilung sein, weil die Zahl der Chromatinkörnchen bezw. Ide durch sie auf die Hälfte herabgesetzt wird; dabei ist gänzlich gleichgültig, ob die Chromosomen der Länge nach, wie bei Salamandra, oder auch der Quere nach (wenn dies thatsächlich irgendwo vorkommen sollte) geteilt werden.

Bei Salamandra tritt nun im Lauf der Reifungsteilungen noch eine Erscheinung auf, die besonders darauf hinweist, dass wir in der zweiten Teilung eine Reduktionsteilung vor uns haben. Dies ist die von Flemming entdeckte sogenannte zweite Längsspaltung der Chromosomen, welche im Doppelstern der ersten Teilung vor sich geht. Von Flemming wurde sie als ein „sonderbarer und unerklärlicher Vorgang“ bezeichnet; ich habe sie 1896 im Anschluss an Strasburger als Vorbereitung für die zweite Reifungsteilung aufgefasst.

Selbst wenn eine Vermehrung der Chromatinkörnchen zwischen beiden Reifungsteilungen stattfinden sollte, so könnte sie meines Erachtens jedenfalls nicht schon bis zum Eintritt dieser zweiten Längsspaltung vor sich gegangen sein. Bei den somatischen Zellen erfolgt sie doch wohl immer erst nach Ablauf der Mitose im Ruhestadium des Kerns bezw. kurz vor Beginn einer nächstfolgenden Mitose, nachdem die Körnchen auf das doppelte ihrer Grösse angewachsen sind.

Es ist demnach klar, dass durch die zweite Längsspaltung nichtidentische Chromatinkörner voneinander getrennt werden müssen. Nun werden aber die Schwesterfäden, welche aus dieser Längsspaltung hervorgehen, zu den Tochterchromosomen der zweiten Reifungsteilung (vergl. meine Salamandraarbeit, 96, S. 64).

Die letztere ist demnach als Reduktionsteilung im Sinne von Weismann aufzufassen.

Andere, nicht ganz so klare Verhältnisse, wie bei Salamandra und denjenigen Tieren, bei denen die Reifungsteilungen in gleicher Weise verlaufen¹⁾, scheinen bei Ascaris vorzuliegen. Hier sind die Chromosomen, welche im Beginn der ersten Reifungsteilung auftreten, bekanntlich von vornherein viergespalten; nach den Beobachtungen Brauers an den Spermatocyten bilden sie sich aus Gruppen von vier Körnern, die sich der Länge nach aneinander legen.

Geht man nun davon aus, dass der Chromatinfaden bei der Mitose eines Normalkerns von vornherein aus zwei Reihen von „identischen“ Chromatinkörnern besteht, so kann man wohl annehmen, dass der viergespaltene Chromatinfaden der ersten Reifungsteilung bei Ascaris sich aus zwei Doppelreihen aufbaut und dass sich in jeder Doppelreihe identische Ide gegenüber liegen. Wenn diese durch die erste Reifungsteilung von einander geschieden werden, so muss die zweite Teilung auch bei Ascaris notwendigerweise eine Reduktionsteilung sein.

Der Unterschied zwischen Salamandra und Ascaris besteht demnach darin, dass bei Salamandra die Paare der Chromatinkörner sich im Spiremfaden eines hinter dem anderen anordnen, während sie bei Ascaris zu je zweien nebeneinander Aufstellung nehmen. Damit hängt es zusammen, dass bei letzterem Tier die Idenreduktion vom Beginn der ersten Reifungsteilung an vorbereitet ist, während sie bei Salamandra auf dem Dyasterstadium derselben Teilung in Angriff genommen wird.

IV. Das Verhalten des Chromatins im Bienenhoden.

Nachdem wir uns unsere Meinung über die Chromatinreduktion gebildet haben, kehren wir zum Bienenhoden zurück, wo die Reifungsteilungen einen so besonderen Verlauf zeigen.

Die Besonderheiten bestehen mit Rücksicht auf das Chromatin hauptsächlich darin, dass

1. die Herabsetzung der Chromosomenzahl im Beginn der ersten Reifungsteilung ausbleibt und
2. bei einer der beiden Reifungsteilungen die Teilung des Kerns unterdrückt wird.

¹⁾ Man vergleiche die Zusammenstellung bei Grégoire (05).

Die Erklärung für diese Besonderheiten ist offenbar darin zu suchen, dass die Drohne sich aus einem unbefruchtet gebliebenen Ei entwickelt, welches zwei Richtungskörperchen ausgestossen hat. Sämtliche Zellen, welche von diesem Ei abstammen, also auch die Genitalzellen, müssen demnach reduzierte Kerne, d. h. solche mit der halben Chromosomenzahl und Chromatinmenge besitzen.

Die daraus sich ergebenden Konsequenzen liegen auf der Hand; es muss eine nochmalige Reduktion des Chromatins bei der Samenreifung unterbleiben; denn, wie Giglio-Tos (05, S. 369—370) bereits dargelegt hat: . . . „dato che la maturazione delle cellule sessuali maschili si facesse, anche nell' ape, nel modo solito con cui ha luogo negli altri Metazoi, ne seguirebbe pure necessariamente che ciascun spermatoide non conterebbe che un numero di cromosomi metà della metà cioè $\frac{1}{4}$ del numero normale.

Si capisce allora come ein uovo fecondato da ein spermatozoo proveniente da ein simile spermatoide non potrebbe a sua volta possedere, dopo die fecondazione, che $\frac{1}{2} + \frac{1}{4}$ ossia $\frac{3}{4}$ del numero normale di cromosomi, und quindi alla loro volta le uova prodotte dalla regina derivata da quest' uovo, dopo l'emissionen dei due globuli polari, non ne avrebbero più che $\frac{1}{2}$ dei $\frac{3}{4}$ ossia $\frac{3}{8}$ del normale und naturalmente gli spermatoidi dei maschi derivati da queste uova $\frac{1}{2}$ dei $\frac{3}{8}$ ossia $\frac{3}{16}$. Ciò vale a dire, in poche parole, che ad ogni generazione il numero dei cromosomi diminuirebbe und tenderebbe a diventare nullo.“

Die Chromatinreduktion bei den übrigen Metazoen besteht nun aber, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, in einer Herabsetzung der Chromosomenzahl, welche im Beginn der ersten Reifungsteilung erfolgt, und in einer Viertelung der Chromatinmasse durch zwei auf einander folgende Teilungen; die zweite dieser Teilungen ist mit einer Idenreduktion verbunden.

Im Bienenhoden sehen wir nun zunächst die Herabsetzung der Chromosomenzahl unterbleiben, indem in den Spermatocyten dieselbe Anzahl von Chromosomen auftritt wie in den Spermato gonien. Zweitens erfolgt nur eine einzige Kernteilung, durch welche die vorhandene Chromatinmasse wieder auf $\frac{1}{4}$ des Chromatinbestandes eines Normalkerns reduziert wird. Diese Kernteilung, welche die zweite Knospung begleitet, ist die bei der ersten Reifungsteilung unterdrückte und wahrscheinlich eine

Aequationsteilung; eine Idenreduktion müssen die Zellen des Drohneneies ja schon bei der Ausstossung des zweiten Ei-Richtungskörpers erfahren haben.

