

Vergleichend-ontogenetische Untersuchungen über die Riesenchromosomen verschiedener Gewebearten der Chironomiden I.

von Atif ŞENGÜN

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Istanbul)

Einleitung

Als erster stellte BALBIANI (1881) grosse, spiremartig gebaute Kernfäden in den Kernen der larvalen Darmgewebe und ihrer Anhänge bei der *Chironomus*-Larve fest. Spätere Untersuchungen zeigten, dass ähnlich grosse Kernfäden, jetzt als Riesenchromosomen bekannt, in anderen Dipterenarten der verschiedensten Familien, zu finden sind und dass diese Riesenchromosomen in den Speicheldrüsenzellen am stärksten entwickelt erscheinen. HEITZ und BAUER (1933) und PAINTER (1933) bewiesen die Chromosomennatur dieser Gebilde. Nach dieser Feststellung versuchte man eifrig, die genetisch erzielten Tatsachen auch cytologisch an diesen Riesenchromosomen zu zeigen. Wie gross diese Riesenchromosomen im Vergleich zu den normalen Mitosechromosomen sein können, zeigen folgende Bilder (Abb. 1). Allerdings sind diese Grössenverhältnisse der Riesenchromosomen relativ. Denn die Grösse dieser Chromosomen ist abhängig vom Druck der gerade beim Zerplatzen auf sie ausgeübt wurde und ausserdem von ihren physikalisch-chemischen Beschaffenheiten sowie ihrem Entwicklungsgrad.

Die Zahl der seit BALBIANI besonders über die Speicheldrüsenchromosomen durchgeführten Arbeiten ist fast unüber-

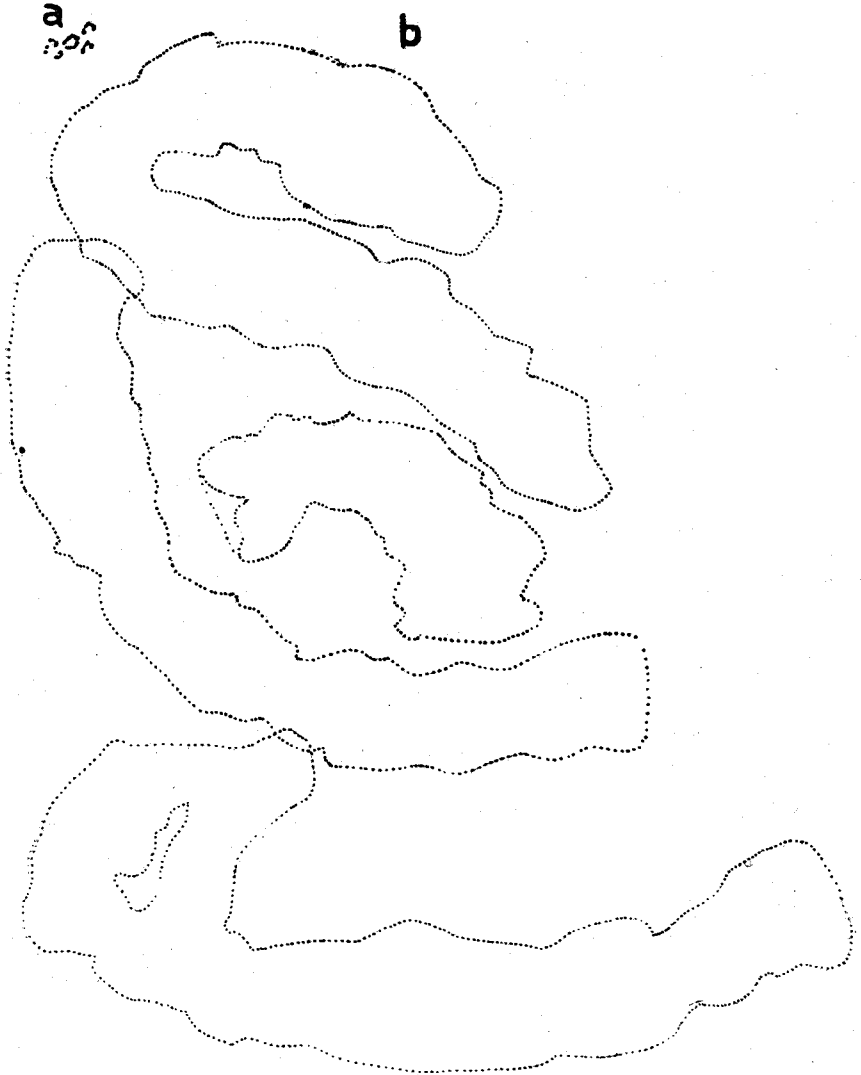


Abb. 1 — a: Metaphasechromosomen aus der Spermatogenese. b: Riesenchromosomen aus den Speicheldrüsen einer der grössten und ältesten *Chironomus* II-Larven

sehbar. Es werden hier nur einige zitiert, die unseren heutigen Kenntnissen über die Natur der Riesenchromosomen und über

die Bedeutung derselben vom genetischen und entwicklungsphysiologischen Standpunkt viel Neues hinzugefügt haben. Im Jahre 1933 haben HEITZ und BAUER bei *Bibio hortulanus*, 1934 KING and BEAMS bei *Chironomus* sowie METZ and GAY bei *Sciara ocellaris*, PAINTER bei *Drosophila*, GEITLER bei *Simulium* u. a. die wirkliche Natur dieser Gebilde, d. h. ihr Bestehen aus riesenhaft vergrösserten, paarweise engvereinigte Chromosomen bewiesen. So wurde eine grosse Erleichterung der Chromosomenforschung erzielt. Viele genetisch festgestellte Ergebnisse wurden dann durch mit diesen Riesenchromosomen durchgeführte cytologische Arbeiten bestätigt.

Die Kernmonopoltheorie erhöhte die cytologische Bedeutung der Riesenchromosomen. Denn nur allein durch diese riesenhaft vergrösserten Chromosomen konnte man hoffen, die morphologische Natur der ihrem Wesen nach noch unbekanntem Gene etwas weiter zu klären. Deswegen wurde die Struktur der Riesenchromosomen eifrig untersucht. Trotz der grossen Anzahl von Untersuchungen herrscht auch noch heute über die Entwicklungsgeschichte und Struktur der Riesenchromosomen keine völlige Klarheit. Es sind darüber zwei Grundvorstellungen vorhanden. Der ersten von KAUFMANN (1931), HEITZ (1934), METZ and GAY (1934) und SINOTO and YUASA (1935) vertretenen Auffassung nach sind die Riesenchromosomen einheitlich und ausserordentlich stark gewachsen. Auch in dieser einheitlichen Auffassung sehen wir zwei voneinander verschiedene Vorstellungen, die Einzelheiten betreffen. Nach der von HEITZ formulierten Auffassung sind die chromatischen Strukturen als periphere und meist an ihren übereinander gelegenen Stellen offene Ringe aufzufassen, nach SINOTO and YUASA sind es geschlossene Ringe, d. h. Spiralen, so dass, wenn aufeinander folgende Ringe in Verbindung treten, eine regelmässige Spirale entsteht. Demnach sind also die Ringe als umgeordnete Längsabschnitte eines Chromonemas anzusehen. Weiterhin besteht massenmässig der grössere Teil des Chromosoms nach KAUFMANN und HEITZ aus der Matrix. Eine andere Ansicht vertritt KODANI. Er glaubt beweisen zu können, dass die Riesenchromosomen eine innere und aus vier Chromonemen bestehende Achse besitzen. Diese Chromonemen sind an vielen Stellen spiralig gerollt. An die spiralisierten Stellen der aus Chromonemen gebildeten Achse sind Kugeln (bulbs) aus Nucleinsäure

angeheftet. Diese aus spiralisierten Chromonemenregionen und aus Nucleinsäurekugeln bestehenden Stellen entsprechen der Querstrukturen des Riesenchromosoms. Diese Stellen sind also keine Chromomeren. Man kann aber die Spirale und die Nucleinsäurekugeln als genisch aktive Chromomeren betrachten. Auch in diesem Falle sind sie mit den Chromomeren der Lep-
totänstadien nicht identisch. METZ and GAY und BUCK dagegen nehmen an, dass die Riesenchromosomen aus einem regelmässig wabig, strukturierten Karyoplasma aufgebaut sind, durch dessen physiologische Differenzierung sich dann die chromatischen oder achromatischen vakuolären Abschnitte bilden. BUCK (1942) konnte nach Behandlung mit Osmiumdämpfen beweisen, dass in den Riesenchromosomen eine originale, alveolare Struktur vorhanden ist. Die äusseren Ränder dieser Struktur entsprechen nach ihm und nach METZ and LAURENCE (1937) und METZ (1941) longitudinalen Strängen, die von BAUER an fixierten und gefärbten Präparaten von achromatischen Regionen des Speicheldrüsenchromosoms beobachtet wurden.

Nach der zweiten von KOLTZOFF (1934), BRIDGES (1935) und BAUER (1936) vertretenen Auffassung sind die Riesenchromosomen aus Längsfasern zusammengesetzt, die den Chromonemen der Mitose entsprechen und sich in diesem Falle zu einem Bündel zusammengelagert haben. Diese befinden sich dauernd im Zustand der Interphase, denn ihre Chromonemen sind vollkommen gestreckt. Die auf gleicher Höhe gelegenen Chromomeren aller Chromonemen vereinigen sich und so entstehen dann die chromatischen Querstrukturen. Auch in dieser Hypothese sind die Ansichten über die Zahl der in einem Riesenchromosom vereinigten Chromonemen sehr voneinander verschieden. Nach BAUER sind es viele hundert. Als Beweis führt er die longitudinal verlaufenden Fasern in den achromatischen Regionen der Speicheldrüsenchromosomen von *Chironomus* an. Nach KODANI und manchen anderen sind nur vier Chromonemen vorhanden. KODANI konnte (1942) beweisen, dass nach Behandlung mit Alkali und Harnstoff in den Riesenchromosomen nur vier Chromonemen zu sehen waren. Es ist übrigens eine Erscheinung, die früher von PAINTER und GRIFFEN (1934) und von BUCK (1937) beobachtet wurde. Einige Jahre später vertrat FROLOWA (1944) wieder die

BAUERsche Auffassung. Sie konnte nach Nucleasebehandlung zahlreiche Chromonemen an Speicheldrüsenchromosomen von *Drosophila* beobachten.

KOSTOFF (1930-1934) hielt die stark färbaren Scheiben für Genbehälter. Auch BRIDGES nimmt an, dass die gentragenden Chromomeren achromatisch seien und aber jederseits von einer chromatischen Hülle überzogen werden. Diese zweite Auffassung, welche die Riesenchromosomen als gestreckte Chromonemen annimmt, ist augenblicklich die führende und von vielen Autoren angenommene Vorstellung. Nach dieser Hypothese sind also die Gene in oder zwischen den chromatischen Querstrukturen auf dem Riesenchromosom lokalisiert. Auf Grund dieser Hypothese versuchte man mit Hilfe genetischer und cytogenetischer Forschung Chromosomenkarten zu entwerfen und den Locus jedes Gens auf dieser Karte zu bezeichnen. Zuerst stellte PAINTER mit Hilfe zahlreicher *Drosophila*-Stämme die Speicheldrüsenchromosomenkarten auf. Etwas später konnte BRIDGES auf Grund von Präparaten der Speicheldrüsenchromosomen diese Karten wesentlich genauer machen. Auf Grund dieser Untersuchungen, welche den einzelnen Genen einen möglichst engen Bereich des Speicheldrüsenchromosomenspektrums zuwiesen, war es möglich, viele genetische Tatsachen befriedigend zu erklären. Somit hatte sich diese Hypothese als sehr fruchtbar erwiesen. Alle diese Ergebnisse erweckten zugleich ein noch viel grösseres Interesse für den feineren Bau der Riesenchromosomen.

Vom genetischen Standpunkt gewinnen die so wichtigen Riesenchromosomen in den letzten Jahren eine noch grössere Bedeutung dadurch, dass sie in anderen Gewebearten auch vorkommen und somit einen entwicklungsphysiologischen Vergleich ermöglichen. Als erster hatte wiederum BALBIANI ausser in den Speicheldrüsen auch noch in anderen Organen, so z. B. in den Malpighi'schen Gefässen Riesenchromosomen beobachtet. Später hatten mehrere Forscher wie HEITZ und BAUER (1933), GEITLER (1935), MELLAND (1942) u. a. verschieden grosse Riesenchromosomen in differenten Gewebearten gefunden. Sie haben sich aber mit ihnen nicht weiter beschäftigt. Im Jahre 1940 verglich als erster BERGER bei *Sciara* die Riesenchromosomen aus den Speicheldrüsen und aus dem Mitteldarmgewebe miteinander und stellte fest, dass das-

selbe Chromosom in beiden Gewebearten annähernd gleich aussah, d. h. die Zahl und die Anordnung der chromatischen Querstrukturen in beiden einander sehr ähnelten. Da die Theorie dieses verlangte, war das Ergebnis auf keinen Fall überraschend. BERGER schliesst daher auf «the uniformity of the gene complex» in den verschiedenen Gewebearten. Aber, wie in einer früher veröffentlichten Arbeit mitgeteilt wurde (KOSSWIG und ŞENGÜN 1947), zeigten die gleichen Chromosomen aus verschiedenen Geweben bei *Chironomus* erhebliche strukturelle Unterschiede auf. Dies bedeutet, dass die Riesenchromosomen in ihrer Entwicklung einem allgemein gültigen Prinzip entsprechen, aber in bestimmten Geweben bestimmte Variationen zeigen und infolgedessen im fertig ausgebildeten Zustand verschieden aussehen.

Die vorausgehende Schilderung zeigt deutlich, dass die Forscher über die Struktur der Riesenchromosomen und über cyto-genetische und entwicklungsphysiologische Bedeutung derselben untereinander nicht einig sind. Diese Meinungsunterschiede können zwei verschiedene Gründe haben. 1-Die untersuchten Objekte können sich grundsätzlich verschieden verhalten, was aber bei nahe verwandten Formen unwahrscheinlich ist. 2-Die Untersucher wählen für ihr Problem nur das günstigste Objekt, d. h. jeweils die grössten und unter Standardbedingungen lebenden Larven, welche die Riesenchromosomen im völlig ausgebildeten Zustand zu beobachten gestatten. Nur FROLOWA hat in letzter Zeit die verschiedenen Entwicklungsphasen der Riesenchromosomen untersucht. Wie ich aber aus ihrer in «Nature» erschienenen Arbeit ersehe, scheint sie nur wenige Larven aus verschiedenen Altersstadien untersucht zu haben. Sonst hätten ihr die spiralartigen Umwindungen der beiden Chromonemen in den frühen Entwicklungsphasen der Riesenchromosomen im Mitteldarmgewebe von *Drosophila* nicht entgehen können. Diese Überlegungen veranlassten mich, die Entwicklung der Riesenchromosomen in verschiedenen Gewebearten an möglichst vielen Larven der Reihe nach vergleichend zu untersuchen.

Herrn Prof. Dr. C. KOSSWIG danke ich bestens für die Anregung zu dieser Arbeit und seine stete Hilfsbereitschaft.

