

*Entomologi*

GUSTAV THULIN

an. Naturhistorisk Museet - Göteborg.

ACTA ZOOLOGICA FENNICA 10

EDITIT

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

DIGAMETIE  
BEIM WEIBCHEN DER TRICHOPTERE  
LIMNOPHILUS DECIPIENS KOL.

NEBST ERÖRTERUNGEN  
ZUR THEORIE DER GESCHLECHTSVERERBUNG

VON

HOLGER KLINGSTEDT

MIT 20 TEXTFIGUREN

*hol. 70*  
*S. 2881*  
*25. IV. 49*  
*ab JW*



*S. 468*

HELSINGFORSIAE 1931



ACTA ZOOLOGICA FENNICA 10  
EDIDIT  
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

DIGAMETIE  
BEIM WEIBCHEN DER TRICHOPTERE  
LIMNOPHILUS DECIPIENS KOL.

NEBST ERÖRTERUNGEN  
ZUR THEORIE DER GESCHLECHTSVERERBUNG

VON  
HOLGER KLINGSTEDT

MIT 20 TEXTFIGUREN

WIRD MIT GENEHMIGUNG DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFT-  
LICHEN SEKTION DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT DER UNIVERSI-  
TÄT HELSINGFORS AM 28. MÄRZ UM 12 UHR IM HIST.-PHIL. AUDI-  
TORIUM ZUR ÖFFENTLICHEN VERTEIDIGUNG VORGELEGT.

HELSINGFORSIAE 1931



HELSINGFORS  
1 9 3 1  
DRUCK VON A.-B. F. TILGMANN

## Inhalt

	Seite
Vorwort .....	5
1. FORSCHUNGSGESCHICHTE DER GESCHLECHTSCHROMOSOMEN DER LEPIDOPTERA-TRICHOPTERA .....	7
Lepidoptera .....	7
Trichoptera .....	22
2. DIE CHROMOSOMENVERHÄLTNISSE BEI LIMNOPHILUS DECIPIENS KOL. ....	25
Methodisches .....	25
Terminologisches .....	26
Gametogonienphase .....	27
Synmeiose .....	32
1-Meioseprophase .....	38
1-Meiosemetaphase .....	41
1-Meioseanaphase .....	47
Interkinese .....	51
2-Meiosemetaphase .....	51
2-Meioseanaphase .....	51
Spermidienphase .....	55
Furchungsmiiose .....	55
Zusammenfassung .....	57
3. ERÖRTERUNGEN ZUR THEORIE DER GESCHLECHTSVERERBUNG .....	57
Literatur .....	65



Der Zweck der vorliegenden Abhandlung ist den Beweis für die schon 1928 in einer kleinen Mitteilung behauptete weibliche Digametrie bei den Trichopteren zu bringen. Leider kann dies nicht in der ursprünglich angestrebten Vollständigkeit geschehen, da nämlich einige Stadien gar nicht oder nur unvollständig studiert werden konnten. Der Natur der Sache gemäss wird keine detaillierte Beschreibung der Gametogenese gegeben, sondern es werden nur die Chromosomenverhältnisse, insbesondere natürlich die Geschlechtschromosomen, berücksichtigt. Dass nebenbei einige weitere zytologisch interessante Tatsachen erwähnt und besprochen werden, dürfte desungeachtet nicht übel angebracht sein.

Was die ausserordentlich reiche Literatur über Chromosomen bzw. Geschlechtschromosomen anbelangt, scheint es, da Gelegenheit war gute zusammenfassende Werke (WILSON 1925, DEPDOLLA 1928, BÉLAR 1928, SCHRADER 1928, WASSERMANN 1929, REUTER 1930) zu benutzen, unnötig die Originale heranzuziehen. Nur bezüglich der mit den Trichopteren äusserst nahe verwandten Gruppe der Lepidopteren — die nahe Verwandtschaft wird durch diese Arbeit stark bekräftigt — wird Vollständigkeit angestrebt.

Der geschichtliche Teil ist nicht nur als Einleitung aufzufassen. Er soll die Abhängigkeit der Erforschung eines zytologischen Spezialproblems von der Entwicklung der theoretischen Anschauungen und der Erkenntnisse auf benachbarten Gebieten beleuchten. Daneben dürfte er auch die Verwandtschaft zwischen *Lepidoptera* und *Trichoptera* durch die Ähnlichkeit ihrer Forschungsgeschichten hervorheben können.

Die theoretischen Betrachtungen haben sich mir während der Ausführung dieser Arbeit aufgedrängt und werden nur anhangsweise hinzugefügt.

Die hier veröffentlichten Untersuchungen wurden teils in Tvärminne an der Zoologischen Station (Präfekt Prof. Dr. ALEX. LUTHER), teils in Helsingfors in dem Zoologischen (Präfekt Prof. Dr. ENZIO REUTER) und dem Genetischen (Präfekt Prof. Dr. HARRY FEDERLEY) Institute der Universität ausgeführt.

Den Herren Präfekten, die mir durch Rat und Tat in freundlichster Weise beigestanden haben, sowie allen anderen, insbesondere den Gesellschaften Societas Scientiarum Fennica und Societas pro Fauna et Flora Fennica, die mich geldlich oder in anderer Weise unterstützt haben, sage ich hiermit meinen herzlichsten Dank.

Die Revision der Sprache besorgte Frau Prof. HELENE PUUKKO, wofür ich ihr sehr dankbar bin.

## 1. Forschungsgeschichte der Geschlechtschromosomen der Lepidoptera-Trichoptera

### Lepidoptera

Durch DONCASTER & RAYNOR 1906 und DONCASTER 1908 wurden genetische Untersuchungen der Öffentlichkeit übergeben, in denen zum ersten Male überhaupt die Erklärung des Vererbungsganges sogenannter geschlechtsgebundener Eigenschaften durch Annahme männlicher Digametrie nicht gelang, sondern es notwendig wurde Digametrie beim ♀ anzunehmen (PUNNETT & BATESON 1908). Es handelte sich um die klassischen Kreuzungen zwischen *Abraxas grossulariata* f. *typica* und *Abraxas grossulariata* f. *lacticolor*, die dann in allen Lehrbüchern Eingang gefunden haben. Die Tatsache der männlichen Digametrie stand damals durch die unlängst gemachten neuen Entdeckungen der zytologischen Forschung und die aktuellen Interpretierungen der Geschlechtsvererbung im mendelistischen Sinne gerade im Mittelpunkt des Interesses. Es kann darum nicht wundernehmen, dass die Untersucher der Schmetterlingschromosomen, die während dieser Zeit ihre ersten Arbeiten veröffentlichten<sup>1</sup>, eine wichtige Aufgabe darin sahen, Geschlechtschromosomen in der Spermatogenese zu entdecken. Es ist recht interessant den historischen Werdegang der Ansichten über Geschlechtschromosomen bei den Schmetterlingen Schritt für Schritt in chronologischer Folge zu begleiten. Wie die folgenden kurzen Referate der diesbezüglichen Werke zeigen werden, dauerte es nicht lange, bis die durch die *Abraxas*-Kreuzungen inspirierten zytologischen Untersuchungen erschienen. — Wegen der nahen Beziehungen der Forschungsgeschichten der Geschlechtschromosomen und derjenigen der Nukleolen werden im folgenden diese weitgehend mitberücksichtigt.

Die Arbeiten über Lepidopteren-spermatogenese, die vor der Jahrhundertwende veröffentlicht wurden, beschäftigten sich beinahe ausschliesslich mit der Frage nach der Entstehung und der Generationsfolge der Geschlechtszellen. Die Chromosomenverhältnisse wurden recht ungenau oder gar nicht beschrieben.

---

<sup>1</sup> Die früheren zytologischen Schmetterlingsstudien waren hauptsächlich auf die achromatischen Strukturen gerichtet.

ben. Ab und zu berichten jedoch die Verfasser vom Auftreten in den Kernen von Nukleolen, die in späteren Untersuchungen eine so grosse Rolle beim Suchen nach Geschlechtschromosomen spielen sollten. So findet PLATNER 1886 p. 351 in den Spermatozyten von *Pygaera bucephala* und *Sphinx euphorbiae* einen oder öfter zwei Nukleolen, was COOK 1910 p. 296 zu folgenden Worten veranlasst: »It seems very probable that these are comparable to the equal pair of idiochromosomes figured for the forms described in the present study.« VERNON 1889 erwähnt das Vorkommen von Nukleolen in den Apicalzellen, Spermatogonien und Spermatiden von *Bombyx mori*, so auch HENKING 1890 p. 506 in den Oozyten von *Pieris brassicae*. TOYAMA 1894a u. b (*Bombyx mori*) hat den Nukleolen viel Aufmerksamkeit geschenkt. In den Spermatogonien tritt der Nukleolus »as one or two globules« hervor und »consists of small round chromatic bodies« (b p. 131). In den Spermatozyten ist zuerst ein, später aber sind meistens zwei Nukleolen vorhanden, die dann aus dem Kern verschwinden und in das Zytoplasma herausbefördert werden sollen. LA VALETTE ST. GEORGE 1897 findet auch 1—2 Nukleolen in den Gametogonien.

McCLUNG 1901 (*Lepidoptera*, ♂): Der bekannte Urheber des Gedankens, dass die damals unlängst entdeckten merkwürdigen »accessorischen Chromosomen«, die in der Meiose ein so augenfälliges Verhalten aufweisen, in Beziehung zum Geschlecht zu stellen wären, will solche auch in der Lepidopteren-spermatogenese gesehen haben, ohne indessen nähere Beschreibungen zu geben oder die untersuchten Arten mitzuteilen (p. 223).

In der ersten Zeit nach der Entdeckung der Geschlechtschromosomen erschienen die Arbeiten von GRÜNBERG 1903, der Nukleolen in Gametogonien von *Bombyx mori* ♂ u. ♀, *Gastropacha rubi* ♂, *Pieris brassicae* ♀ und *Vanessa io* ♂ bzw. in Oozyten von *Pieris brassicae* angibt, und MUNSON 1906, der sowohl in den Spermatogonien als auch in den Spermatozyten von *Papilio rutulus* einen Nukleolus gesehen hat, der, wie er ausdrücklich sagt, vor der Metaphase verschwindet, also nicht mit den Chromosomen zu verwechseln ist.

STEVENS 1906 (*Euvanessa antiopa* ♂, *Cacoecia cerasivorana* ♂): Sie hat bei verschiedenen Insekten aus vielen Gruppen nach Geschlechtschromosomen gesucht und fand auch bei den untersuchten Schmetterlingen in der Prophase der Spermatozyten »Chromatinnukleolen«, die in Zweizahl oder in Einzahl, dann aber bilobisch<sup>1</sup>, vorhanden waren. Als sie nur einen nicht bilobischen oder gar keinen sah, wie auch einige Figuren zeigen, nahm sie an, dass die fehlenden durch das Spirem verdeckt waren. Nach ihr sind diese »Chromatinnukleolen« als Geschlechtschromosomen, die früh kompakt werden und ein homo-

<sup>1</sup> Bilobisch bedeutet hier: aus zwei durch eine Einschnürung begrenzten abgerundeten Abschnitten bestehend (vgl. die Definition des Begriffs lobus bei Ziegler 1912 p. 373).

loges, meist nicht konjugiertes Paar darstellen, aufzufassen. Da sie ferner im Stande war zu sehen (!), dass diese Körper in die Metaphase, wo tatsächlich ein abweichend grosses Chromosom vorhanden war, hineingingen, indessen bei den Reifungsteilungen ebenso wenig wie in der Prophase eine Inäqualität der beiden Paarlinge entdecken konnte, wurde auf einen äqualen XY-Zustand geschlossen.

DEDERER 1907 (*Philosamia cynthia* ♂): In den Prophasen der Spermatozyten findet sich ein bilobischer achromatischer Nukleolus (der eine Teil jedoch etwas dunkler), der sich später mit einem chromatischen Ringe umgibt. Obgleich  $n = 13$  ist, finden sich im »Ring«stadium (mittlere Diaphase) nur 12 Gemini, was dazu führte, den den Nukleolus umgebenden Ring als den dreizehnten Geminus zu deuten. (Wie SEILER 1914 p. 197 hervorhebt, weist jedoch Fig. 23 p. 98 in DEDERERS Arbeit deutlich 13 Elemente nebst dem Nukleolus auf.) Infolge des abweichenden Verhaltens des genannten Geminus soll er von Geschlechtschromosomennatur sein. Weil in den Reifungsteilungen auch hier eine Inäqualität nicht zu konstatieren war, wurde ganz wie in dem STEVENSSchen Falle auf einen äqualen XY-Zustand geschlossen.

COOK 1910 (*Callosamia promethea* ♂, *Telea polyphemus* ♂, *Automeris io* ♂, *Samia cecropia* ♂, *Acronycta* sp. ♂): In sämtlichen fünf Arten werden Nukleolen beschrieben, die sowohl in der Spermatogonienphase als in der Synmeiose<sup>1</sup> auftreten. An einigen Stellen erwähnt sie ein Plasmosom, das im Zusammenhang mit dem sonst chromatischen Nukleolus auftritt (p. 306, 312, 320, 321). Diese Nukleolen sollen wie in den oben referierten Fällen in die Metaphasen hineingehen und wie dort Geschlechtschromosomengemini darstellen: »In smear preparations, when all the chromosomes can be seen at one time, it becomes perfectly clear that this idiochromosome forms one of the nineteen chromosomes« (*Callosamia promethea*, p. 306). Auch COOK findet den Nukleolus bilobisch oder in Zweifzahl und ist der Ansicht, dass ein äqualer XY-Zustand vorliegt.

DONCASTER 1911 (*Abraxas grossulariata* ♂): Obgleich er gerade um Geschlechtschromosomen zu finden diese Untersuchung ausgeführt hat, nennt DONCASTER nichts vom Vorkommen von Nukleolen und noch weniger von Nukleolen, die etwas mit Geschlechtschromosomen zu tun haben. Auch in den Reifungsteilungen findet er nichts Verdächtiges in bezug auf Geschlechtschromosomen; beide Teilungen verlaufen äqual.

DONCASTER 1912a: Die vorläufige Mitteilung zur vorigen Arbeit, die schon im Nov. 1910 in Cambridge Phil. Soc. vorgeführt worden war.

DONCASTER 1912b (*Pieris brassicae* ♂ u. ♀ ausser Reifungsteilungen): Vorläufige Mitteilung zu 1912c. Trotzdem in den Oogonienplatten deutlich

---

<sup>1</sup> Siehe p. 27.

30 Chromosomen zu sehen sind, entwickeln sich aus der Synzesis, durch ein Stadium mit »a fine loose spireme or intertwined threads«, Kerne mit »14 thicker threads«. Aus diesen werden »14 short, thick, conspicuously double chromosomes«. Dazu kommt noch als fünfzehntes Element ein »chromatin nucleolus«. »It may be regarded as a pair of chromosomes which do not take part in the spireme stage, as has been described in the spermatogenesis of other species of Lepidoptera.« Auch in der Spermatogenese sieht er denselben angeblichen Chromosomennukleolus, in den Reifungsteilungen kann aber keine Inäquialität gefunden werden, so dass er schliesst: »No relation can thus be found between the sex-limited transmission of characters in Lepidoptera and the existence of unpaired or unequal heterochromosomes.«

DEDERER 1912 (*Philosamia cynthia* ♀): Die erste Untersuchung, die die Chromosomenverhältnisse beim ♀ zum eigentlichen Gegenstand hat und sich auch auf die Reifungsteilungen bezieht. Völlige Äquialität der zusammengehörenden Anaphasechromosomen wird konstatiert und als ein Indizium für die 1907 geäußerte Auffassung, dass die ♂♂ einen XY-Zustand repräsentieren, betrachtet.

DONCASTER 1912c (*Pieris brassicae* ♂ u. ♀ ausser Reifungsteilungen, *Abraxas grossulariata* ♀ ausser Reifungsteilungen): Hier wird erstens eine ausführliche Beschreibung der Verhältnisse bei *Pieris brassicae* gegeben, die jedoch nichts prinzipiell Neues gegenüber der vorläufigen Mitteilung enthält. Der Nukleolus der 1-Gametozyten ist bilobisch oder in Zweizahl vorhanden. — In der Oogenese von *Abraxas grossulariata* findet DONCASTER wieder den Nukleolus sowohl in den Oogonien (» . . . a nucleolus more or less conspicuously double, which consists chiefly if not entirely of chromatin«, p. 194) als auch in den Oozyten, wo er »less conspicuous« als in *Pieris brassicae* und »sometimes difficult to find« (p. 196) ist. Dies macht es verständlich, dass der Nukleolus in der Spermatogenese nicht erwähnt wurde, denn die Spermatogenese soll überhaupt unklarer sein als die Oogenese. Der Oozytennukleolus ist »either double or divided into two separate parts« (p. 197). Auch in bezug auf *Abraxas grossulariata* kommt DONCASTER zu dem Schlusse, dass »*Abraxas*, like *Pieris*, has an even number of oogonial chromosomes, with no evidence of an unequal pair« (p. 197). Es ist zu bemerken, dass die beiden Teile des Nukleolus nicht konstant gleich gross sind, sondern offenbar recht deutlich verschieden sein können (p. 197): »The halves of the chromatin-nucleolus, though not always identical in size, do not show any constant differences which would justify the assumption that it may be regarded as an unequally paired heterochromosome.«

FEDERLEY 1913 (*Pygaera pigra* ♂, *P. curtula* ♂, *P. anachoreta* ♂): In den Spermatogonien finden sich 1—3 Nukleolen, die während der Prophase vollständig verschwinden, gleichzeitig wie die Chromosomen chromatisch

werden. Auch in der Synmeiose der Spermatozyten sind 1—2 Nukleolen meistens sichtbar, verschwinden aber auch, wenn die Chromosomen nach der postsyndetischen Interphase dunkler werden und in die Diaphase übergehen. Mit Geschlechtschromosomen haben die Nukleolen absolut nichts zu tun; es kann keine Rede davon sein, dass sie in die Meiosemetaphasen übersiedeln könnten. Die beiden Reifungsteilungen verlaufen auch ganz äqual.

SEILER 1913 (*Phragmatobia fuliginosa* ♂ u. ♀): Der erste überhaupt bekannte Fall zytologisch nachgewiesener weiblicher Digametrie wird hier beschrieben. In den Meiosemetaphasen beim ♂ ist ein grosses, sehr augenfälliges Element vorhanden, das sich indessen wie die übrigen Gemini äqual teilt. Beim ♀ findet sich ein offenbar entsprechendes Element, das jedoch nicht wie beim ♂ rund ist sondern stäbchenförmig und za viermal so lang wie die übrigen. In der 1-Anaphase der Oozyten verhält sich das grosse Element recht eigentümlich, indem das eine Tochterchromosom sich als ganzes nach dem einen Pol bewegt, das andere aber hierbei in zwei Teile zerfällt, so dass die resultierenden Kerne eine um eins verschiedene Chromosomenzahl erhalten. Weil solch eine inäquale Teilung nie in der Spermatogenese, in der Oogenese wieder nie Äqualität beobachtet wurde, müssen die grossen Chromosomen in dem Geschlechtsbestimmungsvorgang engagiert sein; also beim ♂ ZZ und beim ♀  $W_1W_2Z^1$ .

DONCASTER 1913 (*Abraxas grossulariata* unisexueller Stamm ♂ u. ♀ ausser Reifungsteilungen): In dieser Arbeit wird die Mitteilung gemacht, dass in einem Stamme, der eine erbliche Tendenz zu alle-Kinder-weiblich oder die-meisten-Kinder-weiblich enthält, die ♀♀ der weiblich unisexuellen Kinderschaften des öfteren, vielleicht immer, 55, also eine ungerade Zahl, statt wie gewöhnlich 56 als Chromosomenzahl der Oogonien aufweisen. Ein Chromosom muss also in der Synmeiose ungepaart verbleiben, so dass in den Reifungsteilungen 27 nach der einen, 28 nach der anderen Seite gehen. Weil die entsprechenden ♂♂ 56 Chromosomen in den Spermatogonien haben und in der Meiose nur äquale Teilungen konstatiert wurden, scheint es natürlich das ungepaarte Chromosom in Beziehung zum Geschlecht zu bringen.

DONCASTER 1914a (*Lycia hirtaria* ♂ u. ♀ ausser Reifungsteilungen, *Ithysia zonaria* ♂ u. ♀ ausser Reifungsteilungen): Es scheint am besten zu sein die Worte DONCASTERS sprechen zu lassen. Über die erstgenannte Art, die  $2n = 28$  hat, sagt er betreffs des Nukleolus in den Oozyten (p. 235 ff.): »Meanwhile a chromatin-nucleolus has been conspicuous, and still remains much more sharply defined than the other chromosomes. It is compound, and in the many figures is seen to be composed of four parts, two small and two larger. The latter are frequently seen to be unequal in size. If the chro-

<sup>1</sup> Siehe p. 58.

matin-nucleolus may be regarded, as in other forms, as a 'sex-chromosome' there is thus perhaps an indication of its being unequally paired. There is no regularity, however, in its appearance; the parts may be together or widely separated, and are sometimes seen themselves to be composed of smaller units which show various degrees of separation. The counting of the double rods is not quite easy; usually thirteen seem to be present, but in some cases I cannot find more than twelve. If, as seems probable, there are thirteen, the larger and smaller members of the chromosome-nucleolus cannot consist of a large and small pair of united chromosomes, as occurs in the spermatogenesis (see below). Seiler has described the 'sex-chromosome' in the female of the moth *Phragmatobia fuliginosa* as being double, and the doubleness of the chromatin-nucleolus seen in *hirtaria* may perhaps be due to the same cause.» So lange er die Reifungsteilungen nicht kennt, will er jedoch nichts Sicheres sagen. In den jüngeren Spermatozyten gibt es zwei, in den älteren »commonly four, two larger and two small« (p. 236) Nukleolen. Von diesen Nukleolen sind entweder nur zwei oder auch zwei und zwei verbunden, gewöhnlich ein grosser mit einem kleinen, eine konstante Differenz zwischen den so gebildeten Paaren ist nicht zu sehen, obgleich Grössenunterschiede oft konstatiert werden. Eigentümlicherweise findet er in den sehr deutlichen Spermatozytenmetaphasen immer 13 Gemini anstatt 14, was zu erwarten wäre. Die Erklärung dazu geht aus folgenden Zeilen hervor (p. 236 ff.): »Careful inspection, however, shows that one of the largest is compound, and consists of a large chromosome to which a very small one is attached (figs. 7, 8). That the large one is double (i. e. composed of an equally matched pair) is often quite clear, but the small one attached to it usually shows no sign of doubleness, and on the spindle when seen sideways it sometimes appears to be attached to one half only of the large one, as if it were going entire to one pole of the spindle.« Dann schliesst er, dass wenn es so sei, dass das kleine Teilelement ungeteilt nach dem einen Pole gehe, die beiden 2-Metaphasen eine verschiedene Anzahl Chromosomen aufweisen müssten (p. 237): » . . . ; half of them should have thirteen, and half either fourteen, or thirteen of which one should be compound.« Die meisten sollen nach der letzten Alternative zusammengesetzt sein, obgleich alle genannten Zustände vorkommen sollen. Zum Schlusse sagt er (p. 238): »Although, therefore, there are some appearances which suggest the presence of a heterotropic chromosome in the male, I am inclined to believe that these are deceptive, and that one of the smallest chromosome pairs constantly unites with one of the largest in the first spermatocyte division, and divides normally, but that the closeness of the union varies in different cases in the second division, so that sometimes thirteen, sometimes fourteen, appear to be present.« — Bei der anderen der untersuchten Arten finden sich in der Spermatozyten-synmeiose genau die gleichen vier Nukleolen, die auch hier meistens zu drei

oder zwei grösseren Einheiten vereinigt sind; später verschmelzen sie alle »into a single rounded mass in which no division can be seen« (p. 238). In den Metaphasen sind keine vereinigten Gemini zu finden, und die Teilungen verlaufen alle äqual. In den Oozyten mit kompakten Chromosomen ist »a composite chromatin-nucleolus of which the two largest portions are almost always of recognisably unequal size« (p. 239).

V. KEMNITZ 1914 (*Galleria mellonella* ♂): Findet einen Nukleolus sowohl in den Spermatogonien als in den Spermatozyten, ohne ihn in Beziehung zu den Chromosomen zu setzen.

DONCASTER 1914b (*Abraxas grossulariata* ♂ u. ♀, *A. g.* unisexueller Stamm ♂ u. ♀): Hier werden die Angaben vom Jahr 1913 bestätigt, das heisst, dass in einem Stamme mit erblicher Tendenz zur Produktion von nur oder überwiegend ♀♀, diese ♀♀ 55 Chromosomen in den Oogonien besitzen gegenüber gewöhnlichen ♀♀, die 56 haben, während die ♂♂ immer 56 Chromosomen in den Spermatogonien aufweisen. Nunmehr hat er auch gefunden, dass in der 1-Meiose 28 Chromosomen in die eine Tochterplatte, 27 in die andere gehen. Die Nur-♀-Natur der Nachkommenschaft wird so erklärt, dass das unpaare Chromosom konstant in den Polkörper gehen soll.

SEILER 1914 (*Phragmatobia fuliginosa* ♂ u. ♀, *Lymantria dispar* ♂ u. ♀, *Lymantria japonica* ♂ u. ♀, *Lymantria monacha*<sup>1</sup>): Die definitive Arbeit zu SEILER 1913. Die Tatsachen bezüglich der weiblichen Digametrie bei *Phragmatobia fuliginosa* werden genauer beschrieben. In den Oogonien (p. 207) gibt es meistens zwei, ab und zu aber einen oder mehr als zwei, in den Spermatogonien (p. 215) zwei Nukleolen. In den Oozyten (p. 208) findet sich nur ein Nukleolus, der recht viel variiert, indem er bald als aus vielen kleinen zusammengesetzt erscheint, bald wieder deutlich bilobisch ist. Dass er nichts mit den Geschlechtschromosomen zu tun hat, wird dadurch bewiesen, dass diese schon in der Diplophase und in der Diaphase durch ihre Form identifiziert werden können, während der Nukleolus noch persistiert (p. 210). Auch ist zu bemerken, dass keine Heteropyknose der Geschlechtschromosomen vorkommt. Der Nukleolus der Spermatozyten ähnelt dem der Oozyten, aber hier ist es sehr leicht das vollständige Verschwinden desselben zu konstatieren (p. 216). — *Lymantria dispar* und *japonica*, die untereinander ganz gleich sind, haben keine von den übrigen abweichenden Chromosomen, die als Geschlechtschromosomen gedeutet werden könnten. Der Nukleolus verhält sich im Prinzip gleich wie bei *Phragmatobia*, hat also nichts mit Geschlechtschromosomen zu tun (p. 234 u. 238). — Über *Lymantria monacha* wird nur gesagt, dass sie

<sup>1</sup> Von den Arten *Orgyia gonostigma* und *Orgyia antiqua*, die auch untersucht wurden, werden keine Mitteilungen gemacht, die sich auf Nukleolen oder Geschlechtschromosomen beziehen; es wurde vermutlich keine Inäqualität beobachtet.