Auch Giglio-Tos (05) hat aus den Beobachtungen, die ich in meiner vorläufigen Mitteilung niedergelegt habe, bereits den Schluss gezogen, dass eine Chromatinreduktion im Bienenhoden unterbleibt, obgleich er ihr gegenüber einen wesentlich anderen Standpunkt einnimmt als ich.

Bei der vorstehenden Erörterung bin ich von der Annahme ausgegangen, dass die Richtungskörperbildung im Drohnenei in gleicher Weise erfolgt, wie bei anderen Metazoen und dass die Keimzellen hier wie dort den gleichen Ursprung haben. Das ist nun aber nach den Untersuchungen von Petrunkewitsch (01 und 03) nicht der Fall. Die Richtungskörper des Drohneneies gehen nach ihm nicht zu Grunde, sondern entwickeln sich zu den Urogenitalzellen; die Richtungskörperbildung selbst soll (Petrunkewitsch 01) folgendermaßen ablaufen.

In der ersten Richtungsspindel treten 16 Chromosomen auf, welche durch eine Äquationsteilung halbiert werden. Bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers findet eine Reduktion der Chromosomenzahl um die Hälfte statt, indem die 16 Tochterchromosomen der ersten Teilung in 2 Gruppen von je 8 auseinanderweichen. Beide Richtungskörper bleiben im Cytoplasma des Eies liegen.

Im ersten Furchungskern, der im Drohnenei durch einfaches Wachstum aus dem Eikern hervorgeht, kommt es wieder zu einer Verdoppelung der Chromosomenzahl, was nach Petrunkewitsch als wahrscheinlich vorauszusetzen war. Statt 8 treten 16 Chromosomen auf; nach Petrunkewitsch entstehen sie „vermutlich durch Längsspaltung der 8 Chromosomen mit einem Ausbleiben der entsprechenden Teilung in zwei Tochterkerne.“

Ebenso wie das Ei bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers soll sich auch der erste Richtungskörper „mit einer Reduktion in zwei Hälften teilen,“ von denen die periphere aus dem Ei entfernt wird und zu Grunde geht; die centrale Hälfte dagegen kopuliert regelmässig mit dem zweiten Richtungskörper und gibt so einen „Richtungskopulationskern“ mit der Chromosomenzahl 16.

In seiner zweiten Arbeit (03) will Petrunkevitch gefunden haben, dass die männlichen Geschlechtszellen von diesem Richtungskopulationskern in direkter Folge abstammen; sie würden demnach ebenfalls die Chromosomenzahl 16 haben.

Dieses letztere Ergebnis von Petrunkevitch hat nun Giglio-Tos (05) mit demjenigen meiner vorläufigen Mitteilung verglichen und ist dabei zu dem Resultat gekommen, dass entweder das eine oder das andere falsch sein muss. Hierin kann ich ihm nicht beipflichten. Mögen die Angaben von Petrunkevitch Bestätigung finden oder nicht, die Annahme, dass die Urogenitalzellen der Drohne 16 Chromosomen erhalten müssen, stimmt jedenfalls¹⁾ mit meinen Beobachtungen über die Chromosomenzahl bei der Mitose der Spermatogonien durchaus überein. Giglio-Tos findet hier einen Widerspruch nur deshalb, weil er 16 irrtümlicher Weise als Normalzahl der Chromosomen bei der Biene betrachtet. Wenn sie das wäre, müsste allerdings bei der Samenreife eine Reduktion erfolgen. 16 ist aber bereits die reduzierte Zahl. Daher erfordern auch die Beobachtungen von Petrunkevitch einen Verlauf der Reifungsteilungen, wie er durch meine Untersuchungen aufgedeckt ist.

Zu der irrtümlichen Annahme, dass 16 die Normalzahl der Chromosomen sei, ist Giglio-Tos wohl in erster Linie durch Petrunkevitch veranlasst worden²⁾, welcher (01, S. 592) angibt, dass im ersten Furchungskern des befruchteten Bienen-ees 16 Chromosomen auftreten. Diese Angabe von Petrunkevitch muss unrichtig sein; denn sie steht im Widerspruch mit seiner anderen, dass die Anzahl der Chromosomen in der ersten Richtungsspindel 16 beträgt; diese aber stimmt mit meinen Befunden überein, nach welchen bei den Spermatocyten 16 Chromosomen auftreten und ebenso viele in den Kern der Spermatide übergehen. Demnach ist 16, wie gesagt, die halbe Normalzahl; in den Ovogonien der Königin muss die Zahl der Chromosomen 32 betragen.

Zum Schluss sei noch einmal auf die merkwürdige Tatsache hingewiesen, dass in den Follikelzellen des Hodens nicht

¹⁾ Was Giglio-Tos 1905 noch nicht bekannt war.

²⁾ Wenn Giglio-Tos sich hierfür auch auf meine vorläufige Mitteilung beruft, so liegt hier ein Missverständnis vor, an welchem ich mich unschuldig fühle.

16, sondern eine viel grössere Anzahl von Chromosomen (über 60) auftreten. Damit stimmt überein, dass nach Petrunkevitch (01) in den Äquatorialplatten der Blastodermzellen, beim Drohnenei (S. 588) sowohl wie beim befruchteten Ei (S. 592 Zeile 17 von oben), etwa 64 Chromosomen sich finden. Ich schliesse daraus, dass im Lauf der Entwicklung die 16 Chromosomen des Drohneneies in den somatischen Zellen jedes in vier, die 32 Chromosomen dagegen, die nach meiner Annahme im befruchteten Ei vorhanden sind, jedes in zwei zerlegt werden.

V. Centriolen.

Im Jahre 1902 habe ich dagegen Einspruch erhoben, dass die mit Eisenhämatoxylin färbbaren Doppelkörnchen der Gewebs- und Hodenzellen als Centrosomen bezeichnet werden; ich habe gezeigt, dass sie vielmehr den Centriolen entsprechen, welche Boveri im Innern der Centrosomen beschrieben hat.¹⁾

Zu meiner Genugtuung habe ich konstatieren können, dass die richtige Bezeichnung Centriolen für die Doppelkörnchen seitdem von zahlreichen Autoren in Gebrauch genommen ist.

Andere Autoren wollen sich zwar der Erkenntnis nicht verschliessen, dass die von mir vertretene Meinung zutreffend ist, glauben aber nichtsdestoweniger fortfahren zu dürfen, bei Gewebs- und Hodenzellen von Centrosomen zu reden.

Abgesehen davon, dass diese Bezeichnung falsch ist, muss es aber notwendig zu Missverständnissen führen, wenn dieselben Autoren einmal die Doppelkörnchen, welche meines Erachtens allein allgemeine und dauernde Zellorgane sind, als Centrosomen ansprechen und dann die gleiche Bezeichnungsweise für die Hüllen (von wahrscheinlich nur sekundärer Bedeutung) verwenden, von welchen die Doppelkörnchen in sich teilenden Ei- und Furchungszellen umgeben sind. Die Bezeichnung Centrosom (oder Centralkörper) sollte ausschliesslich für diese Centriolenhüllen reserviert bleiben, vorausgesetzt, dass man nicht vorzieht, den genannten Ausdruck wegen der vielen Verwirrung, die durch seinen Missbrauch angerichtet ist, ganz zu vermeiden und statt dessen einen

¹⁾ Der historische Entwicklungsgang unserer Kenntnisse von den zellulären Centren bis 1891 findet sich in meinem Nachruf auf Flemming (Münchener medizinische Wochenschrift 1905, Nr. 46) kurz dargelegt.

anderen (nach meinem Vorschlag [02, 2, S. 53]: Centrosphäre) zu verwenden.