Frühere Literatur über Chironomus-Riesenchromosomen

Die erste Arbeit, die mit meiner Fragestellung in direkter

Beziehung steht, wurde schon am 1881 von BALBIANI verfasst. Nach ihm enthält der Kern der Speicheldrüsenzellen einen einzigen zusammenhängenden Faden, welcher jederseits in einem Nucleolus endet. Jedoch berichtet er weiter, er hätte in anderen Zellen mehrere Fäden gesehen, die in kürzere oder längere Teile zerstückelt waren. Andererseits konnte er noch feststellen, dass der Faden an manchen Stellen in zwei Arme gegabelt war. Diese Arme vereinigten sich wieder nach einer kurzen Strecke zu einem einzigen Faden. Weiterhin beobachtete BALBIANI auf diesen Kernfäden Querstreifung. Der Kernfaden ist nach ihm aus miteinander abwechselnden Scheiben zweier verschiedener Substanzen aufgebaut. Er gab weiter an, dass andere Gewebearten wie z. B. Malpighi'sche Organe von *Chironomus*-Larven Kerne enthalten, die einen ähnlichen Bau aufweisen. Jedoch sollten diese nicht so klar und deutlich denselben Bau wie die Speicheldrüsenchromosomen zeigen. Etwas später untersuchte auch LEYDIG *Chironomus*-Larven. Er fand in den Kernen der Speicheldrüsenzellen nur einen Nucleolus, während BALBIANI zwei fand. Ausserdem behauptete er, dass die Querstreifung auf die Peripherie des Fadens sich beschränkte. Etwa gleichzeitig (1884) untersuchte KORSCHOLT die Speicheldrüsenzellen von *Chironomus*-Larven. Er nahm an, dass die Querstreifung auf dem Kernfaden dadurch hervorgerufen wurde, dass die Oberfläche des Kernfadens gefaltet sei und dass diese Faltung ein andersartiges Aussehen der gewölbten und eingestülpten Teile verursache. FLEMMING untersuchte ebenfalls *Chironomus*-Larven und brachte als erster den exakten Beweis dafür, dass die quergestreiften Strukturen in den Speicheldrüsenzellen der *Chironomus*-Larven keine Artefakte sind. Im Jahre 1910 trat M. van HERWERDEN mit Arbeiten auf, in denen sie behauptete, dass die Querstreifung der Speicheldrüsenchromosomen von *Chironomus*-Larven durch eine Spirale hervorgerufen werde. Nach ihr windet sich diese Spirale um eine im inneren des Chromosoms befindliche Achse. Sie hatte auch als erste den Durchtritt des Kernfadens durch den Nucleolus gesehen. Ein Jahr später erschien eine Arbeit von ERHARDT. Er ist der Ansicht, dass alle Scheiben völlig gleichartig seien und dass das Vorhandensein der feinen Zwischenräume zwischen je zwei gefärbten Scheiben, d. h. ein Wechsel von gefärbten und ungefärbten Zonen eine Täuschung ist, die tatsächlich durch

die Diskontinuität des chromatischen Materials bedingt ist. Zwischen je zwei Scheiben der gefärbten Zonen besteht nach ihm eine Lücke. In den Jahren 1912 und 1913 erschienen gründlich durchgeführte Arbeiten von ALVERDES. Er untersuchte ebenfalls die Speicheldrüsenchromosomen der *Chironomus*-Larven und verfolgte als erster die Entwicklung des Kernfadens von der kleinsten bis zur grössten Larve. Er beschrieb bei kleinen Larven das Nebeneinandervorkommen der, wie wir jetzt wissen, homologen Chromosomen mit ihren Chromomeren und ihren zwischen den Chromomeren auf demselben Faden befindlichen achromatischen, interchromomeralen Regionen. Bei etwas grösseren Larven beobachtete ALVERDES vielfach miteinander abwechselnde, chromatische und achromatische Regionen auf dem Kernfaden.

Ich glaube aber, dass die chromatischen Scheiben bei diesem Stadium den eigentlichen chromatischen Scheiben der ausgebildeten Speicheldrüsenchromosomen nicht entsprechen, sondern durch das Nebeneinanderrücken der chromatischen Knoten entstandene Brücken sind.

Bei noch etwas älteren Larven sah er spiralförmige Kernstrukturen. Die Chromosomen dieses Stadiums entsprachen den spiralartigen Chromosomen, die zuerst von M. van HERWERDEN beobachtet wurden. ALVERDES untersuchte noch grössere Larven und fand querstrukturierte Riesenchromosomen. Also hatten die Spiralen sich in Querstrukturen umgewandelt. ALVERDES leitete aus den spiralig gebauten Chromosomen diejenigen, welche mit Querscheiben versehen sind, auf folgendem Wege ab, nämlich «...dass sich an bestimmten Stellen auf den Spiralen Auswüchse bilden, welche den Kernfaden der Quere nach zu umwachsen streben. Hierbei stossen sie mit anderen Fortsätzen, die ihnen entgegen kommen zusammen und verschmelzen mit denselben, auf diese Weise entsteht eine wenn auch zuerst noch undeutliche Querstreifung des Fadens». Ausserdem nimmt er an, dass die Spiralen an zahlreichen Punkten unterbrochen werden, so dass statt einer einheitlichen mehrere aufeinander folgende, aber voneinander getrennte kürzere Spiralgänge anzutreffen sind. Daraufhin hat ALVERDES die Entstehung weiterer Querscheiben auf breiteren Scheiben gesehen und glaubt, dass ein Teil des Chromatins verschwinde und dass das von ERHARDT

beschriebene Maschenwerk im Kernlumen aus diesem entstehe. Die nach den Veröffentlichungen von ALVERDES erschienenen Arbeiten über die *Chironomus* Speicheldrüsenchromosomen (KOLMER and FLEISHMANN, VONWILLER und AUDOVA u. a.) bis zum Jahre 1934 brachten kaum neue Ergebnisse. Erst KING und BEAMS untersuchten im Jahre 1934 die *Chironomus*-Chromosomen und stellten vier Riesenchromosomen fest, die sich an manchen Stellen als aus je zwei enggepaarten Teilen aufgebaut erwiesen. Die einzelnen Chromosomen waren durch die Lage und Art der chromatischen Scheiben gekennzeichnet. Das kleine vierte Chromosom zeigte ein konstantes Auftreten einer Paarungslücke und einen BALBIANISchen Ring. Unsere Kenntnis wurde dann in Jahren 1935 und 1936 durch die Arbeiten von BAUER über die Speicheldrüsenchromosomen von *Chironomus* erheblich erweitert. Er untersuchte zuerst bei einer Art, *Ch. thummi* Kiefer, den Aufbau der Speicheldrüsenchromosomen und gab über Zahl, Grösse, Morphologie und Aufbau der ausgebildeten Speicheldrüsenchromosomen, wahrscheinlich der grossen Larven, exakte Angaben und klare Vorstellungen. BAUER verwendete aber für die Untersuchung anscheinend nur die grössten Larven und beachtete die Ontogenese der Speicheldrüsenchromosomen nicht. Die Speicheldrüsenchromosomen bestehen nach ihm aus «... kompakten Bündeln von Chromonemen, deren an homologen Orten gelegene Chromomeren sich untereinander zum Scheibenverband zusammenschliessen. Die Scheiben sind also Aggregatchromomeren und nicht unmittelbar den Chromomeren des Mitose- bzw. des Meiosecyclus vergleichbar». In einer anderen Arbeit, in der er die Speicheldrüsenchromosomen verschiedener Chironomiden vergleichend untersuchte, bestätigte er seine früheren Befunde. Er glaubte sogar, Zahlen über die Chromonemen angeben zu können, die ein Riesenchromosom zusammensetzen, so soll z. B. bei *Cryptochironomus* ein Riesenchromosom nach BAUER 350-400 Chromonemen enthalten. Auch bei dieser Untersuchung verwendete BAUER wahrscheinlich nur die grossen, alten Larven. Denn nirgends gibt er über den \pm homologen gefärbten und spiralisierten Zustand des jüngeren Riesenchromosoms etwas an. Er bemerkt ferner, dass die Chromonemen in einem Riesenchromosom sich in deren ganzer Länge höchstens ein bis zweimal winden.

Auch SCHMIDT untersuchte die *Chironomus*-Riesenchromosomen. Er schreibt über die Struktur der Riesenchromosomen folgendes «...Dagegen zeigen die Chromomeren von *Chironomus* (dessen Chromonema nicht spiralisiert ist) deutlich negative Doppelbrechung in Bezug auf die Länge des Chromosoms». Er hat auch wahrscheinlich die fertig ausgebildeten und nicht die jungen, homogen gefärbten, spiralisierten Riesenchromosomen untersucht. Es bleibt noch offen, ob das chromatische Material in den homogen gefärbten, spiralisierten Chromosomen negative Doppelbrechung in Bezug auf die Länge des Chromosoms zeigt.

POULSON und METZ (1938) untersuchten das kleine und den Nucleolus tragende vierte Chromosom, den Nucleolus und den BALBIANI schen Ring bei zwei *Chironomus*-Arten, die sie nicht näher bestimmen konnten. Wie BAUER so scheinen auch diese Autoren nur grosse Larven verwendet zu haben. Sie stellten fest, dass die Grösse und Form des Nucleolus nicht konstant ist und dass die mit dem Nucleolus und dem BALBIANISchem Ring in direkter Beziehung stehenden Teile des Chromosoms strukturelle Besonderheiten zeigen.

Im Jahre 1940 erschien eine neue Arbeit von PEIFFER über die Speicheldrüsenchromosomen von *Chironomus*. Er isolierte die Speicheldrüsenchromosomen in Lymphe oder in Paraffinum liquidum und dehnte dann mit Hilfe mikrurgischer Nadeln die Chromosomenstücke etwa um das Zweifache, ja teilweise noch mehr. Solche zwangsmässig gestreckten Chromosomen wurden schmaler, anscheinend besonders in den chromomerenfreien Abschnitten. Nach Aufhören des Zuges verkürzten sie sich wieder. Jedoch erreichten sie niemals die anfängliche Länge. MELLAND (1942) stellte nochmals fest, dass die Riesenchromosomen ausser in den stark sekretorisch tätigen Zellen noch in anderen Gewebearten vorkommen. Er behauptete ausserdem, dass der Grad der Polytänsierung in differenten Gewebearten ein verschiedener sei.

GLANCY (1946) stellte fest, dass die Speicheldrüsenchromosomen von *Chironomus* in den unversehrten Zellen nicht aneinander kleben, weil zwischen diesen eine gelartige Substanz vorhanden ist, die die Chromosomen voneinander getrennt hält. Die Chromosomen selbst liegen in einer äusseren Hülle (Kalymna). Sie sind weich und gelartig. Sie können ihre Form dank ihrer

physiko-chemischen Beschaffenheit sehr leicht ändern. Die achromatischen Regionen sind weicher. Die Chromosomen sind im allgemeinen elastisch. Bestimmte chemische Stoffe können die Beschaffenheit der Chromosomen ändern. Das Zerreißen des Plasmas ändert ihre physiko-chemische Beschaffenheit.

Endlich sollen hier drei Arbeiten von GOLDSCHMIDT (1942 a, b und 1947) über die Speicheldrüsenchromosomen von *Chironomus* erwähnt werden. Sie untersuchte vor allem die auf die Synapsis der Chromosomen einwirkenden Kräfte. Ihre Arbeiten sind für uns von zwei Standpunkten aus von Bedeutung. Erstens, wie man aus ihren Bildern sehr leicht ersehen kann, haben die Speicheldrüsenchromosomen am Anfang ihrer Entwicklung eine spiralisierte Phase. Zweitens berichtet sie, dass die Synapsis vom Alter der Larven und auch von der Temperatur abhängig ist. Diese Feststellungen zeigen, dass die Entwicklung der Riesenchromosomen von verschiedenen und zwar auch von Aussenfaktoren beeinflusst wird.

Neuerdings untersuchte B. M. WALSH die Verhalten der Larven von *Chironomus plumosus*. Dabei ist für uns eine Feststellung wichtig, nämlich dass wir durch diese Untersuchungen erfahren, dass den Speicheldrüsen ausser den später zu erwähnenden Aufgaben noch eine andere viel wichtigere Rolle zukommt. Diese Aufgabe besteht darin, dass durch das Sekret der Speicheldrüsen ein Netz zum Nahrungsfang gebildet wird, welches nach kurzer Zeit zusammen mit der festgehaltenen Nahrung vom Tier aufgefressen wird, worauf das Tier wiederum ein neues Netz bildet.

Einige andere hier nicht zitierte Arbeiten über die Speicheldrüsenchromosomen von *Chironomus*-Larven sind im Literaturverzeichnis angegeben.

Material und Methode

Im Laufe meiner Untersuchungen habe ich zwei *Chironomus* Arten verwendet, die ich aus den Teichen in dem Garten der Meeresbiologischen Station Baltalimani gesammelt habe. Wie schon früher von THIENEMANN und LAUTERBORN mehrfach betont wurde, war die Determination der Larven der Chironomiden sehr schwierig. Die mit Hilfe der Bestimmungs-

tabelle von GOETGHEBUER (Faune de France) durchgeführte Determination ergab keine exakten Ergebnisse, weil mir dazu das Vergleichsmaterial fehlte. Wahrscheinlich ist die eine Art *Ch. thummi* oder eine Form aus deren Verwandtschaft, die andere steht *Ch. plumosus* nahe. Bis zur genaueren Bestimmung beider Arten werden sie als *Chironomus I* und *Chironomus II* bezeichnet.

Die zur Untersuchung verwandten Larven stammen nicht aus einem Eipaket. Sie wurden nur aus dem gleichem Teich gesammelt. Deswegen könnte man einwenden, dass die untersuchten Larven nicht der gleichen Species angehören und infolgedessen individuelle Unterschiede im Bau ihrer Chromosomen zeigen können. Wenn man aber eine Zeitlang mit diesen Larven arbeitet, so gewinnt man eine derartige Sicherheit, dass man kaum die eine Art mit der anderen verwechselt. Neben den äusseren Unterscheidungsmerkmalen, wie Färbung, Besonderheit der Bewegung u.s.w. diente auch das vierte Speicheldrüsenchromosom, das in den Präparaten sehr leicht und mit Sicherheit immer zu finden war, zur Unterscheidung der Larven. Im Allgemeinen wurden die Untersuchungen mit *Chironomus I* vom Mai 1946 bis Ende September des gleichen Jahres durchgeführt. Von dieser Zeit ab verschwanden die Larven sowie die Imagines dieser Art vollkommen. Die Larven von *Chironomus II* standen während aller Jahreszeiten in genügender Menge zur Verfügung. Die aus den Teichen gesammelten Larven wurden z. T. sofort operiert. Nur einige wenige wurden im Laboratorium gehalten, um daraus Puppen und Imagines zu erhalten. Die Larven entwickelten sich in der wesentlich wärmeren Zimmertemperatur des Laboratoriums schneller als im Freien. Von *Chironomus I* verpuppten sich die Larven bei einer Länge von 14-15 mm. Dagegen traten die Larven von *Chironomus II* in das Puppenstadium erst ein, wenn sie 25-26 mm. lang geworden waren. Auch die in der Natur gesammelten grössten Larven der ersten Species hatten eine Länge von 14-15 mm. Bei der zweiten Art betragen die maximalen Längen 25-27 mm. Es muss nebenbei erwähnt werden, dass unter der Wirkung äusserer Einflüsse noch viel kleinere Larven sich verpuppen können. PHILIPP, der die postembryonale Entwicklung der *Chironomus*-Larven bei verschiedenen Temperaturen und O_2 -Mengen untersuchte, hat die Abhängigkeit der Entwicklung von diesen beiden Faktoren, besonders von der Temperatur eindeutig be-

wiesen. Selbst in meinem Laboratorium konnte ich die Larven unter günstigen Temperaturbedingungen bis zur Puppe und Imago sich entwickeln lassen. Sobald aber die Temperaturverhältnisse ungünstig wurden, unterblieb die Entwicklung der Larven in den erreichten Stadien. In den kalten Wintermonaten habe ich 26-27 mm. lange *Chironomus II*-Larven sammeln können. Diese Larven verpuppten sich im Laboratorium innerhalb 1-2 Tage, während die draussen in der Kälte gelassenen Larven sich nicht verpuppten. Auch die Entwicklungsgeschwindigkeit der Puppen ist vollkommen von der Temperatur abhängig. Bei ungefähr 20° dauert die Entwicklung der Puppen etwa 60 Stunden. Ich habe auch 48 Stunden dauernde Puppenstadium feststellen können. Diese Tatsachen sind für die Erklärung einiger Erscheinungen von sehr grosser Bedeutung.

Die Imagines von *Chironomus I* waren klein wie die Larven und Puppen der gleichen Species. Die braunroten Mücken konnten im Laboratorium fliegen. Dagegen habe ich die grossen Mücken von *Chironomus II* fliegend nicht beobachtet. Sie waren rötlich-grün und lebten nur kurze Zeit.

