

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie [Abt. GOLDSCHMIDT] und der
Kaiserl. Universität Fukuoka, Japan.)

ZYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AM SEIDENSPINNER UND SEINEN VERWANDTEN.

I. GAMETOGENESE VON BOMBYX MORI L. UND
BOMBYX MANDARINA M. UND IHRER BASTARDE.

Von

E. KAWAGUCHI.

Mit 1 Textabbildung und Tafel XV—XXV.

(Eingegangen am 14. April 1928.)

Inhalt.	Seite
Einleitung	520
Spermatogenese der reinen Arten	521
I. Material und Technik.	521
II. <i>Bombyx mori</i>	522
1. Spermatogonien	522
2. Spermatocyten	523
a) Leptotänstadium	523
b) Synaptisches Stadium	523
c) Pachytänstadium	523
d) Zweite Kontraktion	523
e) Das Stadium der diffusen Chromosomen	524
f) Die Prophase der ersten Reifeteilung (Diakinese)	524
g) Die erste Reifeteilung	526
h) Die zweite Reifeteilung	527
III. <i>Bombyx mandarina</i>	527
Oogenese der reinen Arten	528
I. Material und Methodik	528
II. <i>Bombyx mori</i>	528
1. Oogonien	528
2. Frühe Wachstumsperiode	529
a) Leptotänstadium	529
b) Kontraktionsstadium	529
c) Pachytänstadium	530
d) Diplotänstadium in der Nährzelle	530
e) Die Tetradenentstehung in den Kernen der Nährzellen	530
f) Diplotänstadium in den Oocyten.	531
3. Mittlere Wachstumsperiode	531
g) Zerteilung der Tetraden in den Nährzellenkernen und Ver- kürzung der Chromosomen in den Oocytenkernen	532
4. Spätere Wachstumsperiode	533
h) Erste Periode des Verschwindens der Chromosomen	533
i) Tetradenentstehung in den Oocytenkernen	533
j) Zweite Periode des Verschwindens der Chromosomen	534

5. Prophase der ersten Reifeteilung	534
6. Metaphase der ersten Reifeteilung	535
7. Anaphase der ersten Reifeteilung	536
8. Die zweite Reifeteilung	537
III. <i>Bombyx mandarina</i> M.	538
Geschlechtschromosomen	538
Die Spermatogenese der F_1 -Bastarde <i>mori</i> \times <i>mandarina</i> und <i>mandarina</i> \times <i>mori</i>	542
Die Oogenese der F_1 -Bastarde <i>mori</i> \times <i>mandarina</i>	545
Rückkreuzungen	546
Chromosomenverhältnisse in F_2	546
Deutung der Chromosomenverhältnisse von <i>B. mori</i> und <i>B. mandarina</i> und des Ursprungs von <i>B. mori</i>	547
Literatur	548
Erklärung der Tafeln.	549

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit, die vor einigen Jahren begonnen wurde, stellt keine erschöpfende Untersuchung der Gametogenese der Seidenspinner *Bombyx mori* L. und *Bombyx mandarina* M. dar, sondern berichtet in der Hauptsache über das vom genetischen Standpunkte so wichtige Verhalten der Chromosomen.

Bombyx mori L. ist die zur Seidenzucht verwandte, ausschließlich im domestizierten Zustande vorkommende Art, *Bombyx mandarina* M. ist eine freilebende verwandte Art.

Die Zytologie von *Bombyx mori* ist von TOYAMA vor etwa 25 Jahren bearbeitet worden. Später hat YATSU (1913) eine kurze Darstellung der Spermatogenese sowohl von *Bombyx mori* als auch von *Bombyx mandarina* gegeben. Ausführlichere neuere Arbeiten über die Spermatogenese und erst recht über die Oogenese dieser Tiere besitzen wir nicht, obwohl durch die bedeutsamen genetischen Untersuchungen TANAKAS das Interesse auf diese Organismen gerichtet wurde.

Ganz allgemein bestehen in unserer Kenntnis der Oogenese der Lepidopteren noch wesentliche Lücken, trotzdem SEILER (1914, 1917, 1920, 1921) in ausführlichen Arbeiten an Psychiden und *Lymantria*-Arten die Eireifung, das Verhalten der Geschlechtschromosomen sowie andere Teilprozesse, und DEDERER (1926) bei *Philosamia cynthia* die gesamte Oogenese behandelt haben. Es ist von großer Wichtigkeit, die Oogenese gleichzeitig mit der Spermatogenese zu betrachten, denn wichtige Probleme, die sich aus den genetischen Arbeiten ergeben haben, können nur durch direkte mikroskopische Untersuchungen an den Keimzellen beider Geschlechter ihrer Lösung näher gebracht werden.

Ein solches Problem ist beispielsweise das des Faktorenaustausches. Bekanntlich findet der Austausch von Erbfaktoren bei *Drosophila* nur im Weibchen, nicht aber im Männchen statt. Bei *Bombyx* dagegen erfolgt Faktorenaustausch gerade im männlichen und nicht im weiblichen Ge-

schlecht¹. Da der Faktorenaustausch nach der Theorie MORGANS und seiner Mitarbeiter während der synaptischen Stadien vor sich geht, so kann man erwarten, bestimmte Verschiedenheiten zwischen der Gametogenese der verschiedenen Geschlechter direkt unter dem Mikroskop festzustellen. Die vorliegenden Untersuchungen an *Bombyx mori* und *mandarina* sind noch nicht so weit vorgeschritten, um ein klares Licht auf diese wichtige Frage werfen zu können. Doch glaube ich, daß sie einen Schritt weiter in der Erkenntnis der Gametogenese der Schmetterlinge bedeuten².

Außer der Untersuchung der beiden genannten Arten bringt die vorliegende Arbeit auch eine Behandlung des Bastards zwischen ihnen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Biologischen Laboratorium der Kaiserlichen Universität Kyushu unter der Leitung von Prof. Y. TANAKA begonnen und im Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem, Abt. Prof. R. GOLDSCHMIDT zu Ende geführt. Den Herren Prof. TANAKA und Prof. GOLDSCHMIDT möchte ich für ihre Unterstützung und ihr Interesse hiermit meinen herzlichen Dank aussprechen. Ferner danke ich für ihre Ratschläge den Herren Prof. KIHARA, OGUMA und SAKAMURA sowie Herrn Privatdozenten Dr. C. STERN. Dem International Education Board bin ich für die Erteilung eines Stipendiums zum Aufenthalt in Deutschland zu Dank verpflichtet.

Spermatogenese der reinen Arten.

I. Material und Technik.

Als Untersuchungsmaterial der Spermatogenese von *Bombyx mori* dienten mir einige japanische Rassen (Aojiku, Kasuri, bivoltine Aojiku), einige chinesische sowie europäische Rassen. Alle diese Rassen wurden mir von Herrn Prof. SUDA an der Kaiserlichen Universität Hokkaido in beliebiger Menge zur Verfügung gestellt. Herrn Prof. SUDA spreche ich auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank dafür aus.

B. mandarina sammelte ich selbst, und zwar in Nordjapan (Hokkaido) und in Südjapan (Kyushu). Beide Stämme waren weder morphologisch noch zytologisch voneinander zu unterscheiden.

Sowohl bei reinen Arten als auch bei den später zu schildernden Bastarden setzen die Reifeteilungen im Hoden sofort zu der Zeit ein, wenn die Raupen sich zum letzten Male zu häuten beginnen. 3—4 Tage nach der letzten Häutung sind die Hoden der Raupen prall gefüllt mit einer ganzen Serie der sich entwickelnden Keimzellen, von den Spermatogonien bis zu den reifen Spermatozoen.

Die Hoden wurden stets herauspräpariert und im allgemeinen 5—12

¹ TANAKA (1913, 1914, 1917, 1922, 1924).

² Hier sei an die letzte ausführliche Arbeit über *Drosophila* von METZ (1926) erinnert. Leider wird auch hier nur die Gametogenese eines Geschlechts behandelt.

Stunden in CARNOYS Chloroform Eisessig-Alkohol fixiert. Als Fixationsmittel dienten sonst noch das starke FLEMMINGSche Gemisch, HERMANNsche Flüssigkeit, sowie GILSONs Sublimat-Eisessig Salpetersäuregemisch. Die Gemische nach CARNOY und GILSON gaben prägnantere Bilder für die chromatischen Strukturen, die nach FLEMMING und HERMANN für die achromatischen Strukturen.

Nach normaler Behandlung und Einbettung der Objekte in Paraffin wurden von denselben 6—9 μ dicke Schnitte verfertigt, die mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin und zur Nachfärbung mit Eosin, Kongorot oder Methylgrün behandelt wurden. Neben den Schnittpräparaten bediente ich mich mit Erfolg der Zupfmethode. Auf einem Objektträger wurde ein Hoden zerzupft, dem ein Tropfen Hämolymphe zugefügt worden war, um ein Eintrocknen der Gewebe zu verhindern. Der Objektträger mit den anhaftenden Geweben wurde dann für einige Minuten in CARNOYS Flüssigkeit gebracht.

Nach dieser Fixierung habe ich sehr klare Präparate mit HEIDENHAINS Hämatoxylin erhalten, womit ich ziemlich genau das Verhalten der Chromosomen in der Prophase der Reifeteilungen, und zwar Sammelchromosomen und Kondensation der Tetradenchromosomen, beobachten konnte. Die Chromosomenfäden in der Wachstumsperiode dagegen habe ich mit dieser Methode nur undeutlich darstellen können.

II. *Bombyx mori*.

1. *Spermatogonien*.

Die Spermatogonien liegen an dem blinden Ende der Follikel. Hier findet in der nächsten Umgebung der Apikalzelle eine lebhafte Zellvermehrung statt. Die jüngsten Spermatogonien in der nächsten Nähe der Apikalzelle besitzen einen verhältnismäßig großen Kern (Abb. 1). Das Chromatin der Ruhekerne ist unmittelbar unter der Kernmembran in Form feinsten Fadens auf dem Liniennetzwerk verteilt. Außerdem treten ein oder zwei, seltener drei ovale zweiteilige oder unregelmäßig geformte Nucleolen auf (Abb. 2), welche Chromatinfarbstoffe begierig aufnehmen; jedoch ist es nicht bekannt, ob diese irgend etwas mit den Chromosomen zu tun haben. Die Zahl der Vermehrungsteilungen steht nicht genau fest. Die älteren Spermatogonien werden von einer gemeinsamen Hülle umschlossen (Abb. 3).

Ich habe die Zahl der in einigen Spermatidenbündeln vorhandenen Achsenfäden bei einem Querschnitt durch den mittleren Teil der Spermatiden festgestellt und mehr als 250 und weniger als 280 gefunden, also annähernd 256 (gleich 2^8). Die Zahl der in einer Cyste vorhandenen Spermatocyten erster Ordnung ist also gleich 64 (gleich 2^6). Von der ersten Spermatogonienteilung an gerechnet, dürften somit sechs Teilungsschritte zurückgelegt worden sein.

Bei den Prophasen der Spermatogonienmitosen zeigen sich die Chromosomen als ovale Stäbchen (Abb. 4). Da die Chromosomen in der Äquatorialplatte zum Teil sehr dicht beieinander liegen, so ist eine genaue Zählung nicht mit Sicherheit vorzunehmen. Jedoch konnte ich über 50 und unter 60 feststellen. Dasselbe Ergebnis erhielt YATSU (1913), während TOYAMA (1894) 28 Chromosomen zählte. OGUMA (1919) ist es gelungen, die Zahl der Chromosomen in der Äquatorialplatte der Spermatogonien einwandfrei als 56 festzustellen. Die Form der Chromosomen in der Äquatorialplatte ist kugelig, ihre Größen sind nicht deutlich unterscheidbar. Die Teilung bietet sonst nichts Bemerkenswertes (Abb. 5, 6).

2. Die Spermatozyten.

a) *Leptotänstadium.*

Nach der letzten Spermatogonientelophase zerteilt sich das Chromatin zu einem Netzwerk. In diesen jungen Spermatozyten ist immer nur ein Nucleolus vorhanden (Abb. 7).

b) *Synaptisches Stadium.*

Allmählich bilden sich viele deutliche dünne Fäden aus, die den Kern erfüllen (Abb. 8). Mir ist es ebensowenig wie FEDERLEY (1913) und SEILER (1914) gelungen, ein typisches Bukettstadium aufzufinden. Auf dem Höhepunkt der Synapsis zieht sich die ganze Chromatinmasse an dem inneren, dem Zentrum der Cyste zugekehrten Pol des Kernes zu einem dichten, fast unentwirrbaren Knäuel zusammen (Kontraktionsstadium) (Abb. 9). Häufig konnte ich die Enden der Fäden in dem Kernraum finden. Es sei allerdings darauf hingewiesen, daß viele Autoren das Kontraktionsstadium als ein Kunstprodukt auffassen, das durch eine besonders starke Fixierungslabilität des Kernes in einem bestimmten Stadium hervorgerufen wird.

c) *Pachytänstadium.*

Diese Knäuel lockern sich (Abb. 10) und die Fäden treten jetzt deutlich als einzelne Chromosomen auf, die kürzer und doppelt so dick wie im Leptotänstadium sind. Sie beginnen sich in dem Kernraum zu verbreiten (Abb. 11). Im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium fällt die geringe Zahl der Chromosomenschleifen auf. Trotzdem ein genaues Zählen noch nicht möglich ist, kann man keinen Augenblick daran zweifeln, daß die haploide Zahl vorhanden ist.

d) *Zweite Kontraktion.*

Die nach der Pachytänperiode chromatinreichen, stäbchenförmigen Chromosomen verlieren allmählich wieder ihr Chromatin, welches nur in Gestalt ganz kleiner Körner verstreut zurückbleibt und gleichzeitig zieht

sich wieder der Kerninhalt zu einem Aggregat zusammen, das das Innere des Kernes einnimmt und von einem hellen Hof umgeben ist (Abb. 12, 13, 14). Hierbei ist der Nucleolus noch ganz deutlich und liegt der Chromatinmasse an. Diese schwach färbbare Chromatinmasse lockert sich später wieder auf und erfüllt den ganzen Kernraum.

e) Das Stadium der diffusen Chromosomen.