Dass die Doppelkörnchen tatsächlich Centrosomen vorstellen, hat meines Wissens allein Goldschmidt versucht aufrecht zu erhalten. Goldschmidt (05, S. 617—620) beschreibt, dass die Centrosomen der ersten Reifungsteilung im Ei eines Trematoden, Zoogonus, meistens „in Form kräftiger, winklig geknickter Stäbchen“ erscheinen, die sich mit Eisenhämatoxylin vollständig schwärzen; oft sind es aber auch gerade Stäbchen von „bisweilen mächtigen Dimensionen“.

Nach Ausstossung des ersten Richtungkörpers teilt sich das im Ei zurückgebliebene Centrosom; wie, vermag Goldschmidt nicht anzugeben; jedoch schliesst er aus meinen Befunden bei Schmetterlingen, dass die beiden Schenkel des winkelförmigen Stäbchens am Scheitel durchbrechen.

Weiter erfolgt eine „Transformation des Centrosoms“. Die stabförmigen Centrosomen wandeln sich in kuglige von dem gewöhnlichen Aussehen um. Als ein Stadium dieser Umwandlung bildet Goldschmidt ein „elliptisches Körperchen“ ab, „das sich ziemlich stark entfärbt hat und im Innern einen sehr zarten schwarz gefärbten Stab enthält“.

Goldschmidt glaubt nun, dass „dies Auftreten verschieden geformter Centrosomen und ihre Umwandlung in einander für den Centrosomenbegriff nicht unwesentlich“ sei. Für ihn handelt es sich darum: „Entspricht die ganze grosse von Boveri Centrosom genannte Kugel den kleinen Körnchen, die die Spindelpole der Gewebszellen einnehmen, ist das „Zellorgan“ das ganze Boverische Centrosom oder nur das Centriol?“ „Für das mir vorliegende Objekt,“ sagt er, „muss ich mich durchaus auf den Standpunkt Boveris (1901) stellen. Es wird mir wohl jedermann ohne weiteres zugeben, dass die V-förmigen Centralkörper der I. Reifungsteilung nicht anders zu beurteilen sind als die gleichen Bildungen anderer Zellen, die z. B. von Meves, einem Gegner Boveris, ohne weiteres den Centralkörpern der Gewebezellen, den Doppelkörnchen etc. verglichen werden.“ Die Stäbe der ersten Reifungsteilung bei Zoogonus wandeln sich nun aber nach ihrer Teilung direkt in kuglige Centrosomen mit Centriol um. „Es kann also auch das kuglige Centrosom nicht anders beurteilt werden, es ist das wirkliche Centrosom Boveris, sein

Centriol nichts anderes als eine besondere Differenzierung im Innern.“

Meinerseits bin ich nun aber nicht der Ansicht, dass die geraden oder winklig geknickten „Stäbe“, welche bei der ersten Reifungsteilung von Zoogonus auftreten, den V-förmigen Cytozentren bei Schmetterlingen gleichwertig sind; letztere sind zweifellos Centriolen; die „Stäbe“ dagegen, welche Goldschmidt beschreibt, sind meines Erachtens Centrosomen¹⁾, wie Goldschmidt sie auch bezeichnet.

Und zwar möchte ich glauben, dass es sich nicht um wirkliche Stäbe handelt, sondern um Kantenansichten von platten Scheiben. Centrosomen von dieser Form sind schon mehrfach beschrieben worden. Eine besonders starke Abplattung zeigen sie nach Fürst (98) in den Ovogonien von *Ascaris* auf bestimmten Stadien der Mitose. Auf dem Muttersternstadium besitzen sie hier die Form biconvexer Linsen, deren nach innen gekehrte Fläche beträchtlich stärker gewölbt ist als die äussere. Vom Stadium der Metakinese an erscheinen sie noch stärker abgeplattet. Nach erfolgter Teilung werden sie zu ganz platten Scheiben, deren Länge mehr als den halben Durchmesser der ganzen Zelle betragen kann. Das Centriol macht diesen merkwürdigen Formenwandel nicht mit; es ist noch in der ganz platten Scheibe als ein einfaches kugeliges Körnchen zu sehen.

Wenn nun aber die von Goldschmidt beschriebenen Gebilde, welche bei der ersten Reifungsteilung von Zoogonus auftreten, tatsächlich Centrosomen sind, so erscheint ihre Umwandlung in Kugeln nicht weiter sonderbar. Die Folgerung, welche Goldschmidt an diese Umwandlung knüpft, ist dann hinfällig. Für die Frage aber, ob „das Zellorgan das ganze Boverische Centrosom oder nur das Centriol ist“, kommen Goldschmidts Beobachtungen dann ebensowenig wie diejenigen von Fürst in Betracht.

Die erste Reifungsteilung im Hoden der Drohne ist, was die Centriolen anlangt, dadurch ausgezeichnet, dass diese

¹⁾ Die von Goldschmidt beobachtete Schwarzfärbung der in Rede stehenden Gebilde beweist ja keineswegs, dass ein Centriol vorliegt; es können sich auch die ganzen Centrosomen durch und durch schwarz tingieren.

bei ihr in grösserer Zahl auftreten. Was aber besonders merkwürdig erscheinen muss, ist dieses, dass sämtliche Centriolen mit Ausnahme eines einzigen auf die Oberfläche der sich bildenden Knospe verlagert werden. Dieser Vorgang erscheint in seiner Bedeutung völlig rätselhaft; vielleicht wird es gelingen, ihn durch das Studium der Reifungsteilungen bei nahe verwandten, speziell phylogenetisch älteren Tierformen dem Verständnis näher zu rücken.

Ein Auftreten multipler Centriolen in Spermatocyten ist bereits früher von mir selbst bei *Paludina* und von Koltzoff bei *Galathea* beobachtet worden;¹⁾ aber keiner dieser beiden Fälle, die auch selbst noch in ihrer Bedeutung dunkel sind, erscheint geeignet, zur Aufklärung des vorliegenden beizutragen,

Ich fand (02), dass in den Spermatocyten erster Generation von *Paludina*, welche zur Entstehung oligopyrener Spermien führen, die hier sehr grossen Centriolen, indem sie an die Pole der Spindelfigur auseinanderrücken, in eine Anzahl von Körnern zerlegt werden, welche zunächst auf einem Haufen beisammen bleiben. Diese Körnchen (24 an der Zahl) verteilen sich dann im Beginn der zweiten Reifungsteilung unter der Zelloberfläche, um sich weiter unter ihr an zwei einander gegenüberliegenden Punkten zu zwei Haufen von je 12 zu sammeln, welche die Pole der Spindelfigur bilden. Die Zerlegung der Centriolen in Körner, wie sie sich im Beginn der ersten Reifungsteilung vollzieht, bedeutet, wie ich vermutet habe, in erster Linie eine Vorbereitung für den Umwandlungsprozess der Spermatide in den Samenfaden. Bereits in der Anaphase der zweiten Reifungsteilung sieht man nämlich von den Centriolenkörnern feine Fäden auswachsen, welche später zu dem Wimperbüschel werden, das an dem reifen oligopyrenen Spermium vom hinteren Ende des sogenannten Mittelstücks ausgeht.