»sehr wahrscheinlich Geschlechtschromosomen besitzt« (p. 243). Vgl. SEILER & HANIEL 1921.

DEDERER 1915 (*Philosamia cynthia* ♀): In den »nurse cells« findet sie nach der Synizesis einen Nukleolus (p. 13): »A small plasmosome is present.« Etwas später ist die Situation wie folgt (p. 13): »The haploid number was counted in at least twenty nuclei of this period. The plasmosome is slightly larger than before, and has no chromatin associated with it, . . .« In den Eizellen ist der Nukleolus grösser. Zu Beginn der Wachstumsperiode, wenn die Gemini des Spirems zu verschwinden beginnen, »one or two large plasmosomes may appear, and frequently two smaller bodies, probably of the same nature« (p. 17). Später sind in den anwachsenden Oozyten mehrere kleine Nukleolen und zuletzt »no plasmosomes were to be seen, nor any trace of chromatin« (p. 19). Der Nukleolus wird nicht in Beziehung zur Geschlechtsbestimmung gesetzt (p. 8): »In the early oogenesis, to be described later, there is no indication of the presence of a heterochromosome, either of equal or unequal parts, and from this we might suspect its absence in later stages.« In der Oomeiose findet sich auch nichts, was irgendwie als Geschlechtschromosomen gedeutet werden könnte.

KERNEWITZ 1915 (mehrere Arten, ♂): In der Interpretation der Nukleolen, die bei einer grossen Anzahl Arten in den Spermatogonien und Spermatozyten konstatiert werden, trifft er mit FEDERLEY zusammen, indem er sie als Zellorgane ohne Permanenz auffasst. Die »Idiochromosomen« und »Plasmosomen« STEVENS', COOKS und DEDERERS werden mit den Nukleolen identifiziert.

BUDER 1915 (*Deilephila euphorbiae* ♂): In den Spermatogonien sind ein oder zwei Nukleolen (p. 44) vorhanden, die vor den Teilungen verschwinden. In den Spermatozyten findet sich ein (oder zwei; p. 51) Nukleolus (p. 49), der während der Chromatisierung der Chromosomen zu Beginn der Diaphase verschwindet. In den Reifungsteilungen teilt sich kein Geminus inäqual.

SCHNEIDER 1915 (*Deilephila euphorbiae* ♀): Die Angaben SCHNEIDERS sind unmöglich zu verwerten, da seine Fragestellung offenbar etwas abseits der eigentlichen Zytologie liegt, wie aus folgenden Zitaten hervorgehen dürfte (p. 110): » . . . einem Zerfall der Nucleolen (Tafel VI, Fig. 1). Bei einem Teile der Zellen rücken die Zerfallstücke in die Mitte des Kernes vor und bilden rundliche Chromosomen, die sich bald zur Äquatorialplatte anordnen. . . . Zu gleicher Zeit ordnet sich das Chromatin der Kerne und verschmilzt wieder zu zwei Nucleolen, die sich ihrerseits wieder zu einem grossen Nucleolus vereinigen.« Diese Aussagen dürften sich auf die letzte Oogonienteilung und die ganz jungen Oozyten beziehen. In einem Stadium, das SCHNEIDER Synapsis nennt, sollen die Nukleolen an langen Fäden entlang Chromatin abgeben. Dies gilt sowohl von den Nähr- als von den Eizellen; von den letzteren heisst

es (p. 113): »Im Gegensatz zu den Nährzellen, bleibt in ihr das Chromatin in Form von Nucleolen erhalten. . . . Wir haben offenbar in diesen beiden Nucleolen das Idio- oder Geschlechtschromatin vor uns, während das im Synapsis-stadium abgegebene Chromatin das trophische Chromatin des Eizellkernes darstellt.»

DONCASTER 1915 (*Abraxas grossulariata* ♀): Die Erklärung der Nur-♀-Familien durch ständiges Nachaussengehen der unpaaren Chromosomen wird zurückgenommen, denn eine genaue Untersuchung ergab, dass diese gleich oft nach innen wie nach aussen gehen.

SEILER 1917 (*Talaeporia tubulosa* ♂ u. ♀): Hier wurde ganz wie bei dem ♀-betonten Stamme von *Abraxas grossulariata* konstatiert, dass in der 1-Oomeiose ein Chromosom ungeteilt nach aussen oder nach innen geht, so dass die eine Tochterplatte der Anaphase also ein Chromosom mehr bekommt. In der Spermatogenese ist keine Spur von Geschlechtschromosomen. Die Hälfte der Embryonen hat ein Chromosom mehr. Ein ausserordentlich deutlicher Fall vom Typus 0Z-ZZ liegt also vor.

MALAN 1917 (*Lycia hirtaria* ♂, *Lycia pomonaria* ♂): In der erstgenannten Art sind 1—4 stark färbbare Körper vorhanden, die im Sinne FEDERLEYS gedeutet werden, also schlechthin Nucleolen sind. Sie werden in den Spermatogonien und in den Spermatozyten bis kurz vor den Meioseteilungen gefunden, verschwinden aber dann vollständig. Sämtliche 1-Metaphasen enthalten 14 Chromosomen, nicht 13, wie es DONCASTER so oft fand. — Über die andere Art sagt MALAN (p. 39): »Während der Wachstumsperiode ist, wie bei *hirtaria*, eine schwankende Anzahl 'Nucleoli' vorhanden.»

SEILER 1921 (*Fumea casta* ♂ u. ♀): Hier sind ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Talaeporia tubulosa* vorhanden. Ein einfacher 0Z-ZZ-Zustand besteht. Auch in den Embryonen wurden die zu erwartenden Chromosomenzahlen konstatiert.

SEILER & HANIEL 1921 (*Lymantria monacha* ♂ u. ♀): Die Untersuchung ergab, dass keine nachweisliche Digametie in dieser Spezies existiert. Sämtliche Teilungen verlaufen äqual. Auch in den Embryonen kann eine Verschiedenheit nicht konstatiert werden.

SEILER 1922 (*Solenobia pineti* ♂ u. ♀): Bei dieser Art konnten keine Geschlechtschromosomen entdeckt werden, sondern sämtliche Gemini teilen sich in gleiche Hälften; es liegt vermutlich ein WZ-ZZ-Zustand mit morphologisch nicht zu unterscheidenden Partnern vor.

DONCASTER 1922 (*Abraxas grossulariata* ♀): In einer hinterlassenen Arbeit werden die schon 1915 veröffentlichten Berichtigungen zu DONCASTER 1914 näher beschrieben und die Belege vorgelegt.

MACHIDA 1926 (*Bombyx mori* ♀ ausser Reifungsteilungen): MACHIDA spricht immer vom »nucleolus« schlechthin, und es ist ohne weiteres klar, dass

er ihn scharf von den Chromosomen unterscheidet. In den Oogonien ist für gewöhnlich ein, mitunter sind aber auch zwei Nukleolen vorhanden, die vor den Mitosen verschwinden. Sowohl in den »nutritive cells» als in den Eizellen kommt ein grosser Nukleolus vor, der wenigstens in jenen verschwindet; das Schicksal des Eizellennukleolus hat MACHIDA nicht bis zur Eireife verfolgt.

DEDERER 1928 (*Philosamia cynthia* ♂): In dieser Arbeit hält die Verfasserin noch an ihrer im Jahre 1907 geäusserten Auffassung fest, dass der Nukleolus (Plasmosom in DEDERERS Terminologie) beim ♂ mit einem Geminus in Verbindung tritt (p. 601): »The spireme segments into thirteen parts; twelve form rings, the thirteenth becomes attached to the plasmosome as a chromatin mass (fig. 2).» Die Figur weist einen bilobischen Nukleolus auf; der eine Teil ist schwarz, der andere grau; dass jener der Geminus, dieser der Nukleolus sein soll, leuchtet ein. Der Unterschied gegenüber der früheren Auffassung (1907), nach der das Chromosom den Nukleolus ringförmig umgibt, ist auffallend. Dann (p. 601): »The chromatin mass represents a sex chromosome which is bivalent like the rings.» Der Geschlechtsgeminus wird jetzt gemäss den Entdeckungen SEILERS und DONCASTERS als ZZ bezeichnet, nicht als ein äquales XY wie vorher.

CRETSCHMAR 1928 (*Orgyia thyellina* ♂, *Orgyia antiqua* ♂): Bei diesen beiden Arten gibt es in den Spermatogonien 1—2, in den Spermatozyten 1 Nukleolus, die beide ohne Zweifel zugleich mit dem Chromatischwerden der Chromosomen verschwinden. CRETSCHMAR hat den Eindruck bekommen, dass das Chromatin von dem Nukleolus in die Chromosomen übergeht (p. 323), ohne jedoch eine ganz feste Wechselbeziehung finden zu können.

KAWAGUCHI 1928 (*Bombyx mori* ♂ u. ♀, *Bombyx mandarina* ♂ u. ♀): Der Verfasser eignet seine Aufmerksamkeit zum grossen Teile der Geschlechtschromosomenfrage. — In den Spermatogonien »treten ein oder zwei, seltener drei ovale zweiteilige oder unregelmässig geformte Nucleolen auf» (p. 522). In den Spermatozyten befindet sich zu Beginn der Synmeiose ein Nukleolus, der sich früher oder später in zwei Stücke teilt. Bei *B. mandarina* soll diese Teilung nur ausnahmsweise von statten gehen. Über den Bau der Nucleolen in den Spermatozyten am Ende der Synmeiose sagt er (p. 524): »...; scheinbar erfüllen mehrere chromatische Nucleolen, manchmal vier oder fünf chromosomenförmige Stücke, ein gemeinsames achromatisches Plasmosom (Abb. 18).» Das Verschwinden der Nucleolen wurde nicht festgestellt aber offenbar angenommen. Auch sagt der Verf. (p. 540): »Ich habe keinen Beweis dafür erbringen können, dass ein besonderes Chromosom aus den Nucleolen austritt, wie STEVENS, DONCASTER, COOK und DEDERER behauptet haben.» Die Reifungsteilungen zeigen nichts von etwaigen Geschlechtschromosomen. Auch die Oogonien haben ein bis zwei Nukleolen (p. 529). In den Oozyten kommt zur Zeit der Synzesis ein auffallend grosser Nukleolus vor. Die mei-

sten Oozyten werden ja zu Nährzellen, und in diesen zeigt sich die merkwürdige Erscheinung, dass in nach Flemming fixiertem Material, das blass gefärbte Nukleolen zeigt, einer der Gemini, dessen beide Teile gleich gross sind wie bei den übrigen, sich mitten in dem Nukleolus befindet (p. 531). (An Carnoy-material kann das nicht gesehen werden, weil der Nukleolus sich tief schwarz färbt.) Dass KAWAGUCHI p. 539 auf einige Figuren von DEDERER 1915 hinweist und dabei sagt, dass man beim Vergleichen ihrer Abb. 51 und 52 mit seinen Abb. 96a und 98 den Eindruck gewinnt, »dass hier ähnliche Verhältnisse vorliegen mögen«, wie er sie gefunden hat, dürfte Bedenken erwecken. Denn den Eindruck ähnlicher Verhältnisse bekommt man wohl, aber der erste und auch einzige Eindruck, wenn man nur die Bilder betrachtet ohne die Präparate zu kennen, ist derjenige, dass der Nukleolus unter dem betreffenden Geminus liegt. In DEDERERS Fall dürfte es selbstverständlich auch so sein, denn sonst hätte sie sicher davon geschrieben; solche Lageverhältnisse müssen ja nicht selten vorkommen. Nach den Beschreibungen KAWAGUCHIS zu urteilen hat er jedoch etwas ganz anderes gesehen. Wie die Sache in den eigentlichen Eizellen steht, wird nicht ganz klar. Denn in der speziellen Beschreibung steht nichts von ähnlichen Verhältnissen, aber bei der allgemeinen Behandlung der Geschlechtschromosomenfrage sagt er (p. 541): »Während des Pachytänstadiums verbindet sich ein Chromosom mit einem Nucleolus. Nachher tritt das Chromosom aus dem Nucleolus heraus, in Verbindung mit einem kleinen oder etwas grösseren oder auch manchmal überhaupt ohne sekundären Nucleolus.« In den letzten Worten wird an eine für die Eizellen eigentümliche Erscheinung gedacht. Es treten nach den vorangegangenen speziellen Ausführungen nebst den eigentlichen Nukleolen, die in Einzahl vorhanden und von blasser Farbe sind, mehrere sekundäre Nukleolen auf, die kleiner und tief schwarz gefärbt sind. Einer und immer nur einer von diesen hängt sehr oft an dem einen Ende eines der mittelgrossen Gemini entweder direkt oder vermittelt eines dünnen Fadens fest. Sowohl die Chromosomen als die Nukleolen sollen zweimal vor der Metaphasenbildung verschwinden und wieder auftauchen. In den Reifungsteilungen im Ei können keine abweichenden Chromosomen konstatiert werden. KAWAGUCHI ist der Ansicht, dass die mit Nukleolen in Verbindung tretenden Chromosomen sowohl in den Nährzellen als in den Eizellen die Geschlechtschromosomen sind, die also ein äquales WZ darstellen.

KURIHARA 1929 (*Chilo simplex* ♂): Von den Spermatogonien sagt er (p. 237): »... a conspicuous double karyosome embedded in the plasmosome.« Und später (p. 237): »The double karyosome, though disappearing at the early prophase with entangled elastic threads, makes its reappearance after the telophase, assuming a double nature.« In der Synizesis ist der Nukleolus unter den zusammengewickelten Chromosomenfäden versteckt. In

der Pachyphase wird »the double karyosome« sichtbar und »looks like a mass which consists of chromatin threads highly interwoven or closely crowded« (p. 238). Etwas später »the karyosome presents an aspect somewhat different from that found in the preceding stage; the mass of closely intertwined chromatin threads is more deeply stainable, but the plasmosome becomes less stainable« (p. 239). Über das Verhalten des Nukleolus während der Entwicklung zur Diaphase sagt der Verfasser (p. 239): »In some sections there can be seen 27—29 segments, including one made up of a compact mass of chromatin granules and threads. This latter may be derived from the karyosome which is clearly discerned in the preceding stage. In other words, it appears that the tightly twisted threads gradually come out from a compact mass of chromatin granules and threads or the karyosome found in the preceding stage. As the change goes on, the compact mass of chromatin substances appear to be entirely converted into twisted threads. Consequently the chromosome derived from the karyosome cannot be altogether distinguished from the others in the diakinesis.« Eine Inäqualität ist nirgends zu beobachten. In dem »Summary« sagt KURIHARA zum Schlusse (p. 244): »Of the chromosomes one pair is derived from the double karyosome found in the growth-phase. It may be interpreted to the sex-chromosomes.«

Wenn nun nach dieser chronologischen Aufzählung Rückblick gehalten wird, mag zuerst darauf hingewiesen werden, dass während des Werdegangs der Forschung auf dem Gebiete der Lepidopterenzytologie kein einziger Forscher irgendein Anzeichen von Digametrie beim ♂ gefunden hat, obgleich die Autoren der ersten Zeit ihr Augenmerk besonders auf diese gerichtet haben. Nur McCLUNG 1901 hat über eine Beobachtung berichtet, die zu Gunsten einer Digametrie des ♂ gedeutet wurde. Da seiner Angabe offenbar keine genaueren Studien zu Grunde lagen, sondern er vermutlich nur den Nukleolus in der Spermatozytensynmeiose gesehen hat und daraus in Analogie mit dem gerade von ihm in Beziehung zur Geschlechtsbestimmung gebrachten heteropyknotischen Monosom der Hemipteren auf ähnliche Verhältnisse bei den Lepidopteren schloss, scheint es unnötig sich des weiteren um seine Mitteilung zu kümmern. Bis einschliesslich MUNSON 1906 fehlte der Geschlechtschromosomengesichtspunkt gänzlich in den Arbeiten der Lepidopterenzytologen. Sowohl STEVENS 1906, DEDERER 1907, als COOK 1910, deren Problemstellung die eventuelle Digametrie beim ♂ umfasste, sind zu dem Resultat gekommen, dass ein äqualer XY-Zustand in ihren Objekten waltet. Die eine weibliche Digametrie suchenden späteren Forscher haben einstimmig die völlige Äqualität aller Chromosomenteilungen in der ♂-Meiose hervorgehoben.

Das Jahr 1908 kann als das Geburtsjahr der Kenntnis von der weiblichen Digametrie betrachtet werden. Damals wurden nämlich die Kreuzungsergeb-

nisse DONCASTERS & RAYNORS von PUNNETT & BATESON durch Annahme einer Digametrie im weiblichen Geschlecht interpretiert. Bald erschienen die von dem neuen Gesichtspunkt inspirierten zytologischen Arbeiten. Als erste kamen, wie zu erwarten war, diejenigen von DONCASTER 1911, 1912a, b u. c und noch in demselben Jahr die Untersuchung DEDERERS 1912. Diese beiden Forscher hatten indessen das Unglück, dass gerade in den von ihnen gewählten Arten die weibliche Digametrie zytologisch nicht nachweisbar war, und es wurde dadurch SEILER 1913 vergönnt die zytologische Bestätigung der Hypothese PUNNETTS & BATESONS zu bringen. Später sind mehrere Arten teils mit teils ohne Erfolg in bezug auf nachweisbare Digametrie untersucht worden.

Es gibt zur Zeit in der Literatur nur über 12 Lepidopteren-Arten Angaben, die ein Urteil betreffs des Vorkommens oder Fehlens einer Digametrie im zytologischen Sinne zulassen: *Pieris brassicae* (DONCASTER 1912b, c), *Abraxas grossulariata* (DONCASTER 1911, 1912a, c, 1913, 1914b, 1915, 1922), *Philosamia cynthia* (DEDERER 1907, 1912, 1915, 1928), *Phragmatobia fuliginosa* (SEILER 1913, 1914, 1925), *Lymantria dispar* und *Lymantria japonica* (SEILER 1914), *Talaeporia tubulosa* (SEILER 1917), *Fumea casta* (SEILER 1921), *Solenobia pineti* (SEILER 1922), *Lymantria monacha* (SEILER & HANIEL 1921), *Bombyx mori* und *Bombyx mandarina* (KAWAGUCHI 1928). *Lycia hirtaria* könnte vielleicht mitgerechnet werden, denn DONCASTER 1914a hat das Vorhandensein einer geraden Anzahl Chromosomen in den Oogonien zu konstatieren geglaubt, aber bis die Reifungsteilungen untersucht sind, scheint es richtiger diese Art wegzulassen.

Nur vier von diesen zwölf Arten (*Phragmatobia fuliginosa*, *Abraxas grossulariata*, *Talaeporia tubulosa* und *Fumea casta*), d. h. ein Drittel der bekannten Fälle, haben sich als mikroskopisch nachweisbar digametisch erwiesen. Bei den übrigen herrscht also ein äqualer WZ-Zustand. Wenn wir uns nun vergegenwärtigen, dass bei zwei von diesen vier (*Phragmatobia fuliginosa* und *Abraxas grossulariata*) nur in speziellen Varietäten eine Digametrie vorkommt und dass sicher mehrere Fälle, wo Äqualität gefunden wurde, unveröffentlicht blieben (Professor FEDERLEY hat die Oomeiosen mehrerer Arten untersucht ohne digametische Formen anzutreffen [mündliche Mitteilung]), muss zugegeben werden, dass der Prozentsatz zytologisch zu konstatierender Fälle weiblicher Digametrie recht niedrig sein dürfte.

Was nun den Typus der Geschlechtschromosomen anbetrifft, findet sich bei *Phragmatobia fuliginosa* ein von den übrigen Chromosomen abweichendes grosses Z, dessen Gegenstück ein der Masse nach gleiches, aber in zwei ungleich grosse Stücke zerfallenes W ist. Also  $W_1W_2Z-ZZ$ . In den übrigen Fällen unterscheidet sich Z nicht von den übrigen Chromosomen und W ist abwesend. Also  $0Z-ZZ$ .

Eine besonders zu unterstreichende Tatsache ist, dass die Geschlechtschromosomen während der Prophasen den Autosomen gegenüber keinerlei

Unterschiede aufweisen, dass also keine Heteropyknose nachzuweisen ist. (Allerdings berichtet FEDERLEY 1929 p. 671 über das Vorkommen eines heteropyknotischen Elements in der Wachstumsperiode von *Lycaena icarus*.) So sagt SEILER 1914 p. 208 von den Oogonien von *Phragmatobia fuliginosa*: »Sowohl in den Ruhestadien als während der Teilungen sind keine Unterschiede zwischen den Autosomen und den Geschlechtschromosomen erkennbar.« Die Heterosyndese und die Heterokinese dürften also in diesem Falle auch fehlen, diese nicht nur in den Oogonien sondern auch in den Oozyten (SEILER 1914 p. 205). In der Spermatogenese fehlt auch die Heteropyknose, aber die Heterokinese ist hier sehr auffallend, indem die Geschlechtschromosomen nachhinken. Eine Tendenz zur Heterosyndese ist ab und zu zu bemerken (p. 218). Von den drei übrigen Arten haben die Untersucher keine Angaben in bezug auf die Wachstumsperiode gegeben. Gerade deshalb scheint es berechtigt zu sein anzunehmen, dass eine Heteropyknose fehlt. Die »Heterosyndese« ist natürlich eine Naturnotwendigkeit. *Talaeporia tubulosa* und *Fumea casta* weisen die schönste Heterokinese auf (SEILER 1917 p. 83 und 1920 p. 253 u. 261); das zeigen die Photographien SEILERS in unübertreffbarer Weise. Von *Abraxas grossulariata* sagt DONCASTER 1914b p. 11: »When, as happens sometimes, one chromosome lags behind the others, it can easily be determined to which spindle it belongs, . . ., by its position on the outer or inner side of the granule layer.« Das könnte gerade Z sein.

Der Nukleolus spielte, wie wiederholt bemerkt worden ist, in den Geschlechtschromosomeninterpretierungen namentlich der älteren Autoren eine sehr grosse Rolle. Man kann in der Einstellung zum Nukleolenproblem drei verschiedene Gruppen von Verfassern aufstellen.

1. Die ältesten Forscher, die die Geschlechtschromosomenfrage in ihrem Problemenkomplex noch nicht kannten. Von den oben angeführten gehören hierher PLATNER 1886, VERNON 1889, HENKING 1890, TOYAMA 1894, VALETTE St. GEORGE 1897, GRÜNBERG 1903 und MUNSON 1906. Sie haben den Nukleolus erwähnt, aber ihn als solchen hingenommen, ohne seine Natur zu erörtern.

2. Diese Untersucher finden irgendeinen Zusammenhang zwischen dem Nukleolus und einem angeblichen Geschlechtsgeminus.

2a. Die Verfasser, die den Nukleolus als ein heteropyknotisches Geschlechtschromosom auffassen. Hierher sind zu rechnen McCLUNG 1901, STEVENS 1906, COOK 1910 (sie spricht p. 306, 312, 320 u. 321 allerdings von einem Plasmosom, das sich von den Idiochromosomen lostrennt; vielleicht wäre es richtiger sie in der folgenden Gruppe 2b anzuführen; vgl. KERNEWITZ 1915 p. 21), DONCASTER 1912b (und 1914a). Über diese Gruppe von Autoren braucht man nicht viele Worte zu verlieren, denn wie FEDERLEY 1913 und SEILER 1914 bewiesen, verschwindet der Nukleolus vollständig vor der Meta-

phase sowohl in den Gametogonien als in den Gametozyten. Später haben mehrere Forscher dasselbe bei ihren Objekten gezeigt. SEILER 1914 p. 196 ff. hat in sehr impulsiver aber ganz berechtigter Weise die Schlussfolgerungen der genannten Forscher kritisiert. Er führt jedoch merkwürdigerweise nur mit Zögern DONCASTER unter den hierhergehörigen Forschern an; die Auffassung DONCASTERS ist indessen so deutlich von demselben Gedankengange wie die der übrigen beherrscht, dass man nicht zu zaudern braucht; schon die Zitate bei SEILER 1914 p. 198 zeigen das ohne weiteres. Bei DONCASTER 1914a sieht man, dass er den Zusammenhang des Nukleolus mit den Geschlechtschromosomen bezweifelt, aber noch hier hat er lange Auseinandersetzungen zu Gunsten der früheren Auffassung. Wenn BUDER 1915 p. 58 äussert: » . . . gewagt erscheint mir die Annahme, dass sie in ebensolcher Beziehung zur Geschlechtsbestimmung stehen wie das ungleiche accessorische Chromosom«, oder KAWAGUCHI 1928 p. 539 die Ausdrücke »sehr zweifelhaft« und »starke Zweifel« anwendet, scheint dies durchaus berechtigt zu sein.

2b. Die Verfasser, die gesehen zu haben glauben, dass ein Geminus während der Wachstumsperiode in irgendeiner Weise mit dem Nukleolus verbunden auftritt: DEDERER 1907, 1928, KAWAGUCHI 1928, KURIHARA 1929. Die Verschiedenheit in den drei Fällen ist so gross, dass sie gesondert behandelt werden müssen. — DEDERER 1907 hat in der Diaphase die Gemini gezählt und nur 12 statt der in der 1-Metaphase auftretenden 13 gefunden. Den dreizehnten findet sie als einen chromatischen Ring, der den nur schwachgefärbten Nukleolus umgibt. DEDERER 1928 entdeckt sodann in den Spermatozyten einen bilobischen Körper, dessen eine Hälfte chromatisch, die andere dagegen lichter ist. Jene wird als das dreizehnte Chromosom gedeutet, diese als Nukleolus. Das an dem Nukleolus haftende Chromosom wird als Geschlechtschromosom aufgefasst. Wie schon KERNEWITZ 1915 p. 22 hervorgehoben hat, ist es verfehlt DEDERER mit den Autoren der vorigen Gruppe in einen Haufen zu werfen, wie es SEILER 1914 p. 197 und BUDER 1915 p. 57 getan haben. Die Anmerkung SEILERS 1914 p. 197, dass 13 Chromosomen in einer der Abbildungen DEDERERS zu zählen sind, zusammen mit der während der 21 dazwischenliegenden Jahre stattgefundenen Veränderung in der Auffassung des gegenseitigen Verhältnisses zwischen dem Nukleolus und dem vermuteten Geschlechtschromosom ladet jedenfalls zu einigen Bedenken ein. Dass DEDERER in der Oogenese nichts Ähnliches fand, ist auch zu bedenken. — KAWAGUCHI 1928 sah seinerseits nichts Eigentümliches in der Spermatogenese, aber in der Oogenese spricht er von der Heteropyknose eines Chromosomenpaares. Indessen dürfte es sich auch hier um keine echte Heteropyknose handeln. In den Nährzellen soll ein Chromosom sich in dem nach Flemmingfärbung schwach gefärbten Nukleolus befinden, während in den Oozyten ein Chromosom mit einem sekundären Nukleolus in Verbindung steht (siehe

p. 17). — KURIHARA 1929 schliesslich beschreibt sowohl die Heteropyknose wie die enge Verbindung mit dem Nukleolus eines Chromosomenpaares. — Eine Nachuntersuchung aller dieser Fälle wäre sehr erwünscht.