Viele *Chironomus*-Arten können nur in bestimmten Jahreszeiten gefunden werden, während viele andere zu jeder Zeit vorhanden sind. Sie überwintern als Larven. Sie kleben ihre Eipakete an Steine, oder an sonstige im Wasser befindliche Gegenstände. Ein Eipaket, das hunderte von Eiern enthält, wird an seine Unterlage so fest geklebt, dass es stets unter der Wasseroberfläche bleibt. Nach HASPER unterscheiden sich viele *Chironomus*-Arten durch die Form des Eipakets, durch die Anordnung der Eier in demselben, durch Farbe der Eier und Dottermenge. Die Entwicklung der abgelegten Eier verläuft nach ALVERDES in einer Woche. Nach meinen eigenen Erfahrungen ist auch die Entwicklungszeit der Eier nicht konstant und hängt von äusseren Einflüssen ab. Die geschlüpften Larven sind ungefähr ein 1 mm lang. Normalerweise fangen bereits dreitägige Larven an, ihre charakteristischen Röhren zu bauen. Nach JAMES G. NEEDHAM wird der Klebstoff für diese Tätigkeit aus den Speicheldrüsen abgesondert. Demnach müssen die Speicheldrüsen schon bei einer dreitägigen Larve funktionell stark beansprucht werden. Das wie ein Faden aus dem Munde der Larve herausfliessende Sekret ist klebrig und wird in Berührung mit

Wasser härter. Ausserdem haben die Speicheldrüsen nach VALSHE bei der Herstellung eines Planktonnetzes, welches nach kurzer Zeit wieder von der Larve selbst aufgefressen wird eine gewisse Bedeutung. Wahrscheinlich spielen die Speicheldrüsen auch bei der Verdauung eine gewisse Rolle. Die Larven ernähren sich hauptsächlich vom Detritusmaterial.

ALVERDES gibt an, dass die Kiemenschläuche der Larven der von ihm untersuchten *Venustus-plumosus* Gruppe erst nach 3-4 Wochen sichtbar werden und dass diese Larven in dieser Zeit eine Länge von 3,5 cm. erlangen. Die von mir untersuchten 3 mm. langen und ungefähr 8-10 Tage alten Larven hatten bereits diese Schläuche und zeigten am Anfang ihrer Larvenlebens eine gelblich-weiße Farbe. Dieser Farbton wird später rot-gelb und dann dunkelrot. Diese Farbe wird durch das in der Hämolymphe vorhandene Hämoglobin bedingt.

Riesenchromosomen wurden bei beiden Arten in den Speicheldrüsen, dem Mitteldarm, den Malpighi'schen Organen und im Rektum untersucht. Larven, Puppen und Fliegen wurden unter einem Binokular in eigener Hämolymphe operiert, zumeist sofort mit Aceto-Carmin fixiert und gefärbt. Die Färbedauer der Präparate musste je nach dem untersuchten Organ geregelt werden. Besonders wird das Plasma der differenten Organe bei der Anwendung dieser Methode sehr verschieden gefärbt. Die individuellen Unterschiede spielten auch dabei eine gewisse Rolle. Aceto-Carmin färbt bekanntlich in erster Linie das Chromatin. Aber in vielen Fällen wird auch das Cytoplasma rot gefärbt. Am stärksten ist das bei den Speicheldrüsen der Fall. Bestimmte cytoplasmatische Strukturen werden auch durch das Aceto-Carmin angegriffen und zerstört. In den Chromosomen wird nur das Chromatin gefärbt und bleibt erhalten, während ein Teil des farblosen Materials des Chromosoms vom Eisessig zerstört wird. Aceto-Carmin verursacht ausserdem eine starke Aufquellung des Chromosoms. Der Grad der Aufquellung ist abhängig erstens von der Wirkungsdauer der Säure, zweitens von der Temperatur und drittens von der Beschaffenheit des Chromosoms. Ist nämlich der Färbungsgrad der Chromosomen auf den verschiedenen Entwicklungsstadien und der aus der differenten Geweben verschieden. Da zu starke Aufquellung des Chromosoms die Struktur desselben zerstört, vermeidet man dies am

besten dadurch, dass man die Präparate nicht erhitzt, oder aber erst mit Alkohol-Eisessig fixiert und dann mit Aceto-Camin färbt (nach GEITLER). Wenn die Objekte sich schneller färben lassen, deckt man das Deckglas in wenigen Minuten darauf. Denn die Erfahrung zeigt, dass das Zudecken mit dem Deckglas die Färbungs- und Aufquellungsmöglichkeiten herabsetzt. Wenn es sich aber in erster Linie um die bessere Färbung des Chromosoms handelt, so lässt man Aceto-Carmin etwas länger einwirken; die dabei auftretende Überfärbung des Plasmas muss dann durch die Behandlung mit 45 % Eisessig korrigiert werden. Die gefärbten Präparate werden erst mit einem Gemisch von 96 % Alkohol und 45 % Eisessig gewaschen. Dann wurden die Objekte mit 96 % Alkohol nachgewaschen und so von den Säureresten befreit und an Stelle des von GEITLER empfohlenen Venetianischen Terpentin in Creosot eingebettet. Um Verdunstung zu vermeiden werden die Ränder des Deckglases mit Kanadabalsam umrandet.

Die Aufzucht dieser *Chironomus*-arten im Laboratorium war in erster Zeit recht schwierig. Deswegen wurden verschieden grosse Larven gesammelt und unter einem Binokular bei 90X facher Vergrößerung auf einem Millimeterpapier gemessen. Die Gruppierung der Larven auf diese Weise störte die Ergebnisse nicht. Weil I.) zwischen der Grösse der Larven und ihrem absoluten Alter wenigstens in den Sommermonaten eine direkte und positive Beziehung bestand. II) ist, wie oben erwähnt wurde, die Entwicklung der Larven von der Temperatur und von der zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge abhängig ist. III) wurden die Larven ständig am gleichen Ort gesammelt, hatten also \pm unter gleichen äusseren Faktoren gelebt. Nur die im Sommer und Winter gesammelten Larven gleicher Grösse zeigen in ihren Chromosomen gewisse strukturelle Unterschiede, über die in einer anderen Arbeit berichtet werden soll.

Die Entwicklung der Speicheldrüsenchromosomen

Die von mir untersuchte kleinste Larve war knapp 3mm lang und noch farblos, oder gelblich-weiss. Die Speicheldrüsenkerne dieser Larve sahen wie sehr frühe Prophasestadien aus. Die chromatischen Körperchen waren im Kernraum unregelmässig verteilt (Abb. 2 a). Bei noch etwas älteren, ungefähr 3,5 mm

langen Larven wurden bereits deutlich erkennbare Chromosomen beobachtet. Sie ähnelten auf diesem Stadium einer Perlschnurkette, bei welcher die den Perlen entsprechende knotenartige Substanz mit Aceto-Carmin stark gefärbt wurde. Diese von uns chromatische Knoten (KOSSWIG und ŞENGÜN 1947) genannten Gebilde der beiden homologen Chromosomen lagen ne-

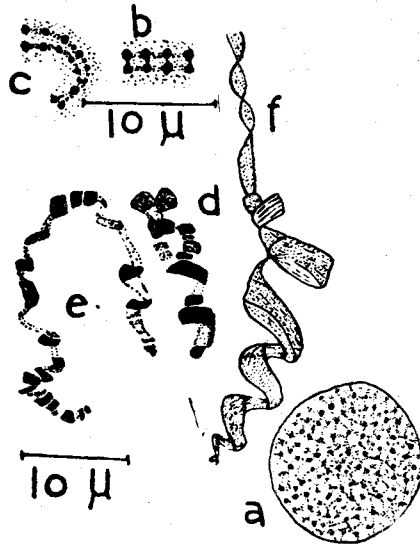


Abb. 2. Speicheldrüsenchromosomen von *Chironomus* I-Larve. a. Speicheldrüsenkern aus einer 3 mm langen Larve. b-c Chromosomenstücke aus Speicheldrüsen mit chromatischen Knoten aus einer 3,5 mm langen Larve. d-e: Spiralartig gewundene Speicheldrüsenchromosomen einer 4 mm langen Larve. f: Speicheldrüsenchromosom einer anderen 4 mm langen Larve. a ist etwas schwächer, f etwas stärker vergrößert als die anderen.

beneinander. Die auf einer Kette liegenden chromatischen Knoten erscheinen in manchen Fällen miteinander durch ein vom Karyoplasma deutlich unterscheidbares Stück verbunden (Abb. 2 b-c). Ein Riesenchromosom in diesem Stadium ist einem Leptonemachromosom sehr ähnlich. ALVERDES gibt für dieses Stadium noch folgendes an: «...Bald darauf nähern sich diese Stränge einander, die Querverbindungen werden kürzer und die Chromatinbrocken stossen zusammen. Es kommt vor, dass sie sich hierbei zu einem einzigen Grösseren vereinigen, doch nicht bei allen geschieht dieses, manche legen sich nur äusserst dicht

aneinander, ohne aber völlig zu verschmelzen. Zu derartigen Körnchen gesellen sich dann andere hierzu, die sich noch isoliert im Kernraum befanden...» An noch etwas späteren Stadien, die ab und zu auf demselben Präparat beobachtet wurden, sieht man, dass die chromatische Knoten der Homologen sich gegenseitig berühren und so den Eindruck einer scheibigen Struktur en miniature erwecken. Dies kommt dadurch zustande, dass die beiden, die chromatischen Knoten tragenden Fäden nebeneinander rücken und so die stark gefärbten, wesentlich dickeren homologen chromatischen Knoten an vielen Stellen aufeinander stossen und damit Brücken zwischen den beiden Fäden gebildet werden. Nach diesem Stadium finden wir schon spiralig gerollte Chromosomen (Abb. 2 d—f). Die chromatischen Knoten und achromatischen Regionen bleiben weiterhin nicht mehr unterscheidbar. Das ganze Chromosom sieht einheitlich aus. Diese spiraligen Chromosomen sind recht schmal und homogen gefärbt. In vielen Fällen sind die beiden homologen Chromosomen noch getrennt erkennbar.

Über die Entstehung der spiralisierten Chromosomen aus Chromosomen mit chromatischen Knoten möchte ich keine genauen Angaben machen, weil die mir zur Verfügung stehenden optischen Mitteln für diesen Zweck nicht ausreichend waren. Die Entwicklungsstadien, in denen chromatische Knoten auf den Speicheldrüsenchromosomen beobachtet werden, findet man nur bei sehr kleinen Larven und aus unbekanntem Gründen werden sie auch bei allen von ihnen nicht gefunden. Diese Stadien verlaufen wahrscheinlich zu schnell um regelmässig erfasst zu werden. Da das Plasma der Speicheldrüsenzellen der jüngeren Larven mit Kern-Farbstoffen, besonders mit Aceto-Carmin sich sehr stark, in vielen Fällen stärker als die Chromosomen selbst färbt, ist ein genaueres Studium der jungen Chromosomen, praktisch unmöglich. Die einzelnen Chromosomen, selbst das IV. Chromosom, können in ihrer ganzen Länge auf diesem Stadium nicht beobachtet werden. Alle diese technische Schwierigkeiten erschweren die Verfolgung der Übergangsstadien. Es scheint, als ob zwei Prozesse bei der Entstehung der spiralartigen Chromosomen mitwirken. I-wird ein anscheinend nicht spiralisiertes Chromosom spiralig. Es steht nicht fest, ob die Chromosomen mit chromatischen Knoten noch vollkommen unspiralisiert sind und sich erst im Laufe der Entwicklung

in den Übergangsstadien spiralisieren, oder ob die chromatische Knoten ihrerseits bereits spiralisierten Stellen des Chromonemas entsprechen. Mit beiden Möglichkeiten muss gerechnet werden. 2-verschwinden die achromatischen Regionen. Das chromatische Material bereitet sich von den chromatischen Knoten her gegen den mittleren Teil der achromatischen Regionen aus, so dass das Chromosom homogen gefärbt aussieht.

ALVERDES erklärt die Entstehung der Spirale aus den vorhergehenden Stadien, die er als Stadien scheibenartiger Strukturierung auffasst, dadurch, dass«... an den chromatischen Scheiben des Kernfadens bilden sich Auswüchse, welche auf die benachbarten Scheiben zustreben. Sie ziehen an der Peripherie des Kernfadens hin und suchen denselben oberflächlich in schräger Richtung zu umwachsen, um sich mit dem ihnen entgegenkommenden Fortsatz einer anderen Scheibe zum halben Umgang in einer Spirale zu vereinigen.» Aus seiner Beschreibung geht hervor, dass von den beiden nebeneinander liegenden chromatischen Knoten, welche von ALVERDES als scheibige Strukturen aufgefasst werden, der eine mit einem des vorangehenden, der andere mit einem des folgenden chromatischen Knotenpaares unter Überkreuzung sich so vereinigt, dass eine spiraloge Struktur entsteht. Diese Annahme setzt voraus, dass doppelspiraloge Chromosomen am Anfang der spiralogen Stadien beobachtet werden. Tatsächlich sieht man in vielen Fällen zwei Schleifen, die manchmal übereinander, manchmal nebeneinander liegen. Ob die beiden Schleifen in gleicher oder in entgegengesetzter Richtung verlaufen, kann auf diesen Stadien nicht entschieden werden. Denn auch in gleicher Richtung sich spiralisierende zwei Fäden, die voneinander getrennt sind, können wie zwei in einander gelegte, entgegengesetzt verlaufende Einzelspiralen aussehen, wenn sie sich um eine durchsichtigen Achse mit kleinem Durchmesser winden (Abb. 3 a-b). Kurz darauf findet die Vereinigung der beiden Schleifen statt, so dass das Chromosom im allgemeinen von diesem Stadium an nur aus einer einheitlichen Schleife besteht (Abb. 2 d-f). Die Spiralnatur desselben kann nur durch Vereinigung parallel laufender Schleifen entstanden sein. Von diesem Stadium aus war es für mich möglich das kleinste Chromosom am besten zu verfolgen. Es ist dasjenige Chromosom, welches mit dem Nucleolus in inniger Beziehung steht. Dieses Chromosom besitzt an seinem Ende zwei Läppchen (Abb.

2 d). In seiner mit dem Nucleolus in Verbindung stehenden Region sind die beiden homologen Chromosomen voneinander meist getrennt. In dieser Region scheint es so, als ob einer der Part-

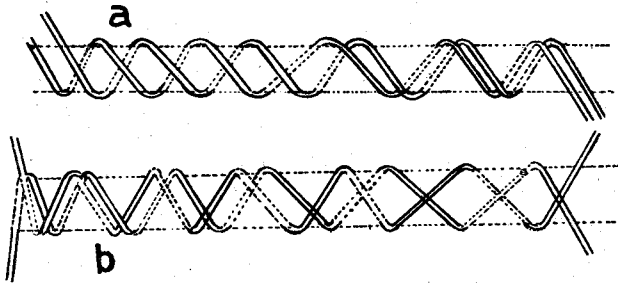


Abb. 3: Schema zweier sich in gleicher (a) und in entgegengesetzter (b) Richtung spiralisierenden Fäden.

nern drei und der andere zwei kleine Spiralwindungen oder Knickungsstellen besitzt. Im Schwanzabschnitt kann man dagegen deutlich fünf Umgänge zählen. Merkwürdig sind die Grössenverhältnisse dieser Spiralumgänge. Sie sind nicht gleich gross. Drei kleine und zwei grosse Spiralwindungen sind vorhanden. Ob diese Erscheinung eine regelmässige ist, kann ich auf Grund der geringen Zahl der untersuchten Objekte nicht behaupten. Sie ist aber eine mehrmals beobachtete Tatsache.