¹⁾ Schon vorher hatte Eisen (00) multiple Centriolen in Spermatocyten von *Batrachoseps* als „Archosomen“, speziell „accessorische“, beschrieben. Es lässt sich jedoch mit Bestimmtheit behaupten, dass es sich höchstens bei einem kleinen Teil der „accessorischen Archosomen“ um Centriolen handeln kann. Als solche kommen vielleicht die einfachen oder doppelten Körnchen in Betracht, welche nach Eisen in der Anaphase der ersten Reifungsteilung unter der Zelloberfläche an der Spitze von Faserkegeln gelegen sind, die gegen den Kern zu ausstrahlen (man vergl. besonders die Fig. 69 von Eisen).

Koltzoff hat bei *Galathea squamifera*, einem Decapoden, einen ähnlichen Zerlegungsvorgang beobachtet, wie ich bei *Paludina*, aber mit Besonderheiten, welche ihm eine grosse Bedeutung zu haben scheinen. In den Spermatocyten erster Ordnung dieses Tieres findet er zwei grosse Centriolen (ohne Centrotheca), welche zuerst eine kugelige Form aufweisen. Später nehmen sie Stäbchenform an. Sie werden dann, nachdem sie sich noch stark vergrössert haben, von neuem sphärisch und beginnen nunmehr sich zu zerlegen. Jedes Centriol wird zuerst durch zwei, dann durch vier Körner ersetzt; schliesslich sieht man an Stelle der zwei Centriolen einen Haufen von Körnern, die ziemlich verschieden gross und deutlich sind. Im Beginn der Mitose entwickelt sich ein neues Paar von Centriolen aus den Zerfallsprodukten der alten. Diese Entwicklung kann in zweierlei Weise vor sich gehen. Einmal sieht man häufig, dass der Körnerhaufen sich in zwei Hälften teilt, von denen jede sich in ein grosses sphärisches Centriol umwandelt. Beide Centriolen entfernen sich voneinander, wobei sich eine Spindel zwischen ihnen anlegt. Es können aber auch die beiden Körnerhaufen als solche auseinander rücken, wobei sie durch eine Kette von Körnern, deren jedes Strahlen aussendet, miteinander verbunden bleiben; auf diese Weise kann sich eine mehrpolige Spindel (mit drei oder höchstens vier Polen) bilden. Auf dem Stadium der Metakinese bemerkt man jedoch immer die gewöhnliche Spindel mit zwei kleinen Centriolen an jedem Pol, sodass die Spermatocyten zweiter Ordnung und die Spermatiden normale Centriolen erhalten.

Nach Koltzoff handelt es sich in diesem Fall in erster Linie um eine „Reorganisation“ der Centriolen; welche Bedeutung sie hat, darauf lässt sich allerdings eine bestimmte Antwort nicht geben.

Während die erste Reifungsteilung im Bienenhoden durch ihren Reichtum an Centriolen ausgezeichnet ist, weist bei der zweiten auffallenderweise nur der eine von beiden Spindelpolen ein solches auf. Dieses Centriol ist dasselbe, welches bereits bei der ersten Reifungsteilung den einen Spindelpol einnahm. Es ist die ganze Zeit hindurch einfach geblieben; eine Teilung desselben geht weder in der Anaphase der ersten, noch auch in derjenigen der zweiten Reifungsteilung vor sich.

Die Fasern der zweiten Spindelhälfte sind merkwürdigerweise auf die Basis des ersten Richtungkörpers zentriert. An diesem Spindelpol erfolgt die Ausstossung des zweiten Richtungkörpers, also genau an derselben Stelle, an welcher auch der erste ausgestossen ist.

Hierbei sei darauf hingewiesen, dass auch die beiden Richtungkörper eines Eies, wenn auch vielleicht nicht bei allen, so doch jedenfalls bei den meisten Tieren, stets an ein und derselben Stelle der Eioberfläche abgeschnürt werden. Genau wie in den Spermatocyten der Biene bildet sich auch hier der Hügel, der den zweiten Eirichtungskörper aufnimmt, unterhalb des ersten, so dass der erste Richtungskörper auf der Spitze des zweiten zu sitzen kommt.

Extrazelluläre, von den Centriolen ausgehende Fäden sind bei Spermatocyten zuerst von Moore (95) gesehen worden. Moore fand sie bei Spermatocyten zweiter Ordnung von Selachiern; er liess sie allerdings irrtümlicherweise von dem der Zellwand zunächst liegenden Punkt der „Archoplasmaoberfläche“ ausgehen. Später sah er sie schwinden, dann aber in den Spermatiden von neuem auftreten und zu den Achsenfäden der Spermien werden.

Ihr Auftreten in den Spermatocyten zweiter Ordnung betrachtet Moore als einen abortiven Versuch zur Schwanzbildung und als ein Anzeichen dafür, dass die Geschlechtszellen in denjenigen Generationen, welche auf das Synapsisstadium folgen, zu dem Zustand geisseltragender Gameten zurückzukehren suchen.

Neuerdings haben auch A. und K. E. Schreiner (05, S. 329) in Spermatocyten zweiter Ordnung von Myxine einen feinen Faden mit einem der beiden in der Zelle vorhandenen Centriolen in Verbindung gesehen; auch hier schwindet er später, um dann in den Telophasen der zweiten Reifungsteilung von neuem hervorzuwachsen.

Bei der Honigbiene treten nach meiner oben gegebenen Beschreibung Fädchen, welche von den Centriolen ausgehen, bereits in den jungen Auxocyten auf; sie schwinden in den Prophasen der ersten Reifungsteilung und erscheinen erst nach Ablauf der zweiten Teilung wieder.

Während in den bisher genannten Fällen die Fäden, welche bei den Spermatocyten von den Centriolen auswachsen, später

wieder untergehen, sehen wir sie, nach meinem Befund (97 u. 00), bei Schmetterlingen, wo sie ebenso wie bei der Biene bereits vor Beginn der ersten Reifungsteilung auftreten, während des ganzen Verlaufs der Reifungsteilungen persistieren und direkt zu den Achsenfäden der Spermien werden. Die zwei V-förmig gestalteten Centriolen, welche sich bei den Schmetterlingen in den Spermatoocyten erster Ordnung finden, tragen an ihren beiden, an die Zelloberfläche anstossenden Enden Fäden, die ebenso wie bei der Biene mit Bläschen endigen. Solcher Fäden gibt es demnach vier. Die Centriolen brechen nun, nachdem sie an die Spindelpole auseinander gerückt sind, etwa auf dem Stadium der Metakinese an der Knickungsstelle des V durch. Dadurch entstehen an jedem Spindelpol zwei Stäbchen, welche jedes mit einem Faden versehen sind. Diese Stäbchen treten nach Ablauf der ersten Teilung an die Pole der zweiten. Jede Spermatide bekommt daher einen einzigen Faden, welcher zum Achsenfaden des sich entwickelnden Spermiums wird. Man kann also sagen, dass die erste Bildung des Achsenfadens bei Schmetterlingen auf ein Stadium vor Beginn der ersten Reifungsteilung zurückverlegt ist.

VI. Mitochondrien.

Die Literatur über die Mitochondrien der Hodenzellen habe ich mich 1900 bemüht in meiner Arbeit über die Entstehung des von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkerns mit möglichster Vollständigkeit zusammenzustellen.¹⁾

Was das Verhalten der Mitochondrien in sich teilenden Hodenzellen betrifft, so sind seitdem eine Anzahl neuer Beschreibungen, von Nils Holmgren (02), Prowazek (02), Voinov (03), P. Bouin (05), Depdolla (05), A. und K. E. Schreiner (05, 1), Gross (06), Zweiger (06) u. a. hinzugekommen. Sie zeigen wiederum, was sich schon aus den Arbeiten von Benda und mir ergab, dass das Verhalten der Mitochondrien während der Mitose ein sehr verschiedenes sein kann.