3 Die übrigen Forscher, die *keine Beziehungen zwischen Nukleolus und Geschlechtschromosomen* gefunden haben: FEDERLEY 1913, SEILER 1913 u. 1914, v. KEMNITZ 1914, KERNEWITZ 1915, BUDER 1915, MALAN 1917, MACHIDA 1926, CRETSCHMAR 1928.

Wie G. HERTWIG 1929 p. 191 sagt, ist »das Ergebnis der Nukleolenforschung ein derart kümmerliches«, dass auf diesem Gebiete systematische Untersuchungen notwendig erscheinen. Auch in der Lepidopterenzytologie zeigt es sich, dass die Verwirrung, wie derselbe Verfasser sagt, »zum nicht geringen Teil auf der oft wenig kritischen Forschung« beruht. Hier mögen nur einige Zitate abgedruckt werden, um dies zu beleuchten. COOK 1910 p. 311: ». . . a rather large plasmosome which stains like chromatin . . .« Und doch hat man geglaubt, dass »plasmosome« gerade eine Bezeichnung ist, um die achromatische Natur eines Nukleolus hervorzuheben. DEDERER 1915 p. 17: »During this period, one or two large plasmosomes may appear, and frequently two smaller bodies, probably of the same nature.« In der entsprechenden Figur sehen wir einen grossen lichten Nukleolus (»plasmosome«) und zwei kleine schwarze Nukleolen (»probably of the same nature« also auch Plasmosomen). Warum diese gerade hier schwarz gezeichnet sind, ist unverständlich. Und weiter p. 19: ». . . , and numerous smaller rounded masses, which frequently stain very deeply. These are probably all plasmosomes.« Die zitierten Aussagen sind nur dadurch zu erklären, dass COOK und DEDERER »plasmosome« = Nukleolus überhaupt setzen.

In vorliegender Arbeit sind auch immer die Termini der Autoren durch den von BĚLAR 1928 p. 16 einfach und klar definierten Begriff Nukleolus ersetzt worden. Ein vorangestelltes Adjektivum mag das färberische Verhalten ausdrücken, wenn dies feststeht, wie in den Fällen, wo im selben Kern mehrere Nukleolen verschiedener Farbe oder auch im selben Nukleolus verschiedenfarbige Teile abgebildet werden.

### Trichoptera

Soweit mir bekannt, gibt es bis heute in der Literatur nur 4 Arbeiten, die Rücksicht auf die Chromosomenverhältnisse der Trichopteren nehmen, und von diesen haben nur 3 die Chromosomen zum eigentlichen Gegenstand.

MARSHALL 1907 (*Platyphylax designatus* ♀ ausser Reifungsteilungen): In seinen Bildern sieht man, wie die Oogonien und Oozyten immer einen Nukleolus enthalten (Taf. XV, Fig. 16b hat deren zwei), der, wie in dem Texte wiederholentlich gesagt wird, in den meisten Zellen des Ovariums nur wenig

oder keine Farbe annimmt (Fixierung Flemming; vgl. KAWAGUCHI 1928, p. 17 vorliegender Arbeit). Nur in den älteren Nährzellen gibt es chromatische und mehrere Nukleolen.

LUTMAN 1910 (*Platyphylax designatus* ♂): Diese Arbeit war bis in die letzte Zeit die einzige über Trichopterenchromosomen. Sie wurde in einer Zeit veröffentlicht, wo das Interesse für Geschlechtschromosomen sehr lebhaft war, und enthält auch sehr genaue Angaben über angebliche solche. Von den Spermatogonien wird gesagt (p. 59): »The peculiar part that the nucleolus plays in this division will be discussed under the reduction divisions as in them it is much larger and more readily followed. All that is necessary to say here is that it seems to change its spherical shape, becomes elongated and apparently forms a chromosome.» Schon dies drückt klar aus, wie LUTMAN den Nukleolus interpretiert. In einem besonderen Kapitel »The Chromatin Nucleolus« werden dann nähere Angaben über den Nukleolus der Spermatozyten gegeben. Es scheint angebracht zu sein, durch etwas umfassendere Zitate die Auffassung LUTMANS zu beleuchten (p. 64 ff.): »In a later stage when the chromatin has gone into the synaptic condition this body seems as a rule to be somewhat smaller in diameter as though it were spun out as the other chromatin has been (Fig. 16). . . . At this time the body seems to be a part of the spireme. In the next stage when the chromatin comes out of synapsis this body appears as a part of the much thickened spireme thread (Figs. 17—21). It is quite large at this time and much resembles a nucleolus in its intense staining reactions but it is spindle shaped and from each end runs out the continuation of the spireme thread. . . . A still closer examination shows that the threads leading up to this body are double and the body itself is divided into two halves by a longitudinal furrow. . . . The split in it becomes more marked (Fig. 19) and the body finally opens out as a lozenge-shaped tetrad (Fig. 21). . . . This black staining tetrad is one of the most conspicuous parts of the nucleus at this time (Fig. 21). . . . At the next stage, however, when all the chromosomes have become tetrads this body is indistinguishable from them (Fig. 24). There is no evidence that it has disappeared as the nucleolus usually does; it seems simply to have become a tetrad.» In den Reifungsteilungen ist es dann unmöglich das spezielle Chromosom zu identifizieren. Wichtig ist, dass »it . . . divides in both divisions and so each sperm would receive one fourth of it« (p. 66). Charakteristisch für die damalige Verwirrung in bezug auf die Tatsachen der Geschlechtschromosomenverhältnisse sind die folgenden Überlegungen LUTMANS (p. 66): »The number of chromosomes is of great interest here if this is a true accessory chromosome. According to either the McClung or the Wilson type of an accessory chromosome, or the Wilson type of a heterotypic one, there should appear an odd number of chromosomes plus this additional one; or as McClung has found in

*Orchesticus* sixteen chromosomes and the accessory one.» Dann folgt die Feststellung der Tatsache, dass in den Reifungsteilungen von *Platyphylax designatus* die Chromosomenzahl 30 ist, also eine gerade Zahl. Eine »accessory chromosome» wäre danach hier unmöglich (sic!).

KLINGSTEDT 1928 (*Limnophilus decipiens* ♂ u. ♀, *Limnophilus lunatus* ♂ u. ♀ ausser Reifungsteilungen): Hier wird erstens für die untersuchten Arten festgestellt, dass der Nukleolus nichts mit den Chromosomen zu tun hat, sondern schon vor der Chromatisierung der Chromosomen verschwindet. Dann werden die diploiden Zahlen für die ♀♀ der beiden Arten mitgeteilt; für *lunatus* 25, für *decipiens* 19. Dass hier die diploide Zahl ungerade ist, beweist m. E. schon die Digametrie des ♀. In den Reifungsteilungen des ♂ ist keine Inäqualität zu finden, wie schon LUTMAN konstatierte. In einer Fussnote wird über das Resultat der Untersuchung einer 1-Anaphase beim ♀ berichtet. Ein Chromosom geht ungeteilt in die eine Tochterplatte und zeigt durch Nachhinken eine deutliche Heterokinese. Siehe auch die Berichtigung auf S. 46 vorliegender Arbeit.

PCHAKADZE 1928 (*Anabolia sororcula* ♂, »*Limnophilus rhombicus*» ♂<sup>1</sup>): Der Nukleolus hat auch bei diesen beiden Arten mit den Chromosomen nichts zu tun. Es gelang sogar PCHAKADZE durch spezielle Färbungsmethoden nachzuweisen, dass der Nukleolus sich von den Chromosomen differentiell färbt und also ein s. g. Plastinkernkörper ist. In den Spermatomeiosen teilten sich sämtliche Gemini äqual. PCHAKADZE hebt die Möglichkeit hervor, dass die ♀♀ sich als digametisch erweisen werden.

Ein Vergleich zwischen dieser Historik und derjenigen der Lepidopterenzytologie lässt sofort eine grosse Ähnlichkeit erkennen. Der ersten Gruppe (p. 20) gehört MARSHALL an. Er berücksichtigte in seiner Fragestellung noch nicht die Geschlechtschromosomenfrage. Der anderen Gruppe (p. 20) gehört mit ganz erstaunlicher Deutlichkeit LUTMAN an. Man trifft ja bei ihm genau dieselbe Einstellung wie bei STEVENS, COOK und DONCASTER; der Nukleolus soll sich direkt in ein Chromosom verwandeln. Die Ähnlichkeit wird noch dadurch unterstrichen, dass er wie die Lepidopterenzytologen derselben Gruppe trotz seiner Bemühungen keine Inäqualität des abweichenden Geminus oder in den Reifungsteilungen finden konnte. Seine Arbeit ist auch 1910 veröffentlicht worden, also gleichzeitig mit COOK. Das grösste Wunder dürfte doch sein, dass er die Untersuchungen STEVENS' 1906 und DEDERERS 1907 nicht kannte, also ganz unabhängig zu seinen Schlussfolgerungen gekommen ist. KLINGSTEDT 1928 und PCHAKADZE 1928 sind dann natürlich der dritten Gruppe (p. 22) zuzuzählen.

<sup>1</sup> Vgl. p. 42.

## 2. Die Chromosomenverhältnisse bei *Limnophilus decipiens* Kol.

### Methodisches

Das Material stammt durchweg aus der nächsten Nähe der Zoologischen Station Tvärminne. Die Raupen der untersuchten Art, *Limnophilus decipiens* Kol., wie auch der nebenbei herangezogenen Art *Limnophilus lunatus* Curt., leben hier sehr allgemein im Brackwasser am *Fucus* an den geschützten Ufern des Schärenhofes. Betreffs der Bionomie wird auf KLINGSTEDT 1926 hingewiesen.

Die Fixierung der Raupengonaden wurde beinahe nur im Gemisch von Carnoy vorgenommen, in einigen Fällen auch in denjenigen von Henning und Lenhossék. Jenes erwies sich als absolut zuverlässig, aber auch die beiden letztgenannten ergaben ab und zu gute Resultate. Testes und Ovarien wurden in physiologischer Kochsalzlösung, Ringerlösung oder Seewasser von Tvärminne (NaCl-Gehalt 0,5—0,6 %) aus den Raupen herauspräpariert. Die kleinsten Rüpchen, gelegentlich auch grössere, wurden mit gutem Erfolg in toto fixiert. Paraffinschnitte 5—11  $\mu$ .

Die Fixierung der abgelegten Eier bereitete wie gewöhnlich grosse Schwierigkeiten. Da leider zur Eierlegungszeit der Art im Herbst nur über wenige Tage zur Feldarbeit verfügt werden konnte, waren drei nacheinander folgende Herbste notwendig, um der Schwierigkeiten einigermaßen Herr zu werden. Nach vielen Missgriffen wurde folgende Methodik herausgearbeitet: Ein eierlegendes ♀ wird vom Boote aus beobachtet, bis es seinen Laich ins Wasser ablegt; beim Eierlegen sitzt das ♀ nämlich auf der Wasseroberfläche. Das Laichklümpchen wird sodann aufgefangen und der Zeitpunkt notiert. Bei kühlem Wetter kann das Warten bis eine halbe Stunde dauern, und ab und zu geht der Laich trotzdem verloren, wenn man im entscheidenden Moment nicht schnell und sicher genug arbeitet. Im Laboratorium wird dann unter einem Präpariermikroskope der Schleim mit Nadeln wegpräpariert, was grosse Übung und viel Geduld erfordert, denn besonders kurz nach dem Legen haftet der Schleim sehr intensiv an den Eiern, und diese selbst sind äusserst empfindlich. Beim Eintritt des gewünschten Zeitpunktes werden die Eier in ein Proberörchen gebracht, mit Fixierungsflüssigkeit übergossen — Petrunkevitschs Gemisch erwies sich als zuverlässig — und zu etwa 50 Grad erwärmt. Vor dem Einbetten werden die Eier schwach mit Lichtgrün gefärbt und vorsichtig mit einer feinen Nadel (Insektenstifte aus Stahl wurden gebraucht) angestochen, um das Eindringen des Paraffins zu ermöglichen. Schnittdicke wie bei den Gonaden, dünnere Schnitte (5—6  $\mu$ ) jedoch für gewisse Stadien besser.

Zum Färben wurde sowohl Eisenhämatoxylin nach Heidenhain als Gentanviolett verwendet. Die erste Methode arbeitet zuverlässiger, ist aber

zeitraubender, die andere ist etwas launisch aber sehr schnell. Gelungene Gent.-Präparate lassen in bezug auf Klarheit nichts zu wünschen übrig gegenüber Heid. In vielen Fällen ist Gent. vorzuziehen, besonders wenn es gilt die Struktur der Chromosomen zu ermitteln.

Die meisten Zeichnungen sind mit Hilfe vom Objektiv 120, Okular 20 und Abbezeichenapparat (alles Zeiss) auf der Höhe des Arbeitstisches ausgeführt worden. Das bedeutet eine Vergrößerung von ca 4460 Diametern. Bei der Reproduktion wurden sie auf  $\frac{3}{4}$  vermindert, so dass sie jetzt in ca 3345-maliger Vergrößerung erscheinen. Figg. 4 und 6 sind jedoch aus freier Hand entworfen. Beim Zeichnen wurden nicht immer die feinen Fäden, die ab und zu zwischen den Chromosomen vorkommen, eingezeichnet, weil es sehr schwer ist zu sagen, ob optische Phänomene oder wahre Fäden vorliegen. Da die angewandte Reproduktionsart keine Halbtöne zulässt, wurden beim Zeichnen die Chromosomen immer ganz schwarz ausgefüllt, obgleich sie bei sehr schwacher Heid.-Färbung und öfters bei Gent.-Färbung einen mehr oder minder deutlichen lichten Fleck in der Mitte haben (p. 45), der bei rein weisser Färbung unnatürlich scharf hervorgetreten wäre.

Die Aufnahmen sind sämtlich mit Phoku (Zeiss) genommen, wobei dasselbe Objektiv 120 gebraucht wurde. Weil die Positive, die ohne Veränderung der Grösse reproduziert wurden, dreimal vergrössert waren, beträgt die Vergrößerung  $3 \times 6,2 \times 120 = 2232$  Diameter.

### Terminologisches

In terminologischer Hinsicht ist folgendes hervorzuheben:

Die *Keimzellengenerationen bzw. -generationsfolgen* beim ♂ werden 1-Spermatogonien, 2-Spermatogonien, 1-Spermatozyten, 2-Spermatozyten und Spermidien benannt. Die Vorsätze 1- und 2- sollen primär bzw. sekundär oder erster Ordnung bzw. zweiter Ordnung bedeuten. Spermidium bedeutet die ganze Spermatide und Spermium umfassende Generation. Die entsprechenden Ausdrücke für das ♀ sind Oogonien, 1-Oozyten, 2-Oozyten und Ovien. Die 1-Oozyten werden teilweise zu Nährzellen, teilweise zu Eiern (zunächst 1-Ova). Die 1-Ova werden zu 2-Ova und schliesslich Reifova. Die 2-Oozyten sind teils 2-Ova, teils 1-Polzellen (-kerne). Die Ovien sind teils Reifova, teils 2-Polzellen (-kerne), teils 1-Polzellen(-kern-)abkömmlinge.

Für die *verschiedenen Perioden* werden folgende Termini gebraucht: *Game-  
togenienphase*, *Meiose* (Reduktionsphase, vgl. BELAR 1928 p. 168; eigentlich bedeutet in der angloamerikanischen Literatur das Wort meiosis nicht die Reduktionsphase sondern die Erscheinung der Reduktion [Reduktionsphase = meiotic phase nach WILSON 1925 p. 488], aber das Wort dürfte für beide Begriffe angewendet werden können) und *Gamidienphase* (Spermidien- bzw.

Ovionphase). BĚLAŘ 1928 ist der Ansicht, dass alles was zwischen der prämeiotischen Interphase und 1-Metaphase liegt, zur Prophase der ersten Reifungsteilung gehört (p. 169 Note 1); die Meiose würde danach in erste und zweite Reifungsteilung schlechthin zerfallen, und jene würde eine schicksalsvolle Prophase haben, während diese öfters keine Prophase hätte. Es scheint dies nicht glücklich zu sein (höchstens wäre die »Konjugationsphase« als gemeinsame Prophase der beiden Reifungsteilungen zu bezeichnen). Hier wird für den Ablauf von der prämeiotischen Interphase bis zum »diffuse stage« (WILSON 1925 p. 545) der Terminus *Synmeiose* (Leptophase, Zygophase, Pachyphase und Diplophase) gebraucht. In dieser Periode geschieht durch Zusammengehen (syn-) der homologen Chromosomen die allerdings nur scheinbare Verminderung (meiosis) der Chromosomenzahl auf die Hälfte. Die beiden Reifungsteilungen bilden einen Gegensatz hierzu und werden darum als *Anameiose* zusammengefasst (1-Anameiose kurz 1-Meiose, 2-Anameiose kurz 2-Meiose); hier werden die Gemini durch Wandern der sie zusammensetzenden Chromosomen zu den Polen hinauf (ana-) aufgelöst, und dabei wird die tatsächliche Verminderung (meiosis) der Chromosomenzahl auf die Hälfte bewerkstelligt. Die Anameiose besteht somit aus 1-Prophase, 1-Metaphase, 1-Anaphase, Interkinese, 2-Metaphase, 2-Anaphase und 2-Telophase.

Die Motivierung dieser Zweiteilung der Meiose wird p. 38 gegeben.

#### Gametogonienphase

In den Interphasen sind sowohl beim ♂ als beim ♀ 1—2 *Nukleolen* vorhanden, die selbstverständlich in keiner Weise mit Chromosomen verwechselt werden dürfen. Sie scheinen in den Oogonien öfter in Zweifzahl vorhanden zu sein. Meistens ist die Form der Nukleolen rund, in den Spermatogonien jedoch auch bilobisch oder länglich; gelegentlich sind drei kleinere zu konstatieren. In den Oogonien enthalten die grösseren Zellen oft nur einen grossen Nukleolus, während die kleineren (späteren) 2—3 kleine besitzen.

Während der Mitosen sind die Chromosomenverhältnisse öfters recht unklar, und es macht *grosse Schwierigkeiten die Chromosomen in den Metaphasen zu zählen*. Besonders gilt das für das ♂, während man beim ♀ nach einigem Suchen ganz vorzügliche Platten, wenn auch nur in kleiner Anzahl, finden kann.

Fig. 1 zeigt sechs Oogonienmetaphasen, die eigentlich in bezug auf Zählungsgünstigkeit nichts zu wünschen übrig lassen. Ohne Schwierigkeit sind hier 19 Chromosomen zu zählen. Um jeden geringsten Zweifel zu entfernen, werden noch drei Platten in photographischer Wiedergabe gegeben (Fig. 2a—c). Besonders Fig. 2a dürfte recht überzeugend sein. In Fig. 2b sind die Chromo-

somen einander näher, so wie es in den meisten Fällen ist, aber auch hier kann man 19 deutlich unterscheiden.

Die Spermatogonienmetaphasen waren beinahe immer ganz unmöglich und sahen wie schwarze Scheiben aus. Stärkeres Differenzieren verbessert die

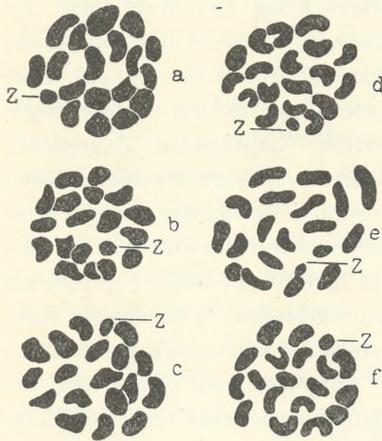


Fig. 1. Oogonienmetaphase. In e unten links ein überzähliges rundes Element, das kein Chromosom sein dürfte.

Sache kaum. Nach langem systematischem Suchen konnten zuletzt einige Platten, die nicht ganz hoffnungslos waren, ausgewählt werden (Fig. 3a—c). Die deutlichste von ihnen ist in Fig. 2d als Photo wiedergegeben, um zu zeigen, wie die besten aussehen. Die Chromosomenzahl dürfte jedoch mit grosser Wahrscheinlichkeit als 20 angesetzt werden können. Zufälligerweise wurde dann in einem jungen Testis eine alleinstehende Zelle im Metaphasestadium gefunden, wo die Chromosomen gänzlich voneinander isoliert waren (Fig. 3d). Hier war die Anzahl ohne Zweifel 20. Fig. 3e u. f zeigen Spermatogonienmetaphasen von *Limnophilus lunatus*. Diese sind wahrscheinlich nur zufällig viel deutlicher und werden nur als Ergänzung des sehr dürftigen *decipiens*-

materials hinzugefügt. 26 Chromosomen sind zu zählen; also eins mehr als die Ovarien dieser Art, die 25 aufweisen, besitzen (KLINGSTEDT 1928 p. 181).

Die Zählungsschwierigkeiten entstehen dadurch, dass die Chromosomen eine ausgesprochene Tendenz zeigen sich sehr dicht aneinander anzuschmiegen

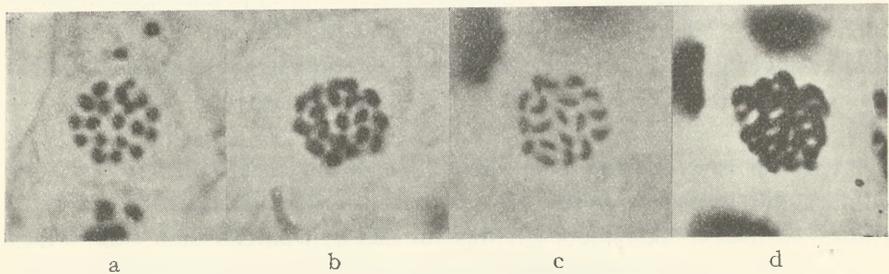


Fig. 2. Oogonien- (a—c) und Spermatogonienmetaphase (d). Z in a oben rechts, in b unten rechts, in c oben in der Mitte. d ist in Fig. 3b als Zeichnung dargestellt worden. — Carn. Heid.

und zu verschmelzen, so dass die Grenzen verschwinden. Die Variabilität in dieser Tendenz ist vielleicht in Beziehung zur Generationsfolge der Gametogonien zu bringen; nähere Untersuchungen müssen jedoch diese Frage ent-

scheiden. Das in Fig. 3d abgebildete Sortiment dürfte einer 1-Spermatogonie entstammen. Dies kann ein Hinweis darauf sein, dass durch Untersuchung geeigneter, ganz junger Stadien auch die Gametogonienchromosomen ohne Schwierigkeit gezählt werden könnten. Nach DONCASTER 1913 p. 7 »the oogonial and spermatogonial divisions are more numerous and clearer« auch bei *Abraxas grossulariata*, wenn »the larvae are less than half-grown« als später. Ähnliche Beobachtungen liegen auch bei anderen Objekten vor.

LUTMAN 1910 hat nichts über Spermatogonienzählungen mitgeteilt, sagt aber, dass in den Oogonien 55—60 Chromosomen unterschieden werden konnten (p. 67), was dafür spricht, dass diese deutlicher sind. Er sagt auch p. 66: »The divisions in the former can be readily observed here as they are much larger than in the testes.« Wahrscheinlich ist, dass hier Oogonienteilungen mit Spermatogonienteilungen verglichen werden, wenn es auch nicht direkt gesagt wird.

PCHAKADZE 1928 sagt wenigstens im deutschen Referate nichts von den Spermatogonien, aber Abb. 11 zeigt zur Genüge, dass es unmöglich sein muss eine Zählung durchzuführen. Leider gibt er von »*Limnophilus rhombicus*« keine Abbildung, obgleich gerade hier günstige Verhältnisse zu erwarten sind; nur 12 Chromosomen diploid ist bisher die niedrigste bekannte Anzahl in dieser Verwandtschaftsgruppe.