Dieses Stadium der diffusen Chromosomen ist für Seidenraupen sehr charakteristisch. Die kontrahierte Chromosommasse löst sich vollständig in feinste, auf ein Netzwerk mit verdichteten Knoten verteilte Körnchen auf (Abb. 15, 16, 17, 18).

In den Rassen, in denen in der Präsynapsisperiode ein Nucleolus vorhanden ist, teilt sich derselbe zu Beginn des diffusen Stadiums in zwei Stücke, bei anderen Rassen aber teilt sich der Nucleolus in der Synapsis oder zweiten Kontraktion. Das Teilungsstadium des Nucleolus ist bei verschiedenen Individuen schwankend. Die Nucleolen erscheinen aus verschiedenen Substanzen zusammengesetzt. Deutlich zeigen sie im diffusen Stadium ihre zusammengesetzte Natur; scheinbar erfüllen mehrere chromatische Nucleolen, manchmal vier oder fünf chromosomenförmige Stücke, ein gemeinsames achromatisches Plasmosom (Abb. 18). In den Anfangsstadien der Prophase der ersten Reifeteilung konnte ich die Nucleolen nicht von den erscheinenden Chromosomen unterscheiden, so daß ich sie leider nicht weiter verfolgen konnte.

f) Die Prophase der ersten Reifeteilung (Diakinese).

In dem letzten Teil der diffusen Periode ist das Chromatin sehr fein verteilt und recht schwach färbbar. In den folgenden Stadien gewinnt es allmählich wieder stärkere Färbbarkeit (Abb. 19 a, 28). Die einzelnen Chromosomen zeigen sich in der Form dünner Perlschnüre mit zwei bis vier Perlen (Abb. 29). Eine exakte Zählung der Chromosomen ist zu dieser Zeit noch nicht möglich, weil viele dünne Fäden zum Vorschein kommen, die die Chromosomen miteinander verbinden. Diese färben sich später stärker und auf diese Weise entstehen Sammelchromosomen.

Durch die fortschreitende Verdichtung der einzelnen Chromosomen entstehen verschiedene Tetraden, die die typischen Stäbchen-, Doppelkreuz- und Ringtetradenformen zeigen (Abb. 31, 32, 33). Die Stabtetraden werden aus den Stäbchen mit drei oder vier perlenförmigen Anschwellungen gebildet. Sie sind häufig lang und gerade, häufig auch geschlängelt, gebogen oder zeigen V-Form. Diese Stabtetraden erscheinen häufiger in früheren als in späteren Stadien. Über ihre Entstehung vermute ich, daß konjugierte Doppelchromosomen entlang der ersten Längsspalte wieder geöffnet werden. Unmittelbar nach dem diffusen Stadium kann man sehr viel V-förmige Tetraden beobachten, die sich in Spal-

tung befinden (Abb. 29, 30). Die Doppelkreuztetraden bestehen aus vier längsgespaltenen, in einer Ebene senkrecht zueinander stehenden Armen. Stets sind zwei längere Stammarme und zwei kürzere Seitenarme zu unterscheiden. Diese Tetraden sind vermutlich durch das Auseinanderweichen der Chromosomenpaare in der Mitte entstanden (Schema E, F) (Abb. 31, 32). Ringtetraden werden immer von vier Armen gebildet. Betreffs der Entstehung dieser Tetraden vermute ich ebenfalls, daß sie durch stärkeres Auseinanderweichen der Hälfte eines jeden Armes der Doppelkreuztetrade entstanden sind (Abb. 31, 32, 68, 69).

Erst nach vollendeter Tetradenformation kann die Zahl der Chromosomen mit geringerer Schwierigkeit festgestellt werden, was ich mit möglichster Sorgfalt bei vielen Zellen getan habe. Dabei fand ich stets, daß jetzt die haploide Anzahl 28 vorhanden ist und also eine Pseudoreduktion erfolgt war (Abb. 34, 35).

Die semmelförmigen Chromosomen in der späteren Prophase verraten ihren Längs- und Querspalt durch ihre Form meist nicht. Doch sind die Fälle nicht allzu selten, wo deutlich erkannt werden kann, daß eine Spur der zwei Fortsätze der Seitenachse der Ring- oder Doppelkreuztetraden an der Seite der Chromosomen vorhanden bleibt (Abb. 33, 34). Dadurch kann man erkennen, daß die Querkerbe der semmelförmigen Chromosomen der alte Querspalt ist und ein Längsspalt an der Längsachse der Dyade vorhanden sein muß, obwohl er nicht mehr kenntlich bleibt. Durch das fortschreitende Kompaktwerden der Chromosomen werden sie dann schließlich zu rein semmelförmigen Dyadenchromosomen, die nicht mehr die typischen Tetradenformen zeigen (Abb. 35).

In Schnittpräparaten färbt sich die achromatische Kittsubstanz der Chromosomen mit Hämatoxylin. Dadurch werden die Chromosomen end-to-end miteinander verbunden, und es entstehen Sammelchromosomen, wie sie von GOLDSCHMIDT (1923) bei *Lymantria* schon genau studiert worden sind. Bei *B. mori* ist es nicht so leicht, die Zahl der Sammelchromosomen festzustellen, doch kann man auch hier auf dem Höhepunkt der Bildung der Sammelchromosomen in der Regel zwei bis drei größere und sechs bis sieben kleinere Elemente finden. Abb. 19a zeigt ein diffuses Gerüstwerk mit einem großen Nucleolus. In Abb. 19b fangen die Verdichtungen der Gerüststränge und der Knotenpunkte an. Abb. 19c zeigt die tetradenartige Verdichtung. Bei einigen Tetraden dieser Zelle sind zwei im Winkel zueinander stehende Zipfel zu sehen. Abb. 19d ist ein weiteres Stadium, in dem die verbindenden Gerüststränge begonnen haben, sich stark zu färben. Abb. 20 zeigt zwei größere und sieben kleinere Chromosomen. Das gleiche trifft für die Abb. 21 und 22 zu. In Abb. 23 scheinen zwei größere und zehn kleinere Elemente vorhanden zu sein. Abb. 24b, 25b zeigen zwei größere und einige kleinere Chromosomen.

Ich habe auch manchmal beobachtet, daß die Bildung von Sammelchromosomen ohne typische Bildung der Tetraden direkt stattfindet.

In diesem Stadium beginnt bereits die Kernmembran zu verschwinden. So zeigen Abb. 26, 27 die Zellen in später Prophase. Die größeren Sammelchromosomen sind noch immer kettenweise durch Brücken verbunden und zeigen so noch ihre Herkunft. Alle diese Bilder stimmen also mit denen von *Lymantria dispar* überein. In den Zupfpräparaten bleiben übrigens die Chromosomen im allgemeinen getrennt, so daß die Chromosomenzahl größer als die der Sammelchromosomen ist.

g) Die erste Reifeteilung.

Wie früher geschildert, fängt in der späten Prophase der ersten Reifeteilung die Ausbildung der Sammelchromosomen an. Im Plasma wird der Beginn der Spindelbildung sichtbar. Endlich zerfallen die Sammelchromosomen in die einzelnen Chromosomen und konzentrieren sich einseitig im Kern. Manchmal fand ich in späten Prophasen merkwürdige Bilder, in denen noch einzelne Chromosomen perlschnurartig zusammenhängen. Bald ordnen sich die Chromosomen in der Äquatorialplatte an. Die Platten sind außerordentlich schön und übersichtlich (Abb. 36, 37). Man kann darin mit Leichtigkeit 28 Chromosomen zählen, die in ihrer Größe nur sehr wenig voneinander verschieden sind. Ihre Gestalt ist kugelig oder oval. Das kleinste Chromosom hat ungefähr den dritten Teil der Größe des größten Chromosoms. Die Zahl der Chromosomen schwankt kaum bei den verschiedenen Zellen, Individuen oder Rassen von *B. mori*. YATSU (1913) hat bei 17 Rassen von *B. mori* 28 Chromosomen (haploid) ohne Ausnahme beobachtet. Bei den Rassen, die mir als Material dienten, konnte ich nur mit einer Ausnahme 28 Chromosomen feststellen. Bei einer Rasse „Aojiku“ habe ich von 10 Stück Hoden bei 140 Äquatorialplatten nur einen Fall von 29 Chromosomen festgestellt (Abb. 38); außerdem habe ich in einigen abnormen Riesenzellen über 40 Chromosomen gezählt. In der Anaphase kommt es zu einer Trennung der Gemini in ihre Komponenten, und jede Hälfte bewegt sich nach ihrem entsprechenden Pole.

Wie ich schon bei der Besprechung der Prophase erwähnt habe, stellen die Querkerben der semmelförmigen Chromosomen den ursprünglichen Querspalt der Tetrade dar. Dieser Querspalt stellt die erste Teilungsebene dar. Nach meiner Meinung ist die erste Reifeteilung deshalb eine deutliche Querteilung und vermutlich die Reduktionsteilung, die zweite eine typische Längsteilung und die Äquationsteilung. SEILER (1914) dagegen betont, daß die erste und zweite Reifeteilung eine Längsteilung sei. Natürlich kann die Querteilung als Reduktionsteilung auch durch Aufklappen der Gemini nach Parallelkonjugation bedingt sein. Schmetter-

lingschromosomen sind aber kein geeignetes Material zur Entscheidung so subtiler Vorgänge.

Nachdem die Chromosomen ihre Pole erreicht haben, häufen sie sich dort an und verharren kurze Zeit in einem kugeligen Chromosomenklumpen. Es scheint dabei ein Ruhestadium zwischen erster und zweiter Reifeteilung zu fehlen.

h) Die zweite Reifeteilung.

In der Metaphase der zweiten Reifeteilung können wir bei *B. mori* die Chromosomenzahl mit ebenso großer Leichtigkeit wie bei der ersten Reifeteilung feststellen. Es sind immer 28 Chromosomen vorhanden, wie die Abb. 39a und 39b beweisen. 50 ganz deutliche und einwandfreie Platten habe ich untersucht und niemals eine Abweichung gefunden. In der Anaphase kommt es zu einer Teilung der Chromosomen. Jede Hälfte wird auf eine Tochterzelle übertragen, wie die Abb. 41 in der früheren Anaphase zeigt.

TOYAMA (1894) (*B. mori*), MUNSON (1907) (*Papilio*), BUDER (1915) (*D. euphorbiae*) nehmen an, daß bei der zweiten Teilung die ungeteilten Chromosomen sich auf jede Spermatide verteilen und daß dies die Reduktionsteilung sei. Es ist nicht mehr nötig, die veralteten Auffassungen dieser Autoren zu erörtern, da FEDERLEY schon früher eingehend diskutiert hat und viele der späteren Arbeiten von SEILER (1917, 20, 21, 22) deutlich gezeigt haben, daß die Chromosomenzahlen im Embryo immer sehr deutlich das Doppelte der Chromosomenzahlen der Gametocyten betragen. Auch nach den Bildern, die ich kurz vor der Anaphase der zweiten Teilung erhalten habe und die die Teilung von einzelnen Chromosomen in der Seitenansicht zeigen, sowie nach der Untersuchung von zwei Tochterplatten der zweiten Reifeteilung, die deutlich über 20 Chromosomen aufweisen, kann ich ebenfalls nicht umhin, in obiger Auffassung einen Irrtum zu vermuten (Abb. 40, 41).

III. *Bombyx mandarina* M.

Die Spermatogenese von *B. mandarina* ist derjenigen von *B. mori* so ähnlich, daß wir sie ohne Zählung der Chromosomen nicht unterscheiden können. Es ist auch hier nicht möglich, die diploide Chromosomenzahl in der Spermatogenese festzustellen, weil die Chromosomen stets durch Brücken sehr dicht miteinander verbunden sind (Abb. 45). Nach der letzten Spermatogonienteilung löst sich die Chromosomenmasse in ein ungemein feines Netzwerk mit einem Nucleolus auf (Abb. 47). Im Synapsisstadium sieht man die ganze Chromatinmasse der dünnen Fäden in einer Kernhälfte zusammengedrängt, während in den freien Kernteil höchstens einige Schleifen oder Enden hineinragen (Abb. 48). In dem Pachytänstadium werden die Fäden doppelt so dick wie im vorigen

Stadium und erfüllen den ganzen Kern (Abb. 49, 50, 51). Während dieser Stadien wachsen Zelle, Kern und Nucleolus immer mehr. Es ist nicht möglich, die Zahl der Chromosomenschleifen in dem Pachytänstadium festzustellen. Auch hier kommt eine zweite Kontraktion nach dem Pachytänstadium zustande (Abb. 52). Bei *mandarina* teilt sich der Nucleolus im späteren diffusen Stadium nur ausnahmsweise in zwei Teile (Abb. 54). Beide Reifeteilungen sind äußerst deutlich; die Chromosomen sind bei *B. mandarina* relativ groß und immer leicht zu zählen. Ihre Anzahl ist, wie die Abb. 55 und 57 zeigen, ausnahmslos 27. *Also ist die Anzahl der haploiden Chromosomen bei B. mandarina um eins geringer als bei B. mori.*

Oogenese der reinen Arten.