Bekanntlich wird eine regelmässige Spirale durch zwei Eigenschaften charakterisiert. Diese Charaktere sind: 1-Die Grösse des Durchmessers der einzelnen Windungen und 2-die Höhe jeder derselben, d. h. der Abstand zwischen zwei Punkten, die an aufeinander folgenden Spiralumgängen an gleicher Stelle sich befinden. Bei einer regelmässigen Spirale sind diese beiden Charaktere stets konstant. In der Entwicklung der Riesenchromosomen sind diese beiden Bedingungen nicht immer verwirklicht. Allerdings wird der Spiralbau der Chromosomen im optischen Bild durch einen anderen Faktor meist gestört. Die Chromosomen sind nämlich bandförmig, also im Querschnitt nicht rund. Sie ähneln besonders in ihren frühen Entwicklungsstadien vielmehr einer breiten Schleife (Abb. 2 f), Infolgedessen wird je nach der Lage der Schleife, d. h. ob von der schmalen Seite oder von der breiteren Seite beobachtet, immer wieder eine andere Form des Chromosoms sichtbar. Ausserdem erscheint das Chromosom ab und zu, wie bei Abb. 2 f, um seine Längsachse gedreht (nicht gerollt). Diese Erscheinung kann als Folge einer

Auseinanderzerrung von Spiralwindungen entstanden gedacht werden (was ich für wahrscheinlich halte). Dasselbe Phänomen würde aber auch durch Drehung des Chromosoms um seine ursprüngliche Längsachse entstehen. Bei Abb. 2 e sind die Spiralwindungen an manchen Stellen voneinander weit getrennt. Ich glaube, dass diese Stellen bei der Herstellung des Präparats entstandene Artefakte sind. Der beim Zerplatzen des Kerns auf die Zelle ausgeübte Druck schleudert die Chromosomen nach Aussen hin. Dabei werden die Spiralwindungen z. T. auseinander gezogen, aber nicht entrollt. In diesem Falle entstehen Chromosomenbilder, die z. T. (wie es der Tatsache entspricht) spiralartig gerollt, z. T. wie um eine ihre ursprüngliche Längsachse gedreht aussehen.

Wenn wir noch einen Millimeter grössere Larven von 5 mm. Länge untersuchen, finden wir wiederum spiralförmige Chromosomen, die aber etwas dicker, breiter erscheinen. Bei Larven dieser Grösse und bei Larven von 5,5-6 mm Länge treffen wir eine eigenartige Anordnung der Spiralen auf den drei grossen Chromosomen. Mehrere, sicher 2-3 und vielleicht 4 Spiralwindungen liegen dicht nebeneinander. Diese aus Spiralumgängen zusammengesetzten Blöckchen trennen sich von den anderen entsprechend entstandenen durch einen hohen Spiralumgang (Abb. 4 a-b). Diesen Fall habe ich bei dem IV., kleinen Chromosom nie beobachten können (Abb. 4 c).

Bei Larven von 6,5 mm Länge werden Spiralen auf den Chromosomen nicht mehr erkennbar. An deren Stelle sieht man grosse, dicke Blöckchen (Abb. 4 d-e). Auch das kleinste Chromosom zeigt eine ähnlich aussehende Form. Es ist so, als ob jeder Spiralumgang des vierten Chromosoms direkt in je ein Blöckchen umgewandelt wurde (Abb. 4 e). Die Blöckchen scheinen einheitlich gefärbt, doch merkt man auf ihnen der ursprünglichen Längsachse des ungestreckt gedachten Chromosoms parallel laufende Striche. Der Versuch diese Striche zu zählen und mit der Zahl der Umgängen von Chromosomen jüngerer Zellen zu vergleichen scheiterte, weil sie schwer voneinander zu trennen sind. In diesem frühem Stadium der Blöckchenbildung werden die Chromosomen sehr leicht gezerzt. Wenn man Glück hat, so findet man etwa in allen Präparaten einige Chromosomen, die in manchen Stellen gezerzt sind. An diesen Stei-

len sieht man keine Blöckchen mehr, sondern beobachtet man an deren Stelle jetzt wie bei früheren Stadien homogen gefärbte spiralige Chromosomenteile (Abb. 4 f). Dies zeigt also, dass die Blöckchen jedenfalls noch nicht einheitliche Gebilde sind, sondern einen Vorbereitungszustand darstellen, der ein Übergangsstadium zwischen der spiraligen Form und der scheibigen Struktur bildet. Ich habe bei den kleinen, IV. Chromosomen solche

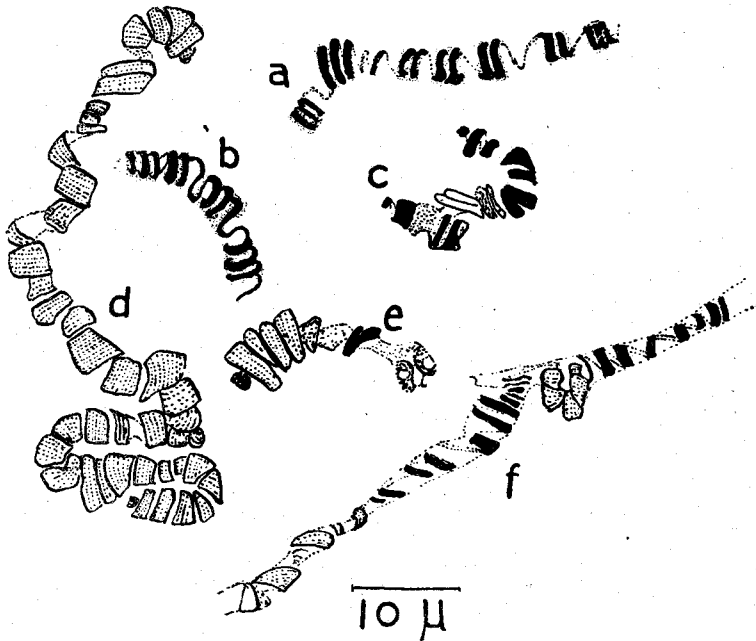


Abb. 4: Speicheldrüsenchromosomen aus verschiedenen grossen Larven. a-c: aus einer 5 mm langen Larve. a-b: 2-3 spiralige Gruppen. c: ein IV. tes Chromosom aus derselben Larve. d-e: aus einer 6,5 mm langen Larve. d: Blöckchenstadium eines der längsten Chromosomen. e: IV. Chromosom, f: ein zerrissenes Chromosom aus dem gleichen Präparat.

gezerzten Stellen nie beobachtet. Ob dies mit der Kürze des Chromosoms oder mit der Stabilität der Blöckchen bei diesem Chromosom zusammenhängt, bleibt noch unentschieden.

Bei Larven von 7 mm Länge sind noch die Blöckchenstadien der Chromosomen wahrzunehmen. Aber die chromatischen Strukturen auf diesen Blöckchen sind nicht mehr einheitlich. Man sieht eine Umordnung des chromatischen Materials (Abb.

5 a-b). Wenn man sich unter Benutzung der Mikrometerschraube ein räumliches Bild verschafft, so findet man in manchen Teilen der Blöckchen mehr Chromatin gesammelt, während andere Stellen beinahe frei vom chromatischem Material sind (Abb. 5a und linker Teil der Abb. 5 b). Die Umordnung und die Umla-

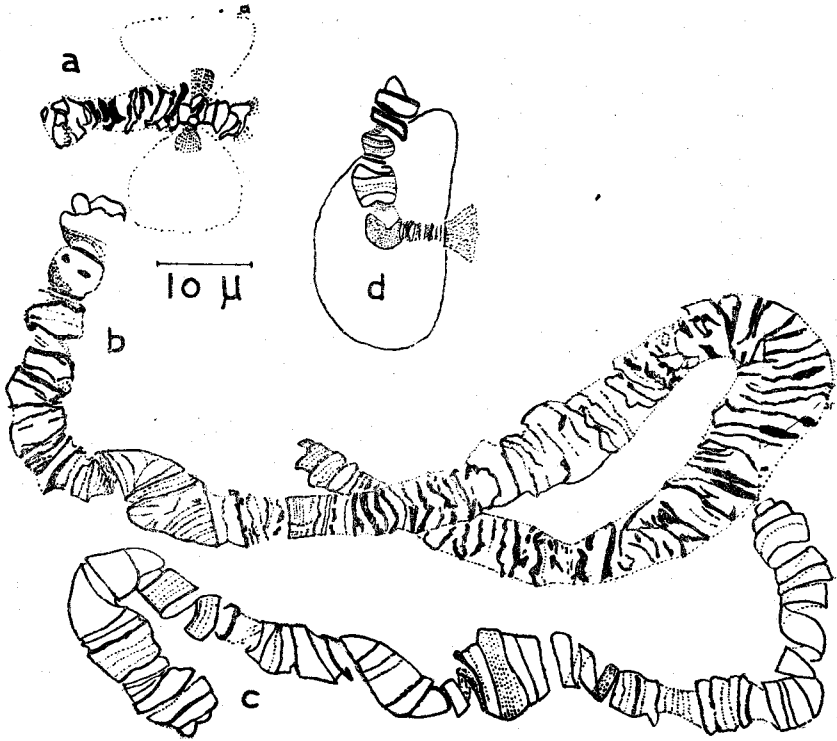


Abb. 5: a-b: IV. Chromosom (a) und das längste Chromosom (b) einer 7 mm langen Larve. c: Dritte und d: IV. Chromosomen einer 8 mm langen Larve. Linke Seite der Abb. 5 b ist ohne Tiefeneinstellung gezeichnet.

gerung des chromatischen Materials sind in den Blöckchen desselben Chromosoms und in den Chromosomen der Zellen derselben Drüse nicht ähnlich. Ausserdem scheinen auch die Entwicklungsvorgänge in allen Chromosomen nicht gleichzeitig abzulaufen. Eine ähnliche Umlagerung des Materials sehen wir diesmal auch bei dem kleinen, IV. Chromosom (Abb. 5 a), bei welchem die Scheibenbildung in bestimmten Blöckchen sehr schnell durchgeführt wird. Allmählich entstehen infolge der Umlage-

rung und Umordnung des chromatischen Materials neue scheibenartige Strukturen, die parallel der früheren nicht spiralisierten Längschse des Chromosoms laufen. Trotz der Entstehung von Scheiben und z. T. von Ringen bleibt die Blöckchennatur des Chromosoms noch deutlich erhalten (Abb. 5 d und Abb. 6a).

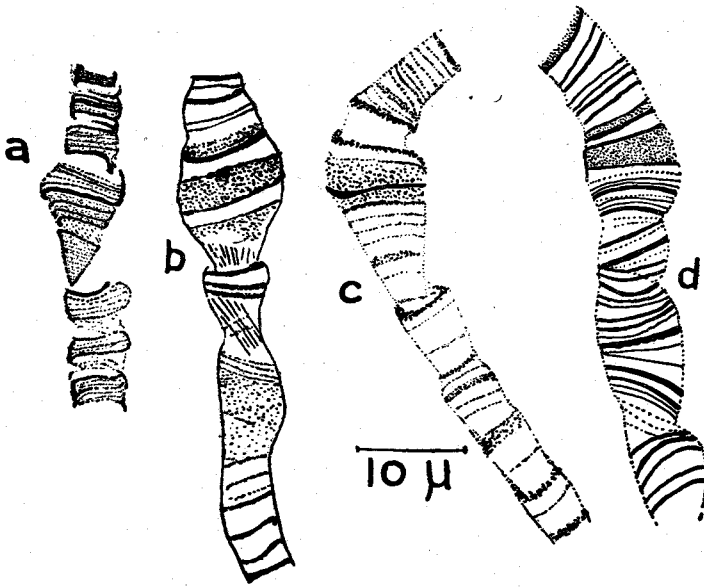


Abb. 6: Dasselbe Speicheldrüsenchromosomenstück aus verschieden grossen Larven. a: aus einer 7 mm, b: aus einer 8 mm, c: aus einer 9 mm, d: aus einer 10 mm langen Larve.

In späteren Stadien werden die Grenzen zwischen den Blöckchen verwischt. Die spiraligen und die den Blöckchen ähnlichen Charaktere der Chromosomen verschwinden vollkommen (Abb. 6 a-d). Mit dem Fortschreiten der Entwicklung der Chromosomen nimmt auch die Zahl der Scheiben gleichzeitig zu. Die Form und die Zahl der neu entstandenen Strukturen ist nicht konstant. Die Strukturierung eines bestimmten Chromosoms variiert von Zelle zu Zelle und von Larve zu Larve. Trotz dieser Unregelmässigkeiten gibt es auf einem Chromosom verschiedene Abschnitte, die wir auf dem gleichen Chromosom anderer Zellen derselben Geweben desgleichen Tiers oder aber anderer Larven treffen können (Abb. 7 a-b und c-d). Die entsprechenden Regionen des IV. Chromosoms aus

verschiedenen Zellen bzw. Larven sind auf Abb. 7 mit gleichen Ziffern gekennzeichnet. Das kleine Chromosom lässt sich sehr leicht in 6 Regionen unterteilen. Die Struktur dieser Regionen ist bei älteren Larven recht verschieden. Ihre Entwicklung verlief offenbar voneinander abweichend. Es scheint so, als ob jeder dieser Abschnitte seine Entwicklung autonom durchmacht.

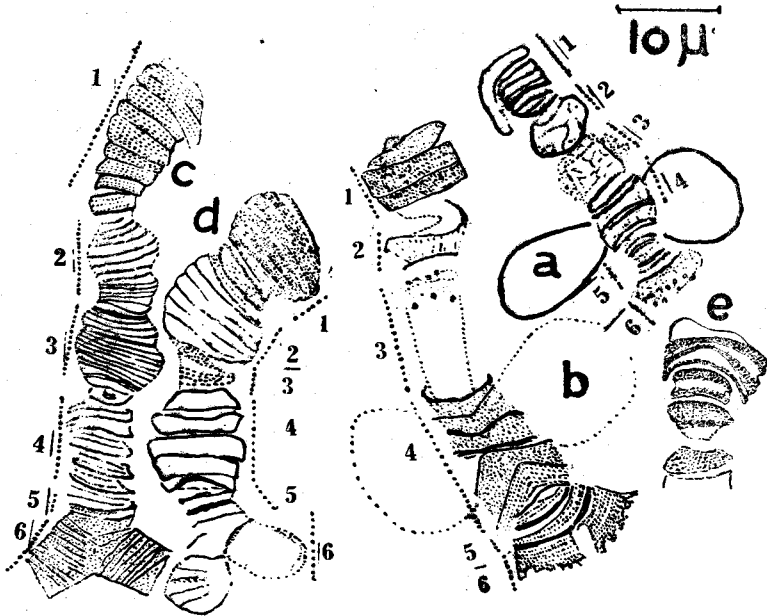


Abb. 7: IV. Speicheldrüsenchromosomen aus verschiedenen Larven
a-b: aus einer 11 mm, c-d: aus einer anderen 11 mm langen Larve. e:
Schwanzabschnitt eines IV. Chromosoms aus einer 14 mm langen Larve.

Endlich soll hier noch eine andere und früher von KORSCHOLT festgestellte Erscheinung erwähnt werden. Er erklärte die Entstehung der Scheibenstruktur aus den Spiralen dadurch, dass wellenartige Ausbildungen auf den Spiralumgängen entstehen. Also werden diese neue Strukturen durch Ein- und Auswölbungen der früher vorhandenen und vielleicht infolge des Wachstums später vergrößerten Oberfläche der Spiralumgänge hervorgerufen. Tatsächlich habe ich in manchen Spiralumgängen oder breiteren Scheiben (aber in sehr wenigen) ähnliche Strukturen beobachten können (Abb. 7 e). Gelegentlich findet man voneinander nicht scharf getrennte chromatische und achroma-

tische Regionen auf einem Blöckchen. Bei verschiedener Tiefeneinstellung des Präparats erkennt man, dass die auf dem ersten Blick wie achromatisch aussehende Region in Wirklichkeit ebenfalls chromatisch ist, aber im Vergleich zu Nachbarzonen erst weiter innen beginnt. Die verschiedenartige Strukturierung ist also eine Täuschung, welche durch die in der Mitte eingesenkte Form des betreffenden Blöckchens entsteht. Jedoch bin ich in Anbetracht der Seltenheit ihres Auftretens der Meinung, dass es sich um anormale Vorgänge handelt, die nichts mit der typischen Scheibendifferenzierung zu tun haben.