Die Lepidopterenzytologen berichten beinahe alle von unüberwindlichen Schwierigkeiten beim Zählen der Chromosomen in den Gametogonienmetaphasen. Recht unmögliche Verhältnisse fanden COOK 1910 bei *Telea polyphemus* ♂ (p. 309), *Automeris io* ♂ (p. 311), *Samia cecropia* ♂ (p. 313), DONCASTER 1912c p. 193 bei *Pieris brassicae* ♂, FEDERLEY 1913 p. 17 bei den drei *Pygaera*-Arten ♂♂ (»... dicht aneinander gehäuft sind und demzufolge oft eine einzige Masse bilden«), 1914 und 1915a bei *Dilina tiliae* ♂, *Smerinthus populi* ♂, *Sm. ocellata* ♂, *Sm. oc. planus* ♂ (1914 p. 8: »... zu dicht aneinander liegen und öfter verklumpt sind«), 1915b bei *Dicranura vinula* ♂ (p. 6: »... in der Regel so dicht, dass sie einander berühren und sogar bedecken, und da sie noch dazu nicht scharf begrenzt sind, . . .«), SEILER 1914 bei *Phragmatobia fuliginosa* ♂ (p. 214) u. ♀ (p. 208), MALAN 1917 p. 39 bei *Lycia pomonaria* ♂, SEILER 1921

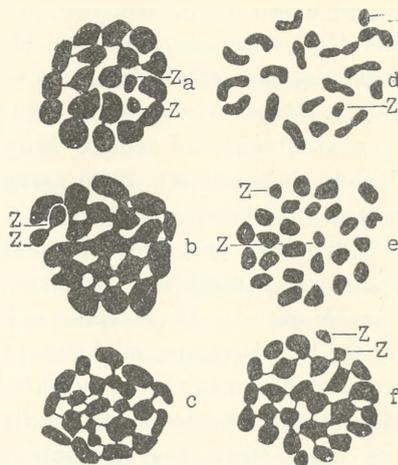


Fig. 3. Spermatogonienmetaphase. In c konnten die ZZ nicht identifiziert werden. d aus einer 1-Spermatogonie, die übrigen aus Gonozysten mit 4—32 Zellen. e u. f aus *Limnophilus lunatus*. Photo von b in Fig. 2d.

p. 24 bei *Fumea casta* ♂ u. ♀, 1922 p. 178 bei *Solenobia pineti* ♂ u. ♀, SEILER & HANIEL 1921 p. 93 bei *Lymantria monacha* ♂ u. ♀ (mit Spezialfixierung dürften angeblich doch bessere Resultate erzielt werden können), KAWAGUCHI 1928 bei *Bombyx mori* ♂ (p. 523) u. ♀ (p. 529), *B. mandarina* ♂ (p. 527). Etwas günstiger sollen die Verhältnisse nach COOK 1910 bei *Callosamia promethea* ♂ (p. 301), DONCASTER 1911 p. 180 und 1912c p. 195 bei *Abraxas grossulariata* ♂ u. ♀ (diese haben deutlichere Platten als jene; DONCASTER 1913 p. 8), 1914a p. 238 bei *Ithysia zonaria* (die hohe Chromosomenzahl vergrößert hier die Schwierigkeiten ganz erheblich), FEDERLEY 1916 p. 6 ff. bei *Chaerocampa porcellus* ♂, *Ch. elpenor* ♂ sein, wenn auch in diesen Fällen eine ganz exakte Chromosomenzählung nicht gelingt. Nur die Arten mit niedrigen Chromosomenzahlen bieten einigermassen klare Gametogonienplatten. So hat *Pieris brassicae* mit  $n = 15$  beim ♀ deutlich 30 Chromosomen in den Oogonien (DONCASTER 1912b p. 491), weist also hier günstigere Verhältnisse als beim ♂ auf (siehe oben), ganz wie *Limnophilus decipiens*. Ein weiterer klarer Fall ist *Philosamia cynthia* mit  $n = 13$ . So heisst es bei DEDERER 1907 p. 97: »The chromosomes of the last spermatogonial metaphase can be quite clearly seen in polar view, connected in many cases by what appear to be thin black threads (Figs. 3, 4).« Die Spermatogonienplatten dürften jedoch nicht immer gleich schön sein, denn »in cases where the chromatin elements are more concentrated, and hence difficult to count, does the number appear less« (p. 97) als 26. Die Oogonienchromosomen sind wahrscheinlich noch leichter zu zählen (DEDERER 1915 Tafelfig. 2). Ein deutlicher Fall ist weiter *Lycia hirtaria* mit  $n = 14$  (13); sowohl die Spermatogonien als die Oogonien haben 28 voneinander scharf abgegrenzte Elemente (DONCASTER 1914b p. 235 u. 236, Tafelfig. 1, 2, u. 4; vgl. auch MALAN 1917 p. 36). Zuletzt ist noch der Ausspruch CRETSCHMARS 1928 p. 311 über *Orgyia thyellina* ( $n = 14$ ) und *Orgyia antiqua* ( $n = 14$ ) zu beachten: »... in günstigen Platten auszählbar.«

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass bei *Trichoptera* und *Lepidoptera* übereinstimmend die Chromosomen in den Gametogonien meistens dicht aneinander gedrängt sind und verwischte Grenzen haben. Bei den ♀♀ ist dies weniger scharf ausgesprochen, und niedrige Chromosomenzahlen verbessern wie natürlich die Zählungsmöglichkeiten. Dass indessen nicht die hohen Zahlen an sich die Undeutlichkeit bewirken, beweist der *Dasychira pudibunda*-Fall, wobei die 87 Gemini der Spermatozyten ganz scharf voneinander getrennt sind (BELIAJEFF 1930 p. 382 und Fig. 13—15). In den übrigen Insektengruppen, vielleicht mit Ausnahme der Coleopteren, sind die Spermatogonienzählungen meistens ohne Schwierigkeiten durchzuführen; jedoch sind Chromosomenzahlen, die den niedrigeren unter den Lepidopteren und Trichopteren entsprechen, nicht selten z. B. bei den Orthopteren.

Die Form der Gametogonienchromosomen ist in der Metaphase mit wenigen Ausnahmen etwas länglich, jedoch in verschiedenen Zellen verschieden stark ausgeprägt. Mit der Länglichkeit folgt in den Oogonien mitunter ein recht deutliches Gebogensein (Fig. 1d, f). Nicht selten kann eine Querkerbe angedeutet sein, so dass die länglichen Chromosomen *bilobisch*<sup>1</sup> erscheinen. Die Querkerbe ist sogar gelegentlich von einer Querlichtung begleitet. Das war z. B. in einigen Chromosomen der Fig. 1e der Fall, obgleich es nicht in den Bildern wiedergegeben wurde. Deutlich bilobische Chromosomen finden sich in Fig. 3c. Besonderes Interesse verdient Fig. 3d, wo mehrere Chromosomen aus zwei sehr locker aneinander schliessenden Teilen bestehen. Die Erscheinung unterliegt jedoch einer bedeutenden Variabilität, wie ein Vergleich zwischen Fig. 2a mit ganz runden und Fig. 2c mit langen gebogenen Chromosomen zeigt.

Bei den Lepidopteren wurden in mehreren Fällen sehr ähnliche Chromosomenformen gefunden. DONCASTER 1912c Tafelfigg. 1, 10 u. 11, 1914a Tafelfigg. 1, 2 u. 4, 1914b Tafelfigg. 1—9 u. 17—18 bildet Gametogonienplatten ab, die eine mit den Trichopterenchromosomen zum Verwechseln ähnliche Form besonders an den grössten Chromosomen aufweisen, also länglich, bilobisch oder gebogen sind. Es handelt sich um *Pieris brassicae* ♀, *Lycia hirtaria* ♂ u. ♀, *Abraxas grossulariata* ♂ u. ♀. Die Vermutung DONCASTERS 1912c, dass die Querkerbe als beginnende Teilung aufzufassen wäre, ist wenig wahrscheinlich (siehe p. 53).

Wie schon gesagt sind die Chromosomenzahlen für Spermatogonien 20, für Oogonien 19, in diesen ist also ein Chromosom weniger. Bei der gegenseitigen paarweisen Vereinigung der paternellen und maternellen Chromosomen muss also beim ♀ ein Chromosom ohne Partner bleiben oder, wenn eventuell mehrere Chromosomen zusammentreten, ein unsymmetrischer Verband entstehen. Bei der heutigen Kenntnis der Gametogenese dürfte schon daraus der Schluss gezogen werden können, dass in bezug auf die Chromosomen zweierlei Eier gebildet werden müssen. Die ♀♀ müssen demnach betreffs der geschlechtsbestimmenden Chromosomen als digametisch aufgefasst werden, denn wenn die Digameteie nicht das Geschlecht bestimmte, würde es auch ♀♀ mit 20 Chromosomen geben müssen und vice versa.

Leider sind die Chromosomen der Gametogonien der Grösse und Form nach einander so ähnlich, dass sie nicht zu Paaren geordnet werden können. Wenn aber die abgebildeten Metaphasen näher betrachtet werden, ist ohne Schwierigkeit beim ♀ ein Chromosom zu konstatieren, das seiner Kleinheit wegen von den übrigen immer unterschieden werden kann. Da es also keinen Partner hat, dürfte es klar sein, dass gerade dieses kleine Chromosom das

<sup>1</sup> Vgl. p. 8.

inäquale Element der 1-Metaphase darstellt. Besonders Fig. 2a zeigt dieses Chromosom sehr deutlich. Ein genaues Studium der Spermatogonienplatten zeigt dann, dass hier kein alleinstehendes kleinstes Chromosom vorhanden ist, sondern deren zwei, obgleich die Verhältnisse hier weniger klar sind. Die folgende Beschreibung des Verhaltens dieser kleinen Chromosomen wird indessen ganz einwandfrei zeigen, dass gerade sie die Geschlechtschromosomen sind, dass also *ein OZ-ZZ-Zustand* waltet. Eine günstige Zufälligkeit macht die Geschlechtschromosomen schon hier unterscheidbar. Vgl. p. 45. Siehe auch COOK 1910 p. 301 (*Callosamia promethea*): »... among the chromosomes one pair is very plainly smaller than all the others; . . .»

Wie bekannt hat man in vielen Fällen gefunden, dass in den Gametogonien die homologen Chromosomen einander genähert sind; besonders gilt das für die Dipteren. Die einzigen Paarlinge, die bei *Limnophilus decipiens* in dieser Hinsicht etwas zu sagen haben, die des ZZ-Paars, befinden sich in der Tat öfter, als es der blosse Zufall gestatten kann, beieinander (Fig. 3a, b, f). Dasselbe hat DONCASTER 1912c p. 191 für das kleinste Paar der Oogonien-Chromosomen von *Pieris brassicae* gefunden: »Pairs similar in size often but not always appear near together in the equatorial plate; this is most conspicuous in respect of the two smallest.»

Eine *Apicalzelle* (Versonsche Zelle) wurde nicht beobachtet. Vgl. CHOLODKOVSKY 1894 p. 303.

### Synmeiose

Wie sämtliche Lepidopterenzytologen von ihren Objekten konstatiert haben, kann auch von den Trichopteren in Übereinstimmung mit PCHAKADZE 1928 gesagt werden, dass ein für das Studium der Konjugationserscheinungen äusserst ungünstiges Material vorliegt. Eine deutlich ausgebildete Synzinesis ist zu beobachten, aber über *die Frage von der Kontinuität des Spirems* am Anfang der Synmeiose kann nur gesagt werden, dass keine Anhaltspunkte für einen kontinuierlichen Faden gefunden wurden. Für *Platyphylax designatus* hat dessen ungeachtet LUTMAN 1910 p. 61 Einheitlichkeit des Spirems behauptet, und PCHAKADZE 1928 p. 298 stimmt ihm bei, ohne indessen eigentliche Beweise zu liefern.

Ganz anders verhält es sich mit dem Pachynema. Man kann nicht einen Augenblick darüber im Zweifel sein, dass *die einzelnen Gemini getrennt voneinander* sind. Fig. 4a und b zeigen das für das ♂ zur Genüge. Eine Bukettorientierung ist hierbei zu sehen, wenn auch einzelne Gemini nicht daran beteiligt sind. Die Enden der schleifenförmigen Gemini sind meistens innerhalb eines begrenzten Gebietes der Kernmembraninnenseite zu finden, und offen-

bar haften sie an der Membran. Auch ist zu bemerken, dass die Zentriolen oft, aber nicht immer sich in diesem Gebiete befinden. Mit etwas Mühe lässt sich sogar die Anzahl der Schleifen ermitteln. Fig. 4a hat deren 10, denn das V-förmige Gebilde in der Mitte ist als ein einziger Geminus, das ebensolche oben als zwei

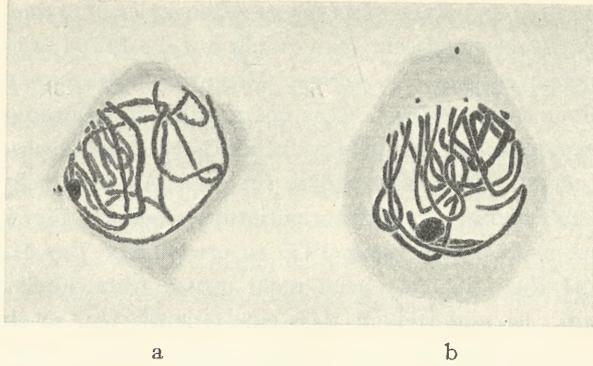


Fig. 4. Spermatozytenpachynema. In a 10, in b 11 Gemini. Bukettorientierung recht deutlich.

Gemini aufzufassen. Fig. 4b hat allerdings 11 Elemente, das ist jedoch eine Zufälligkeit (vgl. p. 40). Auch in der Metaphase fand sich einmal, allerdings bei *Limnophilus lunatus*, ein Geminus zuviel, 14 statt 13.

Es ist nicht wunder zu nehmen, dass LUTMAN 1910 auch im Pachynema ein kontinuierliches Spirem gesehen zu haben glaubt. Die Chromosomenzahl bei *Platyphylax designatus* ist ja dreimal so gross wie bei *Limnophilus decipiens*. Aber dass auch PCHAKADZE 1928 p. 299 derselben Ansicht ist, ist erstaunlich. Bei *Anabolia sororcula* ist dies noch einigermaßen zu verstehen, denn hier finden sich auch 30 Gemini, aber bei den, wie es scheint, ungemein günstigen Verhältnissen in »*Limnophilus rhombicus*» kann nur eine sehr schlechte Fixierung schuld daran sein. Die von PCHAKADZE beschriebene »second contraction» dürfte ebenfalls auf schlechte Fixierung zurückzuführen sein. Bei *Limnophilus decipiens* ist sie wenigstens nicht zu beobachten.

Bei den Schmetterlingen mit  $n > 20$  scheint es überhaupt nicht leicht zu sein die Frage von der Kontinuität des Pachynemafadens zu beantworten, wie z. B. FEDERLEY 1913 p. 19 betont. COOK 1910 (gleichzeitig mit LUTMAN) sagt doch ohne weiteres, dass das Spirem in die reduzierte Anzahl Gemini zerfällt, also vorher kontinuierlich gewesen sein muss. SEILER 1914 vermutet Diskontinuität in der Synizesis und hat auch die Gemini in der Pachyphase zu zählen versucht und annähernd die haploide Zahl gefunden (p. 209, 215). Eine Bukettorientierung konnte er nicht feststellen. Die Arten mit niedrigen Chromosomenzahlen sind in dieser Hinsicht von grösserem Interesse. So konnte auch DONCASTER 1912b bei *Pieris brassicae* die haploide Zahl konstatieren (ind. 14 statt 15, da er den Nukleolus für den fünfzehnten hielt). Betreffs *Philosamia cynthia* berichtet DEDERER 1907 p. 99, dass in der Pachyphase mindestens kein vollständig kontinuierliches Spirem vorhanden sei. Die Enden der Gemini sollen oft in spitzen Winkeln aneinander kleben, wie auch

in den Figuren DEDERERS zu sehen ist (vgl. meine Fig. 4a). Dieser Umstand dürfte geeignet sein etwas Licht auf die Präparate der Verfechter des einheitlichen Spirems zu werfen. Eigentümlicherweise sagt DEDERER 1915 p. 17 über die Oogenese: »It is not possible to determine accurately if the spireme is continuous, but it is my belief that this is the case.« In der gegebenen Figur scheint jedoch eine Stütze für diese Ansicht nicht zu finden zu sein. Eine Andeutung zur Bukettorientierung scheint in Fig. 45 zu bestehen. Schliesslich ist noch CRETSCHMAR 1928 zu erwähnen. Das Pachynema bei *Orgyia* (Taf. III Figg. 19—21) weist recht grosse Ähnlichkeit mit *Limnophilus decipiens* auf. Er sagt freilich, dass eine Orientierung zu einem Bukett während aller synaptischen Vorgänge nicht eintritt, eine nähere Betrachtung der Figuren der Pachyphase zeigt jedoch, wie die meisten Enden in 19 und 20 nach unten, in 21 (a) nach rechts gerichtet sind. Das kann als eine unvollkommene Bukettorientierung bezeichnet werden und entspricht gut der bei *Limnophilus decipiens* beobachteten. — Die Konjugationskluft konnte in dem Pachynema nicht beobachtet werden.

Nach der Pachyphase, die von langer Dauer ist, wie LUTMAN und PCHAKADZE auch feststellten, werden beim ♂ die Gemini ganz aufgelockert und achromatisch. Das ist das diffuse Stadium. Ein deutliches Diplonema wurde nicht beobachtet.

In den Oozyten konzentrieren sich die Gemini vor dem Unsichtbarwerden beim Eintreten in die lange Wachstumsperiode sehr stark und sind gerade vor der Differenzierung in Nähr- und Eizellen sehr charakteristisch. Wie sie MARSHALL 1907 schon abgebildet hat, sind die Gemini hier aus zwei kurzen, dicken, parallel zueinander liegenden Stäbchen zusammengesetzt; die Kluff zwischen ihnen ist äusserst deutlich. Ähnliche Gemini sind auch in den Nährzellen der Schmetterlinge zu sehen, z. B. bei *Abraxas grossulariata* (DONCASTER 1912c p. 196), *Philosamia cynthia* (DEDERER 1915 Tafelfig. 51), *Bombyx mori*, *Bombyx mandarina* (KAWAGUCHI 1928 Tafelfig. 96 u. 98). Vgl. auch SEILER 1914 p. 210. (In den Eizellen der Lepidopteren geht die Konzentration der Gemini nicht so weit.)

Das hier beschriebene Stadium ähnelt sehr einer vorgeschrittenen Diaphase, diese Ähnlichkeit dürfte jedoch oberflächlich sein, denn zeitlich fällt es mit dem Diplonema zusammen und muss meines Erachtens zu diesem Stadium gerechnet werden.

Die verwickelten Umordnungen während des Eiwachstums, die den Vorgängen in dem diffusen Stadium beim ♂ entsprechen, wurden nicht untersucht. Die Gemini konnten in einem Präparate in einem Zustande gesehen werden, der der grossen Ähnlichkeit mit Tafelfig. 122 bei KAWAGUCHI 1928 wegen erwähnt werden möge. Der Zustand dürfte dem Lampenbürstenstadium am nächsten stehen.

In der Pachyphase ist ein äusserst augenfälliger *Nukleolus* vorhanden. Besonders in schwach gefärbten Präparaten tritt er hervor, denn die Chromosomen verlieren bei der Differenzierung ihre Farbe fast gänzlich, bevor die schwarze Färbung des Nukleolus an Tiefe einzubüssen beginnt.

Zu Beginn des diffusen Stadiums in den Spermatozyten ist der Nukleolus noch vorhanden, wird dann kleiner, zerfällt oft in mehrere Stücke und verschwindet oft so früh, dass die Gemini dabei noch verwischt und farblos sind. Die Ansicht FEDERLEYS 1913 p. 16 u. 20, nach der die Gemini ihr Gehalt an Chromatin aus dem Nukleolus bekommen, hat bei *Limnophilus decipiens* keine Stütze. Vgl. SEILER 1914 p. 210. Die LUTMANSche Deutung des Nukleolus wurde schon von KLINGSTEDT 1928 und PCHAKADZE 1928 zurückgewiesen (vgl. p. 24).

Der Nukleolus der Oozyten erhält sich bis in die diaphaseähnliche Diplophase vor dem Wachstum der Eier. Auch hier behält er bei der Differenzierung seine Farbe viel länger als die Gemini. Das Verschwinden des Nukleolus und die Veränderungen während der Eientwicklung wurden nicht untersucht.

JACOBJ 1926<sup>1</sup> hat beim Meerschweinchen das *Wachstum der 1-Spermatozyten* einer Messung unterzogen und dabei gefunden, dass diese ihr Volumen zweimal verdoppeln. Wenn es sich wirklich zeigen würde, dass das Wachstum überhaupt nach dieser Regel geschieht, dürfte dieser Umstand eine ernstliche Beachtung verdienen. Denn eine beispielsweise durch Flüssigkeitsimbibition stattfindende Volumenzunahme müsste, wie es scheint, nur zufällig in eine Verdoppelung ausmünden.

Die Erklärung JACOBJS (1926 p. 589 ff. und 1929 p. 79 ff.) zu der von ihm festgestellten Erscheinung lautet, soweit ich ihn bei seiner recht unklaren Darstellungsart richtig verstanden habe, wie folgt: Nach der letzten Spermatogonienteilung wächst der Kern wie nach jeder Mitose durch Verdoppelung seiner Masse zu derselben Grösse, wie vor der Teilung, an. Das bedeutet natürlich auch eine Verdoppelung der Masse jedes Chromosoms. Nun machen die 1-Spermatozyten dabei nicht halt sondern setzen ihr Wachstum fort, ganz als ob eine Teilung stattgefunden hätte, bis sie ihr Volumen noch einmal verdoppelt haben. Das kommt wieder daher, dass die Chromosomen, nachdem sie nach der letzten Spermatogonienteilung vollwertig geworden sind, sich wie in einer Mitose der Länge nach spalten, ohne dass es zu einer Kernteilung kommt; wie nach einer Mitose wachsen diese Hälften nun wieder zu vollwertigen Chromosomen aus. In der Terminologie G. EKMANs 1927 könnte man einfach sagen, dass, während die Viertelteile der Tetraden früher als a-Chromo-

---

<sup>1</sup> Auf die Arbeiten JACOBJS machte mich Prof. G. EKMAN, nachdem das Manuskript schon grösstenteils geschrieben war, aufmerksam.

somen aufgefasst wurden, JACOBJ sie als aa-Chromosomen deuten will. Gerade diese Veränderung a—aa soll mit der zweiten Volumenverdoppelung im Zusammenhang stehen.

JACOBJ stellt sich vor, dass die Vergrößerung des Kerns allmählich während der Entwicklung der 1-Spermatozyten vorsichgeht. Als Beweis führt er an, dass die Kurve der gemessenen 1-Spermatozyten einen plateauartigen Gipfel aufweist. Mir scheint dieser Beweis ungenügend zu sein, denn seine Kurve ist aus zwei gewöhnlichen spitzgipfeligen Kurven zusammengeschlagen. Diese beiden Kurven transgredieren, und die Folge davon ist wie oft ein Plateau bei der gemeinsamen Darstellung in einer Kurve.

Folgende Gedanken fallen einem beim Studium der JACOBJSchen Arbeiten ein: Weil das Wachstum wahrscheinlich auf der Verwandlung der a-Chromosomen in aa-Chromosomen beruht und diese Vervollständigung für gewöhnlich in einer Interphase geschieht (vgl. G. EKMAN 1927 p. 8), kann man kaum umhin an das sogenannte diffuse Stadium vor der Diaphase zu denken. Hier haben wir ja eine »Interphase«, die noch einer vernünftigen morphogenetischen Erklärung entbehrt. Was wäre natürlicher als das Wachstum in dieses Stadium zu verlegen?

Die Gametogeneseforscher sprechen meistens nur vom Anwachsen der 1-Spermatozyten überhaupt. Es kann bei dieser Gelegenheit nicht die Rede davon sein alle Arbeiten auf gelegentliche Äusserungen über besonders starkes Wachstum in der meiotischen Interphase zu durchsuchen, aber einige zufällig angetroffene Zitate aus der Spermatogeneseliteratur mögen hier angeführt werden.

CRETSCHMAR 1928 p. 315 sagt: »Die Hauptwachstumsperiode fällt in diese Phase der Spermatozytenruhekerne, die sehr häufig in den Präparaten zu finden ist (Abb. 25, 26).« Dies gilt einem Schmetterling, *Orgyia thyellina*. Von den Hemipteren sagt DEPDOLLA 1928 p. 921: »Zusammen mit dem Beginn des Wachstums tritt dann eine sehr weitgehende Auflockerung und Verteilung des Chromatins ein, so dass die Kerne der Spermiozyten jetzt das Bild der sog. R u h e k e r n e zeigen.« Um eine noch bessere Vorstellung von den Verhältnissen bei den Hemipteren zu gewinnen, habe ich die allgemein als sehr zuverlässig anerkannte Untersuchung von MONTGOMERY 1911 über *Euschistus* herangezogen und durch Messen seiner Bilder das beigefügte Schema (Fig. 5) entworfen. Von jedem Kern wurde der kleinste und der grösste Durchmesser ermittelt und das Mittel dieser beiden Werte als Mass genommen. Um die zufälligen Variationen ein wenig zu mildern, wurde noch das Mittel von je zwei aufeinanderfolgenden Kernen ausgerechnet. Auf diese so erhaltenen Werte wurde die Kurve basiert. Wir finden eine recht grosse Übereinstimmung mit der berechneten Kurve (punktierte Linie). Nach dem schnellen Wachstum nach der letzten Spermatoγονienteilung gibt es in der

Leptophase-Diplophase keine Vergrößerung, die erst in der Diplophase wieder einsetzt und in der Prophase nicht mehr fortsetzt. Es dürfte sich sogar um eine Verdoppelung handeln, denn die Diameterwerte 21,9 und 27,6 entsprechen gerade dem Verhältnisse 1:2 der Volumina. STEPOE 1930 p. 632 sagt auch von *Nepa cinerea*: »Pendant la période de repos postsynaptique, le spermato-cyte augmente en volume . . .» Noch möge eine ein Säugetier betreffende Arbeit angeführt werden. BINDER 1927 hat an den Spermatozyten von *Macropus giganteus* Messungen der Kerngrösse ausgeführt. Er hebt den besonders deutlichen Zuwachs der noch jungen Spermatozyten hervor und sagt dann p. 321: »Die Kerngrösse bleibt merkwürdigerweise seit Stadium 4 des vorigen Zyklus unverändert (9:9  $\mu$ ).» Stadium 4 entspricht den jungen Pachyphaseszellen, und die Aussage wird am Beginn des diffusen Stadiums gemacht. Bei

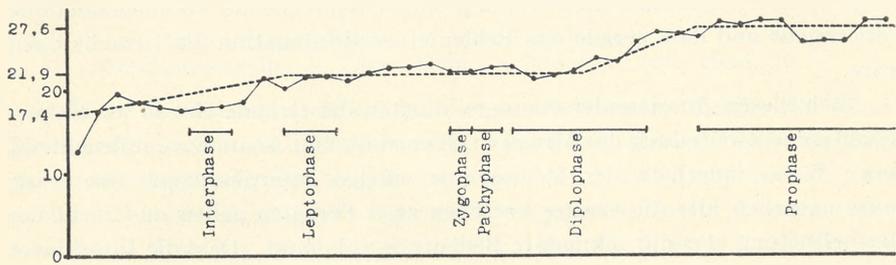


Fig. 5. Diagramm, das den Zuwachs der 1-Spermatozyten von *Euschistus* zeigt; nach den Figuren von MONTGOMERY konstruiert. Die Diameterwerte 17,4, 21,9 und 27,6 entsprechen den Volumina 1, 2 und 4. — empirische, ..... berechnete Kurve.

dem Beginn der partiellen Chromosomenauflockerung vor der Prophase vergrößert sich der Kern beträchtlich und nimmt die Werte 12:10 bis 12:11 an. BINDER ist der Ansicht, dass dies als eine Quellung zu deuten ist. Jedoch dürfte jetzt auch die Möglichkeit eines wirklichen interphasischen Wachstums in Betracht zu ziehen sein. Vom Werte 9 ausgehend müsste die Grösse der Prophasekerne unter Verdoppelung des Volumens auf 11,25 steigen (oben 11 bzw. 11,5). (Für die Spermatogonienkerne gibt er verschiedene Werte an.) Eine recht grosse Übereinstimmung mit den aus der Theorie zu erwartenden Zahlen liegt also vor, die um so bemerkenswerter ist, da BINDER offenbar die Theorien von JACOBJ nicht kannte.