I. Material und Methodik.

Bei meinen Untersuchungen habe ich meistens eine chinesische Rasse „Chinese 101“ benutzt und zum Vergleich damit auch eine japanische Rasse „Nihonnishiki“ herangezogen. Die Ovarien von Raupen der dritten bis fünften Wachstumsperiode sowie diejenigen der Puppen sämtlicher Altersstufen, in aufeinanderfolgenden Tagen nach der Verpuppung gerechnet, wurden herauspräpariert und sofort mit FLEMMINGS, CARNOYS oder BOUINS Gemisch fixiert. Zur Fixierung der Ovarialeier der erwachsenen Schmetterlinge und der abgelegten Eier verwendete ich SEILERS Methode (1914) unter Verwendung des Gemisches von PETRUNKEWITSCH, das auch bei den Eiern der Seidenspinner stets gute Erfolge ergibt. Andere Fixierungsmittel sind für gelegte Eier nicht empfehlenswert. Die Eier werden in dieser Flüssigkeit vorsichtig bis 50° C erwärmt, dann wird das Erwärmen unterbrochen und durchweg 24 Stunden fixiert. Nachher werden sie sehr gründlich in 70%igem Alkohol mit Jodkali ausgewaschen. Nachdem die fixierten Eier zum Zwecke des Härtens ein oder zwei Monate lang aufbewahrt worden sind, müssen die Eier vor dem Schneiden mit zwei scharfen Zupfnadeln geschält werden. Die Stadien der Oogenese wurden ausschließlich an Schnittpreparaten von 6—9 μ untersucht. Als Färbung diente stets Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.

II. *Bombyx mori* L.

1. Oogonien.

Die Ovarien der *Bombyx*-Arten liegen, wie dies bei den Raupen der Schmetterlinge die Regel ist, im fünften Abdominalsegment und bestehen jedes aus vier Eiröhren, entsprechend den der Follikeln der paarigen Hoden. Sie sind bis zum Puppenstadium von einer gemeinsamen äußeren Hülle umgeben. Während des Puppenstadiums wachsen dann die Eiröhren aus der Hülle in die Leibeshöhle heraus. Nach der dritten Häutung der Raupe findet man schon frühe Entwicklungsstadien der Keimzellen. Am oberen Teile der Eiröhren, die bis zu dieser Periode gerade

waren und jetzt länger wachsen und innerhalb der Bindegewebshülle sich schlängeln, befinden sich Oogonien und an dem hinteren Teile frühe Oocyten. Wie die Hoden besitzen alle Eiröhren eine Apikalzelle an ihrem Ende.

Die Oogonien vermehren sich lebhaft durch Teilungen, die bis zum Ende der vierten Raupenperiode andauern. Im Ruhestadium besitzen die Oogonien einen verhältnismäßig großen Kern, in welchem sich ein oder zwei mit Hämatoxylin färbbare Nucleoli in der Mitte des fadenförmigen Gerüsts befinden (Abb. 85). Während der Prophase der Oogonienteilungen rücken die kurzen, kugelförmigen Chromosomen nach dem Zentrum des Kernes. Hier häufen sie sich zunächst unregelmäßig an, ordnen sich aber sehr bald zur Äquatorialplatte an. Obwohl ich viele Äquatorialplatten auf den Schnitten untersucht habe, ist es mir wie in der Spermatogenese nicht möglich gewesen, die Chromosomenzahl mit Bestimmtheit festzustellen (Abb. 86). Erschwert wird die Feststellung der Chromosomenzahl dadurch, daß die in der Äquatorialplatte liegenden Chromosomen sehr klein sind, ihre Zahl verhältnismäßig groß ist und sie außerdem sehr dicht an- und übereinander liegen. MACHIDA (1926) gelangte ebensowenig zu einer genauen Feststellung der Chromosomenzahl in den Oogonien von *B. mori*. Er hat nur mitgeteilt, daß sich ihre Zahl auf über 50 beläuft. In der fünften Raupenperiode findet man nur noch sehr selten Teilungen der Oogonien, weil sich die meisten Oogonien schon im Ruhestadium befinden. Kurz nach dem Ruhestadium fängt dann die erste frühe Wachstumsperiode an.

2. Frühe Wachstumsperiode.

Die frühe Wachstumsperiode der Oocyten von *B. mori* beginnt in der vierten Raupenperiode und dauert bis einige Tage nach der Verpuppung.

a) Leptotänstadium.

Das Chromatin der letzten in das Ruhestadium eintretenden Oogonienkerne sammelt sich wieder zu Fäden (Abb. 87). Damit treten diese Zellen als Oocyten in das Leptotänstadium über.

b) Kontraktionsstadium.

Indem die dünnen Fäden in diesem Stadium sich zu verknäueln beginnen, geht dieses Stadium ziemlich schnell in das nächste Kontraktionsstadium, d. i. synaptisches Stadium, über (Abb. 88). Es ist ausgezeichnet durch einen auffallend großen Nucleolus, der ungefähr in der Mitte des Kernraumes liegt. Er persistiert durch alle diese Stadien, und seine Form ist sehr variabel. Die dünnen Fäden, die sich im Leptotänkern durch den Kernraum verbreiteten, häufen sich an einem Kernpol, stets zusammen mit einem Nucleolus, an. In dem freien Kernraum findet

man viele Enden dieser Fäden. An den freien Enden habe ich oft nebeneinander liegende Fäden beobachtet (Abb. 88, 89). Es ist mir aber nicht möglich gewesen, feinere Einzelheiten, besonders im Hinblick auf „Crossing over“ zwischen diesen Fäden festzustellen; denn die Spireme zeigen einen undurchdringlichen Wirrwarr von dünnen Fäden.

Beim Übergang von der Synyzesis zum Pachytänstadium verschwinden die dünnen Spireme und unmittelbar darauf erscheinen ungefähr doppelt so dicke Fäden (Abb. 89).

c) *Pachytänstadium.*

Im Pachytänstadium werden die Zellen und Kerne immer größer; das Spirem lockert sich und breitet sich langsam im Kernraum aus (Abb. 90). Nach diesem Stadium werden die Chromosomenschleifen immer kürzer und zeigen die Tendenz, sich unmittelbar unter der Kernmembran hinzulagern und sich nebeneinander zu legen (Abb. 91, 92). Das Pachytän dauert ziemlich lange. Dann folgt bald das Diplotänstadium. Vor dem Diplotänstadium wurden Chromosomenschleifen von DONCASTER (1912) bei *Pieris* und *Abraxas* und von DEDERER (1915) bei *Philosamia* gezählt. Ein genaues Zählen ist mir noch nicht möglich gewesen, aber, wie SEILER schon erwähnt hat, kann man keinen Augenblick daran zweifeln, daß die haploide Zahl vorhanden ist.

Beim Übergang vom Pachytän ins Diplotänstadium findet eine wichtige Veränderung des Kerninhaltes statt: Von diesem Stadium an wird nämlich die Differenzierung zwischen den Eizellen und den Nährzellen sichtbar. Abb. 93a zeigt einen Kern der Eizellen und Abb. 93b diejenigen der Nährzellen in demselben Stadium. Vor allem unterscheiden sie sich von jetzt ab zunächst in der weiteren Umgestaltung ihres Chromosomenbestandes.

d) *Diplotänstadium in der Nährzelle.*

In der größeren Zahl der Oocyten, die später zu Nährzellen werden, werden die Chromosomenschleifen immer kürzer und der erste Trennungsspalt wird sichtbar (Abb. 93b, 94d). In den übrigen Oocyten, die Eizellen ergeben, ist in diesem Stadium noch kein Trennungsspalt sichtbar (Abb. 93a, 94a, b, c). Die Chromosomen bestehen aus perlschnurartig aufeinanderfolgenden Chromomeren. Die längsten Chromosomen werden von über 20 Chromomeren gebildet. Ob die Chromosomen sich spiralig umeinander wickeln, wie es SEILER bei *Phragmatobia* gezeichnet hat, konnte ich bei *B. mori* nicht entscheiden. Der Kern hat inzwischen bedeutend an Größe zugenommen.

e) *Die Tetradenentstehung in den Kernen der Nährzellen.*

Die Verkürzung der Diplotänschleifen der Nährzellen geht weiter, wobei sie auffallend an die bivalenten Chromosomen in der Diakinesis der Reifeteilung erinnern (Abb. 95a).

Nun wird der vorhandene Längsspalt allmählich deutlicher und außerdem tritt ein zweiter Längsspalt auf. Bei einigen Chromosomen kann man sehr deutlich wahrnehmen, daß sie aus vier parallel aneinander gelagerten Stäbchen bestehen (Abb. 96a, 98b).

Eine merkwürdige Tatsache fand ich in diesem Stadium, daß nämlich ein Paar Chromosomen innerhalb des (etwas verblaßten) Nucleolus vorhanden ist (Abb. 96a, 98, 99, 100). Die Form dieses Chromosomenpaares ist genau ebenso wie die der anderen im Kernraum vorhandenen Chromosomenpaare. Zwischen den zwei homologen Partnern des Chromosomenpaares ist kein Unterschied zu bemerken. Bald tritt dieses Chromosomenpaar aus dem Nucleolus heraus. Wenn sich der Nucleolus vor dem Ausreten der Chromosomen durch Einschnürung in zwei Teile teilt, trennen sich die Chromosomen ebenfalls und bleiben einzeln mit je einem Teil des gespaltenen Nucleolus zusammen (Abb. 99). Nur in den mit FLEMMINGS Flüssigkeit fixierten Präparaten konnte ich sehr schöne Figuren sehen. Wenn aber die Nucleolen schwarz gefärbt sind, kann man die Chromosomenpaare nicht sehen. Bei den mit CARNOY fixierten Präparaten habe ich niemals diese Chromosomenpaare sehen können, weil die Nucleolen in diesen Stadien immer tief schwarz gefärbt wurden. Dabei habe ich ohne Schwierigkeit die Gemini in einigen Kernen in diesem Zustande gezählt und immer 27 Gemini außer einem im Nucleolus gefunden (Abb. 98). Abb. 96a, b stellt zwei Schnitte einer Zelle dar. Abb. 102a, b, c geben drei Schnitte durch eine Zelle wieder. Ob dieses Chromosomenpaar ein Paar Geschlechtschromosomen ist, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, da aus der Geschlechtschromosomenliteratur zahlreiche Fälle bekannt sind, wo die Geschlechtschromosomen in der Wachstumsperiode mit dem Nucleolus in Beziehung stehen. Hiervon werde ich später noch eingehend sprechen.

In der Zeit, in welcher der Trennungsspalt in den verkürzten Chromosomen der Nährzellen auftaucht, war auch nicht die geringste Spaltung an den Chromomeren der Chromosomen in den Eizellen zu sehen (Abb. 93a, 94a, b, c, 95b, c).

f) *Diplotänstadium in den Oocyten.*

Erst wenn die zweite Längsspaltung in den Nährzellen sichtbar ist, tritt in den Chromosomen der Eizellen die erste Längsspaltung ein (Abb. 97a, b).

3. *Mittlere Wachstumsperiode.*

2 oder 3 Tage vor der Verpuppung fängt die mittlere Wachstumsperiode mit dem Eindringen der Eiröhren aus der äußeren Hülle in die Leibeshöhle an und dauert bis ungefähr zur Mitte der Puppenperiode, 8 Tage nach der Verpuppung. Die Zellen dieses Stadiums sind nur im vorderen Teil der Eiröhren gefunden worden.

g) Zerteilung der Tetraden in den Nährzellenkernen und Verkürzung der Chromosomen in den Oocytenkernen.

Betrachten wir nun die weitere Entwicklung der Nährzellen! Die als tetradenähnliche Gebilde erscheinenden Chromosomen in den Nährzellen beginnen allmählich in mehr als 28 kleine Körper zu zerfallen, die den Eindruck von Univalenten machen (Abb. 105). Erst nach einiger Zeit verteilen sie sich über den ganzen Kern. Im weiteren Verlauf zerlegen sich nun diese Gebilde in eine Anzahl feinsten Körnchen, die sich im Kern verteilen. Während dieses Vorganges nehmen die Nährzellen bedeutend an Größe zu.

Dieser Moment in der Entwicklung bedeutet für die Nährzellen den Beginn ihrer Degeneration. Ihr weiteres Schicksal habe ich nicht mehr verfolgt, da die Hauptfrage nach dem Verhalten der Chromosomen entschieden ist.