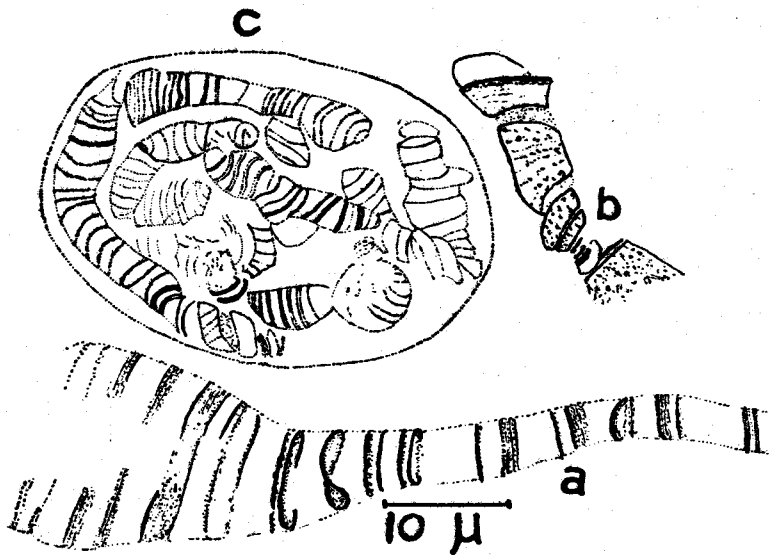


Abb. 8: a: Speicheldrüsenchromosomenstück aus einer 12 - stündigen Puppe. b: das IV. Chromosom einer 18 - stündigen Puppe. c: Speicheldrüsenkern aus einer 18 - stündigen Puppe

Mit der vollkommenen Ausbildung der Chromosomen, d. h. mit völligem Verschwinden der Spiralumgänge und mit dem Entstehen der Scheiben ist das Endstadium der Entwicklung der Speicheldrüsenchromosomen noch nicht erreicht. Sie läuft weiter und führt zu neuen strukturellen Veränderungen an den Chromosomen. Die Zahl der Scheiben und im Zusammenhang damit das chromatische Material nimmt ab. (Abb. 8). Diesen Process hatte auch ALVERDES beobachtet. An der Stelle der sehr vielen Scheiben sehen wir jetzt nur wenige und verkümmerte

Querstrukturen. Die Anordnung dieser Scheiben ist etwas merkwürdig. Schmale, sehr schwach gefärbte Zonen oder einander sehr nahe stehende zwei chromatische Scheiben werden von den anderen ähnlichen durch breitere vollkommen leere achromatische Zonen getrennt. Aber die Chromosomen sind noch genau wie früher gross. Sie sind sogar im Laufe der Entwicklung etwas grösser geworden. Je mehr aber die Entwicklung fortschreitet, desto mehr werden die Alterserscheinungen sichtbar und treten noch andere neue Veränderungen auf. Jetzt beobachtet man mit dem Chromatin- und Scheibenverlust gleichzeitig eine Grössenabnahme (Abb. 8 b-c). Die Chromosomen werden kleiner und schlapper (Abb. 8 a-b). Sie ziehen sich zusammen. Die Teile nähern sich. Die chromatischen Scheiben werden jetzt kleine Klümpchen. Würde man die Entwicklung der Reihe nach nicht verfolgt haben, so wäre es unmöglich, diese Gebilde als die früheren Riesenchromosomen zu erkennen. Ihr veränderte Farbton zeigt, dass das jetzt noch vorhandene sich braunrot tingierende chromatische Material gegenüber dem auf früheren Stadien verändert ist. Die Chromosomen werden fortschreitend kleiner und verschwinden schliesslich vollkommen.

Einwände und Beweise

Diese Ergebnisse wurden durch etappenweise Verfolgung der Speicheldrüsenchromosomen gewonnen. Man kann gegen die gezogenen Schlüsse zwei Einwände erheben. 1-Die am Anfang der Entwicklung beobachtete spiralförmige Struktur bleibt nicht erhalten, d. h. im Laufe der Entwicklung findet eine Despiralisation statt. 2-Wenn eine Despiralisation stattfindet, wäre anzunehmen, dass die Querstrukturen auf den Riesenchromosomen wirklichen Chromomerenaggregaten im Sinne von BAUER entsprechen. Auf diese eng miteinander zusammenhängenden Einwände kann man, glaube ich, folgenderweise antworten. 1-Anzeichen einer Despiralisation, d. h. eine Vergrösserung der Höhen der Spiralwindungen und eine Abnahme der Zahl der Spiralumgängen wurden auch bei dem besonders gut verfolgbar IV. Chromosom nirgends beobachtet. Gerade umgekehrt wurden die Spiralumgänge immer dichter. 2-Der Durchmesser eines Chromosoms war im Vergleich zum Durchmesser desselben Chromosoms des vorangehenden Stadiums stets grösser. Ausserdem ist der Durch-

messer eines fertig entwickelten Riesenchromosoms mehrfach grösser als der Durchmesser eines noch spiralisierten Chromosoms. Wäre das Riesenchromosom durch eine Despiralisation entstanden, so müsste man erwarten, dass sein Durchmesser kleiner als der Durchmesser eines noch spiraligen Chromosoms ist. Er müsste genau so gross sein, wie der Durchmesser des (bzw. der) Chromonemas (en). Er könnte höchstens so gross sein wie die Höhe eines Blöckchens auf seinem völlig ausgebildeten Stadium. Dies ist nicht der Fall, vielmehr ist das Riesenchromosom breiter als die Höhe eines Blöckchens.

Die Abb. 9 zeigt deutlich, dass keine Despiralisation im Laufe der Entwicklung der Riesenchromosomen stattfindet. Abb. 9 a-c stellen das eine IV. Chromosom bei verschiedenen Tiefeneinstellungen dar. Dieses Chromosom ist das beobachtete kleinste spiralige Chromosom aus einer 3-3,5 mm langen *Chironomus*-Larve, die entweder aus der gleichen oder aber aus einer der *Chironomus* 1 sehr nahe stehenden Spezies stammt. Wie die schematische Darstellung des gleichen Chromosoms Abb. 9 d zeigt, besteht dieses Chromosom aus zwei homologen Chromosomen. Die beiden homologen Chromosomen sind noch deutlich spiralisiert. Der Verlauf der beiden Spiralen scheint in entgegengesetzten Richtungen zu laufen. An beiden Enden der Spiralen bilden die beiden homologen Chromosomen gemeinsam einen geschlossenen Halbring. Die Zahl der Spiralumgänge, die von jedem der beiden homologen Chromosomen gebildet werden, beträgt $4\frac{1}{2}$ Windungen. An beiden Enden der Spiralen wird der Halbring von einem Viertel der Spiralumgänge der beiden Chromosomen gebildet, sodass der Spiralumgang zwischen den beiden Enden der Spiralen verteilt wird. Die beiden, eine regelmässige Spirale charakterisierenden Eigenschaften, d. h. die Höhe und der Durchmesser der Spiralumgänge, scheinen bei diesem Chromosom nicht konstant zu sein.

Das ganze Chromosom wird durch die Färbbarkeit des Chromatins schon in diesem Stadium in zwei Abschnitte gegliedert. In einem Teil des Chromosoms sind die Spiralumgänge intensiv gefärbt und die Höhe der Spiralwindungen ist kleiner als die darauf folgenden Spiralumgänge. Dieser Teil wird später den Schwanzabschnitt des IV. Chromosoms bilden. Der übrige Teil des Riesenchromosoms besteht aus chromatinarmen Spiralum-

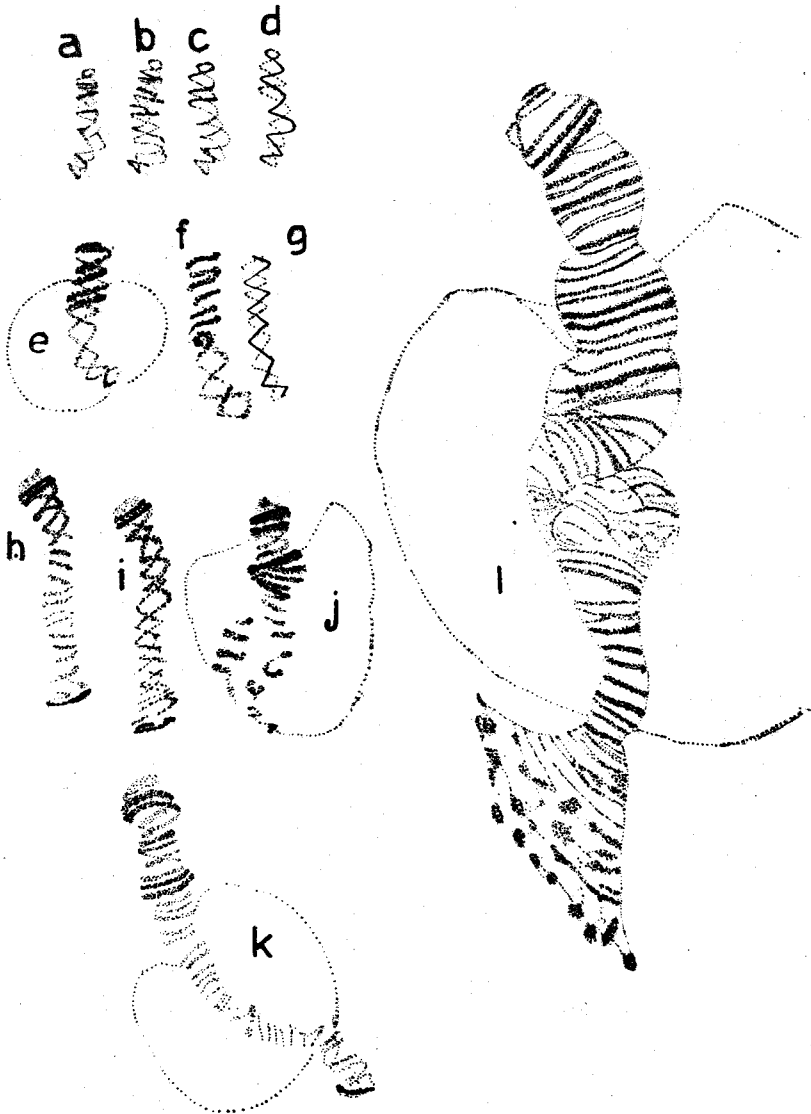


Abb. 9: Verschieden grosse IV. Chromosomen aus verschiedenen Larven. a-c: Das IV. Chromosom (gezeichnet in drei verschiedenen Tiefeneinstellungen) aus einer 3-3,5 mm langen Larve. d-Schematische Darstellung der Spiralen. e-f: Das IV. Chromosom (gezeichnet in zwei Tiefeneinstellungen) aus einer 4-4,5 mm langen Larve. g: Schematische Darstellung der Spiralen. h-i: IV. Chromosom aus einer 5-5,5 mm, (gezeichnet in zwei Tiefeneinstellungen), j-k: IV. Chromosomen aus einer 7-7,5 mm, l: IV. Chromosom aus einer 11-11,5 mm langen Larve. (Diese Larven wurden im Laboratorium aus demselben Eipaket gezüchtet). Alle Bilder bei gleicher Vergrößerung.

gängen mit grösserem Durchmesser. Aus diesem Teil werden später Mittel-, Hals- und Kopfabschnitt des IV. Chromosoms entstehen.

Bei einer anderen, aber 4-5,5 mm langen Larve aus der gleichen Spezies sind die Verhältnisse nicht viel anders (Abb. 9 e-g). Das IV. Riesenchromosom ist deutlich länger geworden als das Chromosom des vorangegangenen Stadiums. Aber die Zahl der Spiralumgänge ist noch immer die gleiche, d. h. jedes der homologen Chromosomen bildet noch $4 \frac{1}{2}$ Spiralumgänge. Der Unterschied zwischen den beiden Abschnitten des Chromosoms tritt noch stärker hervor. Die Spiralumgänge sind im Schwanzabschnitt breiter und intensiver gefärbt als der übrige Teil des Chromosoms. Bemerkenswert ist der Verlauf der Spiralumgänge im Schwanzabschnitt. Sie scheinen wenigstens in zwei Spiralumgängen in gleicher Richtung zu verlaufen, während der Verlauf der Spiralen in anderen Teilen des Chromosoms noch deutlich in entgegengesetzter Richtung ist. Ein Vergleich dieser beiden Stadien zeigt, 1-dass die Zahl der Spiralumgänge noch gleich geblieben ist, 2-dass das Chromosom des späteren Stadiums dennoch länger und dicker geworden ist.

Bei einer anderen, aus dem gleichen Eipaket stammenden 5-5,5 mm langen Larve finden wir viel längere Chromosomen (Abb. 9 h-i). Die Zahl der Spiralumgänge beträgt bei diesem Chromosom ungefähr 18 Windungen. Die Zahl der Spiralwindungen hat also im Laufe der Entwicklung zugenommen. Dieses Chromosom mit vermehrten Spiralumgängen ist grösser, d. h. länger als die Chromosomen der vorangegangenen Stadien. Sonst sind die Verhältnisse bei diesem Chromosom fast die gleichen wie bei Abb. 9 e. Nur sieht man im Kopfabschnitt die erste Anlage, welche in Form einer stärker gefärbten Scheibe angedeutet wird, der späteren kronenartigen Differenzierung. Wie die Zahl der Spiralumgänge erhöht wird, ist noch unbekannt.

Abb. 9 j und k stellen zwei verschieden aussehende IV. Chromosomen aus einer 7-7,5 mm langen Larve. Diese recht grossen Chromosomen zeigen noch immer, wenn auch in beschränkten Abschnitten, ihren spiraligen Bau. Im Mittelabschnitt des Chromosoms sind die bei Abb. 9 i noch erkennbaren Spiralwindungen nicht mehr sichtbar. Auch im Schwanzabschnitt

wird der spiralige Bau des Chromosoms nur im vorderen Teil beobachtet, während der hintere, dem Mittelabschnitt des Chromosoms nahe liegende, seine Spiralumgänge in Querscheiben umgewandelt zeigt. Die scheibenartige Anlage der Krone tritt deutlich hervor im Vergleich zu dem chromatinarmen Mittel- und Halsstück. Das Halsstück lässt noch seinen spiralartigen Bau z. T. erkennen.

Abb. 9 l stellt endlich ein ausgebildetes IV. Riesenchromosom aus einer 11-11,5 mm langen Larve. An ihm sieht man keine Spiralumgänge mehr. Das ganze Chromosom ist quergestreift und wohl gegliedert.

Es war wichtig zu beweisen, dass 1- das vollkommen ausgebildete, quergestreifte Riesenchromosomen länger als die Gesamtlänge der Spiralumgänge eines noch vollkommen spirali- gen Chromosoms ist und 2-, dass im Laufe der Entwicklung keine Despiralisation stattfindet. Ein Vergleich der Abb. 9 a und l und eine nähere Betrachtung der Übergangsstadien, genügen m. E., um die diesbezüglichen Einwände zu widerlegen.

Entwicklung der Riesenchromosomen in den Zellen der Malpighi'schen Organe.

Die Riesenchromosomen wurden auch zuerst von BALBIANI in den Kernen der Malpighi'schen Organe beobachtet. Er hatte auch die spiralige Natur dieser Chromosomen bereits erkannt. Diese Chromosomen sind viel günstiger für die Beobachtung der Entwicklung der Riesenchromosomen, weil diese in den Kernen wesentlich älterer Larven stattfindet. Zunächst erfolgt eine bedeutende Kernvergrößerung, ohne dass die Chromosomen erkennbar wären, erst später finden wir Riesenkern in denen allmählich die Umgestaltung der Chromosomen zu Riesenchromosomen beginnt. Abb. 10 zeigt verschieden grosse Kerne mit verschieden weit entwickelten Chromosomen.