Da also die Gemini 8-wertig und die aus der 2-Meiose hervorgehenden Chromosomen voll(2-)wertig sind, bedürfen sie vor der ersten Blastomereinteilung keine Interphase, um zu wachsen. JACOBJ fand zwar, dass die Spermatiden sich vergrößern, aber nicht nach der Verdoppelungsregel, so dass er hier auf Wasseraufnahme schliesst. Sehr bald beginnt ja auch die äusserst starke Konzentration der Kerne zum Spermienkopf.

Es wäre vielleicht möglich aus der Literatur Fälle, die gegen diese Hypothese sprechen, zu finden; die obigen Beispiele sind ja, wenn auch nicht gerade tendenziös, jedoch aus sehr wenigen Arbeiten gewählt worden, von denen einige als nicht ganz eindeutig unbeachtet blieben. Auch hatte ich leider bis jetzt keine Gelegenheit mein eigenes Material in dieser Hinsicht zu prüfen (siehe Fussnote p. 35). Trotzdem dürften die obigen Ausführungen nicht ganz unangebracht sein, denn die Sache ist von recht grossem Interesse und bedarf einer Nachprüfung mehr speziell zytologisch bewanderter Forscher als es JACOBJ zu sein scheint.

Es möge noch hinzugefügt werden, dass REUTER 1930 p. 367 das Vorkommen von zwei Äquationsteilungen in der Meiose durch Annahme einer zweimaligen inneren Teilung der Chromosomen in der Synmeiose erklärt. Allerdings denkt er sich, dass diese Teilung ohne entsprechende Volumenzunahme vorsichgeht und dass gerade das Fehlen einer Konjugation die Ursache dazu wäre.

Nach diesen Auseinandersetzungen dürften die Gründe für die p. 27 vorgeschlagene Zweiteilung der Meiose in Synmeiose und Anameiose einleuchtend sein. Wenn innerhalb der Meiose eine einzige Interphaseäquivalente ist, muss natürlich hier die Grenze zwischen zwei Perioden gehen und nicht bei der Zellteilung, der nur sekundäre Bedeutung zukommt. Dass die Interkinese einer Interphase nicht gleichkommt, wurde ja längst erkannt. Es wird vielleicht darauf hingewiesen, dass in einigen Fällen keine Verwischung der Gemini nach der Diplophase stattfindet (z. B. bei *Alydus calcaratus* nach REUTER 1930). Hier muss an ein inneres Verdoppelungswachstum ohne Verwischwerden gedacht werden; die *Alydus*-Chromosomen werden ja doch im entsprechenden Stadium »wollig«.

### 1-Meioseprophase

Da die Entwicklung der Gemini zur Metaphasegestalt bei diesem Objekte wenig von Interesse bietet, wird sie hier übergangen.

In der Diaphase der Spermatozyten wurde eine Erscheinung beobachtet, die einige Worte verdienen dürfte. Wenn die Gemini gerade daran sind ihre endgültige Form zu bekommen, erscheinen *kleine kugelrunde Körper* an ihrer Seite. Meistens sieht man, wie ein feiner Faden den Geminus mit der Kugel verbindet. Fig. 6a zeigt eine Kugel, die mit der einen Hälfte des noch bilobischen Geminus verbunden ist, Fig. 6b einen ähnlichen Fall, wo aber zwei Fäden sich von der Kugel nach den beiden Teilen des Geminus ziehen. Fig. 6c schliesslich hat zwei schon rundliche, mit Kugeln versehene Gemini. Es ist sehr schwer die Kugeln zu Gesicht zu bekommen, denn erstens wird die Farbe recht leicht von ihnen ausgezogen, so dass etwas dunkler als gewöhnlich ge-

färbte Präparate verwendet werden müssen, und zweitens findet man sie noch nicht, wenn die Gemini etwas längere Stäbchen- bzw. Ringform besitzen, auch nicht, wenn die endgültige Form der Gemini erreicht ist. Der letzte Zustand ist ja recht allgemein in den Präparaten, und auch die Entwicklungs-

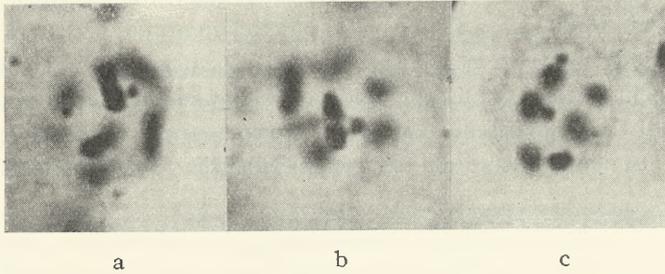


Fig. 6. 1-Spermatozytenprophase. In a und b ein, in c zwei Gemini mit Eliminationskugeln. — Carn. Heid. (a und b), Lenh. Heid. (c).

stadien der Gemini sind nicht selten, aber gerade die letzte Etappe der Geminausbildung geht wie natürlich recht schnell von statten. Um den Zeitpunkt des Auftretens der Kugeln zu zeigen, wird hier das Protokoll einer genauen Durchmusterung einer ganzen Zyste gegeben, wo die jüngsten Zellen noch lange Stäbchen bzw. Ringe enthalten und die ältesten bald fertiggebildete Gemini. Es werden unterschieden: Ringe und aus diesen sich entwickelnde runde Gemini; lange Stäbchen, die oft V-förmig gebogen sind, und aus diesen sich entwickelnde kurze Stäbchen, die oft bilobisch sind. Die Zellen sind nach absteigender Anzahl Ringe plus lange Stäbchen geordnet.

Nr.	Ringe	Lange Stäbch.	Runde Gemini	Kurze Stäbch.	Kugeln
1	2	8	—	—	—
2	3	5	—	2	—
3	2	5	1	2	—
4	1	6	1	2	—
5	2	4	2	2	—
6	2	4	—	4	—
7	2	4	—	4	—
8	1	5	—	4	—
9	—	6	—	4	—
10	3	2	1	4	—
11	2	3	2	3	—
12	1	4	1	4	—
13	1	4	1	4	—
14	1	4	1	4	—
15	—	5	1	4	—
16	—	4	3	2	—

Nr.	Ringe	Lange Stäbch.	Runde Gemini	Kurze Stäbch.	Kugeln
17	—	4	2	4	—
18	—	4	1	5	—
19	—	4	1	5	—
20	—	3	2	4	—
21	—	3	1	6	—
22	—	3	2	5	5
23	—	2	2	6	—
24	—	2	1	7	—
25	—	2	3	5	4
26	—	2	3	5	3
27	—	1	2	7	5
28	—	—	3	7	6
29	—	—	4	7	4
30	—	—	3	7	6
31	—	—	2	8	5
32	—	—	2	8	9

Um das Aussehen der Kerne dieser Zyste zu demonstrieren, werden in Fig. 7 drei von den Zellen abgebildet. Fig. 7a ist die Zelle 2 mit nur 2 Gemini der vorgeschritteneren Kategorien (die kleinen Körner sind die Zentriolen), b und c die Zellen 30 bzw. 32, wo sämtliche Gemini verkürzt sind und zahlreiche überzählige Kugeln vorhanden sind. Die Tabelle zeigt, wie die Anzahl der Gemini nur in zwei Fällen von 10 abweicht, nämlich in nr. 20, wo 9 und 29, wo 11 vorhanden sind; in diesem ist offenbar ein Geminus in zwei zerfallen. Vgl. p. 33.

Die Kugeln werden dann sehr bald verflüssigt, denn in späteren Stadien sieht man oft achromatische unscharfe Brocken, die schliesslich ganz verschwinden. In dem Endstadium der Diaphase ist die Karyolymphe klar.

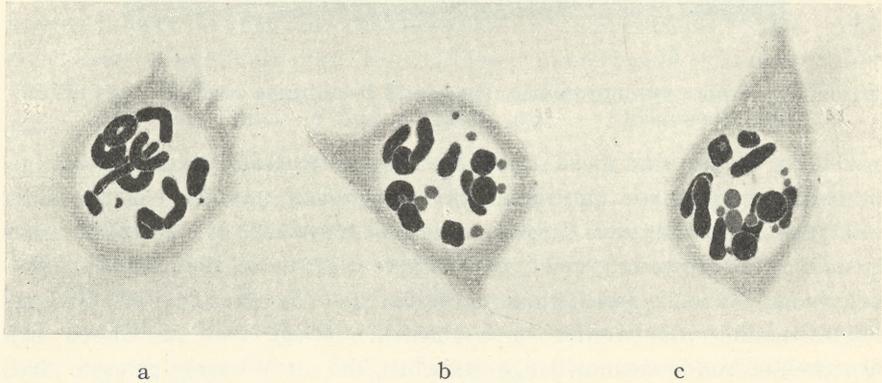


Fig. 7. Spermatozytenprophase. a früheres Stadium ohne Eliminationskugeln, b u. c spätere Stadien mit zahlreichen Eliminationskugeln.

Es handelt sich offenbar um dieselbe Erscheinung, auf die schon SEILER 1914 die Aufmerksamkeit gerichtet hat, als er über die Diaphase von *Lymantria dispar* und *japonica* sagt (p. 240): »Erwähnt sei schliesslich noch, dass gelegentlich an den Prophasenchromosomen kleine Chromatinkügelchen an feinen Fäden hängen (3).« Die Ziffer weist auf Tafelfigur 71 hin, wo ein Geminus mit 3 bezeichnet ist. An diesem Geminus, der offenbar auch wie die entsprechenden bei *Limnophilus decipiens* gerade an der Grenze zum Fertigsein ist, hängt ein kugelförmiges Gebilde mittels eines feinen Fadens. Man kann nicht umhin die Ähnlichkeit mit z. B. Fig. 6c vorliegender Arbeit zu bemerken.

SEILER vermutet, dass in der Erscheinung ein Eliminationsprozess vorliegen könnte (p. 240): »Über die Bedeutung dieser Erscheinung weiss ich nichts. Handelt es sich vielleicht um einen Eliminationsprozess?« Bei der allgemeinen Behandlung der Elimination, die ja in sehr augenfälliger Weise in der Eireifung hervortritt (bei den Lepidopteren und wie später hervorgehen wird auch bei den Trichopteren), stellt sich SEILER p. 250 die Frage, ob auch die Spermatozytenchromosomen eliminieren und sagt dann: »Es kann nur so

viel gesagt werden, dass auf keinem Stadium der Spermatogenese etwas entdeckt werden konnte, was sicher in Parallele hätte gebracht werden können zu der Elimination in der ersten Reifeteilung der Ovocyten. Man hätte etwa an ein Austreten von Chromidien während der Wachstumsphasen denken können. Es gelang aber nicht, solche nachzuweisen. Damit ist aber natürlich nicht gesagt, dass nicht doch in versteckter, schwer nachweisbarer Form ein ähnlicher Vorgang sich vollzieht (vgl. die Bemerkung S. 240).» Wie man sieht, sind die Beobachtungen SEILERS zu sporadisch, um ihn selbst zu überzeugen. *Vielleicht kann die Frage nach den hier mitgeteilten Befunden in der von SEILER gedachten Richtung jedoch beantwortet werden.*

Während der Diaphase der Spermatozyten, vielleicht schon in der Pachyphase, können hier und da zarte *Flagellen* an den Zentriolen beobachtet werden. Sie sind wie natürlich nur selten in so günstiger Lage, dass sie mehr als eine ganz kurze Strecke verfolgt werden können. Am besten sieht man die Flagellen in Ausstrichen an frischem Material. So deutlich wie bei den Lepidopteren sind sie allerdings nicht, z. B. *Callosamia promethea* (COOK 1910 p. 308), *Abraxas grossulariata* (DONCASTER 1911 p. 181), *Phalera bucephala* (MEVES 1903), *Pygaera pigra, curtula, anachoreta* (FEDERLEY 1913 p. 20), *Galleria mellonella* (v. KEMNITZ 1914), *Dicranura vinula, erminea* (FEDERLEY 1915b p. 7 u. 8), *Deilephila euphorbiae* (BUDER 1915), *Orgyia antiqua, thyellina* (CRETSCHMAR 1928). V-förmige Zentrosomen wurden jedoch nicht beobachtet.

In den Endstadien der Diaphase kann das *Geschlechtschromosom* seiner abweichenden Kleinheit wegen leicht unterschieden werden.

### 1-Meiosemetaphase

Wie Fig. 10 für das ♂ und Figg. 8 u. 9 für das ♀ zeigen, finden sich in den 1-Metaphasen genau 10 Elemente. Da in den Oogonien 19 Chromosomen vorhanden waren, können nur 9 Gemini in der 1-Metaphase der Eier vorkommen; das zehnte muss ein einfaches Chromosom sein. In den Spermatozyten sind dagegen nur Gemini vorhanden.

An dieser Stelle dürfte es angebracht sein einige Worte über die bis jetzt bekannten *Chromosomenzahlen* der Trichopteren einzufügen. Die folgenden Zahlen (1-Metaphase, ♂) unter Hinzufügung einiger neuen von mir ermittelten (+) sind mir bekannt:

<i>Phryganea grandis</i> L. ....	28	+
<i>Phryganea striata</i> L. ....	28	+
<i>Phryganea varia</i> Fabr. ....	28	+
<i>Phryganea obsoleta</i> Hag. ....	28	+

<i>Phryganea minor</i> Curt. ....	19	+
<i>Agrypnetes crassicornis</i> Mc Lachl. ....	za 50	+
<i>Molanna angustata</i> Curt. <sup>1</sup> .....	27	+
<i>Limnophilus decipiens</i> Kol. ....	10	KLINGSTEDT 1928
<i>Limnophilus lunatus</i> Curt. ....	13	KLINGSTEDT 1928
» <i>Limnophilus rhombicus</i> L.» .....	6	PCHAKADZE 1928
<i>Limnophilus rhombicus</i> L. ....	30	+
<i>Limnophilus stigma</i> Curt. ....	za 29	+
<i>Anabolia sororcula</i> Mc Lachl. ....	30	PCHAKADZE 1928
<i>Anabolia sororcula</i> Mc Lachl. <sup>1</sup> .....	30	+
<i>Platyphylax designatus</i> Walk. ....	30	LUTMAN 1910

Bei *Limnophilus rhombicus* konnte die von PCHAKADZE 1928 angegebene Zahl 6 von mir nicht wiedergefunden werden. Schon vor mehreren Jahren hatte ich bei dieser Art 30 Gemini beim ♂ gezählt, und nach dem Erscheinen der Angabe PCHAKADZES wurde diese Zahl nachgeprüft und bestätigt. Da sicherheitshalber die Bestimmung durch Zucht kontrolliert wurde, kann ich nur annehmen, dass bei PCHAKADZE eine Verwechslung vorliegt.

Nach BELIAJEFF 1930 p. 386 hat PCHAKADZE noch mehrere Arten mit 30 Chromosomen gefunden (unveröffentlicht).

BELIAJEFF 1930 hat die Chromosomenzahlen der Schmetterlinge zusammengestellt und auch selbst eine stattliche Anzahl neuer Vertreter dieser Gruppe untersucht. Er hat gefunden, dass die meisten Zahlen (za 75 %) in die Kategorien 28—31 fallen. Seine Feststellung, dass unter den Insekten besonders die Trichopteren ähnliche Chromosomenzahlen aufweisen (nach der obigen Tabelle za 60 % in den Kategorien 28—31), besteht somit zu recht.

Nach BELIAJEFF beweist das Überwiegen der Zahlen um 30 »mit Bestimmtheit, dass eine nahe zu 30 stehende Zahl für die Schmetterlinge die phylogenetisch primäre gewesen sind« (p. 387 ff.). Es scheint jedoch nicht so selbstverständlich zu sein, wie BELIAJEFF sich vorstellt. Ebenso gut kann angenommen werden, dass ursprünglich weit grössere Zahlen die allgemeinsten waren, dass sie z. B. um 50 sich gruppieren. In der Gruppe könnte dann eine Tendenz zur Verminderung der Chromosomenzahl eingetreten sein, die heute so weit gediehen ist, dass die meisten Schmetterlinge bis zu za 30 angelangt sind. Einige Arten wären dabei den übrigen vorausgeeilt, und andere wieder hätten sich langsamer verändert (vgl. SÖDERSTRÖM 1927). Dagegen sagt BELIAJEFF 1930 p. 395: »Wenn in der Phylogenese schliesslich irgendwelche Tendenz — entweder zur Vergrösserung oder zur Verminderung der Chromosomenzahl — existierte, so müsste sie wenigstens zu bestimmten Unterschieden im Bau der Karyotypen weit voneinander entfernter Familien des Systems führen, was aber gerade nicht der Fall ist.« Das scheint mir nicht notwendig zu sein.

<sup>1</sup> Herr Dr. GEORG ULMER hatte die Freundlichkeit diese Raupe zu bestimmen.

Warum sollten denn nicht Familien und Ordnungen wie Individuen sozusagen ihre »Genotypen« haben, die die Veränderungsgeschwindigkeiten in einem gewissen Rahmen halten? Wenn ein phylogenetischer Verlauf von einem bestimmten Zeitpunkte an verfolgt wird, muss doch nicht nur auf Umwelt und Zufall achtgegeben werden! Diese beiden wirken doch nur innerhalb der vom Initialzustande vorgeschriebenen Grenzen, und gerade einem Initialfaktor des Lepidopteren-Trichopteren-Stammes könnte das Vorwiegen der Zahlen 28—31 zu verdanken sein. Übrigens dürfte es sich bei noch extensiverer Durchforschung einzelner Familien und Gattungen innerhalb der Lepidopteren zeigen, dass sie in der Tat untereinander statistisch *etwas* verschieden sind; schon jetzt wissen wir ja, dass z. B. die SpHINGIDEN nur die Zahlen 27—29 aufweisen.

*Die Form der Gemini* — vom Pol aus gesehen — ist eine mehr oder weniger runde (Figg. 9—10). Besonders gilt das von dem ♂, während die Gemini beim ♀ etwas eckig sein können (Fig. 9). Die von PCHAKADZE gegebenen Figuren für das ♂ sind auch etwas eckig. Wahrscheinlich ist dieser Umstand auf die Art der Fixierung zurückzuführen. Von der Seite gesehen sind die Gemini bilobisch (Figg. 8d u. 9a). So auch bei PCHAKADZE (Fig. 39).

Die Schmetterlinge weisen bekanntlich für gewöhnlich dieselbe rundliche Form der Gemini in Polansicht auf (BELIAJEFF 1930 p. 374—376). Bisweilen finden sich jedoch etwas längliche oder sogar bilobische Umrisse. DONCASTER 1912c (Figg. 6, 8 u. 9) bildet für *Pieris brassicae* ♂ mehrere bilobische Gemini ab, desgleichen 1914a (Tafelfigg. 7 u. 8) für *Lycia hirtaria* ♂ (vgl. MALAN 1917 p. 38). Eben solche Gemini hat *Phragmatobia fuliginosa* ♀ nach SEILER 1914 Textfig. 5a; nach Textfig. 10 haben *Lymantria dispar* ♀ und *japonica* ♀ sogar vier paarweise entgegengesetzte Einkerbungen; da die Trennung der Konjugationspaarlinge durch keine dieser Querkerben geht, spricht SEILER hier von Ditetraden. FEDERLEY 1915a Figg. 4 u. 5 hat bei *Smerinthus populi austauti* × *Sm. p. typica* ♀ etwas längliche, ab und zu bilobische Gemini gesehen. Derselbe Forscher hebt 1915b p. 7 für *Dicranura vinula* ♂ und *D. erminea* ♂ etwas längliche Formen hervor.

*Fumea casta* ♀ hat nach SEILER 1921 Textfig. a etwas längliche Gemini. SEILER & HANIEL 1921 Textfig. 2 bilden für *Lymantria monacha* längliche und bisweilen bilobische oder sogar tetralobische Gemini ab. Noch möge an die langen Gemini der langchromosomigen Rasse von *Phragmatobia*

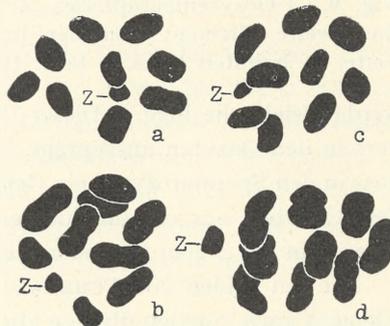


Fig. 8. 1-Oozytenmetaphase (a, c u. d) und späte Oozytendiaphase (b, d schief von der Seite gesehen).

*fuliginosa* erinnert werden (SEILER 1925 p. 73). CRETSCHMAR 1928 Textfig. 3 gibt für *Orgyia antiqua* ♂ und *thyllina* ♂ bilobische Gemini an. KAWAGUCHI 1928 p. 535 und Tafelfig. 134 hat bei *Bombyx mori* etwas längliche und gelegentlich bilobische Gemini gefunden. Schliesslich sei auf den eigentümlichen *Dasychira pudibunda*-Fall hingewiesen, wo ein Geminus unter 87 konstant und deutlich bilobisch ist (BELIAJEFF 1930 p. 374).

Es ist natürlich nicht zu vergessen, dass das Bilobischsein einiger Gemini durch schiefe Stellung in der Äquatorialebene verursacht werden kann und dass also die Querkerbung in Wirklichkeit die beginnende Anaphase bedeuten kann. Nach den genauen Feststellungen von SEILER 1914 möchte das jedoch als weniger wahrscheinlich angesehen werden, es wären höchstens wenige Fälle so zu deuten.

Diese grosse Variabilität lässt sich mit CRETSCHMAR 1928 p. 330 auf einer verschieden weit gehenden Kontraktion der Gemini zurückführen. Weitere Besprechung der Frage der bilobischen Gemini auf Seite 53.



a

b

Fig. 9. 1-Oozytenmetaphase. Z in a das zweite Element von der linken Seite, in b unten links. — Petr. Gent.

In der Grösse unterscheiden sich die Gemini bei *Limnophilus decipiens* sehr wenig voneinander und bilden — wenn von den kleinsten abgesehen wird — eine ununterbrochene Reihe. Nur das kleinste Element ist durch eine deutliche Lücke von den übrigen unterschieden und kann immer identifiziert

werden (siehe die Figg.). Dieser Unterschied gegenüber den übrigen ist besonders in den Oozyten ausgeprägt. Aus dem vorigen erklärt sich dies dadurch, dass in den Spermatozyten ein Geminus, der ZZ-Geminus vorliegt, während in den Oozyten nur ein univalentes Chromosom Z vorhanden ist. Das Univalentsein des Z geht besonders deutlich aus Figg. 8d u. 9a hervor.

Bei den beiden von PCHAKADZE untersuchten Arten scheint das kleinste Element auch von den übrigen abzuweichen, jedoch nicht so deutlich wie hier (Figg. 40, 72).

Ein überaus schönes Beispiel einer Art mit einem von seinen Genossen durch Kleinheit abweichenden Geminus hat BELIAJEFF bei *Boarmia punctularia* ♂ gefunden. Er nennt den kleinen punktförmigen Geminus m. Einen ähnlichen Fall hat FEDERLEY 1914 für *Dilina tiliae* ♂ (p. 7 Fig. 1), *Smerinthus ocellata* ♂ (p. 9 Fig. 4) und *Sm. oc. var. planus* ♂ (p. 10 Fig. 7) abgebildet. (Vgl. p. 50.)

Durch besondere Grösse abweichende Gemini sind z. B. bei *Euvanessa antiopa* ♂ und *Cacoecia cerasivorana* ♂ (STEVENS 1906), sowie bei *Lymantria monacha*

♂ und teilweise ♀ (SEILER & HANIEL 1921 p. 84 u. 89) und *Phragmatobia fuliginosa* ♂ u. ♀ (SEILER 1913, 1914) vorhanden. Bei *Phragmatobia fuliginosa* wurde die Geschlechtschromosomennatur des grossen Geminus bewiesen, bei *Lymantria monacha* konnte indessen keine Inäqualität in der Oogenese nachgewiesen werden (hier ist übrigens der grosse Geminus zeitweise in kleinere Teile zersplittert), die Möglichkeit seiner Geschlechtschromosomennatur besteht natürlich trotzdem. Die beiden anderen Arten sind nicht näher untersucht worden. Auch bei *Orgyia thyellina* unterscheidet sich das grösste Chromosom von den übrigen nach CRETSCHMAR 1928 p. 329. Zu den hier aufgezählten Arten hat neuerdings BELIAJEFF sechs weitere hinzugefügt (♂♂): *Smerinthus populi*, *Orthosia circellaris*, *Mamestra persicariae*, *Spilosoma menthastris*, *Sylepta ruralis* und *Tachyptilia populella* (p. 377). Ein sehr extremer Fall ist *Dasychira pudibunda*, wo von 87 Gemini 2 + 1 viel grösser als die übrigen sind, wobei

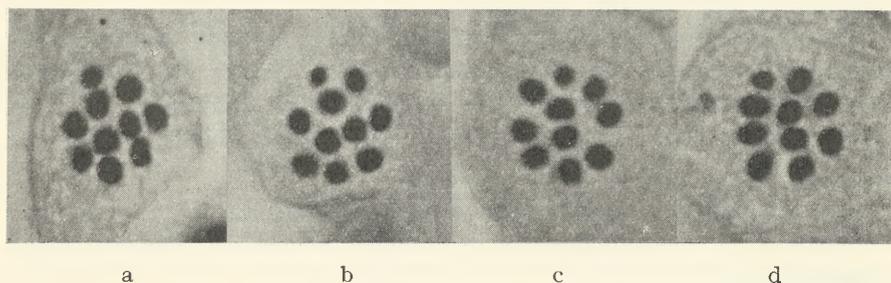


Fig. 10. 1-Spermatozytenmetaphase. ZZ oben links (a, b u. d) und oben (c). — Carn. Heid.

die beiden erstgenannten wiederum grösser sind. Unter den »übrigen« findet sich dann der schon früher genannte bilobische. Ausser bei *Pieris brassicae* (DONCASTER 1912b u. c, BELIAJEFF p. 377) dürften nur noch bei *Chilo simplex* ♂ (KURIHARA 1929) deutlich verschiedene Grössenklassen unter den Gemini zu unterscheiden sein. Nach DONCASTER 1914a p. 236 hat *Lycia hirtaria* in den Spermatogonien 6 kleinere (4 besonders kleine) Chromosomen, aber nach den Figuren zu urteilen, können die entsprechenden Gruppen in der 1-Metaphase nicht scharf auseinandergehalten werden.