Wenden wir uns nun der weiteren Entwicklung der Chromosomen in den Eizellen zu. Die Verkürzung der Längsachsen der Chromosomen in den Eizellen geht immer weiter, und sie erscheinen jetzt meist bedeutend kürzer (Abb. 103, 104, 105). Von dem alten Längsspalt ist in diesen Stadien nie mehr etwas zu sehen. Die Zellen und Kerne nehmen während dieses Vorganges bedeutend an Größe zu, wobei die Kerne ihre Lage in der Mitte der Zellen bewahren. Der vorhandene Nucleolus wächst etwas.

Von diesem Stadium an beginnt langsam die Vermehrung der Zahl der Nucleolen (Abb. 107, 109). Während der erste Nucleolus ein großes, gewöhnlich nur schwach färbbares Gebilde darstellt, erscheinen die später auftretenden Nucleolen tief schwarz durch Eisenhämatoxylin gefärbt. Sie seien sekundäre Nucleolen genannt im Gegensatz zu den ursprünglichen primären. Über die Herkunft der sekundären Nucleolen kann ich keine bestimmten Angaben machen. Wenn auch einige Bilder darauf hinzuweisen scheinen, daß die sekundären Nucleolen durch Teilung oder Knospung aus dem primären entstehen, so machen andere Tatsachen es wahrscheinlich, daß sie unabhängig von dem primären Nucleolus entstehen.

Sehr bemerkenswert ist die Beziehung zwischen einem sekundären Nucleolus und einem Chromosom (Abb. 105). Es war häufig auffallend, daß ein mittelgroßes Chromosom sich mit einem kleinen sekundären Nucleolus verbindet. Verfolgen wir nun möglichst genau die Geschichte des Verhaltens dieses Nucleolus und des Chromosoms: In den Stadien, in denen innerhalb des Nucleolus der Nährzellen ein Chromosomenpaar auftaucht, befinden sich außer dem primären noch keine sekundären Nucleolen in den Eizellen; nur sehr selten habe ich zu dieser Zeit einige Kerne gefunden, die ein, mit einem ganz kleinen sekundären Nucleolus verbundenes Chromosom besaßen (Abb. 95c). Im Anfangsstadium der Vermehrung der Nucleolen kommen jedoch typischerweise viele Bilder

dieser Art zur Beobachtung. Abb. 151, 154, 155, 158, 159, 162, 163, 164 sind Teile von Kernen, in denen sich ein Chromosom mit ganz zarten Fäden mit einem sekundären Nucleolus verbindet. Direkte Verbindungen des Chromosoms mit diesem Nucleolus zeigen ferner Abb. 152, 153, 156, 157, 160, 161, 165. In diesem Stadium nimmt die Färbbarkeit der primären Nucleolen ab. Ein primärer, verblaßter Nucleolus liegt neben einem kleinen, ebenfalls verblaßten Nucleolus, wie die Abb. 154, 155, 157 zeigen. Trotz sorgsamer Beobachtung habe ich nie mehrere Nucleolen, die mit Chromosomen verbunden waren, mit Sicherheit gefunden, obwohl ein sekundärer Nucleolus einem Chromosom oft sehr nahe kommt und von dem oben beschriebenen Nucleolus kaum unterschieden werden kann (Abb. 152, 157).

4. *Spätere Wachstumsperiode.*

Die spätere Wachstumsperiode dauert vom Mittelstadium der Puppen an bis zum Ausschlüpfen der Schmetterlinge. In diesen Stadien werden die Nährstoffe aus den Nährzellen an die Eizellen abgegeben; schon vorher hatte das Plasma der Nährzellen begonnen, sich in ein mit reichlich färbbarer Substanz durchsetztes Nährplasma umzuwandeln. Aber erst jetzt, wenn die Nährzellen von Nährplasma ausgefüllt sind, sucht sich die gelieferte Nährsubstanz einen Weg durch die Scheidewand zwischen Eizelle und Nährzelle. Der Kern der Eizellen hat während dieser Vorgänge ebenfalls sein Aussehen und seine Lage geändert. Der Kern der Eizelle beginnt, seine Lage in der Nähe der Mündung der Nährstoffzufuhr von den Nährzellen zu nehmen, und seine Kontur ist nicht mehr rund, sondern es sprossen Fortsätze der Kernwand gegen die Follikelzellen vor. Während des letzten kurzen Entwicklungsabschnittes dieser Stadien nimmt die Eizelle ganz plötzlich an Volumen zu, weil von außen her wahrscheinlich gelöste Stoffe in die Eizelle eindringen.

h) Erste Periode des Verschwindens der Chromosomen.

Während dieser Vorgänge beginnt sich das Kernplasma stärker zu färben und zu gleicher Zeit werden die Chromosomen undeutlicher (Abb. 109, 110). Zum Schlusse sind die Chromosomen, die primären und die sekundären Nucleolen völlig verschwunden und nur das Kernplasma wird stark gefärbt (Abb. 111). Diese Erscheinung möchte ich die erste Periode des Verschwindens nennen, sie tritt ungefähr 7—8 Tage vor dem Ausschlüpfen der Schmetterlinge auf.

i) Tetradenentstehung in den Oocytenkernen.

Sobald darauf das Kernplasma deutlich wieder farblos wird, tauchen auch die Chromosomen sehr deutlich auf (Abb. 112). Dabei interessiert uns die Ausblidung des zweiten Trennungspaltes.. Die Trennungs-

fläche steht senkrecht auf der Trennungsfläche des ersten Längsspaltcs (Abb. 112a, 112b, c, d, e). So haben wir vier parallel verklebte Chromatinsäulen vor uns, genau wie die Tetradenchromosomen der Nährzellen. Diese Trennungsflächen stellen die Längsspalte der zwei Reifeteilungen dar.

Wenn wir einen Moment zurückblicken auf die oben beschriebenen Tetradenausbildungen der Spermatogenese und sie vergleichen mit den entsprechenden der Oogenese, so fällt auf, daß in Entstehung und Gestalt der Tetraden keine Übereinstimmung herrscht. Bis zum Anfang der Prophase der Reifeteilung liegen gar keine Kreuz- oder Ringtetraden vor. In weiteren Stadien zeigen sich die Chromosomen bald sehr dick, wenn zugleich damit das Plasma stärker gefärbt wird. Sie erscheinen jedoch sehr zart, wenn das Plasma weniger stark gefärbt ist. Von den Längsspalten ist in weiteren Stadien nicht mehr so deutlich etwas zu sehen.

Primäre und sekundäre Nucleolen fangen wieder langsam an aufzutauchen, aber die primären Nucleolen sind jetzt nie mehr chromatisch und schließen viele Vacuolen ein, trotzdem sich die sekundären Nucleolen stark chromatisch färben (Abb. 113, 114, 115, 116, 117, 118). Dann und wann habe ich noch die Verbindung von einem Nucleolus und einem Chromosom gesehen, aber in den meisten Kernen wurde sie nicht mehr gefunden (Abb. 117, 120).

j) *Zweite Periode des Verschwindens der Chromosomen.*

Die Chromosomen verschwinden zum zweiten Male im sehr stark gefärbten Kernplasma (Abb. 121, 122, 123, 124, 125) einige Tage vor dem Ausschlüpfen der Schmetterlinge. Vor dem Verschwinden zeigen sich die Chromosomen sehr dick. Sie scheinen mir sogenannte Bürstenchromosomen zu sein. Beim Wiederauftauchen erscheinen die Chromosomen gleichzeitig mit zahlreichen kleinen sekundären Nucleolen und vakuolierten primären Nucleolen (Abb. 126, 127, 128). Die Chromosomen scheinen jetzt kleiner als früher zu sein. Sie treten nun in die Prophase der ersten Reifeteilung ein.

5. *Prophase der ersten Reifeteilung.*

Im Ovarialei des letzten Puppenstadiums befindet sich das Keimbläschen im Stadium der Prophase zur ersten Reifeteilung. Die Kernmembran ist in der früheren Prophase noch vollständig erhalten. Die Chromosomen sind etwas stärker verkürzt als in den vorigen Stadien und zerstreuen sich in dem noch immer mit zahlreichen Nucleolen erfüllten Kern (Abb. 129). Bald wird der Beginn der Spindelbildung sichtbar und zwar im Kernplasma, nicht außerhalb der Kernmembran. Zuerst tauchen mehrere Strahlungszentren zwischen den Chromosomen und Nucleolen im Kernplasma auf (Abb. 130). In den meisten Fällen konnte

ich vier Pole unterscheiden. Dabei konnte ich keine Zentrosomen bei meinem Material erkennen. Dann beginnt sich die Kernmembran aufzulösen (Abb. 130). Die Chromosomen werden allmählich im Zentrum des Kernes von den Strahlen gesammelt. Die Spindel ordnet sich derart an, daß nur zwei Pole gebildet werden (Abb. 132). Damit ist die vollständige Spindel ausgebildet.

Das Schicksal der zahlreichen Nucleolen ließ sich nicht klarstellen. Ich vermute, daß einige von ihnen aus dem Kernplasma in die Dotterschicht treten, aber daß sie meistens im Kernplasma allmählich verschwinden. Oft habe ich gesehen, daß die Überreste der Nucleolen bis zur Metaphase und sogar bis zur Anaphase der ersten Reifeteilung sichtbar bleiben (Abb. 140, 141). Selten findet man mehrpolige Spindeln, wie sie Abb. 131 zeigt.

o. Metaphase der ersten Reifeteilung.

Die Kerne in den Ovarialeiern der Schmetterlinge nach ihrem Ausschlüpfen aus der Puppe stehen fast immer im Stadium der Metaphase der ersten Reifeteilung. Die Lage der Spindel ist hier sehr variabel; sie steht meist parallel oder schief zur Oberfläche und stellt sich mit der Achse erst unmittelbar vor Beginn der Reifeteilung senkrecht ein. Bald begeben sich die Chromosomen in den Äquator der Spindel. Hier ordnen sie sich wie in der Spermatogenese in geordneter Weise zur Äquatorialplatte an. Die Polansicht der Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung zeigt bei *B. mori* 28 Chromosomen (Abb. 133, 134.; Ph. 9, 10). Gut getroffene Platten sind sehr klar; sie haben verhältnismäßig große, etwas längere Stäbchenchromosomen als die der Spermatocyten. Die Chromosomen werden anscheinend in beiden Reifeteilungen längs geteilt.

Das Chromosom, das früher in seinem Wachstumsstadium mit einem Nucleolus in Verbindung stand, läßt sich jetzt in der Metaphase nicht mehr feststellen.

Betrachten wir die Chromosomenformen genauer, so gelingt es, an einigen Chromosomen eine Kerbe zu entdecken, über deren Entstehung ich nichts ermitteln konnte (Abb. 132, 134).

Die Chromosomen derjenigen Eier, deren Kern sich bereits in Metaphase befindet, die sich aber noch weit oben in der Eiröhre befinden und noch ein sehr dünnes Chorion haben, sind deutlich voneinander abgegrenzt. Wenn diese Eier weiter in der Eiröhre abwärts gelangen und das Chorion verdickt wird, erscheinen die Chromosomen durch färbbare Brücken miteinander verbunden, so daß „Sammelchromosomen“ auftreten, die gelegentlich überhaupt keine Einzelchromosomengrenzen erkennen lassen (Abb. 136, 137, 138, 139). Es scheint mir, daß sie den Sammelchromosomen in der Prophase der Spermatogenese entsprechen; in diesem Falle treten sie nicht in der Prophase, sondern erst in der Meta-

phase auf. Die Zahl der Sammelchromosomen in der Metaphase der Eireifung ist ganz unbestimmt; auch treten sie einzeln auf oder untereinander im Zusammenhang, es können auch sogar Verbindungen aller Chromosomen miteinander zu einer Kette vorkommen, wie dies auch schon SEILER beschrieben hat.