Ihre Anordnung in den sich teilenden Spermatoocyten der Biene erinnert mich am meisten an diejenige in denselben Zellen

¹⁾ Benda (03, S. 774) tadelt, dass ich hierbei eine Vorsicht, die ich ihm hinsichtlich der Identifizierung seiner Mitochondrien mit anderen ähnlichen Gebilden in Körperzellen empfohlen haben soll (?), selbst ausser Acht gelassen hätte. Ich vermag die Berechtigung dieses Vorwurfs nicht zugeben; ihn im einzelnen zu widerlegen, würde zu weit führen.

bei Blaps, in welchen die Spindelfigur nach Benda dicht von stäbchenförmigen Chondromiten umgeben ist, die eine zweite, äussere, Spindel- oder Tonnenfigur bilden. —

Koltzoff (06) hat in einer ausgezeichneten Arbeit die Anschauung begründet, dass die Mitochondrien „formative Zellelemente repräsentieren, deren hauptsächlichste Bedeutung in der Bildung eines festen Skeletts liegt.“ Von diesem Standpunkt aus könnte man, bei Betrachtung von Bildern wie etwa Fig. 94 — 96, 104—107 auf Taf. XXV und 119—121, 130—132 auf Taf. XXVI hier, daran denken, dass die Chondromiten, indem sie an demjenigen Ende, welches der sich bildenden Knospe zugekehrt ist, Fortsätze vorstrecken, die Vortreibung der Knospe, wenn nicht bedingen, so doch wenigstens erleichtern. Man vermag allerdings nicht recht einzusehen, wie die Chondromiten selbst Halt in der Zelle gewinnen können. —

Neuerdings sind von Goldschmidt in den verschiedensten Gewebszellen von *Ascaris* sog. „Chromidialstränge“ beschrieben worden, die nach seiner Überzeugung (04, 1, S. 249) das gleiche sind wie die Mitochondrien und Chondromiten. Diese Stränge zeigen sich bald mächtig, bald schwach entwickelt; zuweilen fehlen sie sogar vollständig. Dies hängt nach Goldschmidt nachweislich mit verschiedenen Funktionszuständen der Zellen zusammen. Die Chromidialstränge färben sich stets intensiv chromatisch, in gleichem Farbenton wie das Kernchromatin; nach Goldschmidt stehen sie zu diesem in direkter Beziehung: „aus den Kernen treten bisweilen chromatische Körper aus, die mit der Neubildung der Chromidien zusammenhängen“ (04, 2, S. 48). Von den Mitochondrien, sagt Goldschmidt (04, 2, S. 67), sei allerdings nichts derartiges bekannt; er bezweifelt aber nicht, dass dies festgestellt werden wird.

Demgegenüber muss ich konstatieren, dass weder meine früheren noch meine diesmaligen Beobachtungen für eine derartige Annahme irgendwelchen Anhalt bieten. —

In allerletzter Zeit erhielt ich durch die Freundlichkeit der Verfasser eine Abhandlung von Goldschmidt und Popoff (07), in welcher folgende Darstellung von der Entstehung der Mitochondrien aus einer demnächst erscheinenden Arbeit von Popoff im voraus mitgeteilt wird.

„Schon in den ersten Entwicklungsstadien der Ovocyten von *Paludina*, noch im Stadium des leptotenen Kerns (dünner Knäuel), ist zu bemerken, dass dicht der Kernmembran angeschmiegt chromatische Gebilde entstehen. Die intensive Ausbildung derselben beginnt aber erst während und nach dem Stadium, in welchem die Chromatinschleifen im Kern eine heteropole Anordnung angenommen haben (Bouquettstadium des pachytenen Kerns). An der Stelle der Kernmembran, an der die Chromatinschleifen sich ihr anlegen, sieht man eine dichte Ansammlung chromatisch gefärbter Körner und Stäbchen. Die Anschmiegung an die Membran ist eine so dichte, dass sie in den Berührungspunkten undeutlich und aufgelöst erscheint. Ihre höchste Ausbildung erlangen diese Gebilde erst in der zweiten Phase der Entwicklung, der Wachstumsphase. In dieser Phase tritt die interessante Erscheinung auf, dass die chromatisch färbbaren Körner und Stäbchen von der Kernmembran sich zu entfernen beginnen, um sich in dem Plasma zu verstreuen, wo sie allmählich verbraucht und aufgelöst werden; — noch bleibt aber der Zusammenhang mit dem Kern kenntlich durch eine vermittelnde Verbindungsbrücke. Während dieses Prozesses ist eine Neuentstehung von chromatisch sich färbenden Körnern und Stäbchen dicht an dem Kern nicht ausgeschlossen, ja dies ist sogar das normale Verhalten.“

„Das erste Auftreten dieser Gebilde, der enge Zusammenhang mit dem Kern, die Chromaticität sprechen dafür, wie von Popoff (l. c.) näher ausgeführt wurde, dass sie vom Kern aus entstehen und ausgestossenes Chromatin darstellen, Chromidien, wie es für die bisher bekannten homologen Fälle (Dotterkern usw.) zuerst von Goldschmidt postuliert wurde, und wie es aus so ziemlich allen seitdem erschienenen ovogenetischen Arbeiten hervorgeht, wenn auch die Schlussfolgerungen der Autoren nicht immer mit ihren Beobachtungen im Einklang stehen. Aehnlich verhalten sich die Chromidien auch bei den männlichen Geschlechtszellen von *Paludina*, welche Meves (1900) eingehend unter dem Begriff von Bendas Mitochondria beschrieben hat, ohne aber über deren Ursprung sich zu äussern. Ganz übereinstimmend verhalten sich ferner die Ovocyten und Spermatoocyten bei *Helix pomatia*.“

Zu diesen Ausführungen möchte ich bemerken, zunächst, dass die Mitochondrien überhaupt nicht erst, wie Goldschmidt

und Popoff zu glauben scheinen, in den Spermatozyten bzw. Oozyten auftreten, sondern bereits während der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen in diesen vorhanden sind. Ferner habe ich niemals konstatieren können, dass die Kernmembran an denjenigen Stellen, wo ihr Mitochondrien anliegen, aufgelöst erscheint. Die Anhäufung der Mitochondrien am Polfeld des Kerns hängt meines Erachtens damit zusammen, dass sie sich mit Vorliebe in der Umgebung der Centriolen bzw. der Centrotheka ansammeln, welche hier ihren Platz haben; man vergleiche hierzu die Schilderung, welche Benda (99) von der Verteilung der Mitochondrien in den Spermatogonien und Spermatozyten vieler Wirbeltiere und verschiedener Wirbelloser gegeben hat. Auch davon kann keine Rede sein, dass die Mitochondrien sich in derselben Weise wie Chromatin färben; das tun sie allerdings bei Anwendung der Eisenhämatoxylinmethode; aber dieses färbt eben alles und täuscht so, wie Benda (03, S. 750) sagt, die wunderbarsten Verwandtschaften der verschiedenartigsten Gewebsteile vor.