Die ZZ befinden sich beim ♂ immer im Rande der Chromosomenplatte, beim ♀ dagegen oft im Innern. Von den langen Geschlechtschromosomen in der 1-Metaphase der *Phragmatobia fuliginosa* ♀ sagt SEILER 1914 p. 200: »...; mit Vorliebe liegt es peripher.«

In Fig. 9b sieht man, wie die Mitte des Geminus von einem lichten Fleck eingenommen ist. Wie schon p. 26 gesagt wurde, findet sich diese Erscheinung besonders bei schwacher Färbung und öfter bei Gent. als Heid. Hier möchte ich sogleich auf CRETSCHMAR 1928 p. 310 hinweisen, wo eine m. E. sehr zutreffende

Erklärung gegeben wird, allerdings für Spermatogonienchromosomen. Nach ihm ist die Ursache darin zu suchen, dass in den Chromosomen eine tiefer gefärbte Mantelschicht und eine schwach bzw. nicht gefärbte Innenschicht zu unterscheiden sind. Wie CRETSCHMAR hervorhebt, ist sicher oft auf Gespaltensein, ohne eine solche Möglichkeit in Betracht zu ziehen, geschlossen worden. Bei *Limnophilus decipiens* tritt diese Gefahr bei der Beurteilung der Chromosomen sehr deutlich hervor, denn die Geminihälften scheinen öfters gespalten zu sein (z. B. in Fig. 9a, aber in der Reproduktion leider schlecht zu sehen). Durch näheres Studium im Mikroskop der in Fig. 9b abgebildeten Metaphase erkennt man bald, dass in den beiden Geminushälften je ein lichter Innenteil sich befindet. Bei hoher Einstellung sieht man den oberen, tiefer verschwindet er, um noch tiefer wieder zu erscheinen. In Z ist eine derartige Differenzierung nicht zu sehen.

In sehr charakteristischer Weise tritt dieser Fleck bei *Anobolia sororcula* (PCHAKADZE 1928 Tafelfig. 40) hervor.

Eine Aussage von HENKING 1890 p. 507 möge hier als Beispiel aus der Lepidopterenzytologie Erwähnung finden, weil sie gerade die 1-Metaphase der Oozyten (*Pieris brassicae*) betrifft: »Die Chromatinstäbchen sind im Inneren etwas heller, eine Andeutung dafür, dass sie aus einem verschiedenartigen centralen und peripheren Theile bestehen.»

Die bei manchen Lepidopteren vorhandene Neigung der Chromosomen Verbände in der 1-Oozytenmetaphase zu bilden, kommt bei *Limnophilus decipiens* nicht vor.

Nebenbei sei bemerkt, dass die *Spindelfasern* der 1-Oozytenmetaphase sich nicht bis zu dem Konvergenzpunkte verfolgen lassen und dass an diesem kein Zentriol zu finden ist (Fig. 9a oberer Pol). DEDERER 1915 p. 4 sagt auch über dasselbe Stadium bei *Philosamia cynthia*: »The spindle fibers can rarely be traced to a point of convergence, and no centrosomes nor asters appear.» Vielleicht ist die Spindel in diesen Fällen noch nicht fertig (vgl. SEILER 1914 Tafelfig. 16 ff.).

An dieser Stelle fühle ich die Verpflichtung einen sehr bedauerlichen Irrtum, der bei KLINGSTEDT 1928 veröffentlicht ist, zu berichtigen. Fig. 8 p. 182 ist nicht, wie damals angenommen wurde, eine 1-Oozytenmetaphase sondern eine — Blastomerenmetaphase. Die Verwechslung kann gewissermassen dadurch erklärt werden, dass ich gerade nach einer haploiden Metaphase, worin ein Element univalent, die übrigen bivalent seien, auf der Jagd war; wer die Figur ansieht, dürfte die in dieser Richtung suggestive Wirkung zugeben. Mein Zögern in der Interpretation von Fig. 9 besteht also auch zu recht. Der Zeitpunkt (p. 181) »ab. 4 hours« bezieht sich natürlich auf die ersten Blastomerenmitosen. Das in der Fussnote über die 1-Anaphase Gesagte ist indessen ganz richtig.

Wieder eine Warnung vor zu eiligen Schlüssen. Siehe weiter unten p. 55.

## 1-Meioseanaphase

In Fig. 9a ist eigentlich schon der Anfang der 1-Anaphase einer Oozyte angedeutet. Die Geminushälften sind ein wenig auseinander gewichen, und — das ist besonders zu vermerken — zwischen den beiden Teilen ist ein kleines Mittelstück zu sehen; die beiden seitlichen Gemini zeigen das deutlich. In der Tat wurde *in den 1-Oozyten von Limnophilus decipiens ein Eliminationsvorgang* entdeckt, der genau dem bei den Lepidopteren früher bekannten, von PLATNER 1888 zuerst gesehenen, von HENKING 1890 p. 510 ff. beschriebenen und von SEILER 1914, 1917 und 1923 eingehend studierten Vorgang gleicht. Das Mittelstück der Gemini in Fig. 9 besteht also aus Eliminations»chromatin«. Eine Eliminationsplatte, von der Seite gesehen, in der späten Anaphase findet sich in Fig. 11e, wo gewissermassen von Eliminations»chromosomen« gesprochen werden kann; so scharf erscheinen die Elemente der mittleren Platte. Fig. 11c, wo eine Eliminationsplatte in Polansicht zu sehen ist, zeigt 9 Elemente. Dass nicht 10 zu sehen sind, beruht darauf, dass das Z nicht eliminiert. Aus Figg. 9a und 11e kann dieser Umstand auch ersehen werden. In Fig. 11c gibt es auch einen leeren Raum an der Stelle, wo das Eliminations»chromosom« von Z zu erwarten wäre. Hierin zeigt sich ein Unterschied gegenüber den Lepidopteren, denn nach SEILER 1923 p. 29 eliminiert auch das Z von *Fumea casta*. Ein Vergleich zwischen der Eliminationsplatte und den beiden Tochterplatten lässt ohne weiteres erkennen, wie die Eliminations»chromosomen« mit den Anaphasechromosomenpaaren zusammengehören.

Der Eliminationsvorgang wurde bei dieser Gelegenheit nicht näher untersucht. Allerdings kann hinzugefügt werden, dass auch hier, wie SEILER 1914 p. 173, 177 und 1917 p. 83, DONCASTER 1922 p. 405 und KAWAGUCHI 1928 p. 536 bei den Lepidopteren beobachtet haben, eine ziemlich grosse Variabilität in bezug auf die Grösse der Elimination besteht. Fig. 11f—h sind ja Anaphasen ohne jegliche Eliminationsplatte.

Die Übereinstimmung der Trichopteren mit den Lepidopteren tritt ganz besonders in dieser Erscheinung der Oozytenanaphaseelimination hervor. Sie wurde ja unter den Insekten nur bei den Lepidopteren und hier bei sämtlichen untersuchten Arten beobachtet. Diese sind bei BĚLAŘ 1928 p. 102 aufgezählt, jedoch unter Beiseitelassung — versehentlich! — von *Philosamia cynthia* (DEDERER 1915 p. 5). *Bombyx mori* und *Bombyx mandarina* sind später noch hinzugekommen (KAWAGUCHI 1928).

*Die 1-Anaphase ist in bezug auf die Chromosomenverhältnisse äusserst deutlich.* Man kann in den meisten Fällen auch in der Seitenansicht die Chromosomen zählen. So wurden in zahlreichen Eiern zweifelsohne 10 Chromosomen in der einen Spindelhälfte und 9 in der anderen gezählt. Niemals wur-

den andere Zahlen gefunden, ohne dass irgendein Verdacht auf die Einwandfreiheit der Verhältnisse wach wurde. Oft waren in den Platten nur 9 bzw.

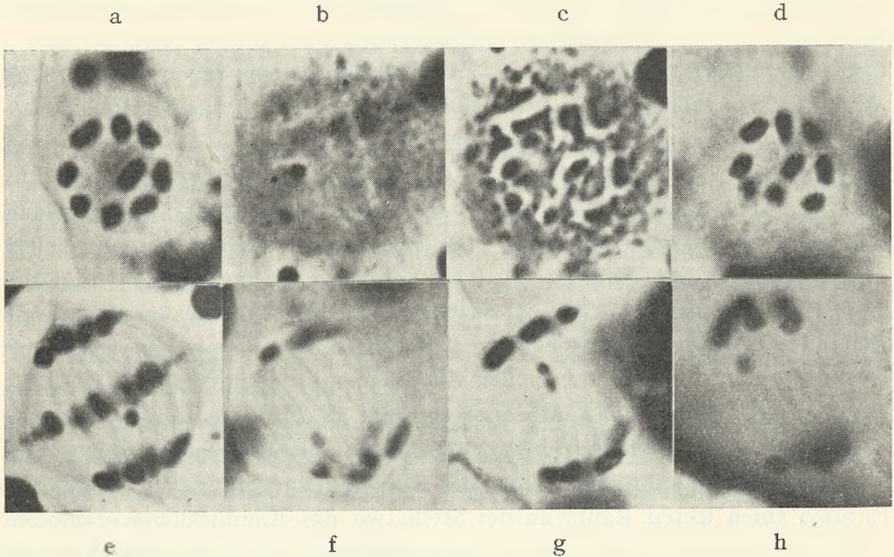


Fig. 11. Späte 1-Oozytenanaphase. a—d ein genau wie e aussehender Kern, der in drei senkrecht gegen die Achse gehende Schnitte zerlegt ist. a äussere Tochterplatte, b Z (höhere Einstellung im mittleren Schnitte), c Eliminationsplatte (tiefere Einstellung im mittleren Schnitte), d innere Tochterplatte. e—h äussere Tochterplatte nach unten, in g u. h ist die Eioberfläche links unten zu sehen. Z, das nachhinkt, geht dreimal nach aussen (a—d, e u. f), zweimal nach innen (g. u. h). — Während der Aufnahme von h wurde die Mikrometerschraube gedreht, denn die beiden Tochterplatten waren nicht gleichzeitig zu sehen. Die beiden kleinen Punkte in b sind Plattenfehler. — Petr. Heid. (a—d u. e), Petr. Gent. (f—h).

9 Chromosomen zu sehen, dann aber fand sich ein Chromosom irgendwo zwischen den übrigen. Dieses absonderliche Chromosom ist immer kleiner als

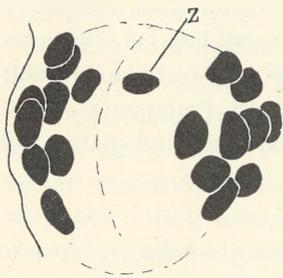


Fig. 12. Späte 1-Oozytenanaphase. Z nachhinkend. Die Eioberfläche links.

seine Genossen; es ist das Z. Die Zellen, wo das Z noch auf dem Wege zum Pol ist, sind offenbar etwas jünger. Später holt es die Tochterplatte, wohin es gehört, ein. Einige Figuren werden diese Verhältnisse erläutern. Ein ungewöhnlicher Zufall ermöglichte das Zustandekommen des, wie es scheint, recht instruktiven Präparates Fig. 11a—d. Der Kern ist durch zwei genau normal zur Achse gehende Schnitte in drei Teile zerlegt, in der Weise, dass im ersten Schnitte die äussere Tochterplatte, im zweiten das Z und die Eliminationsplatte, im

dritten Schnitte schliesslich die innere Tochterplatte zu liegen gekommen ist. Die beiden Tochterplatten zeigen je 9 Chromosomen, die sich in genau einander entsprechenden Lagen befinden. Links oben sieht man in beiden eine Lücke. Hier hinein passt das Z, das zwischen der äusseren Platte und der Eliminationsplatte liegt. Wieder kann konstatiert werden, dass Z deutlich kleiner als die übrigen Chromosomen ist. In Fig. 11e—h sind dann Anaphasen in Seitenansicht dargestellt worden. Z befindet sich hier auf dem Wege nach dem einen Pol, in e und f geht es nach aussen, in g und h nach innen. In g ist Z zweiteilig, vermutlich als Vorbereitung zur 2-Meiose. Fig. 11e könnte gleichgut 11a—d von der Seite gesehen sein, so ähnlich ist sie. Wie aus Figg. 11g und 11h hervorgeht, stehen die Spindeln schief gegen die Eioberfläche. Eine frühe Anaphase ist in Fig. 12 in Seitenansicht dargestellt worden, um die übersichtlichen Verhältnisse zu zeigen. Die zueinander gehörenden Tochterchromosomen und das für das Z bestimmte Loch sind sehr leicht zu finden. In Fig. 13 finden sich dann drei etwas spätere Anaphasen, wo das Z schon die übrigen Chromosomen fast eingeholt hat. Solche Stadien sind sehr schwer zu fotografieren, denn die Chromosomen liegen kaum jemals in einer Fläche (Fig. 14a—d).

Ein unzweideutiger Fall von Heterokinese liegt also hier vor. Über das entsprechende Phänomen bei den Lepidopteren siehe p. 20. Die Übereinstimmung mit den beiden Psychiden, wo auch der OZ-ZZ-Typus herrscht, ist sehr auffallend.

Ein Vergleich zwischen den in der Gruppe *Lepidoptera-Trichoptera* bekannten *Geschlechtschromosomen in bezug auf Grösse* darf hier in aller Kürze gemacht werden. Bei *Phragmatobia* ist wie bekannt Z das bei weitem grösste Chromosom. Auch bei *Talaeporia tubulosa* ist es eins der grössten, jedoch nicht von den grössten Autosomen zu unterscheiden (SEILER 1917 p. 88). Bei *Fumea casta* ist es auch nicht durch Grösse zu identifizieren, gehört aber zu den grösseren oder mittleren Chromosomen (SEILER 1921 p. 24). Bei *Abraxas* konnte die Identität des Z unter den Chromosomen nicht festgestellt werden. Bei *Limnophilus decipiens* schliesslich ist Z das deutlich kleinste Chromosom.

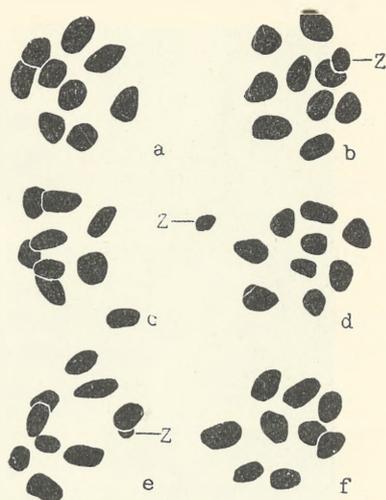


Fig. 13. Späte 1-Oozytenanaphase. Sechs paarweise zusammengehörende Tochterplatten. a, d u. e nach innen, b, c u. f. nach aussen. Z einmal nach aussen, zweimal nach innen.

In bezug auf Grösse können also die verschiedensten Zustände verwirklicht sein. Von den auf p. 44 ff. erwähnten, in der Grösse abweichenden Chromosomen kann nur gesagt werden, dass möglicherweise Geschlechtschromosomen hinter ihnen stecken. In den Fällen, wo Geschlechtschromosomen konstatiert

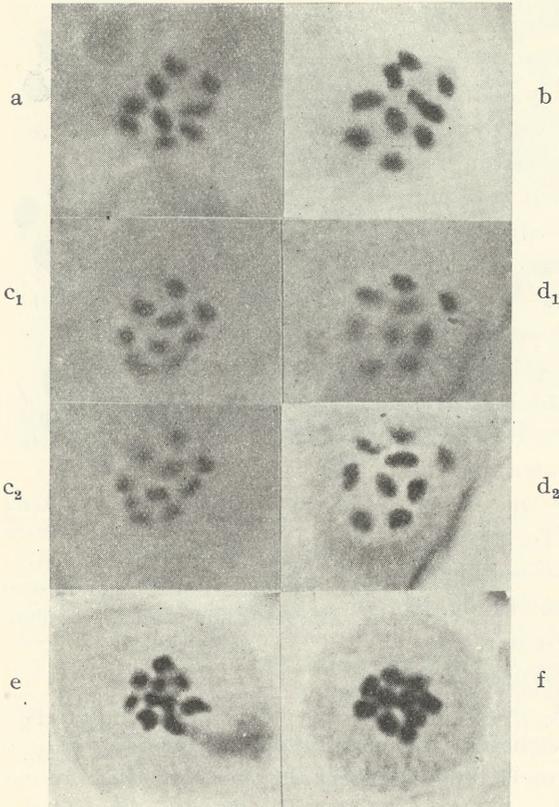


Fig. 14. Späte 1-Oozyten- (a—d) und 1-Spermatozytenanaphase (e u. f). Z in b mitten im oberen Teile, in c unten links, in e links, in f unten. c. u. d je zweimal in verschiedener Einstellung. Die Oozytenplatten gehören paarweise zusammen; die Spermatozytenplatten sind aus verschiedenen Zellen. b u. c nach innen, a u. d nach aussen. Z zweimal nach innen. — Petr. Gent. (a—d), Carn. Heid. (e u. f).

(SEILER 1921 p. 21 Fig. a und p. 23 Fig. b), in *Talaeponia tubulosa* dagegen nicht (SEILER 1917 p. 86) oder viel seltener (SEILER 1920 p. 252). *Solenobia pineti* scheint sich wie *Talaeponia tubulosa* zu verhalten (SEILER 1922 p. 173, Textfig. I<sub>1-8</sub>). Vergleiche das Verhalten der 1-Metaphase in dieser Hinsicht (p. 43).

wurden und abweichende Chromosomen vorhanden waren, waren ja diese gerade die Geschlechtschromosomen.

In der Anaphase werden die in der Metaphase noch rundlichen Oozytenchromosomen etwas langgestreckter (Figg. 11—14). Sie haben jetzt ein Aussehen, das den von KAWAGUCHI 1928 Tafelfigg. 9, 133 u. 134 für die 1-Metaphase der Oozyten abgebildeten sehr gleicht. Querkerven sind nicht zu sehen, noch weniger natürlich Kerben an den Enden, die nach SEILER 1914 p. 179 und SEILER & HANIEL 1921 p. 88 u. Textf. 2 gerade in diesem Stadium so deutlich bei den *Lymantria*arten zu sehen sind.

Für *Phragmatobia fuliginosa* bildet SEILER 1925 p. 78 Fig. 6b mehrere bilobische Chromosomen ab. In *Fumea casta* treten auch ab und zu bilobische 1-Anaphasechromosomen auf

Von den Anaphasen der 1-Spermatocyten ist nicht viel zu sagen. Hier sind in den Tochterplatten immer 10 rundliche Chromosomen vorhanden, und das kleine Z kann öfters identifiziert werden (Fig. 14 e u. f).

### Interkinese

Zwischen den beiden Meioseteilungen ist keine Ruheperiode eingeschaltet. Die Chromosomen behalten ihre Form vollständig bei.

In der *Spermatogenese* werden die Chromosomen nach der 1-Anaphase nur einander genähert, und eine gemeinsame Kernvakuole tritt auf. Dann lockert sich wieder der Chromosomenklumpen, und ein Zustand, der einer kleineren späten Diaphase ähnelt, tritt ein, um in die 2-Metaphase überzugehen. Bei *Lepidoptera* dürften ähnliche Verhältnisse walten.

In der *Oogenese* scheint die 1-Anaphasetochterplattenfigur ebenso unvermittelt in die 2-Metaphase überzugehen wie bei *Phragmatobia fuliginosa*, wo nach SEILER 1914 p. 183 jene direkt in diese verwandelt wird ohne irgendeinen Zwischenkern zu bilden. Auch DEDERER 1915 p. 6 sagt: »There is apparently no first telophase, for no loss of contour or massing of the chromosomes was observed between the late anaphase and the second metaphase.» KAWAGUCHI 1928 p. 537: »Während der Interkinese drängen sich die Chromosomen stark zusammen. Eine Kernmembran wird nicht gebildet.»

### 2-Meiosemetaphase

Die 2-Metaphase beim ♂ ist eine genau verkleinerte Kopie der 1-Metaphase (Fig. 15a—d). Auch hier sieht man das Z im Rande der Platte und deutlich kleiner. Von der Oogenese besitze ich leider nicht zeitlich genau getroffene Metaphasen sondern nur frühe Stadien, wo die Chromosomen sich noch nicht in die Äquatorialebene eingestellt haben. Von solchen wurde aber eine ganze Anzahl untersucht, und immer fanden sich dieselben Verhältnisse wie in der 1-Anaphase: 10 bzw. 9 Chromosomen in den entsprechenden Platten, unter jenen das kleine Z. Hier und da sieht man eine Andeutung zum Bilobischsein, aber da die Chromosomen sich noch nicht definitiv eingestellt haben, kann man die beginnende Teilung von einer eventuellen Querkerbe anderer Natur nicht unterscheiden. (Vgl. SEILER 1925 p. 70 Fig. 2g u. h, wo für *Phragmatobia fuliginosa* sehr deutlich bilobische Chromosomen abgebildet werden.) In Fig. 16 sind drei Plattenpaare dargestellt worden, eins von diesen ist in Fig. 15e u. f als Aufnahme hinzugefügt.

### 2-Meioseanaphase

Die 2-Anaphase beim ♂ ist auch eine verkleinerte Auflage der 1-Anaphase (Fig. 18a u. b). Die Chromosomenzahl ist in beiden Tochterplatten 10, und das

Z ist leicht zu erkennen. In Fig. 17 sind die aus einem 1-Oozytenkern stammenden Ovienkerne dargestellt worden. Z ist in den 1-Polkern gegangen und hier dann zweigeteilt worden; 10 Chromosomen sind also in den Anaphaseplatten zu zählen (Fig. 17a u. b und Fig. 18c u. d). Der 2-Polkern hat demgemäss nur 9 Chromosomen. Der Reifeikern ist schon zu einem Klumpen zusammengeflossen; die zu erwartenden 9 Chromosomen können nicht unterschieden werden. DEDERER 1915 p. 7 (*Philosamia cynthia*) sagt: »After the second anaphase the egg chromosomes show a tendency to fusion (fig. 25) and it

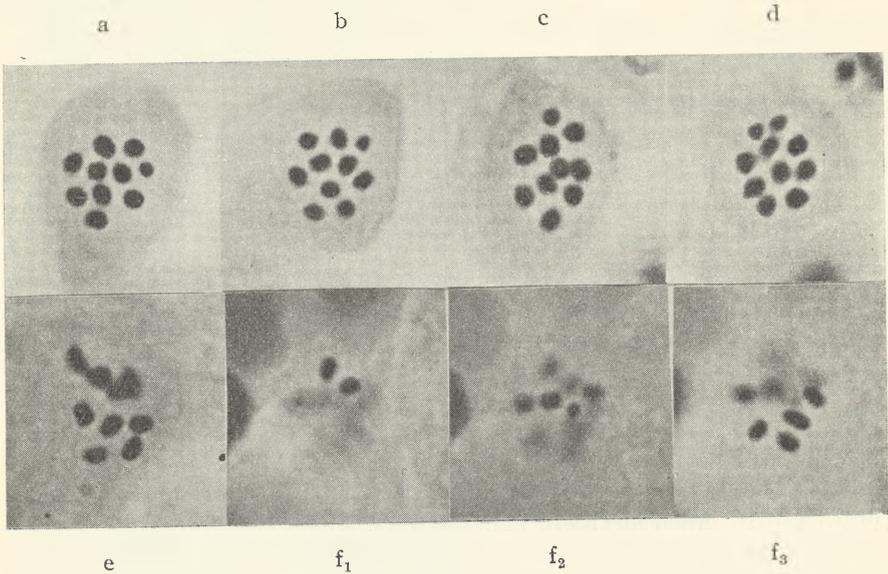


Fig. 15. 2-Spermatocyten- (a—d) und 2-Oozytenmetaphase (e u. f). Z in a rechts, in b oben rechts, in c oben, in d oben links, in f das zweite deutliche Chromosom von der rechten Seite in  $f_2$ . f dreimal in verschiedenen Einstellungen. e nach innen, f nach aussen. e u. f sind als Zeichnungen in Fig. 16c u. d dargestellt worden. — Carn. Heid. (a—d), Petr. Gent. (e u. f).

is impossible to distinguish separate chromosomes at either pole.» Fig. 25 DEDERERS zeigt eine 2-Telophase, wo die eine Tochterplatte verklumpt ist, die andere dagegen nicht, wie meine Fig. 17c—d. (Vgl. auch SEILER 1914 p. 185.)

In Fig. 17 fällt es auf, dass *mehrere Chromosomen deutlich bilobisch sind*.

Im vorigen wurde schon verschiedentlich auf ähnliche Querfurchen aufmerksam gemacht. Doch konnte damals nicht ganz die Möglichkeit ausgeschlossen werden, dass eine Vorbereitung zur folgenden Teilung der Chromosomen vorlag. Besonders auffallend war die Erscheinung in den Gameto-

gonien, eine Verlängerung trat in der 1-Anaphase beim ♀ auf, und schliesslich konnten in der Prometaphase der 2-Meiose hier und da einige Chromosomen mit Querkerben beobachtet werden. In den Lepidopteren sind solche lange bzw. bilobische Chromosomen an teils anderen, teils denselben Stellen gefunden worden. (Vgl. p. 43.)

Auch in der 2-Anaphase hat man bei *Lepidoptera* bilobische Chromosomen gesehen. SEILER 1922 p. 173 Textfig. I 9 u. 10 zeigt mehrere bilobische Chromosomen unter gewöhnlichen runden. Eine daneben stehende Abbildung (11 u. 12) desselben Stadiums (vielleicht zeitlich doch nicht ganz entsprechend, denn die Chromosomen sind viel dichter aneinander liegend) hat dagegen nur runde Chromosomen. In *Philosamia cynthia* sind die entsprechenden Chromosomen doch rundlich nach DEDERER 1915 p. 6; auch verschwindet bei den 12-chromosomigen Individuen die Zweiteiligkeit des in anderen Stadien bilobischen Doppelgeminus (1928 Tafelfigg. 22—23).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass diese zuerst von SEILER für *Phragmatobia juliginosa* entdeckte »Zweiwertigkeit« der Chromosomen eine in *Lepidoptera-Trichoptera* sehr charakteristische Erscheinung ist. Man hat den Eindruck, dass mindestens ein Teil der Chromosomen jeder Garnitur aus zwei (in einigen Fällen mehreren) endweise aneinander gefügten Stücken zusammengesetzt ist, dass diese Stücke aber nur unter bestimmten in der Zelle waltenden Bedingungen gesondert zu sehen sind, meist aber durch starke Konzentration, gelegentlich bis Kugelform, miteinander verschmolzen sind. Vielleicht wäre es möglich durch äusserst genaue Studien an einem umfassenden Materiale von sehr vielen Stadien unter Anwendung einer speziellen Färbungstechnik die Anzahl der bilobischen bzw. einfachen Chromosomen zu bestimmen. Dass diese Anzahl für die verschiedenen Arten charakteristisch ist, scheint wahrscheinlich. Dann wäre es vielleicht nicht mehr wie vorläufig richtig, wie CRETSCHMAR 1928 p. 359 zu sagen: »Für die Schmetterlinge scheidet die Chromosomenform als Wertmesser der Verwandtschaftsverhältnisse aus.«

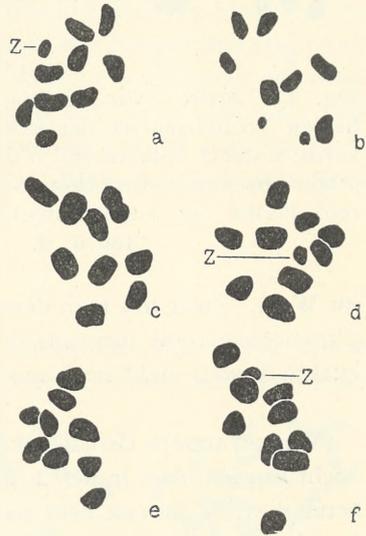


Fig. 16. Frühe 2-Oozytenmetaphase. Sechs paarweise zusammengehörnde Platten. a, d u. f nach innen, b, c u. e nach aussen (1-Polkern). Z alle dreimal nach innen. Photo von c u. d in Fig. 15 e u. f — Die beiden Chromosomen unten in b sind angeschnitten worden.