7. *Anaphase der ersten Reifeteilung.*

Die Anaphase der ersten Reifeteilung beginnt sofort nach dem Eindringen der Spermien in das Ei. Bei *B. mori*, wie bei anderen Schmetterlingen (*Pieris brassicae*, HENKING 1890, *Phragmatobia fuliginosa* usw., SEILER 1914, 17, 22, 23, und *Abraxas grossulariata* L., DONCASTER, 1922) spielt sich während des Beginnes der Anaphase der eigentümliche Diminutionsvorgang an den Chromosomen ab, wobei die Tochterchromosomen einen Teil ihres Chromatins abgeben. Beim Vorrücken der zwei Tochterplatten nach den entgegengesetzten Polen bleibt eine mit Kernfarbstoffen sich intensiv färbende „Platte“ in der Mitte zwischen zwei Tochterplatten liegen, die von HENKING (1892) „Thelyid“, von SEILER (1914) „Eliminationsplatte“ genannt worden ist (Abb. 142). Sie steht oft durch dünne Chromatinfäden mit den echten Tochterplatten in Verbindung; schließlich werden die vorhandenen drei Platten selbständige Chromatinplatten. Den Vorgang der Chromatinelimination hat SEILER (1914, 23) bereits sehr ausführlich bei den angeführten Schmetterlingen geschildert. Bei *B. mori* scheinen einige Chromosomen oft vorzurücken, bevor die Elimination beendet ist. Damit hängt es zusammen, daß, während die Elimination für die meisten Chromosomen beendet ist und sie gegen die Spindelpole vorrücken, die Elimination bei jenen Chromosomen oft noch nicht beendet ist und sie noch auf den Spindelfasern zu zögern scheinen. Die Folge davon ist, daß das Chromatin in lange Fäden ausgezogen wird, die von den zögernden Chromosomen zur Eliminationsplatte hinziehen. Die Quantität des abgegebenen Chromatins ist auch bei *B. mori* sehr verschieden, bald sehr viel, bald verhältnismäßig wenig. Das Schicksal der Eliminationsplatte ist sehr ähnlich demjenigen bei den Psychiden (SEILER). Schon in der frühen Anaphase können die von den Tochterplatten geschiedenen Chromatinklumpen ihre Färbbarkeit vermindern und schließlich verschwinden. Die Bedeutung dieser Eliminationsplatte ist noch ganz unklar. Es wird von SEILER vermutet, daß durch die Elimination die Kernplasmarelation in den reifenden Eiern reguliert wird, und er fügt hinzu, daß möglicherweise bei den Umschmelzungsvorgängen in den Tetraden zu Beginn der Chromatinabgabe ein Austausch von Erbfaktoren vorliegen könne. Von der ersten Vermutung nicht zu sprechen, kann die zweite bei Schmetterlingen nicht zutreffen, worauf SEILER selbst hingewiesen hat, weil bei Schmetterlingen bekanntlich nur im männlichen Geschlecht ein Austausch stattfindet. Dies ist

jedenfalls für den Seidenspinner, gerade unser Objekt, bewiesen worden¹ Von der Entstehung des Chromatins der Eliminationsplatten hat SEILER nichts erwähnt. Man darf vielleicht annehmen, daß die große Menge färbbarer Substanz von den Nucleolen während des Wachstums der Eier den Chromosomen geliefert und dann bei der Mitose abgegeben wird. Diese Vermutung läßt sich auf folgende zwei Wahrscheinlichkeitsgründe stützen: Bei der Beziehung zwischen einem Chromosom und einem sekundären Nucleolus zeigt sich eine Chromatinabgabe an das Chromosom aus dem Nucleolus, wobei ich bemerken möchte, daß ich dies allerdings nur bei einem Chromosom beobachtet habe. Zweitens: Die Chromosomen sind bis zur ersten Reifeteilung sehr groß im Vergleich mit den Chromosomen der ersten Spermatocyteiteilung, jedoch ist die Chromosomengröße in der zweiten Reifeteilung der Spermatocyten und des Eies fast gleich. Es scheint daher nicht ausgeschlossen, daß die sich bildenden Chromosomen ihre später wieder verloren gehende färbbare Substanz aus den Nucleolen beziehen und diese von der Chromosomensubstanz verschieden ist.

Bei *B. mori* ist es mir nicht gelungen, völlig klare Tochterplatten der Anaphase zu treffen, da die Chromosomen während dieses Stadiums sehr eng aneinander gedrängt sind. Während der Anaphase wandert die Eliminationsplatte und innere Chromosomenplatte ins Innere der Dotterschicht. Mit der Auflösung der in der Mitte liegenden Spindelfasern tritt die Interkinese ein. Während der Interkinese drängen sich die Chromosomen stark zusammen. Eine Kernmembran wird nicht gebildet.

8. Die zweite Reifeteilung.

Die zweite Reifeteilung fängt $1\frac{1}{2}$ oder 2 Stunden nach dem Ablegen der Eier an. Die Metaphase zeigt Abb. 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150. Die Chromosomen der Äquatorialplatten sind kurz und stäbchenförmig, und es gelingt, die Chromosomen auszuzählen. Die Abb. 143a und b zeigen zusammengehörige Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung; a die des Richtungskörpers, b die der inneren Spindel mit je 28 Chromosomen; die Abb. 144a und b, 145a und b, 146a und b, 147a und b, 148a und b geben andere Platten wieder. Die Abb. 149 und 150 zeigen die Seitenansichten der zweiten Reifeteilungen. In der Mitte zwischen den zwei Tochterplatten befinden sich die Reste der Eliminationsplatte. Da die Äquatorialplatten der beiden zweiten Reifespindeln 28 Chromosomen enthalten, so ist hierdurch nochmals bewiesen, daß bei *B. mori* kein unpaares Geschlechtschromosom vorkommt. Nachzuweisen, ob es Unterschiede zwischen X- und Y-Chromosomen gibt, ist unmöglich, weil die Chromosomen zu klein sind und es keine Merkmale für Autosomen gibt, aber es ist sehr unwahrscheinlich, daß sichtbare Unterschiede vorhanden sind.

¹ TANAKA (1913, 1914, 1922, 1924 a).

III. *B. mandarina* M.

Merkwürdigerweise zeigt *B. mandarina*, die der *B. mori* so nahe verwandt ist, daß die sekundären Nucleolen in der früheren Prophase nicht so zahlreich wie bei *B. mori* auftauchen, und deshalb kann man die Chromosomen auch sehr leicht zählen. Sie betragen 27, wie im Spermatocytenkern. Auch bei *B. mandarina* hat es den Anschein, als ob die erste Reifespindel mehrpolig, wohl mit vier Polen, angelegt wird. Diese vier Strahlenfiguren („Aster“) schließen die in der Mitte des Kernplasmas zusammengedrängten Chromosomengruppen ein. Beim Übergang zur Metaphase bildet sich wieder eine normale zweipolige Spindel aus. Wir können auch hier zweifellos 27 Chromosomen finden, wie die Abb. 166, 167 und 168 zeigen, und in Abb. 168 konnte ich noch auf diesem Stadium die Verbindung zwischen einem kleinen Nucleolus und einem Chromosom bemerken. Einige der 27 Chromosomen zeigen Spalten. Leider konnte ich wegen Mangels an Material keine gute Äquatorialplatte bekommen. Man kann auch hier vermuten, daß, wie bei *B. mori* alle Eier 28, so bei *B. mandarina* alle Eier gleichmäßig 27 Chromosomen haben.

Geschlechtschromosomen.

Die bemerkenswerteste Tatsache in der vorliegenden Beschreibung der Gametogenese der Seidenspinner scheint mir die besondere Stellung zu sein, die ein bestimmtes Chromosomenpaar einnimmt, indem es in besondere Beziehung zu einem Nucleolus tritt. Hiermit wollen wir uns in folgendem besonders beschäftigen.

Bekanntlich haben die Untersuchungen der experimentellen Vererbungsforchung (DONCASTER 1908 bei *Abraxas*, GOLDSCHMIDT für *Lymantria dispar* [1912ff.] und *L. monacha* [1911] und von TANAKA [1913 1914, 1922, 1924a] bei den Seidenraupen) ergeben, daß im Gegensatz zu den anderen Insekten nicht das männliche, sondern das weibliche Geschlecht digametisch ist. In Übereinstimmung damit hat SEILER durch cytologische Untersuchungen (1914, 1917b, 1920, 1921) dann nachgewiesen, daß bei verschiedenen Lepidopteren in den Reifeteilungen der Eier ein auffallendes unpaares Heterochromosom auftritt. DONCASTER (1914a, 1914b) hat auch bei einer Varietät von *Abraxas grossulatiata* L. ein unpaares Heterochromosom festgestellt. Bei *B. mori* gibt es noch keine glaubwürdigen Nachweise von Geschlechtschromosomen. Ein Grund dafür konnte sein, daß uns Untersuchungen der Oogenese fehlen.

Nun braucht man zur Unterscheidung der Geschlechtschromosomen von Autosomen die folgenden drei, schon von GUTHERZ (1907) angeführten Hauptphänomene die für die Geschlechtschromosomen charakteristisch sind, nämlich die „Heteropyknose“, die „Heterosyndese“ und die „Heterokinese“.

Vor allem die als „Heteropyknose“ bekannten Phänomene sind bei Lepidopteren in der Wachstumsperiode der Oocyten auffallend, nämlich die Beziehung zwischen den Geschlechtschromosomen und den Chromatinnucleolen. Obwohl die Chromatinnucleolen von Miß STEVENS (1906) bei den Spermatocyten von *Cococia* und *Euvanessa* untersucht wurden, ist es noch sehr zweifelhaft, ob die „two lobed bodies“, wie sie vermutete, einem „equal pair of heterochromosomes“ entsprechen. Wir können hier die eingehenden Arbeiten von DEDERER (1909) und DONCASTER (1911, 1912) anführen, die die Beziehung von Geschlechtschromosomen und Chromatinnucleolus behandeln. Miß DEDERER hat bei *Philosamia cynthia* 13 bivalente Chromosomen in der Wachstumsperiode der Spermatocyten beobachtet, von denen eines, das Geschlechtschromosom, mit dem echten Nucleolus (Plasmosom) verbunden war. Während die 12 Autosomen ringförmige Gebilde darstellen, umringt das eine den Nucleolus sichelförmig. Mit dem Verschwinden der Nucleolen vor der Prophase der ersten Spermatocyteneteilung kann man das noch stärker verdichtete bivalente Geschlechtschromosom nicht mehr von den Autosomen unterscheiden. Trotzdem sie die Beziehungen zwischen Chromosomen und Nucleolus in der Spermatogenese eingehend untersuchte, hat sie in der Oogenese, die sie später (1915) an demselben Tier untersucht hat, leider keine sorgfältigen Beobachtungen gemacht. Beim Vergleichen ihrer Abb. 51 und 52 mit meinen Abb. 96a, 98 gewinnt man den Eindruck, daß hier ähnliche Verhältnisse vorliegen mögen, wie wir sie gefunden haben. COOK (1910 bei Saturniiden) und DONCASTER (1911, 1912 bei *Pieris* und *Abraxas*) haben behauptet, daß der Nucleolus der Spermatocyten und Oocyten ein Chromosomennucleolus sei. Leider haben sie ihren Untersuchungen zu sehr die STEVENSSche Arbeit zugrunde gelegt. Ihre Angaben über die Entstehung der bivalenten Chromosomen und über die Zweiteiligkeit der Nucleolen erwecken starke Zweifel, wie von SEILER (1914) und FEDERLEY (1913) schon hervorgehoben wurde. In diesen Fragen finden wir auch Widersprüche bei den späteren Autoren. FEDERLEY (1913) hat in der Spermatogenese von *Pygaera* nachgewiesen, daß die Nucleolen sicher nicht einen Chromatinnucleolus im Sinne MONTGOMERYS darstellen. SEILER hat in seiner Arbeit aus dem Jahre 1914 den Formwechsel der Nucleolen während der Samenbildung und auch während der Eibildung bei *Phragmatobia fuliginosa* eingehend geschildert und kritisch behandelt. Ich möchte hier die von ihm beobachteten Ergebnisse anführen. Im Wachstumsstadium der Spermatocyten scheint der Nucleolus aus mehreren Teilen zu bestehen, die in einem gemeinsamen Plasmosom liegen. Wenn die Prophase der ersten Reifeteilung beginnt, so verschwindet zuerst die färbbare Substanz der Nucleolen, so daß das Plasmosom übrig bleibt, das sich alsdann ebenfalls auflöst. Er behauptet also, daß der Nucleolus in keiner Beziehung zu den Geschlechtschromosomen steht. Von der

Oogenese hat er berichtet, daß die Nährzellen im Diplotänstadium den alten Nucleolus neben der bivalenten Geschlechtschromosomenschleife aufweisen. Der Nucleolus der Nährzellen und Oocyten von *fuliginosa* hat also ebenfalls mit den Geschlechtschromosomen nichts zu tun. Leider hat SEILER allerdings hier die Zählung der Chromosomen nicht ausgeführt.

Die besten und sorgfältigsten Untersuchungen in bezug auf die Heterokinese der Geschlechtschromosomen bei *Lepidopteren* verdanken wir den späteren Arbeiten von SEILER (1917, 20, 21), welche die Beschreibung vom Verhalten der Chromosomen bei einigen Psychidenarten, *Talaeporia tubulosa* RETZ und *Fumea casta* PALL. geben, die in den Reifeteilungen der Oocyten ein durch ihre Heterokinese auffallendes unpaares Heterochromosom aufweisen. Während der Anaphase der ersten Reifeteilung im Ei tritt ein Chromosom hervor, das später als die übrigen zu dem einen Pol wandert und somit die gleiche Heterokinese zeigt, wie das Monosom in der Samenreifung vieler digametischer Männchen. Der eine Pol erhält daher bei *Talaeporia tubulosa* 30, der andere 29 Chromosomen. In der zweiten Reifeteilung teilt sich das Heterochromosom äqual.

Bei diesen Psychiden tritt auch die Heterosyndese auf. Bei diesen Formen kann das unpaare Heterochromosom nicht konjugieren, da ein Partner fehlt. Leider hat SEILER die Oogenese dieser Formen noch nicht ausführlich behandelt.