Ich muss demnach eine Herkunft der Mitochondrien aus dem Kern nach wie vor in Abrede stellen und kann es daher auch nicht billigen, wenn auf die Mitochondrien die Bezeichnung Chromidien angewandt wird; denn die Chromidien der Protozoen verhalten sich nach R. Hertwig (02) färberisch durchaus wie Chromatin und entwickeln sich unzweifelhaft aus diesem.

Nachschrift.

Während des Drucks der vorliegenden Arbeit erschien im Anatomischen Anzeiger (Bd. 29, 1906) eine kurze Mitteilung von L. Doncaster: „Spermatogenesis of the Hive Bee.“ Doncaster hat die erste Knospe in einigen seiner Präparate vergebens gesucht und neigt deshalb zu dem Glauben, dass sie nicht immer gebildet wird. Ich habe sie meinerseits niemals vermisst und kann mich daher der Ansicht Doncasters nicht anschließen.

Eine zweite Differenz zwischen Doncaster und mir betrifft die Anzahl der Chromosomen, welche in den Spermatocyten auftritt. Doncaster sagt: „According to Meves, the nucleus of the primary spermatocyte breaks up into 16 chromosomes; I should prefer to say that there are 8 double chromosomes, or 8 pairs of chromosomes.“ Ich konstatiere demgegenüber nochmals, dass nicht 8 zweiteilige Chromosomen (Dyaden) oder

8 Paare von Tochterchromosomen vorhanden sind, sondern deren 16. Als (selbständige) Chromosomen zähle auch ich die Tochterelemente erst dann, „wenn sie vollkommen voneinander getrennt, auf ihre Tochterzellen verteilt sind.“

Eine weitere, unseren Gegenstand betreffende, vorläufige Mitteilung von E. L. Mark und Manton Copeland: „Some Stages in the Spermatogenesis of the Honey Bee“ (Contributions from the Zoölogical Laboratory of the Museum of comparative Zoölogy at Harvard College. No. 179. Proceed. of the Amer. Acad. of Arts and Scienc. vol. 42) ist bereits im Juni 1906 erschienen, mir aber erst Ende Mai 1907 bekannt geworden, wo ich sie durch die Freundlichkeit der Verfasser zugeschickt erhielt.

Nach der Darstellung von Mark und Copeland findet im Beginn der Spermatocytenteilung eine Teilung des „Centrosoms“ statt, welches in Kontakt mit der „Zellmembran“ gelegen ist; die beiden Tochtercentrosomen rücken, an der Peripherie der Zelle entlang, auseinander und kommen schliesslich einander gegenüber zu liegen. Dabei üben sie einen sichtbaren Einfluss auf die Form der Zelle aus: die Zelle weist zwei mehr oder weniger deutliche Erhebungen auf, an deren Spitze je eines der beiden „Centrosomen“ gelegen ist; die eine Erhebung wird schliesslich in einen langen, schlanken, leicht zugespitzten, fingerförmigen Fortsatz ausgezogen. In diesen Fortsatz wandert der Spindelrestkörper¹⁾ (von Mark und Copeland als „interzonal body“ bezeichnet) hinein; er wird dann mit einer „kleinen, wenn auch möglicherweise wechselnden Menge von undifferenziertem Cytoplasma“ abgetrennt.

Ich muss hierzu bemerken, zunächst, dass die beiden „Hauptcentriolen“, welche im Beginn der ersten Knospung auseinanderweichen, von vornherein in der Zweizahl vorhanden sind. Von der Existenz von „Nebencentriolen“ haben Mark und Copeland anscheinend nichts wahrgenommen. Der von den amerikanischen Autoren beschriebene „fingerförmige“ Fortsatz ist, wie ihre Abbildungen zeigen, zweifellos mit dem hier in den

¹⁾ Die Bezeichnung „Spindelrestkörper“ rührt nach Mark und Copeland von Prowazek (1901) her; meines Wissens habe ich diesen Ausdruck zuerst 1897 in meinem Bericht über Zellteilung (Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 6, 1896, S. 353) angewandt.

Figuren 26—29 dargestellten identisch. Es beruht aber auf einem Irrtum, wenn Mark und Copeland ihn direkt zur ersten Knospe werden lassen. Er wird vielmehr, wie ich oben geschildert habe, zunächst rückgebildet; erst dann wird die Knospe vorgebuchtet. Der Spindelrestkörper gelangt in die Knospe hinein, ist aber in ihr nicht mehr erkennbar.

Zwischen erster und zweiter Knospung soll nach Mark und Copeland eine „gelegentliche Verdoppelung des Centrosoms“ stattfinden, was ich auf Grund meiner Erfahrungen in Abrede stellen muss.

Bei der zweiten Knospung, welche mit einer Kernteilung einhergeht, verlängert sich nach Mark und Copeland das eine Ende der Zelle, sobald die Tochterchromosomen an den Spindelpolen ankommen. Die eine Chromosomengruppe erscheint als eine tief gefärbte Masse an der Spitze eines zweiten fingerförmigen Fortsatzes. „The finger-like process . . . with the nuclear mass at its tip continues to elongate, and eventually its terminal part, containing the chromatin, is detached in the form of a very small cell, — much smaller, indeed, than the interzonal body previously set free. We have called this a cell, though it is difficult to determine how much, if any, undifferentiated cytoplasm is cut off with the nuclear matter.“

Diese Resultate weichen von den meinigen insofern ab, als ich erstens die zweite Knospe niemals kleiner als die erste oder gar als den Spindelrestkörper gefunden habe. Ferner zeigt ein Blick auf meine Figuren (z. B. Fig. 52—54), dass die Menge des Cytoplasmas, welches bei der zweiten Knospung mit abgeschnürt wird, keineswegs so gering oder so schwierig zu bestimmen ist, wie Mark und Copeland annehmen.

Was das Verhalten des Kerns während der beiden Knospungsprozesse anlangt, so steht die Beschreibung von Mark und Copeland mit derjenigen, welche ich hier und bereits in meiner vorläufigen Mitteilung (03) gegeben habe, in erfreulicher Übereinstimmung; die Anzahl der Chromosomen ist auch von den amerikanischen Autoren auf 16 bestimmt worden. — Bezweifeln möchte ich, dass bei der ersten Knospung die Spindelfasern sich, wie Mark und Copeland angeben, bis an die „Centrosomen“ heran verfolgen lassen.

Mark und Copeland äussern schliesslich Bedenken, ob es gerechtfertigt sei, die zuerst gebildete Knospe als eine rudimentäre Spermatocyte zu betrachten. Ich gebe mich der Hoffnung hin, derartige Zweifel durch die hier gegebene genaue Schilderung der Knospungsprozesse gehoben zu haben. Übrigens sagen Mark und Copeland selbst (S. 110), dass unter der Annahme, dass die Bildung der ersten Knospe mit einer Zellteilung nichts zu tun habe, die besonderen Veränderungen, welche das Chromatin vor und während der Ausstossung durchmacht, unerklärt bleiben würden. „On the other hand, the beginning metamorphosis of the small nucleated body (second bud) suggests that it is the equivalent of a spermatid rather than a spermatocyte of the first order, and this view is strongly supported by the statement of Meves that in *Vespa germanica* the cell division corresponding to this results in the production of two spermatids of equal size.“

Literaturverzeichnis.