REUTER 1930 p. 92—95 stellt die Angaben über Sammelchromosomen bei den Lepidopteren zusammen. Die obigen Aussagen mögen als ein bescheidener Zusatz in der von ihm gezeigten Richtung gelten. Seine unter anderem auf Befunde dieser Art aufgestellte Hypothese der Chromosomenphylogenese soll

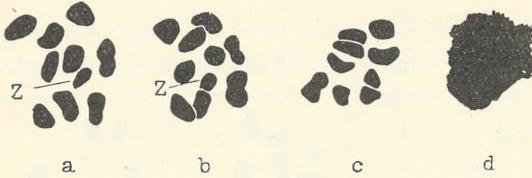


Fig. 17. Späte 2-Oozytenanaphase. a u. b die beiden Tochterplatten des sich teilenden 1-Polkerns; c der 2-Polkern und d der Pronukleus mit schon verschmolzenen Chromosomen. Z nach ausßen. Photo der 1-Polkerntochterplatten in Fig. 18c u. d.

an dieser Stelle nicht weiter behandelt werden. Es sei nur gesagt, dass die nun hinzugekommenen Tatsachen sehr deutlich für seine Gedanken zu sprechen scheinen. Leider steht das grosse Crux der Biologie, die Unmöglichkeit im einzelnen Falle die Phylogeneserichtung festzustellen, auch hier der vollen Ausnützung der Hypothese

im Wege. Zwar hat man den Eindruck, dass in *Lepidoptera-Trichoptera* die Chromosomenzahl meistens durch Agglutinerung vermindert wird, aber der exakte Beweis steht noch aus.

Wenn JACOBJS Gedanken (p. 35 ff.) zu recht bestehen, könnte daran gedacht werden, dass in der 2-Anaphase die erste Furchungsteilung schon vorbereitet wird. SEILER hebt jedoch 1914 p. 192 hervor, dass diese nicht der Querfurche folgt, sondern eine Längsteilung ist (*Phragmatobia juliginosa*).

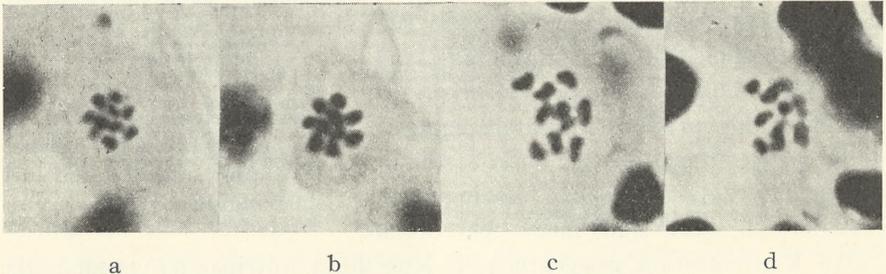


Fig. 18. 2-Spermatozyten- (a u. b) und 2-Oozytenanaphase (c u. d). Beide gehören paarweise zusammen. Z in a u. b links, in c u. d mitten im unteren Teile. c u. d sind als Zeichnungen in Fig. 17a u. b dargestellt. — Carn. Heid. (a u. b), Petr. Heid. (c u. d).

Auch haben ja SEILER & HANIEL 1921 p. 93 gefunden, dass bei *Lymantria monacha* gelegentlich die Chromosomen in ihre beiden Teile aufsplintern können. Diese Beobachtung spricht auch gegen die Deutung CRETSCHMARS 1928 p. 326. So dürfte die REUTERSche Theorie die beste Erklärung bieten.

### Spermidienphase

Apyrene Spermidien, die ja von mehreren Autoren als für die Lepidopteren spermatogenese sehr charakteristisch angegeben wurden, sind auch bei *Limnophilus decipiens* zu finden. Besonders allgemein scheinen sie in älteren Testes aus Puppen zu sein. Dass sie in Degeneration begriffene Spermidien darstellen, dürfte jetzt allgemein anerkannt sein (KERNEWITZ 1915 p. 29, MACHIDA 1929).

In den abgelegten Eiern kommen für gewöhnlich mehrere Spermien vor. Auch bei den Lepidopteren dürfte die Erscheinung der Polyspermie etwas ganz Normales sein. So sagt z. B. SEILER 1914 p. 190 von *Phragmatobia fuliginosa*: »Gewöhnlich dringt nur ein Spermatozoon ins Ei ein, häufig aber auch zwei, selten drei. Bei den *Lymantria*-Arten finden sich sehr häufig zwei Spermatozoen im selben Ei.« DEDERER 1915 p. 7 sagt: »Numerous eggs were found containing two or three spermatozoa.«

### Furchungsmitose

An dieser Stelle findet sich die grösste Lücke der vorliegenden Untersuchung. Die p. 25 erwähnten Hindernisse führten es mit sich, dass leider keine Blastodermmitosen in dem Materiale enthalten waren. Nur spärliche Präparate von den ersten Furchungsteilungen im Innern des Eies konnten untersucht werden. So kommt es auch, dass die p. 46 erwähnte merkwürdige Tatsache des Vorhandenseins haploider Blastomerenmitosen, die den geschilderten Irrtum verursachte, nicht aufgeklärt ist.

Jedoch kann sogleich hervorgehoben werden, dass später auch diploide Kerne in den sich furchenden Eiern gefunden wurden.

Die Chromosomen in den Blastomerenmitosen sind immer langgestreckt, oft V-förmig oder in irgendeiner Weise geschlängelt. Eine Querkerbe war, wenigstens deutlich, kaum zu konstatieren. Nur haploide Metaphasen waren deutlich genug, um präzise Chromosomenzählungen zuzulassen, obgleich auch hier oft die Agglutinationstendenz zur Verschmelzung

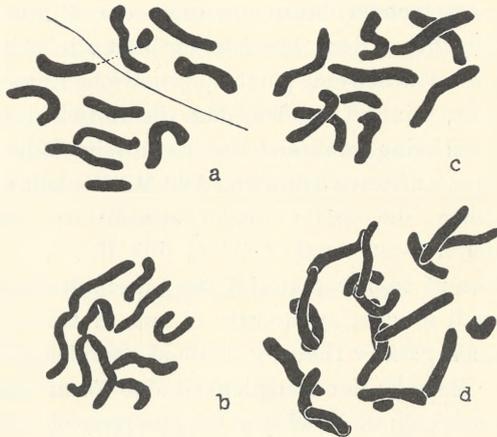


Fig. 19. Blastomerenmetaphase (a u. b) und -prophase (c u. d). a—c haploid, d diploid. a aus zwei Schnitten kombiniert; die beiden Teile sollten eigentlich näher aneinander liegen.

und Zählungsunmöglichkeit geführt hatte. Die diploiden Metaphasen waren alle mehr oder weniger agglutiniert. Nur in Prophasen konnte eine Zählung einigermaßen exakt durchgeführt werden (Fig. 19d). In den haploiden Platten, die deutlich waren, fanden sich immer 10 Chromosomen, darunter

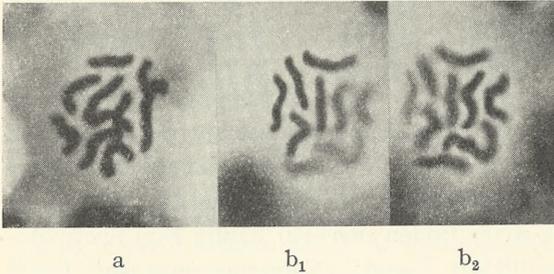


Fig. 20. Blastomerenmetaphase. b in zwei Einstellungen. — Petr. Heid. (a), Petr. Gent. (b).

eins, das beinahe nur die Hälfte der Länge der übrigen besaß (Figg. 19a—c und 20). In den diploiden Prophasen kann immer ein Zählungsfehler vorliegen, sodass von diesen nichts Exaktes ausgesagt werden kann.

Ich fand in demselben Ei nur Platten einer Art; auch schienen die Eier mit wenigen Kernen haploid, die mit mehreren diploid zu sein. Das spärliche Material erlaubte jedoch in dieser Hinsicht kein endgültiges Urteil.

Bei der Erklärung kann vor allem an eine mögliche Parthenogenese mit nachfolgender Aufregulierung der Chromosomenzahl (vgl. SEILER 1923) gedacht werden. Die Eier enthalten jedoch immerhin Spermien, oft mehrere, was natürlich eine parthenogenetische Entwicklung nicht ausschließt. Es muss daran erinnert werden, dass die Entwicklung der Eier bei Zimmertemperatur vorsichging, während das natürliche Milieu viel kälter ist, so dass Abnormitäten auftreten konnten. Die Möglichkeit einer Bildung von Sammelchromosomen, die später wieder aufsplintern, kann auch genannt werden. Vgl. hierzu DONCASTER 1922 p. 403 ff: »...; in the few segmentation divisions present in my material the chromosomes tend to become aggregated into small groups, apparently of two or three, so that counts give numbers not much greater than the haploid complement (twenty-eight).«

Betreffs der Länglichkeit der Form kann gesagt werden, dass diese Erscheinung auch bei den Lepidopteren des öfteren beobachtet wurde. Speziell ähnlich sind die Chromosomen bei der langchromosomigen Form von *Phragmatobia fuliginosa* (SEILER 1925 p. 73, fig. 3a—c und Tafelfig. 16 u. 20). DEDERER 1915 (Tafelfig. 4) bildet eine embryonale Metaphase ab, wo die Chromosomen etwas länglich, dabei oft bilobisch sind (p. 3). SEILER 1920 p. 252 (*Talaeporia tubulosa*), 1921 p. 23 (*Fumea casta*), 1922 p. 173 (*Solenobia pineti*) und SEILER & HANIEL 1921 p. 92 (*Lymantria monacha*) bilden auch deutlich bilobische Chromosomen in diesem Stadium ab.

### Zusammenfassung

1. Die Gametogenese der Trichoptere *Limnophilus decipiens* Kol. wurde mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen untersucht. In einigen Fällen wurde auch *Limnophilus lunatus* Curt. als Kompletierung herangezogen. Die Chromosomenzahlen einiger weiteren Arten werden angeführt (p. 41).
2. In den Gametogonien sind 1—3, in den Gametozyten ist 1 Nukleolus vorhanden; die Nukleolen haben nichts mit Geschlechtschromosomen zu tun (p. 27 u. 35).
3. In bezug auf Geschlechtschromosomen herrscht der 0Z-ZZ-Zustand (p. 31 ff., 44 u. 47 ff.).
4. Das Z ist in allen Stadien, wo die Chromosomen kompakt sind, durch abweichende Kleinheit zu erkennen.
5. In der späten Diaphase beim ♂ wurde ein schwer nachzuweisender Eliminationsvorgang wahrscheinlich gemacht (p. 38).
6. In der 1-Anaphase beim ♀ findet eine Elimination nach Art der Lepidopteren statt (p. 47).
7. In den Blastomerenmitosen treten sowohl haploide wie diploide Kerne auf. Die Verhältnisse sind nicht aufgeklärt (p. 56 ff.).
8. Es wurde wahrscheinlich gemacht, dass wie bei den Lepidopteren mindestens ein Teil der Chromosomen aus zwei endweise aneinandergefügten Teilen zusammengesetzt ist (p. 53).
9. Apyrene Spermien und Polyspermie kommen vor (p. 55).
10. In allen Stadien konnte eine weitgehende Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Lepidopteren nachgewiesen werden.

### 3. Erörterungen zur Theorie der Geschlechtsvererbung

MORGAN 1928 p. 212 trifft m. E. das Richtige, wenn er sagt: »There are no grounds for supposing that the chromosomes involved in the XX-XY and in the WZ-ZZ types are the same. On the contrary, it is difficult to imagine how one type could change over directly into the other.» Demgemäss sind auch in dieser Arbeit überall die von MORGAN eingeführten Bezeichnungen Z und W statt X und Y gebraucht worden.

Nun schreibt aber WITSCHI 1929 p. 8: »Einige Autoren schreiben im Falle weiblicher Heterozygotie die Chromosomenformel als WW—WZ, was jedoch den Verzicht auf die morphologische Bezeichnungsweise zugunsten einer Interpretationsformel bedeutet.» Wo er die eigentümliche Formel WW-WZ gesehen hat, ist nicht ohne weiteres klar; mir ist sie mindestens früher unbekannt. Da er indessen die MORGANSche Bezeichnungsweise nicht nennt, sie

ihm aber kaum entgangen sein kann, — ist sie doch in den gewöhnlichen Lehrbüchern (z. B. MORGAN 1921 p. 141, WILSON 1925 p. 785, SCHRADER 1928 p. 132) zu lesen — muss angenommen werden, dass er gerade die Formel WZ-ZZ gemeint hat und also einfach einem lapsus calami unterlegen ist. Warum er diese eine Interpretationsformel nennt, ist nicht leicht einzusehen. Man darf doch wohl nicht an einen Zusammenhang zwischen W und dem deutschen Worte Weiblichkeit denken, denn das kann natürlich MORGAN nicht vorgeschwebt haben. Auch geht es nicht an, die Massnahme, die beiden verschiedenen Geschlechtsbestimmungsmodi durch verschiedene Formeln auseinander zu halten, als Interpretation zu bezeichnen, denn dass sie verschieden sind, ist doch offenbar. Wenn WITSCHI die beiden Fälle als morphologisch gleichwertig («entsprechend») bezeichnet, hat er nur die Chromosomen vor Augen. Es scheint jedoch notwendig zu sein die gegenseitigen Konstellationen Chromosomen plus Umgebung (männlich oder weiblich) einander gegenüberzustellen, und dann sind gerade zwei morphologische Gegensätze vorhanden.

Es liegt freilich die theoretische Möglichkeit vor, dass in den Gruppen mit Digametrie beim ♀ ein Faktor hinzugekommen ist, der die Wirkung der Geschlechtsgene so verwandelt, dass das andere Geschlecht herauskommt, und dass somit die Geschlechtschromosomen in den beiden Fällen dieselben sein könnten (vgl. WILSON 1925 p. 821 und MORGAN 1921 p. 142). Diese Annahme erscheint jedoch so willkürlich, dass hier nicht des weiteren davon gesprochen wird.

SEILER 1925 hat für das Z bei *Phragmatobia fuliginosa* die Bezeichnung XZ verwendet und für die beiden Stücke des aus zwei Elementen bestehenden W die Bezeichnungen X und Z. (Früher 1914 p. 203 hatte er X resp. 2 Y als Bezeichnung verwendet.) Bei der jetzt so fest eingewurzelten Bedeutung des Buchstabens X und der auch recht allgemein bekannten Bedeutung des Z erscheint diese Massnahme unverständlich. BĚLAŘ will eine Stütze für diese Bezeichnung darin sehen, »dass sich X- und XZ-Chromosom so benehmen wie ein Geschlechtschromosomenpaar« (1928, p. 257, Note 3). Wie diese Verteidigung zu verstehen ist, ist mir nicht klar (vgl. p. 11).

Durch die Ausführungen und Untersuchungen von BRIDGES (z. B. 1922 und 1925) in erster Linie sind wir heute zu der Anschauung gekommen, dass geschlechtsbeeinflussende Gene nicht nur in den Geschlechtschromosomen gelegen sind, sondern auch in den Autosomen, vielleicht in allen. Auch ist es offenbar, dass zwei verschiedene Arten von Genen, die in entgegengesetzte Richtungen wirken, mitbeteiligt sind. Vermutlich gibt es schon in jedem Chromosom mehrere derartige Gene, deren Gesamtwirkung als Wirkung des Chromosoms zu bewerten ist. Jedes Gen wirkt durch eine gewisse Quantität oder Stärke, und die Gesamtwirkung des Genoms in bezug auf das Geschlecht ist

also durch das Zusammenspiel aller vorhandenen, das Geschlecht beeinflussenden Gene verschiedener Quantität entstanden. Wenn die einander entgegen wirkenden Genarten  $S_1, S_2 \dots$  (aus Sexus) bzw.  $N_1, N_2 \dots$  (aus Neutra-lisator) genannt werden<sup>1</sup>, kommt man für den *Drosophila*-Typus zu folgender Formel:

$$\frac{S_1 + S_2 + S_3 + \dots - (N_1 + N_2 + N_3 + \dots)}{S_1 + S_2 + S_3 + \dots - (N_1 + N_2 + N_3 + \dots)} = \text{♀} \quad \frac{S_1 + S_2 + S_3 + \dots - (N_1 + N_2 + N_3 + \dots)}{0 + S_2 + S_3 + \dots - (N_1 + N_2 + N_3 + \dots)} = \text{♂}$$

Es ist also hier angenommen worden, dass eins von den Genen S seinen Sitz in den Geschlechtschromosomen hat und also beim ♂ nur einmal vorhanden ist. In der Formel ist auf die Verteilung auf Chromosomen keine Rücksicht genommen worden.

Soweit dürften die meisten Forscher in der Hauptsache einig sein. Aber wenn es gilt die näheren Details (z. B. das Zeichen — in der obigen Formel) herauszubauen, insbesondere die Art des Zusammenspiels, der »balance«, zu ermitteln, gehen die Ansichten auseinander.

BRIDGES wählt für die Stärke eines X den Wert 100 und für einen Autosomensatz 80. Die Geschlechtlichkeit wird durch den Quotienten  $aX:bA$  ( $a$  = Anzahl X,  $b$  = Anzahl A) bestimmt. Diese Quotienten sind in der dritten Kolumne der Tabelle p. 60 ausgerechnet. Beim Überwiegen von X (Quotient grösser als 1) resultiert ein ♀, beim Überwiegen von A (Quotient kleiner als 1) ein ♂. Ist der Quotient 1 oder in der Nähe von 1 (z. B. noch 0,88), so werden die Individuen intersexuell. Die in X herrschenden Faktoren werden Weiblichkeitsgene, die in den Autosomen herrschenden Männlichkeitsgene genannt. Die Über♀♀ und -♂♂ sehen wie gewöhnliche♀♀ bzw. ♂♂ aus, sind aber steril. In der Tabelle unten (Kolumne 3) sehen wir, dass die haploiden Organismen♀♀ sein sollen. In der Tat hat BRIDGES bei einem Mosaikindividuum haploide Teile, die weiblich waren, gefunden.

Nun ist es aber bekannt, dass bei vielen Tieren die haploiden Individuen ♂♂ sind. Um diese Fälle in die allgemeine Theorie einfügen zu können, operieren SCHRADER & STURTEVANT 1923 mit den algebraischen Summen der verschiedenen wirkenden Chromosomen statt mit Quotienten wie BRIDGES. Also  $aX + bA$ , wobei sie X den Wert  $-6$  und A den Wert  $+2$  zuerteilen. Die resultierende Zifferserie ist in Kolumne 4 der Tabelle zu sehen. Der Kernpunkt ihrer Idee ist, dass eine mittlere Summe (za  $-6$ ) Intersexualität hervorgehen lässt, eine höhere ( $>-6$ ) ♂ und eine niedere ( $<-6$ ) ♀. Wie man sieht, sind die haploiden Individuen jetzt auf die ♂seite übersiedelt. Die Über♀♀ und tetraploiden♀♀ haben auch ihre Plätze vertauscht.

<sup>1</sup> Siehe p. 60.

WITSCHI 1929 äussert sich recht scharf über den Vorschlag SCHRADER & STURTEVANTS (p. 54): »Hier benützen nun SCHRADER und STURTEVANT einen Ausweg, auf dem ihnen niemand gerne Gefolgschaft leisten wird.« Es möge jedoch erlaubt sein gerade auf diesem Gedanken etwas weiterzubauen.

Geschlechtstypus	Chromosomen	100:80	-6+2	8-3	7-4	6-5
Über♀♀	3X 2A	1,88	—	—	13	8
Tetraploide ♀♀	4X 4A	1,25	-16	20	12	4
Über♀♀	3X 2A	—	-14	18	—	—
Triploide ♀♀	3X 3A	1,25	-12	15	9	3
♀♀	2X 2A	1,25	-8	10	6	2
Haploide ♀♀	1X 1A	1,25	—	—	3	1
Intersexe	2X 3A	0,83	-6	7	2	-3
Haploide ♂♂	1X 1A	—	-4	5	—	—
♂♂	1X 2A	0,63	-2	2	-1	-4
Über♂♂	1X 3A	0,42	-0	-1	-5	-9

Wie BRIDGES nennen auch SCHRADER & STURTEVANT ihre einschlägigen Gene Weiblichkeits- bzw. Männlichkeitsgene. Das scheint mir jedoch nicht glücklich zu sein. Es sind ja heute eine Menge von Fällen bekannt, in denen verschiedene Phänotypen durch verschiedene Quantitäten eines Gens hervorgerufen werden. Das kann auch für die Geschlechtsbestimmung angenommen werden; gerade das tat übrigens die ursprüngliche quantitative Theorie der Geschlechtsbestimmung ( $2X = ♀$ ,  $1X = ♂$ ). WILSON 1925 p. 816 hält auch noch an diesem Gedanken fest. Er fasst die Sache unter Berücksichtigung der heutigen Kenntnisse etwa so auf: Es sind eine Anzahl Geschlechtsgene vorhanden, deren Quantität durch den  $2X-1X$ -Mechanismus wechselt und dadurch bei höherer Quantität ♀♀ bei niederer ♂♂ hervorgehen lässt. Daneben gibt es eine Anzahl modifizierender Gene, die einen gewissen Teil der Wirkung der Geschlechtsgene neutralisiert. Diese Überlegung führte in der obigen Formel (p. 59) zu den Verkürzungen S (Sexus) und N (Neutralisator). Wenn das jetzt Gesagte angenommen wird, verlieren folgende Worte WITSCHIS an SCHRADER & STURTEVANT ihre Geltung (p. 54): »Es ist sicher kein überzeugender Grund dafür ausfindig zu machen, warum ein Überwiegen von Weiblichkeit bis zum Werte 5 noch Männchen liefern soll, zwischen 5 und 7 Zwitter und erst von 8 aufwärts Weibchen.« Es scheint, als bedeute die Einführung von Weiblichkeits- und Männlichkeitsgene eine Rückkehr zu dem »naiven Standpunkt der ersten Periode des Mendelismus« (GOLDSCHMIDT 1920 p. 74), dass jede äussere Eigenschaft ihr Äquivalent im Genotypus haben müsste. Sind doch Weiblichkeit und Männlichkeit nichts anderes als Phänotypen; von »genetischen« ♂♂ zu sprechen, wie es heute so oft geschieht, wirkt nur verwirrend.

[ Da die negativen Werte bei SCHRADER & STURTEVANT etwas befremdend wirken können, sind hier vorschlagsweise  $X = 8$  und  $A = 3$  gesetzt, und statt der Summe ist die Differenz eingeführt worden; das bedeutet keinen prinzipiellen Unterschied gegenüber SCHRADER & STURTEVANT. Die Werte befinden sich in Kolumne 5 der Tabelle. Dieselbe Reihenfolge wie bei SCHRADER & STURTEVANT ist zu konstatieren; auch hier stehen die haploiden auf der männlichen Seite der Intersexe.

Wie geht es aber nun mit den von BRIDGES gefundenen haploiden Tieren, die weiblich waren? Auch diese Tatsache lässt sich durch Annahme einer geringeren Differenz der Werte von  $X$  und  $A$  erklären. Nehmen wir nämlich an, dass  $A > \frac{1}{2}X$  ist, so verschieben sich die haploiden Individuen auf der weiblichen Seite der Intersexe. Die Über♀♀ vertauschen sich auch mit den tetraploiden. Jene sind ja auch bei *Drosophila* mehr abweichend, sie sind ja steril. In Kolumne 6 sind die entsprechenden Werte unter Annahme von  $X = 7$  und  $A = 4$  abgedruckt.

BRIDGES 1925 p. 135 erhebt gegen den Vorschlag von SCHRADER & STURTEVANT folgende Einwände: »But this system has a difficulty in that the intervals between successive indices do not correspond very well with the observed differences between the sex grades. Thus the smallest observed interval in fact, that between the 3N and 2N individuals, is represented by a difference of 4 units, while the very great interval between the male and the female is represented by only six units. At that time the 4N type was not known; and when it is added to the series, the fit is very poor on the algebraic system and very good on the ratio system.« Wenn angenommen wird, dass der Unterschied zwischen  $X$  und  $A$  sehr klein ist, bekommt man die in Kolumne 7 abgedruckten Werte. Diese dürften sich mit den beobachteten Differenzen beinahe gleich gut vertragen wie die Indices von BRIDGES: 6 Einheiten zwischen ♂ und ♀, 1 Einheit je zwischen den haplo- bis tetraploiden Individuen, dann 4 zwischen tetraploidem ♀ und sterilem Über♀.

Wenn es jemals gelänge Arten zu finden, die Intersexe teils von der Konstitution  $2X + 3A$  und teils  $1X + 1A$  hätten, so wäre das eine Stütze für diese Auffassung, denn bei  $A = \frac{1}{2}X$  müssten die Differenzen  $2X - 3A$  und  $X - A$  gleich ausfallen. Die bis jetzt bekannten Fälle wären also *Drosophila* mit  $A > \frac{1}{2}X$  und der Dzierzontypus mit  $A < \frac{1}{2}X$ .