Nun wollen wir bei *B. mori* diesen drei Phänomenen nachforschen. In der Spermatogenese habe ich keines der drei Phänomene gefunden, so daß ich nicht eventuelle Geschlechtschromosomen von Autosomen unterscheiden konnte. Bei den *Bombyx*-Arten finden sich ein oder zwei Nucleolen, wie ich schon geschildert habe, die je nach der Rasse früher oder später in zwei Teile zerfallen. Sie zeigen während der diffusen Stadien ihre zusammengesetzte Natur und schließlich scheinen sie vor der Diakinese ganz zu verschwinden. Ich habe keinen Beweis dafür erbringen können, daß ein besonderes Chromosom aus den Nucleolen heraustritt, wie STEVENS, DONCASTER, COOK und DEDERER behauptet haben. Wenn ein Geschlechtschromosom und ein Nucleolus in frühen Stadien verbunden waren und diese in späteren Stadien getrennt waren, so könnte die Verbindung nur bis zur Postsynapsis möglich gewesen sein.

In der Oogenese der *Bombyx*-Arten fallen besondere Chromosomen weder durch Heterokinese noch durch Heterosyndese auf. Nur die Heteropyknose eines Chromosomenpaares während der Wachstumsperiode der Nährzellen und Eizellen haben wir etwas zu diskutieren: Zu Beginn des Wachstums der Oocyten (Synapsis) ist kein Nucleolus frei, sondern immer mit einem Chromosom oder mehreren Chromosomfäden verbunden. Nach dem Kompaktwerden der bivalenten Schleifen der Nährzellen erscheinen 27 Gemini frei im Kernraum, ein Geminus aber ist im Nu-

cleolus eingeschlossen. Dies Paar wird etwas später kompakt als die anderen. In späteren Stadien tritt dieses Paar aus dem Nucleolus heraus. Hier erinnern wir an die hübschen Figuren bei einigen *Hemipteren* nach PAYNE (1909), bei denen der echte Nucleolus mit der Hülle des Chromatinnucleolus verschmilzt.

In der Eizelle haben wir ebenfalls eine Beziehung zwischen einem Nucleolus und einem Chromosom überall gesehen. 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. Leider aber kann man keine genauen Größenmerkmale angeben, durch die sich dieses Chromosom von den anderen unterscheidet, da die Größendifferenzen der Chromosomen zu gering sind. Auf diese Tatsache kann sich ein Einwand gründen, nämlich der, daß ein sekundärer Nucleolus zufällig mit einem beliebigen und nicht stets mit demselben Chromosom in Zusammenhang gekommen ist. Es ist nämlich möglich, daß solche Beziehungen zwischen Nucleolen und Chromosomen ganz allgemein vorkommen können, unabhängig davon, ob es sich um Geschlechtschromosomen oder Autosomen handelt. Es gibt aber sehr viele, allerdings keineswegs bewiesene Angaben in der Literatur, daß das Chromatin der Chromosomen während der Prophase zur Reifeteilung aus dem Nucleolus hervorgeht. Andere Forscher geben an, wie z. B. GELEI (1913, 1922) bei *Dendrocoelum*, daß der Nucleolus aus den Chromosomen selbst den nötigen Stoff empfängt, wobei sich färbbares Material am Chromosomenende ansammelt und eine Anschwellung hervorruft. Diese Anschwellungen werden die sekundären Nucleolen. Um diesem Einwand zu begegnen, habe ich bisher 37 Eizellen in der Wachstumsperiode genau durchmustert, um festzustellen, ob sich manchmal mehr als ein Chromosomenpaar in Verbindung mit einem Nucleolus befindet. In 25 Eizellen fand ich eine Verbindung zwischen einem Chromosom und einem Nucleolus und in fünf Zellen keine Verbindung; in sieben Zellen liegt ein Chromosom und ein Nucleolus sehr nahe beieinander und es ist sehr leicht möglich, daß eine Verbindung besteht. Diese Zahlen sind leider noch zu gering, um den Punkt völlig sicher entscheiden zu können. Sie sprechen jedoch bereits dafür, daß es sich stets nur um ein Paar von Chromosomen handelt, so daß der Schluß nahe liegt, daß es ein besonderes Chromosomenpaar darstellt. Halten wir diese Befunde nun mit den zahlreichen Angaben anderer Forscher zusammen, die ein abweichendes Verhalten der X-Chromosomen innerhalb des Kernes beschreiben, so liegt ein hoher Grad von Wahrscheinlichkeit dafür vor, daß hier wirklich die sonst nicht unterscheidbare X-Y-Gruppe durch die Verbindung mit einem Nucleolus sichtbar gemacht ist.

**Die Spermatogenese der F_1 -Bastarde (*mori* \times *mandarina* und
mandarina \times *mori*).**

Viele Paare von *mori* \times *mandarina* konnte ich sehr leicht dadurch zur Kreuzung bringen, daß ich die weiblichen Schmetterlinge von *mori*, die keine Fähigkeit mehr zum Fliegen haben, in eine Maulbeerpflanzung gesetzt habe, wo die *mandarina* zu ihnen anfliegen. Dagegen ist es etwas schwieriger, *mandarina* und *mori* zur Paarung zu bringen, weil ganz frisch geschlüpfte weibliche *mandarina*-Schmetterlinge mit den männlichen *mori* in der Zuchtkiste gepaart werden müssen. Es gelang mir, ziemlich viele F_1 -Individuen der ersten Kreuzung und eine geringere Anzahl der letzteren zu erhalten.

Sowohl der äußere wie der innere Bau der männlichen Geschlechtsorgane der F_1 -Tiere beiden reziproken Kreuzungen zeigt keine Verschiedenheit und macht einen in jeder Hinsicht normalen Eindruck.

Der Entwicklungsgang der Keimzellen von den Spermatogonien bis zur ersten Reifeteilung hat einen vollständig normalen Verlauf, wie die Abb. 60—72 zeigen. Leider ist es auch hier nicht möglich, die Chromosomenzahl der Spermatogonien festzustellen (Abb. 62). Im Synapsis-stadium erscheinen die Chromosomen in derselben Beschaffenheit wie bei den reinen Arten (Abb. 63). In der Prophase und Metaphase der ersten Reifeteilungen läßt sie sich mit Leichtigkeit feststellen. Sie beträgt gewöhnlich 27 (s. w. u.) (Abb. 69, 73, 76, 77, 78). Die Äquatorialplatten sind außerordentlich schön und übersichtlich. Betrachten wir die Abbildungen auf die Größe und Form der Chromosomen hin, so fällt ein größeres, dreieckiges Element besonders auf (Abb. 76, 77, 78, Photo 5, 6). Es macht den Eindruck, als ob ein kleines Chromosom an dem normalen bivalenten Element hängt; daher zeigt es immer dreieckige Form, während die anderen normalen Tetraden rundliche oder ovale Form wie die der Eltern zeigen. Das kleine Chromosom ist zweifellos das übrig gebliebene 28. Chromosom von *mori*. Wir haben also ganz ähnliche Bilder wie sie SEILER (1925) bei seinen rassenfremden Kreuzungen von Psychiden erhalten hat. Die Bastardtetrade, um der Terminologie SEILERS zu folgen, liegt meist in der Mitte der Äquatorialplatte, umgeben von den kleinen anderen Tetraden, doch kommen Ausnahmen reichlich vor (vgl. die Abbildungen). Im ganzen wurden 150 Platten untersucht; die innere Lage dieser Bastardtetrade wurde in 102 Fällen und die äußere Lage in 48 Fällen beobachtet. In der Seitenansicht der Äquatorialplatten ist diese Bastardtetrade nicht so leicht von den anderen zu unterscheiden. Doch kommt es manchmal vor, daß diese Tetrade auch in den Spindel-seitenansichten aus drei Elementen zusammengesetzt erscheint (Abb. 82). Ein univalentes Chromosom ist in der Regel während der ersten Teilung nicht gefunden worden. In den meisten Platten — über 70 erste Reifeteilungen von fünf F_1 -Tieren wurden untersucht — betrug die Chromo-

somenzahl 27 einschließlich der Bastardtetrade. Obwohl nicht häufig, treten aber auch Aberrationen der Chromosomenzahl auf, und zwar Platten mit 26, 28 oder 29 Chromosomen (Abb. 80, 81), sowie Platten mit 27 Chromosomen aber ohne Bastardelement. In den Platten mit 28 und 29 Chromosomen finden wir darunter einige Univalente. Über die Verteilung der verschiedenen aberranten Platten auf die fünf untersuchten Individuen sowie über die Gesamtzahl der Beobachtungen unterrichtet die Tabelle 1.

Tabelle 1. Verhalten der Chromosomen der ersten Reifeteilungen im F_1 -Bastard *mori* \times *mandarina*.

Individuen Nr.	Chromosomenzahl					
	26 (ohne B.T.)	27 (mit B.T.)	27 (ohne B.T.)	28 (mit B.T.)	28 (ohne B.T.)	29 (ohne B.T.)
1	1	18	1	1	—	—
2	—	11	—	—	—	—
3	—	25	2	1	1	1
4	1	6	—	—	1	—
5	—	4	—	—	—	—
Gesamtsumme:	2	64	3	2	2	1

Über die Entstehung der Aberrationen wissen wir nichts Sicheres. Vielleicht sind im Falle der 26 Platten einige Chromosomen irgendwie während der Entwicklung verloren gegangen; oder es läßt sich (im Falle der abnormen 27er Platten) wegen einer besonders innigen Verbindung keine Bastardtetrade unterscheiden. Im Falle der 28er Platten, die eine Bastardtetrade enthielten, kann man annehmen, daß die Partner einer normalen Tetrade sich vorzeitig getrennt haben. Bei den 28er und 29er Platten ohne Bastardelement ist es wahrscheinlich, daß ein kleines Chromosom der Bastardtetrade abgetrennt wurde und eine normale Tetrade oder die ganze Bastardtetrade in univalente Elemente aufgespalten worden war.

Unter den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung finden sich zwei verschiedene Platten mit 27 bzw. 28 Chromosomen (Abb. 83a, b, Photo 7, 8). Außerdem habe ich ausnahmsweise Äquatorialplatten mit 24, 26 oder 29 Chromosomen beobachtet, die wohl von ähnlichen wie den oben beschriebenen aberranten Platten oder von unregelmäßigen Teilungen herkommen. Diese Beobachtungen stellt die Tabelle 2 zusammen.

Wie die Tabelle zeigt, haben wir ein Zahlenverhältnis der zwei Sorten mit 28 und 27 Chromosomen, von 289:137, also ungefähr 2:1. Das theoretisch erwartete Zahlenverhältnis ist dagegen 1:1. Woher dieses unerwartete Zahlenverhältnis stammt, läßt sich ohne eingehende weitere Untersuchungen nicht mit Sicherheit sagen. Zwei Erklärungsmöglichkeiten drängen sich auf. Die eine ist die Annahme von Elimination eines

Chromosoms, wie sie ja bei Artbastarden längst bekannt ist (z. B. BALTZER, 1910, FEDERLEY, 1913, SEILER, 1925). Allerdings konnte ich bisher bei meinem Material keine Eliminationserscheinungen finden.

Tabelle 2. Chromosomenzahl der zweiten Teilung der Spermatocyten der F_1 -Bastarde.

Individuen Nr.	Chromosomenzahl					
	24	25	26	27	28	29
1922 <i>mori</i> \times <i>mand.</i>						
1	—	—	—	20	7	—
2	—	—	—	4	1	—
3	—	—	—	12	10	1
4	—	—	1	13	9	—
5	—	—	—	5	3	—
Teilsomme:	—	—	1	54	30	1
1924—25 <i>mori</i> \times <i>mand.</i>						
56	—	—	—	45	22	—
57	—	—	—	53	38	—
Teilsomme:	—	—	—	98	60	—
Gesamtsumme:	—	—	1	152	90	1
1924—25 <i>mand.</i> \times <i>mori</i>						
47	1	—	3	31	4	—
48	—	—	2	30	11	—
49	—	—	—	26	6	—
Teilsomme:	1	—	5	87	21	—
Gesamtsumme:	1	—	6	239	111	1
1924—25 <i>mori</i> \times <i>mand.</i>						
78	—	—	—	17	5	—
84	—	—	—	13	11	—
89	—	—	—	20	10	—
Teilsomme:	—	—	—	50	26	—
Gesamtsumme:	1	—	6	289	137	1

Eine zweite Erklärung erscheint viel wahrscheinlicher. Wenn nämlich die zwei Chromosomen der 28er Platte, die sich beim Aufbau des Bastardelementes beteiligt haben, noch bis zur Metaphase der zweiten Teilung in Verbindung miteinander bleiben, so würde man dadurch aneinander Platten mit 27 Chromosomen erhalten. Bei der dichten Aneinanderlagerung aller Chromosomen während der zweiten Reifeteilung dürfte es im allgemeinen nicht möglich sein, das zweigliedrige Chromosom als solches zu erkennen.

Die Oogenese der F_1 -Bastarde *mori* \times *mandarina*.

Die untersuchten Gelege stammen aus der Kreuzung *mori* \times *mandarina*. Die allgemeinen Vorgänge bei der Oogenese der F_1 -Tiere gleichen vollständig den entsprechenden der Eltern. Leider kann man auch hier die Chromosomenzahl der Oogonienteilungen nicht feststellen. Die Konjugation der Chromosomen verläuft auch in der Oogenese der F_1 -Bastarde normal.