- Allen, Ch. (1904): Chromosome Reduktion in *Lilium canadense*. Bot. Gaz., Vol. 37.
- Derselbe (1905): Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42.
- Altmann, R. (1894): Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Zweite, vermehrte Auflage. Leipzig.
- Balbani, E. G. (1876): Sur les phénomènes de la division cellulaire. C. R. Acad. des Sc.
- Benda, C. (1899): Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1898/99.
- Derselbe (1901): Die Mitochondriefärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verh. d. anat. Ges., Bonn.
- Derselbe (1903): Die Mitochondria. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 12, 1902, Wiesbaden 1903.
- Berghs, J. (1904, 1): La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs, dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium* (*speciosum*). La cellule, t. 21.
- Derselbe (1904, 2): La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. II. Depuis la Sporogonie jusqu'au spirème définitif, dans la microsporogénèse de l'*Allium fistulosum*. La cellule, t. 21.

- Derselbe (1905, 1): La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. III. La microsporogénèse de *Convallaria maialis*. La cellule, t. 22.
- Derselbe (1905, 2): La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. IV. La microsporogénèse de *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum* et *Helleborus foetidus*. La cellule, t. 22.
- Bonnevie, Kristine (1905): Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*. Anat. Anz., Bd. 26.
- Dieselbe (1906): Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 41.
- Born, G. (1893): Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton taeniatus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43.
- Bouin, P. (1905): Ergastoplasme, Pseudochromosomes et Mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*. Arch. de Zool. expérimentale et générale, sér. 4, vol. 3.
- Boveri, Th. (1887, 1): Über die Bedeutung der Richtungkörper. Sitzungsberichte d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, Bd. 2, 1886.
- Derselbe (1887, 2): Zellenstudien, Heft 1, Jena.
- Derselbe (1888): Zellenstudien, Heft 2, Jena.
- Derselbe (1890): Zellenstudien, Heft 3, Jena.
- Derselbe (1892): Befruchtung. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 1, 1891, Wiesbaden 1892.
- Derselbe (1901): Zellenstudien, Heft 4. Über die Natur der Centrosomen. Jena.
- Derselbe (1904): Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.
- Brauer, A. (1892): Über das Ei von *Branchipus Grubii* v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Anhang zu den Abhandlungen d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss., Berlin 1892.
- Derselbe (1893): Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 42.
- Mc Clung, C. E. (1900): The Spermatocyte Divisions of the Acrididae. Kansas University Quarterly, vol. 9.
- Derselbe (1902): The Spermatocyte Divisions of the Locustidae. The Kansas University Science Bulletin, vol. 1.
- Depdolla, Ph. (1905): Untersuchungen über die Spermatogenese von *Lumbricus terrestris*. Zool. Anz., Bd. 28.
- Dublin, L. J. (1905): The history of the Germ Cells in *Pedicellina Americana*. Ann. of the New York Acad. of Sciences, vol. 16.
- Eisen, G. (1900): The Spermatogenesis of *Batrachoseps*. Journal of Morphology, vol. 17.
- Farmer, J. B. und Moore, J. E. S. (1903): New Investigations into the Reduction Phenomena of Animals and Plants. Proceedings of the Royal Society of London, vol. 72, 1904.
- Dieselben (1905): On the meiotic phase (Reduction Divisions) in Animals and Plants. Quart. Journ. of Micr. Science, vol. 48.

- Fick, R. (1893): Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 56.
- Derselbe (1899): Über die Eireifung bei Amphibien. Verh. d. anat. Ges., Tübingen.
- Derselbe (1905): Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduction und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Suppl.
- Flemming, W. (1882): Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Wiesbaden.
- Derselbe (1887): Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. I. Die Kernteilung bei den Spermatocyten von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29.
- Derselbe (1891): Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37.
- Foot, Katharina und Stroebe E. C. (1905): Prophase and Metaphase of the first Maturation Spindle of Allolobophora foetida. The Americ. Journ. of Anat., vol. 4.
- Fürst, E. (1898): Über Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52.
- Giglio-Tos, E. (1905): Della partenogenesi e della spermatogenesi nell'ape. Anat. Anz., Bd. 26.
- Goldschmidt, R. (1904, 1): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. (Vorläufige Mitteilung.) Biolog. Centralbl., Bd. 24.
- Derselbe (1904, 2): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden II.) Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 21.
- Derselbe (1905): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 21.
- Derselbe und Popoff, M. (1907): Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 8.
- Grégoire, V. (1904): La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La cellule, t. 21.
- Derselbe (1905): Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes (premier mémoire). Revue critique de la littérature. La cellule, t. 22.
- Gross, J. (1904, 1): Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft, Tübingen.
- Derselbe (1904, 2): Die Spermatogenese von Syromastes marginatus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 20.
- Derselbe (1906): Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus L. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 23.
- Häcker, V. (1892): Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 5.
- Derselbe (1899): Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.
- Heidenhain, M. (1896): Noch einmal über die Darstellung der Zentralkörper durch Eisenhämatoxylin nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Hämatoxylinfarben. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 13.

- Henking, H. (1891): Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus* L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 51.
- Hertwig, O. (1890): Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36.
- Derselbe (1906): Allgemeine Biologie. Zweite Auflage des Lehrbuchs „Die Zelle und die Gewebe“. Jena.
- Hertwig, R. (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenkunde.
- Holmgren, Nils (1902): Über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Silpha carinata*. Anat. Anz., Bd. 22.
- Janssens, F. A. (1901): La spermatogénèse chez les Tritons. La cellule, t. 19.
- Derselbe (1905): Evolution des Auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus*. La cellule, t. 22.
- Derselbe und Dumez, R. (1903): L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez *Batrachoseps attenuatus* et *Pleodon cinereus*. La cellule, t. 20.
- Koltzoff, N. (1903): Sur la réorganisation des corpuscules centraux. Compt. rend. des séances de la Réunion Biologique de Marseille.
- Derselbe (1906): Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67.
- Korschelt, E. (1895): Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophyotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60.
- Lerat, P. (1902): La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*. Anat. Anz., Bd. 21.
- Derselbe (1905): Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*. La cellule, t. 23.
- Leuckart, R. (1858): Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten. Frankfurt a. M.
- Marcus, H. (1906): Ei- und Samenreife bei *Ascaris canis* (Werner) (*Ascaris mystax*). Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 68.
- Maréchal, J. (1904): Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz., Bd. 25.
- Mark, E. L. (1881): Maturation, Fecundation, and Segmentation of *Limax campestris*, Binney. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College, vol. 6.
- Meves, Fr. (1896): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 48, 1897.
- Derselbe (1897): Über Zentralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz., Bd. 14.
- Derselbe (1900): Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 56.