Die von mir untersuchten kleinsten Malpighichromosomen stammen bei der ersten Species aus 3 mm langen Larven. Wir finden schon bei diesen Larven Kerne mit deutlich weit entwickelten Chromosomen. Aber neben diesen Kernen mit weit entwickelten Chromosomen werden auch noch andere nicht soweit entwickelte Kerne beobachtet. Sie sind z. T. homogen

gefärbt, z. T. ähneln sie den Kernen der frühen Prophasestadien (Abb. 11 a-b). Bei der Entwicklung der Malpighichromosomen

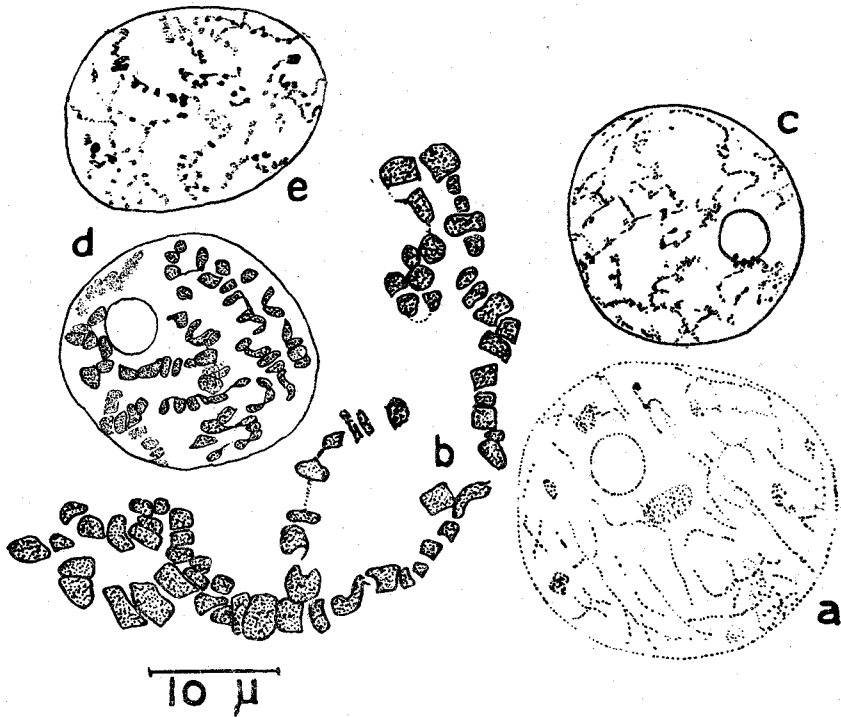


Abb. 10: Verschieden grosse Kerne aus den Malpighi'schen Organen einer Larve. a: ist ein grosser Kern mit noch nicht entwickelten Chromosomen. b: grosse Chromosomen aus einem anderen gleich grossen Kern (beide stammen aus einer 8 mm langen Larve). c-e: verschieden weit entwickelte Chromosomen in \pm gleich grossen Kernen einer 10 mm langen Larve

findet frühzeitig ein Dickenwachstum statt. Die Chromosomen werden deutlich breiter (Abb. 10 und 11). Die einzelnen Spiralumgänge sind in diesem Stadium miteinander sehr locker verbunden. Doch lassen sich die einzelnen Chromosomen in ihrer ganzen Länge von den übrigen nicht klar trennen. Sie liegen vielmehr als kleine, im Kernraum zerstreute rundliche oder meist eckige Massen, die auch miteinander an machen Stellen deutlich, an anderen undeutlich verbunden sind. Die gleichen Stadien finden wir bei 4-6 mm langen Larven. Wenn wir die Malpighichromosomen einer 7 mm langen Larve untersuchen, finden wir wieder in verschiedenem Grade entwickelte Chromo-

somen, in vielen Fällen sogar auf demselben Präparat (Abb. 12 a-g). In grossen Kernen sich entwickelnde Chromosomen zeigen jetzt zum ersten Mal deutlich den Chromomeren ähnliche und

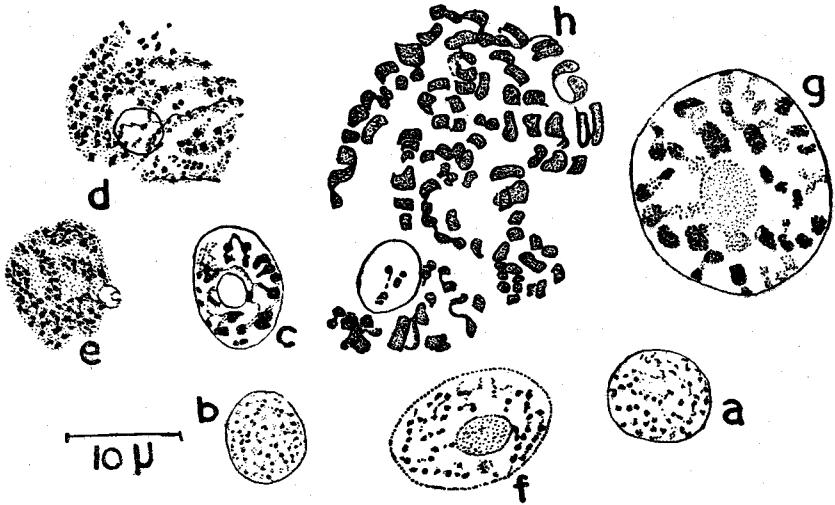


Abb. 11: Kerne bzw. Chromosomen aus den Malpighi'schen Organen verschiedener Larven. a: aus einer 3 mm, b-e: aus einer 3,5 mm, f: aus einer 5 mm langen Larve.

von uns (C. KOSSWIG und A. ŞENGÜN 1947) als chromatische Knoten bezeichneten Gebilde (Abb. 12 a-b, f-g). Die chromatischen Knoten liegen meist paarweise. Das in fast allen Präparaten sehr leicht erkennbare IV. Chromosom besteht aus 10-11 hintereinander gereihten chromatischen Knoten. In den Speicheldrüsenchromosomen konnte dieses Entwicklungsstadium des IV. Chromosoms nicht beobachtet werden. Diese chromatischen Knoten liegen in einem besonderen Karyoplasma, welches sich durch seine Färbung vom übrigen Kerninhalt unterscheiden lässt. Zwischen den Chromosomen dieser Stadien und denjenigen der Abb. 12 c und e besteht ein deutlicher Unterschied insofern als bei letzteren an Stelle der chromatischen Knoten Spiralmgänge beobachtet werden. Da wir aber die Zwischenstadien nicht kennen, können wir über die Art der Umwandlung vom einen zum anderen Stadium keine sicheren Aussagen machen. In manchen Kernen finden wir IV. Chromosomen, die sich in einem, noch chromatische Knoten zeigenden Stadium befinden, wäh-

rend diese in anderen nicht mehr zu sehen sind. Im letzteren Fall sieht man an Stelle der chromatischen Knoten dicke Scheiben (Abb. 12 d) oder spiralförmige (Abb. 12 c und e) Ausbildungen,

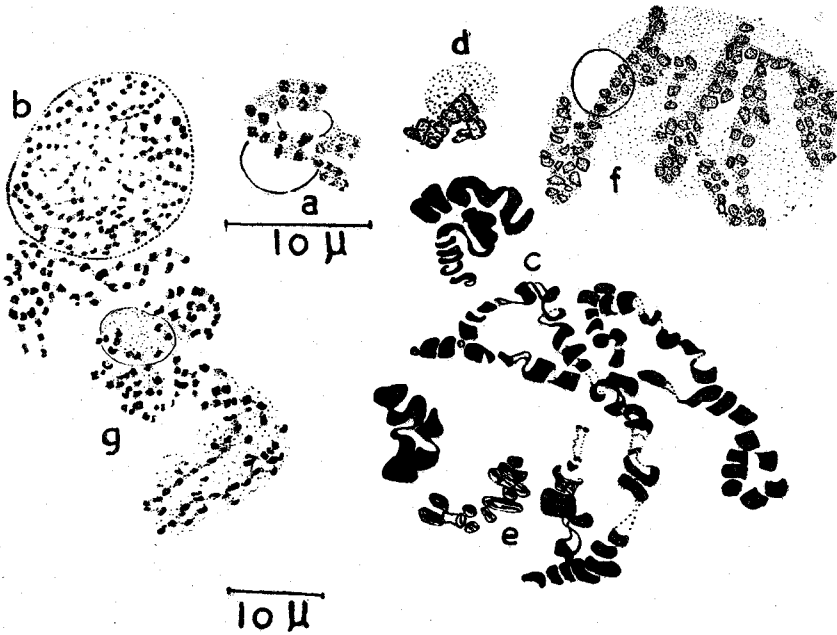


Abb. 12: Kerne bzw. Chromosomen aus einer 7 mm langen Larve. a, d und e: IV. Chromosomen aus verschiedenen grossen Kernen. c, f, g: verschieden grosse zerplatzte Kerne. In jedem Kern sieht man Chromosomen mit verschiedenen grossen Spiralen oder chromatische Knoten. b: ist ein nicht zerplatzter Kern.

deren Natur als Scheiben oder als Spiralen jedoch nicht mit Sicherheit gedeutet werden kann. Ausser diesen Stadien finden wir andere, in den Speicheldrüsen übrigens nicht beobachtete Chromosomenstadien, die wir auch bei kleineren Larven treffen (Abb. 12 b, f, g). In einem weiter entwickelten Stadium beobachten wir, dass jedes Chromosom sich deutlich von den anderen als spiralförmiges Gebilde sondert, also abgegrenzt erkennen lässt (Abb. 12 c). Auch bei diesen Chromosomen sind die Spiralgänge noch miteinander sehr locker verbunden. Dagegen lagen die Spiralwindungen bei den Speicheldrüsenchromosomen viel dichter und waren miteinander eng verbunden. Der Zahl der chromatischen Knoten entspricht jetzt der Zahl der Spiralgänge (Abb. 12 d, e).

Auf späteren Stadien sind die verschiedenen, bivalent gewordenen Chromosomen deutlich gesondert und noch homogen gefärbt. Nur erscheint der Kopf- und Mittelabschnitt des IV. Chromosoms heller (Abb. 13 a-b). In späteren Stadien beginnt das chromatische Material sich an den Rändern der Spiralwindungen zu sammeln (Abb. 13 c-d). Diese Spiralumgänge werden dann auf dem ersten Blick nicht mehr spiralig gesehen, sondern sie machen den Eindruck einer scheibigen Struktur.

In manchen Fällen trifft man in den Malpighi'schen Organen, aber immer nur der grössten Larven (etwa 13-14 mm Länge), Chromosomen oder Chromosomenabschnitte, bei welchen eine

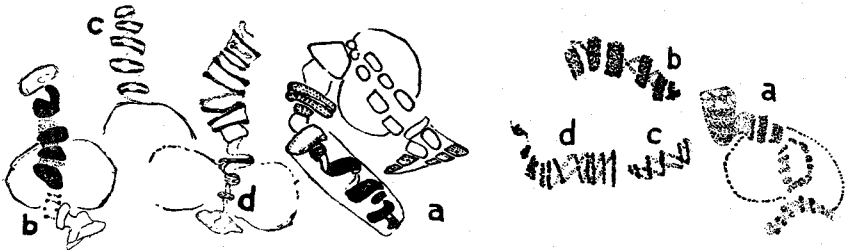


Abb. 13: IV. Chromosomen aus den Malpighi'schen Organen. a: aus einer 9 mm, b-d: aus einer 11 mm langen Larve.

Abb. 14: Riesenchromosomen aus den Malpighi'schen Organen einer 14 mm langen Larve. a: IV. Chromosom, b-d: ein doppelspiraliges Chromosom.

± deutliche doppelspiralige Struktur beobachtet wird (Abb. 14 b-d). Hinzu fügen möchte ich noch, dass gelegentlich die Synapsis der homologen Chromosomen teilweise unterbleiben kann, der Kopfabschnitt und die mit dem Nucleolus in inniger Beziehung stehende Region des IV. Chromosoms bilden hierfür Beispiele. Oben wurde darauf hingewiesen, dass das IV. Chromosom der Speicheldrüsenkerne sich nicht allein bei verschiedenen aber etwa gleich grossen Tieren sehr different verhält, sondern auch eine starke intraindividuelle Variabilität in den Zellen desselben Organs, der Speicheldrüsen, aufweisen kann. Dieselbe Erscheinung wird in den Malpighi'schen Organen ebenfalls gefunden. Grösse, Struktur und Reichtum an Chromatin des IV. Chromosoms variieren so sehr, dass ein Standardtyp für das IV. Malpighichromosom nicht gewählt werden kann. Diese Erscheinung zeigt nochmals, dass das gleiche Chromosom in verschiedenen Geweben zwar grundsätzlich die gleichen Fähigkeiten hat, dass diese aber

je nach den gegebenen Bedingungen sich verschiedenartig realisieren können. Die Malpighichromosomen der grössten Larven von 13-14 mm Grösse unterscheiden sich wenig von den vorangegangenen Stadien.

Fast alle meiner im Laboratorium gezüchteten Larven gingen schon in diesem Zustand der Malpighichromosomen ins Puppenstadium über. Die Malpighi'schen Organe überleben meist das Puppenstadium und entwickeln sich auch noch in der Puppe und in der Imago weiter. Diese postlarvale Entwicklung der Malpighichromosomen ist von den Endstadien der Speicheldrüsenchromosomen vollkommen verschieden. Während die Speicheldrüsenchromosomen schon beim Beginn des Puppenstadiums immer kleiner werden und schliesslich im Puppenstadium verschwinden, werden die Malpighichromosomen immer grösser. Auf den Spiralen erfolgen Umordnungen des Chromatins, in einer Reihe von Fällen verschwindet die spirالية Natur der Chromosomen vollkommen und an ihren Stelle sieht man richtige Scheiben, die ohne ein vorausgehendes Blöckchenstadium sich direkt entwickelt zu haben scheinen (Abb. 15 a-c). An manchen IV. Chro-

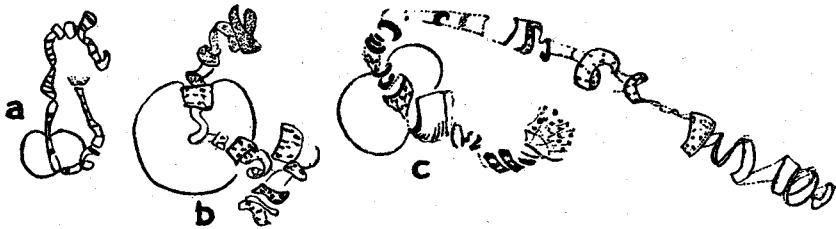


Abb. 15: IV. Chromosomen aus verschieden alten Puppen. a: aus einer 12, b-c: aus einer 18 stündigen Puppe.

mosomen dieses Stadiums kann man das Vorhandensein teils von chromatinarmen Spiralen teils von Scheiben sehr schön beobachten (Abb. 15 c). Die Kerne und Chromosomen in den larvalen, in die Puppen und Imagines übernommenen Zellen sind jetzt sehr gross. Die Chromosomen erscheinen als lange \pm gewundene Bänder. Sie sind schlaffer geworden und in vielen Fällen sieht man auf ihnen keine Strukturen mehr. Es scheint so, als ob sie ihren ganzen Chromatingehalt entleert hätten (Abb. 16b). Neben diesen grössten Kernen finden wir noch kleinere, nicht soweit herangewachsene und nicht soweit dege-

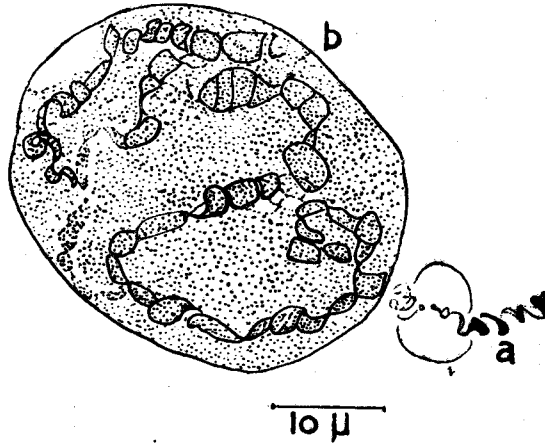


Abb. 16: Riesenchromosomen aus den Malpighi'schen Organen einer alten Puppe. a: noch am Anfang der Entwicklung sich befindendes IV. Chromosom. b: Ein Kern am Anfang der Histolyse.