Auf sehr merkwürdige Weise zeigt eine Chromosomengruppe während des Oocytenwachstums der F_1 -Weibchen ihre Bastardnatur: Das Gebilde sieht aus, als ob ein kurzer Zweig an ein normales Chromosom angegliedert ist. Die Abb. 170a, 171, 172, 173, 174 geben die Chromosomen mit Bastardnatur wieder. Es ist möglich, daß die kleinen beiden, von der Mutter stammenden Chromosomen und das größere, vom Vater stammende Chromosom konjugiert sind; daß jedoch die beiden mütter-

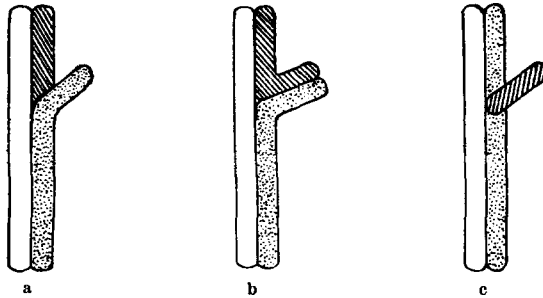


Abb. 1 a – c. Schema der Bastard-Tetrade im Ei des F_1 -Weibchens.

lichen Chromosomen zusammen länger sind als das väterliche und daher ein Teil eines der zwei Chromosomen oder beider Chromosomen seitlich hervorragt. In Textabb. 1 a, b ist diese Auffassung schematisch wiedergegeben.

Eine andere Möglichkeit ist die, daß nur ein Chromosom von *mori* mit dem Chromosom von *mandarina* direkt konjugiert, und daß der angeheftete „Zweig“ das vollständige andere Chromosom von *mori* darstellt (Textabb. 1 c).

Nach den Möglichkeiten, die in Abb. 1 a und c dargestellt sind, sollte man erwarten, daß der „Zweig“ nur halb so dick ist wie der Hauptteil. Doch läßt sich diese Erwartung nicht mit Sicherheit bestätigen. Die Präparate scheinen vielmehr eine gleichmäßige Breite aller Teile des Bastardelementes zu zeigen. Demnach hat die Auffassung, die in Abb. 1 b dargestellt ist, die größte Wahrscheinlichkeit für sich.

Die Chromosomenzahl der Oocytenkerne während des Wachstumsstadiums beträgt 27, von denen eins immer die Bastardnatur zeigt. Wir können auch hier die Verbindung zwischen einem Nucleolus und einem

Chromosom finden (Abb. 170 a, 173, 174, 175, 176). Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung haben ebenfalls 27 Chromosomen, es ist jedoch nicht so leicht wie bei der Samenreifung darunter die Bastardtetraden zu finden (Abb. 177, 178, 179). Die Dreiteiligkeit der Bastardtetrade ist nicht mehr wie im Wachstumsstadium zu erkennen, da die Chromosomen sich verdichten und der hervorstehende Chromosomenzweig nicht mehr sichtbar ist. Leider habe ich noch nicht die Anaphase der ersten Reifeteilung und die zweite Reifeteilung untersuchen können. Es dürfte aber wahrscheinlich im Ei, gleich wie in der Samenreifung, ein Aufspalten stattfinden. Theoretisch wird man dann ein Aufspalten in 28 und 27 Chromosomen erwarten, so daß zweierlei Eier mit 27 Chromosomen und 28 Chromosomen entstehen.

Die Rückkreuzungen.

Es wurden 37 Männchen der Rückkreuzungen von *mori* \times *mandarina* mit *B. mori*-Individuen untersucht; wir könnten demnach über das Zahlenverhältnis der beiden Gametensorten von F_1 -Tieren weiteres erfahren.

In einer ersten Untersuchung wurden 23 Männchen aus der Rückkreuzung von F_1 -Männchen mit *B. mori*-Weibchen bearbeitet (Experiment 1924): Davon gehörten 4 zum Typus der *B. mori*, insofern als in beiden Reifeteilungen stets 28 Chromosomen auftraten; 19 Männchen hatten Bastardcharakter: sie bildeten wiederum zwei Sorten von Gameten, solche mit 27 und solche mit 28 Chromosomen.

Beim zweiten Versuch (1922) wurden 14 Männchen aus der Rückkreuzung von F_1 -Weibchen mit *B. mori*-Männchen untersucht: Davon zeigten 6 das Chromosomenverhalten von *B. mori* und 8 das der F_1 -Bastarde. Demnach wissen wir mit Bestimmtheit, daß zwei Sorten von Gameten bei der Samen- und Eibildung der F_1 -Bastarde gebildet wurden.

Würden die Gameten mit 27 und 28 Chromosomen zu gleichen Zahlen gebildet worden sein, so hätte man eine Aufspaltung in den *B. mori*-Typus und den F_1 -Typus bei der Rückkreuzung im Verhältnis 1:1 erwarten müssen. Tatsächlich jedoch fanden wir ein Verhältnis von 2,7:1.

Chromosomenverhältnisse in F_2 .

F_2 -Tiere wurden durch Inzucht der F_1 -Generation (*mori* \times *mandarina*) gewonnen. Die Aufzucht der F_2 -Generation gelingt, wenn die Anzahl der Eier von F_2 auch eine wesentlich geringere ist als in der F_1 -Generation.

Von der F_1 -Inzucht habe ich 234 Eier erhalten, die alle außer 2 Eiern befruchtet waren und die sich alle bis zum Ausschlüpfen entwickelten. Leider sind die meisten Raupen bis zur Verpuppung an Krankheiten gestorben; einige sind zur F_2 -Kreuzung übriggeblieben, einige habe ich

für zytologische Zwecke getötet (17 Individuen), davon 7 Männchen und 10 Weibchen.

Diese 7 Männchen sind untersucht worden, 2 davon hatten den Chromosomentypus von *B. mori*, 3 den F_1 -Typus und 2 den Typus der *B. mandarina*. Wenn das vorhin beschriebene Zahlenverhältnis der zwei Sorten von Spermien (2 : 1) stets bei den F_1 -Tieren vorkäme und dasselbe Zahlenverhältnis auch bei der Eibildung bestände, so müßten wir theoretisch 4 Tiere vom F_1 -Typus, 4 vom *B. mandarina*-Typus und 1 vom *B. mori*-Typus erhalten. Das Resultat, das wir tatsächlich erhielten, entspricht jedoch einer Aufspaltung im Verhältnis von 1 : 2 : 1, wie bei der F_2 -Aufspaltung eines monohybriden Mendelbastards. Das wäre auch bei einem normalen Zahlenverhältnis der beiden Spermiesorten (1 : 1) zu erwarten gewesen. Die Zahlen sind natürlich wiederum zu klein, um irgendwelche Schlüsse daraus ziehen zu können. Es sind darüber noch eingehende Untersuchungen anzustellen. Soweit die Resultate reichen, stimmen sie mit denen von SEILER an Psychiden überein.

Deutung der Chromosomenverhältnisse der *B. mori* und *B. mandarina* und des Ursprungs der *B. mori*.

Man muß annehmen¹, daß die domestizierte Seidenraupe, *B. mori*, von der freilebenden Seidenraupe, *B. mandarina*, abstammt. Meine Befunde liefern einen kleinen Beitrag zu diesem Problem. Es wurde gezeigt, daß die Konjugation der Chromosomen der zwei Arten sowohl in der Spermatogenese als auch in der Oogenese der F_1 - und F_2 -Bastarde immer normal verläuft, und daß Störungserscheinungen, die auf die Art- oder Rassenbastardierung zurückzuführen wären, nicht zu beobachten sind. Aus diesem Grunde kann man vermuten, daß die beiden Arten in sehr inniger Verwandtschaft stehen.

Bei einem Vergleich der Chromosomenbestände der beiden Arten, die sich ja durch den Besitz bzw. das Fehlen eines 28. Chromosoms (haploid) unterscheiden, drängt sich anfangs die Vermutung auf, daß eines der 27 Chromosomen von *B. mandarina* in zwei Teile zerbrochen ist und so bei *B. mori* die Gesamtzahl auf 28 Chromosomen erhöht hat. So nimmt es ja SEILER (1925) auch bei seinen Rassen von *Phragmatobia* an. Es erhebt sich aber eine Schwierigkeit infolge des Aussehens der Bastardtetrade während der Oogenese. Man sollte nämlich erwarten, daß die zwei *B. mori*-Chromosomen vollständig mit den entsprechenden Teilen des *B. mandarina*-Chromosoms konjugieren. Tatsächlich jedoch scheinen überschüssige Chromosomenteile vorhanden zu sein, die den „Zweig“¹ des Bastardelementes darstellen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auf dem Vorhandensein dieser Teile wesentliche genetische Verschiedenheiten der

¹ SASAKI, C. (1898): Ann. Zool. Japan, 2.

beiden *Bombyx*-Arten beruhen. Hier verspricht eine gleichzeitige genetische und zytologische Untersuchung interessante Aufschlüsse.

Literatur.

- Baltzer, F. (1910): Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermen-Bastarden. Arch. f. Zellforsch. 5. — Buder, J. E. (1915): Die Spermatogenese von *Deilephila euphorbiae* L. Ebenda 14i — Cook, M. H. (1910): Spermatogenesis in Lepidoptera. Proc. of Acad. of Natural Sciences of Philadelphia 62. — Dederer, P. H. (1907): Spermatogenesis in *Philosamia cynthia*. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. 13. — (1915): Oogenesis in *Philosamia cynthia*. Journ. of Morphol. 26. — Doncaster, L. (1908): On sex inheritance in the moth, *Abrazas grossulariata*. 4th Rep. Evol. Comm., Roy. Soc. London. — (1911): Some stages in the spermatogenesis of *Abrazas grossulariata* and its variety laticolor. Journ. of Genetics 1. — (1912 a): The chromosomes in the oogenesis and spermatogenesis of *Pieris brassicae* and in the oogenesis of *Abrazas grossulariata*. Ibid. 2. — (1912 b): Note on the chromosomes in oogenesis and spermatogenesis of the white butterfly *Pieris brassicae*. Proc. of the Cambridge Philos. Soc. 16. — (1914): On the relation between chromosomes, sex-linked transmission and sex-determination in *Abrazas grossulariata*. Journ. of Genetics 4. — (1922): Further observations on chromosomes and sex-determination in *Abrazas grossulariata*. Quart. Journ. of Mikroskop. Science 66. — Federley, H. (1913): Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde usw. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 9. — (1914 bis 1916): Chromosomenstudien an Mischlingen. I. *Smerinthus populi* var. *austausi* × *populi*. II. *Dicranura erminea* × *D. vinula*. III. *Chaerocampa porcellus* × *elpenor*. Oefvers. Finska Vetenskaps soc. Förhandl. 57 und 58. — Goldschmidt, R. (1912): Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 7. — (1921): Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. II. Der Melanismus der Nonne, *Lymantria monacha* L. Ebenda 25. — (1923): Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. IV. Die Sammelchromosomen der Schmetterlinge. Arch. f. Zellforsch. 7, H. 2. — Gelei, J. (1913): Über die Oogenese von *Dendrocoelum*. Ebenda 11. — (1922): Weitere Studien über die Oogenese des *Dendrocoelum lacteum*. II. Die Längskonjugation der Chromosomen. Ebenda 16. — Guthertz, S. (1907): Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikroskop. Anat. 69. — Henking, H. (1890): Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Das Ei von *Pieris brassicae* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. — (1892): Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Ebenda 54. — Munson, J. P. (1907): Spermatogenesis of the Butterfly, *Papilio rutulus*. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. 33. — Machida, J. (1926): The Development of the Ovary in the Silkworm (*Bombyx mori* L.). Journ. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo 7, Nr. 4. — Oguma, K. (1919): Über die Chromosomen der Seidenraupen (in Japanese). Zool. Zeitschr. (Tokyo) 31, Nr. 363—364. — Metz, C. W. (1926): Observations on Spermatogenesis in *Drosophila*. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 4, H. 1. — Payne, F. (1909): Some new types of Chromosome Distribution and their Relation to Sex. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. 16. — Seiler, J. (1914): Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Arch. f. Zellforsch. 13, H. 2. — (1917): Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 18, H. 1. — (1920): Geschlechts-

chromosomen-Untersuchungen an Psychiden. I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilungen bei *Talaeporia tubulosa* Retz. Arch. f. Zellforsch. 15, H. 3. — (1921): Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. II. Die Chromosomenzahlen von *Fumea casta* und *Talaeporia tubulosa*. Ebenda 16, H. 1. — (1922): Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. III. Chromosomen-Koppelungen bei *Solenobia pineti*. Ebenda 16. — (1925): Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. I. Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. Arch. d. Julius Klaus-Stiftung f. Vererbungsforsch. usw. 1. — Stevens, N. M. (1905—06): Studies in Spermatogenesis. Part. I und II. Carnegie Inst. Public. Nr. 36. — Tanaka, Y. (1913): Genetic coupling and repulsion in Silkworms. Journ. of Coll. Agricult. Sapporo, Japan 5. — (1914): Sexual Dimorphism of Genetic Series in the Reduplication. Transact. of Sapporo Nat. Hist. Soc. 5. — (1922): Sex-linked Inheritance in the Silkworm. Journ. of Genetics 12, Nr. 2. — (1924 a): A new sex-linked Mutation in the Silkworm, *Bombyx mori* L. Journ. of Dep. Agricult. Kyushu Imp. Univ. 1, Nr. 2. — (1924 b): Maternal Inheritance in *Bombyx mori*. Genetics 9. — Toyama, K. (1894): On the Spermatogenesis of the Silkworm. Bull. of Coll. Agricult. Imp. Univ. Japan 2. — Yatsu, N. (1913): Notes on the Spermatogenesis of the wild and the domesticated Silkworms. Annot. Zool. Japonnses 8, Teil 2.