- Derselbe (1902, 1): Über die Frage, ob die Cetrosomen Boveris als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Verh. d. anat. Ges., Halle a. S.
- Derselbe (1902, 2): Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 61, 1903.
- Derselbe (1903): Über „Richtungskörperbildung“ im Hoden von *Hymenopteren*. Anat. Anz., Bd. 24, 1903—1904.
- Miyake, K. (1905): Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42.
- Montgomery, Thos. H. jr. (1900): The Spermatogenesis of *Peripatus* (*Peripatopsis*) *balfouri* up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 14.
- Derselbe (1901): A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of Metazoa. Transactions of the Americ. Philos. Soc., vol. 20.
- Derselbe (1903): The Heterotypic Maturation Mitosis in Amphibia and its general significance. Biolog. Bull., vol. 4.
- Derselbe (1904): Some observations and considerations upon the Maturation Phenomena of the Germ Cells. Biolog. Bull., vol. 6.
- Derselbe (1905): The Spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with General Considerations upon Chromosome Reduction and the Heterochromosomes. Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia.
- Moore, J. E. S. (1895): On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of Microsc. Science, vol. 38.
- Derselbe und Miss A. L. Embleton (1906): On the Synapsis in Amphibia. Proc. of the Royal Soc. of London, vol. 77.
- Derselbe und C. E. Walker (1906): The Meiotic Process in Mammalia. Thompson-Yates Reports und First Report on the Cytological Investigation of Cancer, published for the Liverpool Cancer Research Committee.
- Overton, J. B. (1905): Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42.
- Petrunkewitsch, A. (1901): Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenkei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 14, 1901.
- Derselbe (1903): Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Parthenogenese. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 17, 1903.
- Pfitzner, W. (1881): Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierung des Zellkerns. Morphol. Jahrb., Bd. 7.
- Platner, G. (1889): Über die Bedeutung der Richtungskörperchen. Biolog. Centralbl., Bd. 8.
- Prowazek, S. (1902): Ein Beitrag zur Krebs-spermatogenese. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 71.
- vom Rath, O. (1892): Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40.

- Derselbe (1893): Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57.
- Rosenberg, O. (1904, 1): Über die Reduktionsteilung in *Drosera*. Meddelande från Stockholms Högskolas Botaniska Institutet.
- Derselbe (1904, 2): Über die Tetradenbildung eines *Drosera*-Bastardes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22.
- Derselbe (1905): Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Botaniska Notiser för år 1905, Häftet 1 a.
- Roux, W. (1883): Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren, Leipzig. S. auch Gesammelte Abhandlungen.
- Rückert, J. (1892): Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Seelachtern. Anat. Anz., Jahrg. 7.
- Derselbe (1894): Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte, I. Abt.
- Derselbe (1894): Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 3, 1893.
- Schoenfeld, H. (1901): La Spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général. Arch. de Biologie, t. 18.
- Schreiner, A. und K. E. (1904): Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion, Anat. Anz., Bd. 24.
- Dieselben (1905, 1): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* (L.). I. Vermehrungsperiode, Reifungsperiode und Reifungsteilungen. Arch. de Biologie, t. 21, 1904.
- Dieselben (1905, 2): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* (L.). II. Die Centriolen und ihre Vermehrungsweise. Arch. de Biologie, t. 21, 1904.
- Dieselben (1906, 1): Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis*, Eschscholtz. Arch. de Biologie, t. 22, 1906.
- Dieselben (1906, 2): Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa* (Laur.), *Spinax niger* (Bonap.) und *Myxine glutinosa* (L.). Arch. de Biologie, t. 22, 1905.
- Dieselben (1906, 3): Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Ophytrocha puerilis* Clprd.-Mecz. Anat. Anz., Bd. 29.
- Stevens, N. M. (1903): On the ovogenesis and spermatogenesis of *Sagitta bipunctata*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 18.
- Dieselbe (1905): Further Studies on the ovogenesis of *Sagitta*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 21.
- Dieselbe (1906): Studies on the Germ Cells of Aphids. Carnegie Institution of Washington, Publication Nr. 51.
- Strasburger, E. (1904): Über Reduktionsteilung. Sitzgsber. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss., Bd. 18.
- Derselbe (1905): Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wissenschaft. Bot., Bd. 42.
- Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 70.

- Sutton, W. S. (1902): On the Morphology of the Chromosome Group in *Brachystola magna*. Biol. Bull., vol. 4.
- Tretjakoff, D. (1904, 1): Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 65.
- Derselbe (1904, 2): Die Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 65.
- Voinov, D. N. (1903): La spermatogénèse d'été chez le *Cybister Roeselii*. Arch. de Zool. expériment. et générale, vol. 1.
- Weismann, A. (1887): Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena.
- Derselbe (1891): Amphimixis oder die Vermischung der Individuen.
- v. Winiwarter, H. (1900): Recherches sur l'Ovogenèse et l'Organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biologie, t. 17, 1900.
- Zweiger, H. (1906): Die Spermatogenese von *Forficula auricularia* L. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 42.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII—XXVI.

Männliche Geschlechtszellen von *Apis mellifica*. Fig. 1—4 sind mit Zeiss Apochromat 2 mm (Apertur 1,30) und Komp.-Ok. 4, die sämtlichen übrigen Figuren (Fig. 5—131) mit Zeiss' Achromat 2 mm (Apertur 1,30 bzw. 1,40) und Komp.-Ok. 18 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates bei Projektion auf Objekttischhöhe entworfen.

Tafel XXII und XXIII.

Fixierung mit Hermannschem Gemisch (1%iges Platinchlorid 15 ccm, 2%ige Osmiumsäure 2 ccm, Eisessig 1 ccm), welches mit dem gleichen Quantum destillierten Wassers verdünnt war.

- Fig. 1. Stück eines Längsschnitts,
- Fig. 2. Querschnitt durch einen Hodenschlauch. Die Cysten enthalten Spermatogonien.
- Fig. 3. 2 Cysten aus einem Längsschnitt durch einen Hodenschlauch. Zellen im Beginn der Wachstumsperiode.
- Fig. 4. Querschnitt durch einen Hodenschlauch. Zellen am Ende der Wachstumsperiode.
- Fig. 5 und 6. Follikelzellen in Mitose; Fig. 5 Seitenansicht, Fig. 6 Polansicht eines Muttersternstadiums.
- Fig. 7. Ruhende Spermatogonie.
- Fig. 8—13. Verschiedene Teilungsstadien von Spermatogonien.
- Fig. 14—21. Wachstumsperiode.
- Fig. 22—41. Erste Reifungsteilung.
- Fig. 42—58. Zweite Reifungsteilung. Zu Fig. 50 b s. Text S. 434.
- Fig. 59. S. Text S. 427.

Tafel XXIV.

Fixierung mit starkem Flemmingschen Gemisch (1%ige Chromsäure 15 ccm, 2%ige Osmiumsäure 2 ccm, Eisessig 1 ccm), welches mit dem gleichen Quantum destillierten Wassers verdünnt war. Färbung mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 60. Ruhende Spermatocyte.

Fig. 61—71. Erste Reifungsteilung.

Fig. 72—80. Zweite Reifungsteilung.

Tafel XXV.

Fixierung mit starkem Flemmingschen Gemisch (1%ige Chromsäure 15 ccm, 2%ige Osmiumsäure 4 ccm, Eisessig 3 Tropfen). Weiterbehandlung und Färbung nach der Bendaschen Methode von 1901 zur Darstellung der Mitochondrien.

Fig. 81. Spermatogonie.

Fig. 82—85. Auxocyten.

Fig. 86—98. Erste Reifungsteilung.

Fig. 99—112. Zweite Reifungsteilung.

Tafel XXVI.

Fixierung mit starkem Flemmingschen Gemisch (1%ige Chromsäure 15 ccm, 2%ige Osmiumsäure 2 ccm, Eisessig 1 ccm), welches mit dem gleichen Quantum destillierten Wassers verdünnt war. Färbung mit Eisenhämatoxylin. Mitochondrienfärbung.

Fig. 113. Spermatocyte vor Beginn der ersten Reifungsteilung.

Fig. 114—123. Erste Reifungsteilung.

Fig. 124—136. Zweite Reifungsteilung.

Fig. 137—139. Drei Stadien aus dem Beginn der Spermioghistogenese.

— — — — —