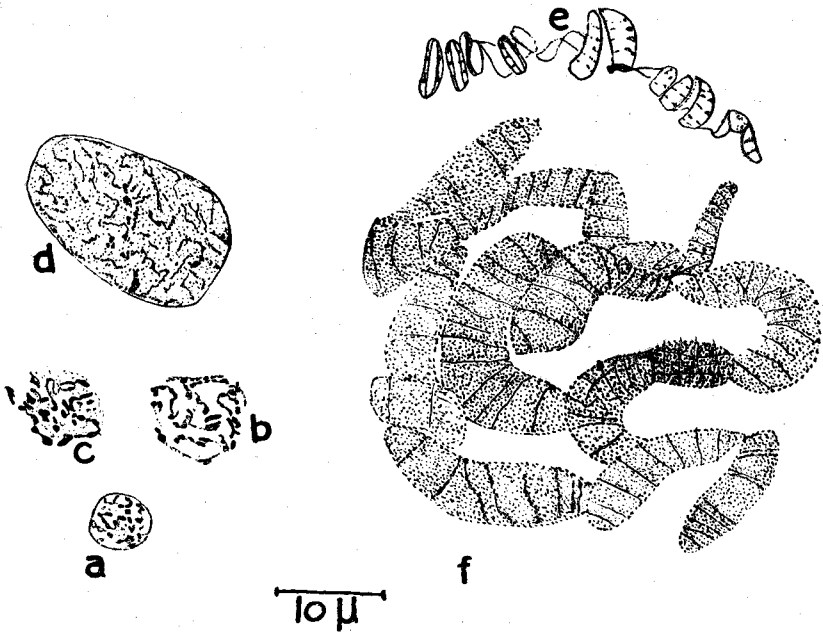


Abb. 17: Kerne bzw. Chromosomen aus einer neugeschlüpften Mücke. a-d: Imaginale Kerne, e: ein junges Chromosom aus einem larvalen Kern, f: ein älterer larvaler Kern

nerierte Kerne bzw. Chromosomen in den Malpighi'schen Organen der Puppen und Imagines (Abb. 16 a und Abb. 17 e). In den Präparaten aus Puppen trifft man ferner sehr kleine Kerne bzw. Chromosomen in den Malpighi'schen Organen. Sie dürften die imaginalen Kerne bzw. Chromosomen sein (Abb. 17 a-d). In den Malpighi'schen Organen der Puppen finden wir also meist drei Kern- bzw. Chromosomentypen. Das erste grösste Typ wird mit Sicherheit als larvaler und der dritte kleinste Typ als imaginaler bezeichnet werden können. Den zweiten Typ kann man nicht mit Sicherheit einem bestimmten Entwicklungsstadium zuordnen. Die Chromosomen des zweiten Typus sind spiralisiert, homogen gefärbt und zeigen somit keine Strukturen (Abb. 16 a). Wenn man IV. Chromosomen aus diesem Stadium mit den IV. Chromosomen einer kleinen Larve vergleichen will, so findet man zwischen beiden nur geringe Unterschiede.

In älteren Puppen und selbst noch in neu geschlüpften Mücken werden auch noch larvale Kerne neben kleinen imaginalen beobachtet. Sie sind noch grösser geworden als die in den kleineren Larven beobachteten Kerne (Abb. 17 f). Das chromatische Material zeigt keine deutliche Anordnung. Manche Chromosomen ähneln den Speicheldrüsenchromosomen (Abb. 17 f). Andere, jüngere Chromosomen zeigen eine grosse Ähnlichkeit mit den vorangegangenen Stadien, vergl. Abb. 17 e mit Abb. 15 c. Wieder andere (larvale?) Chromosomen sind noch vollkommen homogen gefärbt (Abb. 16 a). Die von mir als imaginalen Kerne bzw. Chromosomen bezeichneten Strukturen sind bezüglich ihrer Grösse und Ausgestaltung sehr verschieden voneinander.

Je älter die Mücken werden, desto kleiner wird die Zahl der larvalen Kerne in den Malpighi'schen Organen. Schliesslich werden sie in den Präparaten nicht mehr gefunden. Da nicht allein von den grössten und am weitesten degenerierten Riesenchromosomen tragenden larvalen Kernen sondern auch von denen mit auf jüngeren imaginalen Stadien noch Riesenchromosomen enthaltenden kleineren «larvalen» Kernen nicht mehr zu sehen ist, scheint es so, als ob diese, ohne ihre Entwicklung vollendet zu haben, zugrunde gehen.

Die Entwicklung der Riesenchromosomen im Mitteldarm

Bei den Dipteren wird der Darmabschnitt zwischen dem Kropf und den Malpighi'schen Organen als Mitteldarm oder

eigentlicher Magen bezeichnet. Auch in diesem Abschnitt des Darmes sind Riesenchromosomen vorhanden. Die Entwicklung dieser Chromosomen wurde bei *Chironomus* I nur mit Hilfe einiger Präparate verfolgt. Hätte mir nicht bei *Chironomus* II eine die mutmassliche Reihenfolge der Entwicklung zeigende und mit einem grossen Material belegbare Serie vorgelegen, würden die Entwicklungsstufen der Riesenchromosomen bei *Chironomus* I sehr schwer in ihrer wahrscheinliche Reihenfolge festgestellt worden sein können. So aber lässt sich auch für *Chironomus* I auf Grund der vorliegenden Präparate eine Reihenfolge festlegen, die mit derjenigen der für

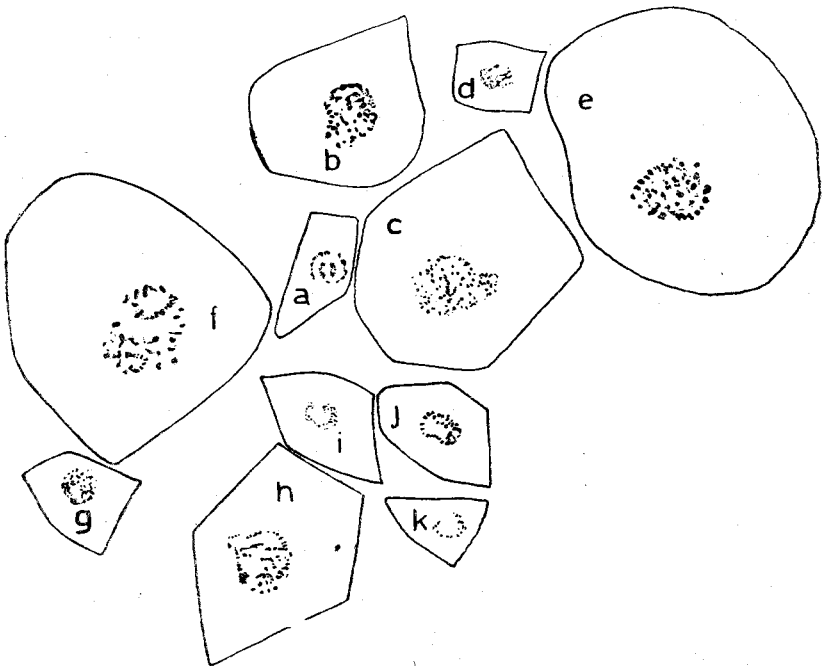


Abb. 18: Verschieden grosse Zellen, Kerne und Chromosomen aus dem Mitteldarm einer 7 mm langen *Chironomus*-I Larve. a-e: stammen aus dem vorderen Teil, b-k: aus dem hinteren Teil und f-g: aus dem mittleren Teil des Darmes.

Chironomus-II Larven festgestellten Reihenfolge vollkommen übereinstimmt.

Die Zahl der Zellen des Mitteldarmes ist sehr gross und auch die Grösse dieser Zellen ist sehr verschieden. Dementsprechend finden wir Kerne aller Grösse mit verschieden weit

entwickelten Chromosomen (Abb. 18 a-k). Deswegen ist es meist möglich, auf einem einzigen Präparat fast alle Entwicklungsstadien der Riesenchromosomen zu finden. Diese Möglichkeit ist bei alten sowie bei jungen Larven gegeben. Bei den jüngsten Larven sieht man nur Kerne mit sehr verschiedenartig gestalteten chromatischen Strukturen. In manchen Kernen ist das chromatische Material noch im Kernraum in Gestalt von Chromatinbröckchen verteilt. Die Zahl und die Grösse dieser Bröckchen variiert von Zelle zu Zelle (Abb. 19 a—c). In manchen anderen Kernen erinnert die Anordnung des chromatischen Ma-

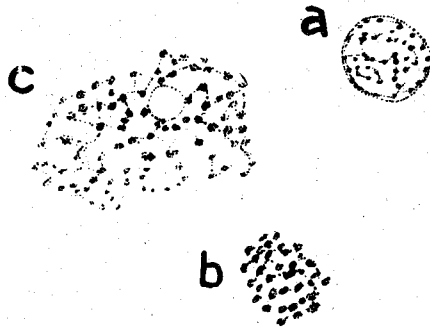


Abb. 19: Verschieden grosse und weit entwickelte Kerne aus dem Mitteldarm.

terials an Spiremstadien. In wieder anderen Kernen sieht man schon voneinander wenigstens streckenweise trennbare Chromosomen. Diese Chromosomen haben mit den typisch ausgebildeten Riesenchromosomen noch gar keine Ähnlichkeit. Ob diese verschiedenen Kerntypen der kleinen Larven prinzipiell alle zu Riesenchromosomen enthaltenden Kerne werden bzw. welche von ihnen eine typische Interphasestruktur behalten oder (wieder)anneh-

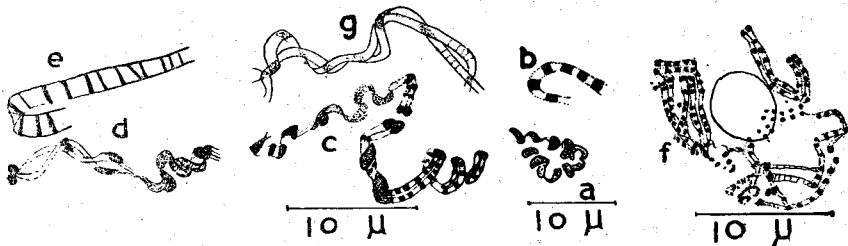


Abb. 20: Riesenchromosomen aus dem Mitteldarm. a-b: aus einer 7 mm, c-g: aus einer 12 mm langen Larve.

men werden, ist unbestimmt. Die Chromosomen in den betreffenden Kernklassen sind lange, schmale oder \pm kurze Chromosomenfäden mit oder ohne chromatische Knoten.

Wenn man Larven von etwa 7 mm Länge untersucht, sieht man neben den oben geschilderten kleinen Kernen grössere mit spiraligen oder quergestreiften Strukturen (Abb. 20 a—b). Die grossen Kerne mit offenbar in Richtung auf Riesenchromosomen sich entwickelnden Chromosomen findet man im vorderen Teil des Darmes, überwiegend in einer Region zwischen seinem ersten und zweiten Drittel. In der Nähe der Ansatzstellen der Malpighi'schen Organe treffen wir fast immer Zellen mit kleineren Kernen und wenig entwickelten Chromosomen. Mit zunehmendem Alter der Larven werden diese Verhältnisse zugunsten der grosskernigen Zellen mit weit entwickelten Chromosomen geändert. Bei sehr grossen Larven findet man fast in allen Teilen des Darmes Riesenchromosomen, die aber auch unter sich noch sehr grosse Unterschiede zeigen. Im Mitteldarm bestehen zwischen Zellen- und Kerngrösse keine direkten Verhältnisse. Denn nicht immer werden, wie erwartet, in den grossen Zellen grosse und weit entwickelte Riesenchromosomen, in den kleinen kleinere Kerne mit weniger weit entwickelten Riesenchromosomen beobachtet.

Die Chromosomen in den kleinsten Kernen wurden mit Deutlichkeit nicht erkannt. Man bemerkt nur chromatisches Material, also eine mit Aceto-Carmin stark färbbare und im Kern unregelmässig verteilte Masse (Abb. 18 c, d, g, h). Bei etwas weiter entwickelten Kernen hat das chromatische Material eine andere Form, welche den typischen Knoten in den Kernen der Malpighi'schen Organen ähnelt (Abb. 19 a-c). Auch hier besteht zwischen der Grösse der chromatischen Knoten und der Kerne keine positive Beziehung. Abb. 19 a-b zeigen \pm gleich grosse Kerne mit verschieden grossen chromatischen Knoten. Die chromatischen Knoten bei Abb. 19 c aber, welche einen mehrfach grösseren Kern darstellt, sind nicht grösser als die chromatischen Knoten bei Abb. 19 b. Andererseits gewinnt man den Eindruck, dass bei gleichbleibender Grösse der chromatischen Knoten ihre Zahl mit dem Wachstum des Kerns zugenommen hat (Abb. 19 b-c). Wahrscheinlich folgt nun ein Stadium, auf dem wir spiralige oder sehr schmale quergestreifte Chromosomen fin-

den. Wie ein Vergleich der Abb. 20 a und f deutlich zeigt, sind diese quergestreiften Chromosomen im Vergleich zu den beobachteten spiraligen Chromosomen so schmal, dass es nicht möglich ist, sie aus einem Spiralisationsvorgang sehr dünner Chromosomen entstanden nachzuweisen. Ich wende mich daher sogleich den typisch spiralisierten Chromosomen zu. Diese sind \pm homogen gefärbt. Eine Doppelspirale konnte an ihnen nicht erkannt werden. Nur konnte ich in manchen Fällen mit Deutlichkeit nicht synaptierte Chromosomenstücke beobachten, welche wieder sich aber zu einem einzigen Faden nach kurzem Verlauf vereinigten.

Die Mitteldarmchromosomen dieser frühen Entwicklungsstadien zeigen im Vergleich zu den Riesenchromosomen anderer Gewebesorten bestimmte Besonderheiten. Sie sind schmäler und länger als die Chromosomen anderer Gewebearten, ihr andersartiger Farbton, ihr vielfaches Aneinanderhaften beim Ausschleudern aus dem Kern unter dem ausgeübten Druck und schliesslich ihre zentrale Lage im Kern (im Gegensatz zu der mehr peripheren Lage der Speicheldrüsen- und Malpighichromosomen) deuten alle darauf hin, dass sie eine Reihe von Besonderheiten haben. Dies differente Verhalten der Mitteldarmchromosomen bleibt auch noch in späteren Stadien erhalten. Die Riesenchromosomen des Mitteldarmgewebes zeigen nicht nur bestimmte Unterschiede im Vergleich zu den Riesenchromosomen anderer Gewebesorten, sondern sie sind auch in Zellen des gleichen Gewebes deutlich verschieden. Vom typischen Interphasekern bis zu solchen typisch ausgebildeten Riesenchromosomen finden sich alle Übergangsstadien auf dem gleichen Präparat.

Im Laufe der von mir angenommenen weiteren Entwicklung werden die Spiralumgänge eines spiralisierten Chromosoms grösser (Abb. 20 a), ihr Durchmesser und ihre Breite verändern sich dabei. Der Grad dieser Veränderungen ist in der Regel in Kernen der vorderen Darmregion grösser. Aber auch die grössten Spiralumgänge werden nie so gross wie die Spiralumgänge der Speicheldrüsen- bzw. Malpighichromosomen.

Die Mitteldarmchromosomen bleiben in diesem Stadium nicht lange stehen. Sie gehen schnell in ein weiteres Stadium über, in dem sie quergestreift sind. Mit Kernfarbstoffen stark gefärbte chromatische und nicht chromatische Regionen wech-

seln ab (Abb. 20 b). Die Breite und der Durchmesser der chromatischen Zonen entsprechen der Breite und dem Durchmesser der Spiralumgängen. In den frühen quergestreiften Stadien sind alle chromatischen Regionen einander sehr ähnlich und auch die achromatischen Regionen verhalten sich nicht anders. Vergleicht man aber die chromatischen Regionen eines Chromosoms in verschiedenen Kernen, so findet man wiederum abweichende Formen, die teils als verschiedene Entwicklungsstadien, teils als Ergebnis verschiedenartiger Differenzierung aufgefasst werden können.