Erklärung der Tafeln.

Tafel XV.

Photographien (unretuschierte Aufnahmen).

Vergrößerung etwa 1600mal in Phot. 1, etwa 1500mal in Photo 2—5, 7—9, 12, etwa 1400mal in Phot. 6, etwa 600mal in Phot. 10, 11. Fixierung 1—8, CARNOY, 9—12 PETRUNKEWITSCH.

Abb. 1. *B. mori*. Spermatocyte. Erste Reifeteilung.

Abb. 2. *B. mori*. Spermatocyte. Zweite Reifeteilung.

Abb. 3. *B. mandarina*. Spermatocyte. Erste Reifeteilung.

Abb. 4. *B. mandarina*. Spermatocyte. Zweite Reifeteilung.

Abb. 5. *B. mori* × *B. mandarina*. Spermatocyte. Erste Reifeteilung.

Abb. 6. *B. mori* × *B. mandarina*. Erste Reifeteilung. Dieselbe Teilung wie Abb. 78.

Abb. 7. *B. mori* × *B. mandarina*. Spermatocyte. Zweite Reifeteilung (28 Chromosomen).

Abb. 8. *B. mori* × *B. mandarina*. Spermatocyte. Zweite Reifeteilung (27 Chromosomen).

Abb. 9. *B. mori*. Oocyte. Erste Reifeteilung. Dieselbe Teilung wie Abb. 134.

Abb. 10. Dieselbe Teilung wie Phot. 9.

Abb. 11. *B. mori*. Oocyte. Erste Reifeteilung. Seitenansicht.

Abb. 12. *B. mori* × *B. mandarina*. Oocyte. Erste Reifeteilung. Dieselbe Teilung wie Abb. 179 (Bastard-Tetraden).

Tafel XVI—XXV.

Sämtliche Abbildungen wurden mit dem ABBESchen Zeichenapparat bei Objektischhöhe gezeichnet. Objektiv ZEISS 2 mm homog. Immersion. Kompensationsokulare 4, 12 und 18. Wo nicht anders vermerkt, Tubuslänge 160 mm. Färbung Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN).

Bombyx mori, Spermatogenese.

Abb. 1—27. Schnittpräparate, CARNOY.

- Abb. 1. Junge Spermatogonien. K. O. 12.
- Abb. 2. Vier ältere Spermatogonien. K.-O. 12.
- Abb. 3. Ältere Spermatogonien in gemeinsamer Hülle. K.-O. 12.
- Abb. 4. Spermatogonien in Prophase. K.-O. 12.
- Abb. 5. Spermatogonien in Metaphase. K.-O. 18.
- Abb. 6. Spermatogonien in Anaphase. K.-O. 18.

Abb. 7—43. Spermatocyten.

- Abb. 7. Leptotänstadien. K.-O. 12.
- Abb. 8. Übergang zum Synapsisstadium. K. O. 12.
- Abb. 9. Synapsis. K.-O. 12.
- Abb. 10. Übergang zum Pachytänstadium. K.-O. 12.
- Abb. 11. Pachytänstadium. K.-O. 12.
- Abb. 12—14. Zweites Kontraktionsstadium. K.-O. 12.
- Abb. 15—18. Diffuses Chromosomenstadium. K.-O. 12.
- Abb. 19. Diakinese. a) Diffuses Gerüstwerk mit einem großen Nucleolus.
- b) Verdichtungen der Gerüststränge. c) Tetradenartige Verdichtung. d) Späteres Stadium. e) Sammelchromosomen. K.-O. 18.
- Abb. 20. Diakinese, Sammelchromosomen. K.-O. 18.
- Abb. 21—22. Sammelchromosomen. K.-O. 18.
- Abb. 23—25. Sammelchromosomen. K.-O. 18. Tubus maximal ausgezogen.
- Abb. 26—27. Spätere Prophase. K.-O. 12.
- Abb. 28—43. Ausstrichpräparate.
- Abb. 28. Frühe Prophase. K.-O. 12.
- Abb. 29. Dasselbe. K.-O. 12.
- Abb. 30. Einige Stabtetraden und V-förmige Tetraden. K.-O. 12.
- Abb. 31—35. Aufeinanderfolgende Stadien der Diakinese. K.-O. 12.
- Abb. 36. Polansicht der Metaphase der ersten Reifeteilung. K.-O. 12.
- Abb. 37. Dasselbe. Seitenansicht.
- Abb. 38. Metaphase mit 29 Chromosomen. (Ausnahme.)
- Abb. 39. Metaphase der zweiten Reifeteilung. (Polansicht.)
- Abb. 40. Dasselbe. Seitenansicht.
- Abb. 41. Anaphase der zweiten Reifeteilung.
- Abb. 42—43. Telophase der zweiten Reifeteilung.

Bombyx mandarina, Spermatogenese. Schnittpräparate, FLEMMING. Alles K.-O. 12.

- Abb. 44. Spermatogonien.
- Abb. 45. Spermatogonienteilungen. Metaphase.
- Abb. 46. Anaphase.
- Abb. 47. Spermatocyten, Leptotänstadium.
- Abb. 48. Synapsis.
- Abb. 49—51. Pachytänstadium.
- Abb. 52. Zweite Kontraktion.
- Abb. 53—54. Diffuses Stadium.
- Abb. 55. Erste Reifeteilung. Metaphase, Polansicht.
- Abb. 56. Dasselbe. Seitenansicht.
- Abb. 57. Zweite Reifeteilung. Metaphase, Polansicht.
- Abb. 58. Dasselbe. Seitenansicht.
- Abb. 59. Anaphase.

F_1 -Bastard (*B. mori* \times *B. mandarina*). Spermatogenese.

Schnittpräparate, CARNOY, K.-O. 12, wenn nicht anders vermerkt.

- Abb. 60. Spermatogonien.
- Abb. 61. Spermatogonienteilungen. Prophase, Ausstrich. K.-O. 18.
- Abb. 62. Dasselbe. Metaphase, Ausstrich, K.-O. 18.
- Abb. 63. Spermatocyte. Synapsis.
- Abb. 64—65. Pachytänstadium.
- Abb. 66. Zweite Kontraktion.
- Abb. 67—84. Ausstriche.
- Abb. 67. Diffuses Stadium.
- Abb. 68—72. Diakinese.
- Abb. 73—75. Spätere Prophase.
- Abb. 76—78. Erste Reifeteilung. Metaphase (Bastard-Tetrade!).
- Abb. 79. Sammelchromosomenbildung.
- Abb. 80. Ausnahme: 28 Chromosomen.
- Abb. 81. Dasselbe. 26 Chromosomen.
- Abb. 82. Erste Reifeteilung. Seitenansicht.
- Abb. 83. Zweite Reifeteilung. Zwei Platten aus demselben Tier. *a*, 28 Chromosomen. *b*, 27 Chromosomen.
- Abb. 84. Zweite Reifeteilung. Anaphase.

Bombyx mori. Oogenese. Schnittpräparate.

- Abb. 85—100. FLEMMING, K.-O. 12, wenn nicht anders vermerkt.
- Abb. 85—95. Aus Ovarien von Raupen nach der dritten Häutung.
- Abb. 85. Oogonien.
- Abb. 86. Oogonienteilung. Metaphase.
- Abb. 87. Oocyten. Leptotänstadium.
- Abb. 88. Kontraktionsstadium.
- Abb. 89. Übergang zum Pachytänstadium.
- Abb. 90—92. Pachytänstadium.
- Abb. 93. Übergang zum Diplotänstadium. *a*, Kern einer Eizelle; *b*, Kerne von Nährzellen; *a*, und *b*, Zellen aus demselben Eifach.
- Abb. 94. Dasselbe. CARNOY. *a*, *b*, *c*, Kerne von Nährzellen; *d*, Kern einer Eizelle aus demselben Eifach.
- Abb. 95. *a*, Tetradenentstehung in dem Kern der Nährzellen; *b*, *c*, Eizelle auf zwei Schnitten aus demselben Eifach.
- Abb. 96—102. Aus Ovarien von Raupen nach der letzten (fünften) Häutung.
- Abb. 96 *a*, *b*, Tetradenentstehung in den Kernen der Nährzellen. 27 Gemini und ein Geminus im Nucleolus (eine Zelle auf zwei Schnitten).
- Abb. 97 *a*, *b*, Oocyte. Diplotänstadium (ein Kern auf zwei Schnitten aus demselben Eifach wie die Nährzelle von Abb. 96).
- Abb. 98. Tetradenentstehung im Kern einer Nährzelle.
- Abb. 99. Dasselbe wie Abb. 98. Nucleolus geteilt.
- Abb. 100. Dasselbe wie Abb. 98.
- Abb. 101. Dieselben Stadien wie Abb. 96—97 (BOVIN). *a*, Eizelle; *b*, Nährzelle.
- Abb. 102. *a*, *b*, *c*, Nährzelle auf drei Schnitten. 28 Chromosomen. (BOVIN.)
- Abb. 103—128. HUYGENS-O. 4.
- Abb. 103—109. CARNOY.
- Abb. 103. Aus einer einen Tag alten Puppe.
- Abb. 104—107. Aus 1—3 Tagen alten Puppen.
- Abb. 103—107. Oocytenkerne. Verkürzung der Chromosomen.
- Abb. 103. Links Eizelle, rechts Nährzelle.
- Abb. 105. Rechts Eizelle, links drei Nährzellen.

- Abb. 106. Rechts Eizelle, links zwei Nährzellen.
 Abb. 108. Übergang zur ersten Periode des Verschwindens der Chromosomen. Aus einer 5 Tage alten Puppe.
 Abb. 109—110. Erste Periode des Verschwindens der Chromosomen. Aus 7 Tage alten Puppen.
 Abb. 111. Erste Periode des Verschwindens der Chromosomen. Aus einer 8 Tage alten Puppe.
 Abb. 112. Tetradenentstehung in den Oocytenkernen. Aus einer 9 Tage alten Puppe.
 Abb. 112 *a, b, c, d, e*. Einzelne herausgezeichnete Tetraden. K.-O. 18.
 Abb. 113—122. Aus 11—12 Tage alten Puppen.
 Abb. 113—120. Weitere Stadien wie Abb. 112.
 Abb. 121—122. Übergang zur Periode des zweiten Verschwindens der Chromosomen (Bürstenchromosomen).
 Abb. 123—125. Zweite Periode des Verschwindens der Chromosomen. Aus 13—14 Tage alten Puppen.
 Abb. 126—165. Aus 15 Tage alten und älteren Puppen sowie aus Schmetterlingen.
 Abb. 126—128. Übergang zur Prophase der ersten Reifeteilung.
 Abb. 129. Diakinese. K.-O. 12.
 Abb. 130—150. PETRUNKEWITSCH.
 Abb. 130. Prophase der ersten Reifeteilung. HUYGHENS-O. 4.
 Abb. 131. Dasselbe wie Abb. 130.
 Abb. 132—165. K.-O. 12.
 Abb. 132. Spätere Prophase.
 Abb. 133—139. Erste Reifeteilung. Metaphase. Polansicht.
 Abb. 138. Zwei zusammengehörige Schnitte.
 Abb. 140. Erste Reifeteilung. Metaphase. Seitenansicht. Kernmembran noch nicht ganz aufgelöst.
 Abb. 141. Frühe Anaphase.
 Abb. 142. Anaphase.
 Abb. 143—148. Zweite Reifeteilung. *a*, äußere Platte; *b*, innere Platte.
 Abb. 149—150. Zweite Reifeteilung. Seitenansicht.
 Abb. 151—165. 15 Zellen des mittleren Stadiums, die die Beziehung zwischen einem Chromosom und einem Nucleolus zeigen. CARNOY.

Bombyx mandarina. Oogenese. Schnittpräparate. PETRUNKEWITSCH.
 K.-O. 12.

- Abb. 166. Diakinese.
 Abb. 167—168. Erste Reifeteilung. Prophase.
 Abb. 169. Metaphase. Seitenansicht.
 F₁-Bastard (*B. mori* × *B. mandarina*). Oogenese. Schnittpräparate.
 Abb. 170—176. CARNOY.
 Abb. 177—180. PETRUNKEWITSCH. K.-O. 12.
 Abb. 170 *a, b*. Zwei Schnitte des mittleren Wachstumsstadiums des F₁-Bastards. 27 Chromosomen.
 Abb. 171—176. Mittleres Wachstumsstadium.
 Abb. 177—179. Erste Reifeteilung. Metaphase. Polansicht. Bei *x* (Abb. 177, 178) die Bastardtetrade, die senkrecht zur Zeichenebene gekrümmt ist.
 Abb. 180. Erste Reifeteilung. Metaphase. Seitenansicht.