Es scheint geradezu verblüffend, dass WITSCHI 1929 p. 54 sich berechtigt fühlt zu sagen: »Die Versuche, den DZIERZONschen Modus auf den Heterochromosomentypus zurückzuführen, dürften als aussichtslos füglich aufgegeben werden. Sie stehen in Widerspruch zu den Vorstellungen, die wir uns nach den neueren experimentellen Tatsachen von der Natur und Wirkungsweise der Geschlechtschromosomen machen müssen.« Haben ja doch die Untersuchungen von SCHRADER und THOMSEN in den letzten Zeiten sehr

überzeugend den Zusammenhang zwischen dem Dzierzontypus und den gewöhnlichen Geschlechtschromosomenmechanismus bei männlicher Digametrie an den Tag gefördert.

Bei der Besprechung des WZ-ZZ-Typus und dessen Verhältnis zum XX-XY-Typus sagt MORGAN 1928 p. 212, nachdem er die Schwierigkeiten einer Annahme von gleichen Geschlechtschromosomen in den beiden Fällen hervorgehoben hat: »There is no theoretical difficulty, however, in supposing that the changes in balance that gives the two sexes may have arisen independently in the two types, even although the actual genes involved are the same in both.»

Wenn die schon oben (p. 59) eingeführten Symbole für die beiden Genarten benutzt werden, lässt sich diese MORGANSche Aussprache zum Aufstellen folgender Ausdrücke für den *Abraxas*-Typus benutzen:

$$\begin{array}{l} S_1+S_2+S_3+\dots-(N_1+N_2+N_3+\dots) \\ S_1+S_2+S_3+\dots-(0+N_2+N_3+\dots) \end{array} = \text{♀} \quad \begin{array}{l} S_1+S_2+S_3+\dots-(N_1+N_2+N_3+\dots) \\ S_1+S_2+S_3+\dots-(N_1+N_2+N_3+\dots) \end{array} = \text{♂}$$

Dies wäre also die der Formel für männliche Digametrie (p. 59) entsprechende Formel bei weiblicher Digametrie. Statt ein S im vorigen Falle ist es hier ein N, das in den Geschlechtschromosomen (hier Z) sich befindet und also zwischen Doppelt- und Einfachsein wechselt. Ein Zahlenbeispiel wäre z. B.  $A = 6$ ,  $Z = 3$ , wobei  $2A - 2Z = 6$  und  $2A - 1Z = 9$  ist. Im ersten Falle bei kleinerer Quantität ♂♂ und im zweiten Falle bei höherer Quantität ♀♀, angenommen dass die Geschlechtsgrenze etwa bei 7—8 liegt.

Es ist natürlich sehr schwer die phylogenetische Entstehung der beiden Geschlechtsbestimmungsmodi zu rekonstruieren, ja beim ersten Blicke erscheint es beinahe hoffnungslos. Nachdem es nunmehr nachgewiesen ist, dass zwei einander entgegengesetzte Genarten mitwirken, kann man jedoch Vorstellungen entwickeln, die mindestens im Stande sind das Gefühl der Unmöglichkeit der Aufgabe abzuschaffen.

WIRSCHI 1929 p. 77 hebt auch die Schwierigkeiten einer Erklärung hervor und setzt fort: »Wahrscheinlich bildete sich aus dem Hermaphroditismus heraus zuerst ein phänotypischer Rudimentärhermaphroditismus oder Gonochorismus, in Varianten wie sie unter rezenten Formen etwa *Collyriclum*, *Wedlia*, *Bonellia*, *Liriopsiden* usw. zeigen. Es sind Anhaltspunkte dafür vorhanden, dass die phänotypische Induktion auf diesem Stadium bereits wirksam ist, und da mag es denn gelegentlich, wenn zufällig ein Geschlechtschromosom viele Generationen im selben Geschlecht bleibt, zu einer Akkumulation dieser Wirkung kommen. Wenn auf diese Weise erst eine gewisse quantitative Mannigfaltigkeit der Geschlechtsfaktoren hergestellt ist, so besteht dann

die Möglichkeit der Stabilisierung eines Homozygotie-Heterozygotie-Mechanismus. Wenn die Weiblichkeitsfaktoren früher als die Männlichkeitsfaktoren eine genügende Variationsbreite erlangen, so muss das männliche Geschlecht das digametische werden. Dem Zufall bliebe also ein gewisser Spielraum überlassen, was mit der Tatsache, dass bei einigen Arten das männliche und bei anderen das weibliche Geschlecht digametisch wird, harmoniert.»

Ohne hier des näheren auf diese sehr allgemein gehaltene Auseinandersetzung WITSCHIS einzugehen, werde ich unten einige etwas mehr ins Einzelne gehende Erwägungen über die Möglichkeiten einer Entstehung der beiden Geschlechtsbestimmungsmodi entwickeln.

Am Anfang waren natürlich sämtliche Individuen in bezug auf die Geschlechtlichkeit genotypisch gleich. Diese Individuen waren, wie WITSCHI hervorhebt, Hermaphroditen oder Gonochoristen mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung. Gemäss der oben verfochtenen Ansicht, dass die Geschlechtsbestimmung auf der Quantität eines besonderen Geschlechtsgens  $S^1$  beruht, muss der Wert des  $S$ , wenn überhaupt vorhanden, anfänglich ein mittlerer gewesen sein. Oder wenn angenommen wird, dass Neutralisatorgene von Anfang an vorhanden waren, was ja möglich ist, muss die Differenz  $2S-2N$  eine mittlere gewesen sein.

Wie S. EKMAN 1928 p. 96 bemerkt hat, ist es wahrscheinlich, dass Änderungen der genotypischen Konstitution oft in grosser Menge gleichzeitig aufgetreten sind oder, wie EKMAN es ausdrückt, sogleich pluralrepräsentiert waren. Denn wenn Mutationen aus inneren Ursachen auftreten, sind wohl eine grössere Anzahl Individuen einer Art bei der Gleichförmigkeit, die in bezug auf lebenswichtige Eigenschaften innerhalb einer Art meistens herrscht, gleichzeitig in das mutieble Stadium gekommen. Wenn wieder äussere Faktoren Mutationen auslösen, sind wohl mehrere Individuen denselben Faktoren gleichzeitig ausgesetzt.

Unter Annahme, dass die Mutationen epidemisch auftreten, können folgende Anschauungen entwickelt werden.

Durch verschiedenartige mutative Veränderungen von  $S$  oder  $N$  oder allen beiden kann die Differenz  $2S-2N$  grösser werden und die betroffenen Individuen dadurch weiblich werden. Die Folge muss Aussterben der Art sein, wenn diese Mutation epidemisch auftritt und nicht parthenogenetische Entwicklung durch eine andere Mutation einsetzt. Dasselbe wird die Folge sein, wenn die Mutation die Differenz vermindern würde und also alle Individuen männlich würden.

In beiden Fällen kann aber durch einen Zufall die Art gerettet wer-

<sup>1</sup> Der Einfachheit halber wird im folgenden vorausgesetzt, dass nur je ein Paar von  $S$  bzw.  $N$  vorhanden ist.

den, nämlich durch Elimination eines Chromosoms oder Chromosomenstückes.

Ein konkretes Beispiel möge das verdeutlichen.  $S$  sei  $= 6$ ,  $N = 3$ . Die Differenz ist also  $2S - 2N = 6$ , was eine mittlere Stärke sein möge. Wenn nun  $S$  durch Mutation  $= 9$  wird, wird die Differenz auch 12. Bei Pluralrepräsentation würden also lauter  $\text{♀♀}$  entstehen, wenn nicht zufällig, sagen wir nur in einem einzigen Falle, durch Elimination eines Chromosoms oder Chromosomenstückes mit dem verstärkten  $S$  eine Gamete ohne  $S$  entsteht und dann bei der Befruchtung ein Individuum mit  $1S - 2N = 3$  also ein  $\text{♂}$ . Dieses  $\text{♂}$  wäre natürlich digametisch und könnte die Art als einen genetischen Gonochoristen fortpflanzen. Die männliche Digametrie wäre da. In einem anderen Falle könnte vielleicht die Differenz durch Sinken von  $S$  auf z. B. 5 kleiner werden (hier 4), das heisst alle Individuen würden  $\text{♂♂}$ . Die Rettung der Art liegt in diesem Falle in der Entstehung einer Gamete ohne  $N$ . Die Befruchtung ergäbe ein digametisches  $\text{♀}$ , und der Lepidopterentypus ist entstanden.

Es möge hinzugefügt werden, dass diese Gedanken nur die formalgenetische Seite der Sache berühren. Unbeantwortet bleiben die physiologisch-genetischen Fragen über die Natur der Mutationen und der Geschlechtlichkeit, deren Beantwortung uns sicher am besten näher gebracht wird durch experimentelle Arbeiten in Verwandtschaftskreisen, wo bei nahestehenden Formen die verschiedensten Geschlechtsverhältnisse auftreten, wie bei niederen Tieren und Pflanzen mit nebeneinander auftretenden Hermaphroditismus und Gonochorismus und Zwischenstufen wie Androdiozie und Gynodiozie.

Es wären noch einige Worte über den Anschluss obiger Auseinandersetzungen an die sogenannte Sexualitätshypothese (HARTMANN 1927 p. 500) hinzuzufügen. Die in diesem Kapitel erwähnten Gene  $S$  und  $N$  entsprechen den Geschlechtsrealisatoren der Autoren. Die Anlagenkomplexe der speziellen Merkmale für das  $\text{♂}$  bzw. das  $\text{♀}$  müssen natürlich auch zugegen sein. Jedoch scheint es unnötig zu sein mit CORRENS 1928 und HARTMANN 1929 verschiedene Genkomplexe für  $\text{♂}$  und  $\text{♀}$  anzunehmen. Wie G. HERTWIG 1921 p. 77 hervorhebt, genügt es vollauf einen einzigen Genkomplex aufzustellen, der zum Unterschied von den Sexualitätsgenen  $S$  und  $N$  der Genitalgenkomplex ( $G$ ) genannt werden kann. Die Geschlechtsbestimmung wirkt also in der Weise, dass dieser  $G$  mit einer höheren Differenz  $aS - bN$   $\text{♀♀}$  mit einer niederen wieder  $\text{♂♂}$  gibt. Einfach nach der Art der umschlagenden Sippen, doch so dass statt äusserer Faktoren hier die Geschlechtsgene den Umschlag bewirken.

Das letzte Kapitel möge nur als ein vorläufiger Entwurf betrachtet werden. Auf die weitere reiche Literatur wurde deshalb bei dieser Gelegenheit nicht eingegangen.

## Literatur

- BĚLAŘ, KARL, 1928: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. — Handb. Vererbungsw. I B.
- BELIAJEFF, N. K., 1930: Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Lepidopteren. — Z. ind. Abst. Vererb. **54**: 369—399.
- BINDER, SIGM., 1927: Spermatogenese von *Macropus giganteus* mit besonderer Berücksichtigung einiger allgemeinen Fragen der Säugetierspermatogenese. — Z. Zellf. mikr. Anat. **5**: 293—346.
- BRIDGES, CALVIN B., 1922: The Origin of Variations in Sexual and Sex-limited Characters. — Am. Nat. **56**: 51—63.
- — 1925: Sex in Relation to Chromosomes and Genes. — Ibid. **59**: 127—137.
- BUDER, JOHANN ERWIN, 1915: Die Spermatogenese von *Deilephila euphorbiae* L. — A. Zellf. **14**: 26—78.
- CHOLODKOWSKY, N., 1894: Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insecten. — Zool. Anz. **17**: 302—304.
- COOK, MARGARET HARRIS, 1910: Spermatogenesis in Lepidoptera. — Proc. Acad. Nat. Scienc. Philadelphia **62**: 294—327.
- CORRENS, C., 1928: Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei höheren Pflanzen. — Handb. Vererbungsw. II C.
- CRETSCHMAR, MAX, 1928: Das Verhalten der Chromosome bei der Spermatogenese von *Orgyia thyellina* Btl. und *antiqua* L., sowie eines ihrer Bastarde. — Z. Zellf. mikr. Anat. **7**: 290—399.
- DEDERER, PAULINE H., 1907: Spermatogenesis in *Philosamia cynthia*. — Biol. Bull. **13**: 93—106.
- — 1912: Preliminary Note on Gametogenesis in *Philosamia cynthia*. — Ibid. **23**: 40—41.
- — 1915: Oogenesis in *Philosamia cynthia*. — Journ. Morph. **26**: 1—29.
- — 1928: Variations in Chromosome Number in the Spermatogenesis of *Philosamia cynthia*. — Journ. Morph. Phys. **45**: 599—610.
- DEPDOLLA, PH., 1928: Die Keimzellenbildung und die Befruchtung bei den Insekten. — Handb. Entomol. I.
- DONCASTER, L., 1908: Sex Inheritance in the Moth *Abraxas grossulariata*. — Royal Soc. Evol. Comm. **4**. Mir nicht im Original zugänglich.
- — 1911: Some Stages in the Spermatogenesis of *Abraxas grossulariata* and its Variety *lacticolor*. — Journ. Gen. **1**: 179—184.
- — 1912a: Note on the Spermatogenesis of *Abraxas grossulariata* (Currant Moth). — Proc. Cambridge Phil. Soc. **16**: 44—45.

- DONCASTER, L., 1912b: Note on the Chromosomes in Oogenesis and Spermatogenesis of the White Butterfly, *Pieris brassicae*. — *Ibid.* 16: 491—492.
- — 1912c: The Chromosomes in the Oogenesis and Spermatogenesis of *Pieris brassicae*, and in the Oogenesis of *Abraxas grossulariata*. — *Journ. Gen.* 2: 189—200.
- — 1913: On an Inherited Tendency to Produce Purely Female Families in *Abraxas grossulariata*, and its Relation to an Abnormal Chromosome Number. — *Ibid.* 3: 1—10.
- — 1914a: On the Chromosomes in Gametogenesis of the Moths *Lycia (Biston) hirtaria* and *Ithysia (Nyssia) zonaria*, and in their Hybrids. — *Ibid.* 3: 234—248.
- — 1914b: On the Relations between Chromosomes, Sex-limited Transmission and Sex-determination in *Abraxas grossulariata*. — *Ibid.* 4: 1—21.
- — 1915: The Relation between Chromosomes and Sex-determination in »*Abraxas grossulariata*«. — *Nature* 95: 395.
- — 1922: Further Observations on Chromosomes and Sexdetermination in *Abraxas grossulariata*. — *Quart. Journ. micr. Sci. (n. s.)* 66: 397—408.
- — & G. H. RAYNOR 1906: Breeding Experiments with Lepidoptera. — *Proc. Zool. Soc. London* 1. Mir nicht im Original zugänglich.
- EKMAN, GUNNAR, 1927: Über den Unterschied zwischen Reduktions- und Äquationsteilung. Einige theoretische Betrachtungen über den Begriff Chromosom. — *Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* 6: 1—36.
- EKMAN, SVEN, 1929: Utvecklingsläran och den nyare forskningen. — Stockholm, Wahlström & Widstrand.
- FEDERLEY, HARRY, 1913: Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten intermediären Artbastarde und der Spermatogenese der Lepidopteren. — *Z. ind. Abst. Vererb.* 9: 1—110.
- — 1914: Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandtschaft. — *Öfvers. Finsk. Vet.-Soc. Förh.* 56: 1—28.
- — 1915a: Chromosomenstudien an Mischlingen. — *Ibid.* 57: 1—36.
- — 1915b: Chromosomenstudien an Mischlingen. II. Die Spermatogenese des Bastards *Dicranura erminea* ♀ × *D. vinula* ♂. — *Ibid.* 57: 1—26.
- — 1916: Chromosomenstudien an Mischlingen. III. Die Spermatogenese des Bastards *Chaerocampa porcellus* ♀ × *elpenor* ♂. — *Ibid.* 58: 1—17.
- — 1929: Methoden zur Erforschung der Vererbung bei den Lepidopteren. — *Handb. biol. Arbeitsmeth.* IX 3.
- GOLDSCHMIDT, RICHARD, 1920: Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. — Berlin, Borntraeger.
- GRÜNBERG, KARL, 1903: Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. — *Z. wiss. Zool.* 7: 327—395.
- HARTMANN, MAX, 1927: Allgemeine Biologie. — Jena, Fischer.
- — 1929: Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Protisten und Thallophyten. — *Handb. Vererbungsw.* II E.

- HENKING, H., 1890: Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. — *Z. wiss. Zool.* **49**: 503—564.
- HERTWIG, GÜNTHER, 1921: Das Sexualitätsproblem. — *Biol. Zentralbl.* **41**: 49—87.
- — 1921: Allgemeine mikroskopische Anatomie der lebenden Masse. — *Handb. mikr. Anat. Mensch.* I.
- JACOB, WALTHER, 1926: Die Kerngrößen der männlichen Geschlechtszellen beim Säugetier in bezug auf Wachstum und Reduktion. Beitrag XI zur synthetischen Morphologie aus dem anatomischen Institut zu Tübingen. — *Z. Anat. Entw.* **81**: 563—600.
- — 1929: Das geometrische Prinzip der »Moebiusringe« im Chromosomenmechanismus der heterotypischen Mitose und seine Bedeutung für Vererbung und Geschwulstentstehung. — *W. Roux's A. Entwicklungsm.* **120**: 56—191.
- KAWAGUCHI, E., 1928: Zytologische Untersuchungen am Seidenspinner und seinen Verwandten. I. Gametogenese von *Bombyx mori* L. und *Bombyx mandarina* M. und ihrer Bastarde. — *Z. Zellf. mikr. Anat.* **7**: 519—552.
- KEMNITZ, G. VON, 1914: Beiträge zur Kenntnis der Spermatozoen-Dimorphismus. — *A. Zellf.* **12**: 567—588.
- KERNEWITZ, BRUNO, 1915: Spermio-genese bei Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomen. — *A. Naturg.* **81A**: 1—34.
- KLINGSTEDT, HOLGER, 1926: Beobachtungen über die Biologie, insbesondere das Eierlegen von *Limnophilus decipiens* Kol. (Trich.). — *Notulae Entom.* **6**: 118—120.
- — 1928: Heterogametic Females in two Species of Trichoptera. — *Mem. Soc. F. Fl. Fenn.* **4**: 179—182.
- KURIHARA, SHOHEI, 1929: On the Spermatogenesis of *Chilo simplex* Butler, a Pyralid-moth. — *Journ. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo* **10**: 235—246.
- LUTMAN, B. F., 1910: The Spermatogenesis of the Caddis-fly (*Platyphylax designatus* Walker). — *Biol. Bull.* **19**: 56—72.
- MCCLUNG, C. E., 1901: Notes on the Accessory Chromosome. — *Anat. Anz.* **20**: 220—226.
- MACHIDA, J., 1926: The Development of the Ovary in the Silkworm (*Bombyx mori*). — *Journ. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo* **7**: 293—351.
- — 1929: Eine experimentelle Untersuchung über die apyrenen Spermatozoen des Seidenspinners *Bombyx mori* L. — *Z. Zellf. mikr. Anat.* **9**: 466—510.
- MALAN, DAVID EDWARD, 1917: Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an Standfuss'schen Lepidopteren-Bastarden. III. Folge. *Lycia* (*Biston*) *hybr. pilzii* Stdfs. und *Lyc. hybr. huenii* Obthr. — *Mitt. Entom. Zürich u. Umg.* **4**: 1—64.
- MARSHALL, WM. S., 1907: The Early History of the Cellular Elements of the Ovary of a Phryganid, *Platyphylax designatus* Walk. — *Z. wiss. Zool.* **86**: 214—237.
- MEVES, FRIEDRICH, 1903: Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. — *A. mikr. Anat. Entw.* **61**: 1—84.
- MONTGOMERY JR., THOS. H., 1911: The Spermatogenesis of an Hemipteron, *Euschistus*. — *Journ. Morph.* **22**: 731—798.

- MORGAN, TH. H., 1921: Die stoffliche Grundlage der Vererbung. — Berlin, Borntraeger.
- — 1928: The Theory of the Gene. — New Haven, Yale University Press.
- MUNSON, JOHN P., 1906: Spermatogenesis of the Butterfly, *Papilio rutulus*. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist. **33**: 43—124.
- PCHAKADZE, G., 1928: Untersuchungen über die Gametogenese der Trichopteren. I. Spermatogenese bei *Anabolia sororcula* Mc Lach. und *Limnophilus rhombicus* L. — A. Russ. Anat. Hist. Embr. **7**: 191—206.
- PLATNER, G., 1886: Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. — Intern. Monatschr. Anat. Hist. **3**: 341—398.
- — 1888: Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von *Liparis dispar*. — Biol. Centralbl. **8**: 521—524.
- PUNNETT, R. C., & W. BATESON 1908: The Heredity of Sex. — Science (n. s.) **27**: 785—787.
- REUTER, ENZIO, 1930: Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomenverhältnisse in der Spermatogenese von *Alydus calcaratus* L. (Hemiptera). — Acta Zool. Fenn. **9**: I—VIII, 1—487.
- SCHNEIDER, KURT, 1915: Die Entwicklung des Eierstockes und Eies von *Deilephila euphorbiae*. — A. Zellf. **14**: 79—143.
- SCHRADER, FRANZ, 1920: Sex Determination in the White-Fly (*Trialeurodes vaporarium*). — Journ. Morph. **34**: 267—298.
- — 1923: Haploidie bei einer Spinnmilbe. A. mikr. Anat. Entw. **97**: 610—622.
- — 1928: The Sex Chromosomes. — Zellen- u. Befr. in Einzeld. I. Berlin.
- — & SALLY HUGHES-SCHRADER, 1926: Haploidy in *Icerya purchasi*. — Z. wiss. Zool. **128**: 182—200.
- — & A. H. STURTEVANT, 1923: A Note on the Theory of Sex Determination. — Am. Nat. **57**: 379—381.
- SEILER, J., 1913: Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. — Zool. Anz. **41**: 246—251.
- — 1914: Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. — A. Zellf. **13**: 159—269.
- — 1917: Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. — Z. ind. Abst. Vererb. **18**: 81—92.
- — 1920: Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei *Talaeporia tubulosa* Retz. — A. Zellf. **15**: 249—268.
- — 1921: Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. II. Die Chromosomenzyklen von *Fumea casta* und *Talaeporia tubulosa*. »Non-Disjunction« der Geschlechtschromosomen. — Ibid. **16**: 19—46.
- — 1922: Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. III. Chromosomenkoppelungen bei *Solenobia pineti*, Z. Eine zytologische Basis für die Faktorenaustausch-Hypothese. — Ibid. **16**: 171—216.
- — 1923: Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden. Biologische und zytologische Betrachtungen. — Z. ind. Abst. Vererb. **31**: 1—99.

- SEILER, J., 1925: Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. I. Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. Ein Beweis für das Mendeln der Chromosomen. — A. Julius Klaus-Stift. Vererb. Soz. Rass. 1: 63—117.
- — & C. B. HANIEL 1921: Das Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von *Lymantria monacha* L. — Z. ind. Abst. Vererb. 27: 81—103.
- STEOPOE, IOAN, 1930: La Spermatogénese chez *Nepa cinerea*. — Ann. scient. Univ. Jassy 16: 611—654.
- STEVENS, N. M., 1906: Studies in Spermatogenesis Part II. A comparative study of the Heterochromosomes in certain Species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera, with especial reference to Sex Determination. — Carnegie Inst. of Washington, Publ. 36: 33—74.
- SÖDERSTRÖM, ADOLF, 1927: Über evolutionistische Divergenz-Morphologie und idealistische »phylogenetische« Morphologie. — Uppsala.
- THOMSEN, MATHIAS, 1927: Studien über die Parthenogenese bei einigen Cocciden und Aleurodiden. — Z. Zellf. mikr. Anat. 5: 1—116.
- TOYAMA, K., 1894a: Preliminary Note on the Spermatogenesis of *Bombyx mori*, L. — Zool. Anz. 17: 20—24.
- — 1894b: On the Spermatogenesis of the Silk-Worm. — Imp. Univ. Coll. Agr., Bull. 2: 125—157.
- VALETTE St. GEORGE, A. VON LA, 1897: Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner (*Bombyx mori*). — A. mikr. Anat. Entw. 50: 751—766.
- WASSERMANN, F., 1929: Wachstum und Vermehrung der lebendigen Masse. — Handb. mikr. Anat. Mensch. I.
- VERSON, E., 1889: Zur Spermatogenesis. — Zool. Anz. 12: 100—103.
- WILSON, EDMUND B., 1925: The Cell in Development and Heredity. — New York, MacMillan.
- WITSCHI, EMIL, 1929: Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren. — Handb. Vererbungsw. II D.
- ZIEGLER, H. E., 1912: Zoologisches Wörterbuch. — Jena, Fischer.





**Acta Zoologica Fennica:**

1. ILMARI VÄLIKANGAS: Planktologische Untersuchungen im Hafengebiet von Helsingfors. I. Über das Plankton, insbesondere das Netz-Zooplankton, des Sommerhalbjahres. Mit 6 Tafeln. Helsingforsiae 1926. S. 1—298.
2. K. J. VALLE: Ökologisch-limnologische Untersuchungen über die Boden- und Tiefenfauna in einigen Seen nördlich vom Ladoga-See. I. Helsingforsiae 1927. S. 1—179.
3. KURT-ERIK SUNDSTRÖM: Ökologisch-geographische Studien über die Vogelfauna der Gegend von Ekenäs. Mit 13 Tafeln und 17 Karten. Helsingforsiae 1927. S. 1—170.
4. K. J. VALLE: Ökologisch-limnologische Untersuchungen über die Boden- und Tiefenfauna in einigen Seen nördlich vom Ladoga-See. II. Die Seenbeschreibungen. Helsingforsiae 1928. S. 1—231.
5. T. H. JÄRVI: Über die Arten und Formen der Coregonen s. str. in Finnland. Mit 48 Tafeln. Helsingforsiae 1928. S. 1—259.
6. PONTUS PALMGREN: Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. Helsingforsiae 1928. S. 1—51.
7. PONTUS PALMGREN: Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands, mit besonderer Berücksichtigung Ålands. Mit 25 Tabellen und 12 Diagrammen im Text sowie 16 Photographien und einer Diagrammbeilage. Helsingforsiae 1930. S. 1—218.
8. FRANS LÖNNFORS: Beiträge zur Morphologie der Analginen. Mit 22 Tafeln und 12 Textabbildungen. Helsingforsiae 1930. S. 1—81.
9. ENZIO REUTER: Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomenverhältnisse in der Spermatogenese von *Alydus calcaratus* L. [Hemiptera]. Mit 8 Tafeln und 9 Textfiguren. Helsingforsiae 1930. S. I—VIII + 1—487.
10. HOLGER KLINGSTEDT: Digametie beim Weibchen der Trichoptere *Limnophilus decipiens* Kol. nebst Erörterungen zur Theorie der Geschlechtsvererbung. Mit 20 Textfiguren. Helsingforsiae 1931. S. 1—69.