In noch späteren Stadien entstehen neue Strukturen auf den chromatischen Regionen. Meist wird eine dicke chromatische Zone in mehrere schmalere Scheiben zerlegt (Abb. 20 e und f). Diese Erscheinung wird in manchen Fällen auf einem Chromosom nur teilweise beobachtet. Auf einem Mitteldarmchromosom sind die chromatischen Scheiben normalerweise gleichmässig verteilt. Diese quergestreifte Phase bildet das Endstadium in der Entwicklung der Mitteldarmchromosomen. In seltenen Fällen wird eine sekundäre Aufrollung der quergestreiften Chromosomen beobachtet. Über diese letztgenannte Erscheinung wird später nochmals berichtet.

Dies ist die «normale» Entwicklungsreihe der Darmchromosomen. Es gibt aber noch andere \pm abweichende Formen. Eine der Abweichungen besteht darin, dass die innige Paarung der homologen Chromosomen in manchen Fällen unterbleibt (Abb. 20 c-d, f, g). Eine nähere Betrachtung dieser Bilder zeigt das eigenartige Verhalten dieser nicht synaptierten Chromosomenstellen. Die beiden Homologen können nebeneinander parallel liegen (Abb. 20 f). Sie können sich aber auch umschlingen (Abb. 20 d, g). Dieser letztere Fall ist seltener zu beobachten. Die Aufrollungsstellen dieser Chromosomen sehen homogen gefärbt aus, während lang gestreckte Abschnitte des Chromosoms einen Wechsel von chromatischen und achromatischen Zonen zeigen. Ob solche Regionen eines Chromosoms mit gepaarten und ungepaarten Abschnitten, welche synaptiert sind und wie einheitlich gefärbt erscheinen sich wirklich von den deutlich synaptierten Zonen mit abwechselnden chromatischen und achromatischen Gebieten unterscheiden, erscheint mir nicht sicher. Ich halte es für möglich, dass infolge der zufälligen Windung im synaptierten Ge-

biet die sich überschneidenden chromatischen Zonen eine einheitliche Färbbarkeit vortäuschen.

Die quergestreiften Mitteldarmchromosomen rollen sich ab und zu im Kernraum mehrmals auf. Man kann sie sekundäre Aufrollungen nennen. Diese sekundäre Aufrollung kann gleichmässig oder ungleichmässig erfolgen. Im zweiten Falle ist sie nicht beständig. Beim Zerplatzen des Kerns findet eine Entrollung statt. Es handelt sich also um Windungen, durch die diese schmalen, aber sehr langen Chromosomen dem kleinen Kernraum eingepasst sind. Sekundäre gleichmässige Aufrollung scheint auch bei *Chironomus I* andere, besondere Ursachen zu haben. Jedenfalls sieht man, wie später noch zu schildern sein wird, bei *Chironomus II*, dass die Lücken zwischen den neuen, sekundären Spiralumgängen von einem achromatischen Material ausgefüllt werden, wodurch die Stabilität dieser zum zweiten Male spiralisierten Riesenchromosomen sich erklärt. Über das Schicksal dieser seltenen und sekundär spiralisierten Riesenchromosomen vermag ich nichts Näheres mitzuteilen. Sie werden im zweiten Teil dieser Arbeit ausführlich geschildert.

Die Darmzellen verfallen am schnellsten der Histolyse. Trotzdem findet man in der ersten Puppenzeit im Mitteldarm sehr grosse larvale Kerne und Chromosomen. Sie haben aber manches von ihrem Wesen verloren und sind schlaffer geworden. Ihr Chromatingehalt ist geringer, so dass sie fast farb- und strukturlos sind. Auf der blassen Schleife sieht man nur an manchen Stellen Querstrukturen (Abb. 20 g). Die Mitteldarmchromosomen werden also am Ende ihrer Entwicklung weder wie die Speicheldrüsenchromosomen kleiner noch bilden sie wie die Malpighichromosomen sehr grosse Kerne. Sie werden histolysiert ohne dass sie besonderen Differenzierungsprozessen oder weiterem Wachstum unterliegen.

Die Entwicklung der Rektumchromosomen

Die Darmstrecke zwischen den Malpighi'schen Organen und dem After bezeichnen wir als Rektum. Dieser Darmabschnitt besteht funktionell sowie histologisch aus zwei Teilen. Man unterscheidet den vorderen und dünneren sogenannten Dünndarm von dem hinteren Dickdarm. Jedoch werden die beiden Regionen von vielen Autoren einfach Rektum genannt. Die grossen Riesen-

romosomen finden wir bei jüngeren und bei mittelgrossen Larven nur im zweiten Darmabschnitt. Dagegen entwickeln sich Riesenchromosomen im oberen Teil des Rektums sehr langsam. Die Einzelheiten der Entwicklung dieser Riesenchromosomen konnten bei *Chironomus I* nicht festgestellt werden.

Ich habe die Riesenchromosomen nur bei 7 und 12 mm langen Larven untersuchen können. Schon bei der kleinen Larve finden wir in verschiedenen Kernen recht grosse Chromosomen

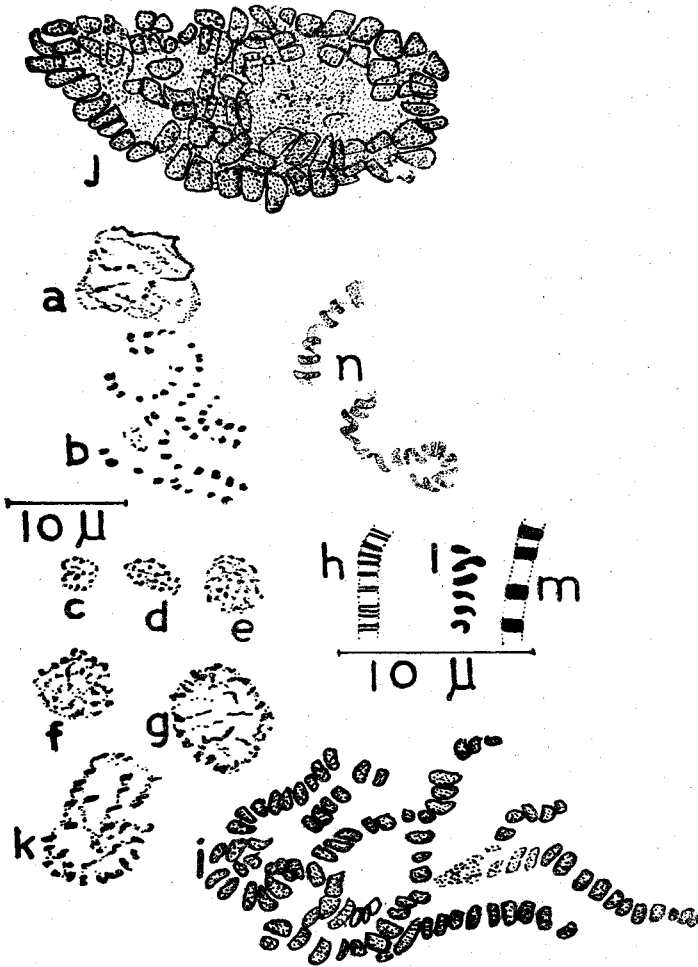


Abb. 21: a-m: Verschiedene Entwicklungsstadien der Rektumchromosomen einer 7 mm langen Larve. n: Spirale Chromosomen aus einer anderen 7 mm langen Larve

neben kleineren (Abb. 21 a-g und j-k). Ausserdem gibt es auch bei dieser Gewebeart kleine und grosse Kerne mit grossen oder kleinen chromatischen Knoten (Abb. 21 c-f), ohne dass eine Beziehung zwischen Kerngrösse und chromatischen Knoten bestände. Diese Verhältnisse ähneln also denjenigen des Mitteldarmgewebes. Kerne mit spiralartigen Chromosomen sind im allgemeinen grösser (Abb. 21 a, g, k). Die spirallige Struktur dieser Chromosomen kann nur bei stärkerer Vergrösserung erkannt werden, weil der Durchmesser der Spiralumgänge sehr klein ist.

Die Entwicklung der Rektumchromosomen wird anscheinend in manchen Fällen infolge der kurzen Funktionsdauer der Rektumzellen beendet, ehe es zu ihrer weitgehenden Differenzierung kam. Wir finden neben grossen und spiralligen Rektumchromosomen solche, die den Blöckchenstadien der Speicheldrüsenchromosomen ähnlich sind. Über dies letztere Stadium hinaus scheinen diese Gebilde nicht zu kommen. Sie unterscheiden sich von den anderen Riesenchromosomen des Rektums nicht nur durch ihre Struktur sondern auch durch ihre besondere Färbbarkeit (Abb. 21 i-j). Das Chromatin wird mit Aceto-Carmin bräunlich rot angefärbt. Die Chromosomen dieses Typs ziehen sich später zusammen und verkleben miteinander, sodass sie nicht durch Druck getrennt werden können. Die Grenzen zwischen den Blöckchen werden allmählich verwischt. Ihr weiteres Schicksal ist unbekannt.

In anderen Rektumkernen verläuft die Entwicklung der Riesenchromosomen anders. Nach dem vorausgegangenen spiralligen Stadium werden die Spiralumgänge unterbrochen (Abb. 21 l). Wir sehen in der Abb. 21 l nur einen Teil einer solchen unterbrochenen Spirale. Aus diesem Stadium können Chromosomen mit breiten chromatischen Scheiben (Abb. 21 m) entstanden gedacht werden, die dann ihrerseits in mehrere schmalere Scheiben noch zerlegt werden können (Abb. 21 h).

Rektumchromosomen wurden noch bei einer anderen und 12 mm langen Larve untersucht. Die Chromosomen zeigen auch hier die gleichen Verhältnisse. Verklebte Blöckchen bildende Chromosomen, ebenso die bereits oben geschilderten + fein querstrukturierten Chromosomen sind auch hier vorhanden.

Vergleich der Riesenchromosomen aus verschiedenen larvalen Gewebearten

In einer früheren Arbeit wurde der Versuch gemacht, die Entwicklung der Riesenchromosomen in verschiedenen Gewebearten zu vergleichen. Seit der Zeit hat sich unsere Kenntnis über die verschiedenartige Differenzierung der Chromosomen in differenten Geweben nicht wesentlich erweitert. Die Ontogenie der Riesenchromosomen zeigt in den untersuchten Organen keine prinzipiellen Unterschiede. Ich möchte hier nochmals die für alle untersuchten Gewebe gültige Reihenfolge kurz schildern und auf einige neue Ergebnisse hinweisen. In allen untersuchten Gewebearten wird am Anfang der Entwicklung ein Stadium mit chromatischen Knoten gefunden. Über die Struktur, Grösse und Zahl der chromatischen Knoten verschiedener Gewebe kann noch immer keine genaue Angabe gemacht werden. Schon in diesem Stadium verhalten sich die Chromosomen der verschiedenen Gewebe wahrscheinlich sehr verschieden. Bei dem darauf folgenden spiraligen Stadium sieht man schon deutliche Unterschiede. Die Chromosomen dieses Stadiums lassen sich je nach dem Gewebe erstens durch ihren verschiedenartigen Farbton voneinander unterscheiden. In Aceto-Carmin Präparaten sieht man fast rote Speicheldrüsenchromosomen, während die Chromosomen anderer Gewebearten verschieden abgestuft rotviolett gefärbt sind. Der Durchmesser, die Höhe der Spiralumgänge und die Breite der Chromosomenschleife, welche die Spirale bildet, sind deutlich verschieden je nach der Gewebesorte (vergl. die Abb. in vorangegangenen Seiten). Das darauf folgende Blöckchenstadium wird in den Mitteldarm-, Malpighi- und Rektumchromosomen wenigstens in typischer Form nicht beobachtet.

Auch in den quergestreiften Stadien sind die Riesenchromosomen der differenten Gewebearten in ihrem Farbton, in der Grösse des Durchmessers, in der Länge der einzelnen Chromosomen und in der Anordnung der Querscheiben deutlich verschieden.

Der Beginn und die Geschwindigkeit der Entwicklung der Riesenchromosomen sind in differenten Gewebesorten ebenfalls verschieden. Deshalb sieht man in den verschiedenen Geweben einer Larve stets verschieden weit ausgebildete Riesenchromo-

somen. In diesem Falle können individuelle von zeitlich bedingten, ontogenetischen Unterschieden getrennt werden. Die Erfahrung zeigt, dass die Riesenchromosomen verschiedener Larven nicht völlig gleich sind und vor allem dass die Riesenchromosomen der kleinen und der grossen Larven \pm verschieden aussehen. Über die Ursache der individuellen Unterschiede wissen wir augenblicklich überhaupt nichts Sicheres, nur können wir annehmen, dass das differente Aussehen eines bestimmten Riesenchromosoms aus kleinen und grossen Larven wenigstens teilweise eine Folge der verschieden weit verlaufenen Entwicklung ist.

Bei *Chironomus* — I können nur Riesenchromosomen aus zwei Gewebearten ausführlich verglichen werden. Diese beide Gewebesorten sind die Speicheldrüsen und die Malpighi'schen Organe. Die Riesenchromosomen dieser beiden Organe konnten bei zahlreichen und verschieden grossen Larven verfolgt werden, während die Riesenchromosomen anderer Organe nur bei einigen und zwar bei 7 und 12 mm Längen Larven untersucht wurden und deswegen für diesen Vergleich nicht günstig sind.

Wenn wir die auf Tabelle 1 angegebenen Speicheldrüsenchromosomen und Malpighichromosomen jeweils derselben Larve vergleichen, stellen wir fest, dass der Beginn der Entwicklung der Chromosomen beider Gewebearten zu verschiedenen Zeitpunkten stattfindet. Die Speicheldrüsenchromosomen entwickeln sich früher und schneller, während die Malpighichromosomen

Abb. der Speicheldrüsenchromosomen	Abb. der Malpighichromosomen	Länge der Larven
2 b, c	11 a	3,5 mm
2 d, e, f	11 f	4 mm
4 a, c	11 g, h	5 mm
5 a, b	12 a, i	7 mm
22 a	22 b	9 mm
22 c	22 d	11 mm
22 e	22 f	13 mm
22 g	22 h	15 mm
8 a	15 a	12 stünd. Puppe
8 b, c	15 b—c	18 stünd. Puppe

Tabelle 1

eine Zeitlang keine erkennbare Veränderung erblicken lassen. Z. B. sind die Speicheldrüsenchromosomen einer 4 mm langen Larve schon deutlich spiralisiert und homogen gefärbt. Dagegen ist das chromatische Material in den Kernen der Malpighi'schen Organe in Gestalt kleiner Bröckchen verteilt. Die Kerne selbst sind im Vergleich zu den Speicheldrüsenkernen sehr klein. Bei einer anderen, 5 mm langen Larve lassen die Speicheldrüsenchromosomen die ersten Anzeichen der Blöckchenbildung erkennen, während die am meisten entwickelten Malpighichromosomen noch nicht deutlich spiralisiert sind. Bei einer 7 mm langen Larve ist das Verhältnis noch immer das gleiche. Die Speicheldrüsenchromosomen sind schon z. T. querstrukturiert und z. T. am Ende der Blöckchenbildung. Malpighichromosomen derselben Larve sind dagegen noch spiralgig. Ähnliche Verhältnisse sind auch bei anderen grösseren Larven vorhanden (Abb. 22). Eine genaue Betrachtung der Abb. 22 zeigt noch eine ganze Reihe von Besonderheiten, die im Laufe der Entwicklung auftreten. Z. B. dass im Schwanzabschnitt der Abb. 22 a beobachtete breite Scheiben, die Blöckchen ähnlich sind, in der Ontogenese immer mehr zu schmalen Scheiben aufgeteilt werden. Im Mittelabschnitt treten Strukturen auf, die als Folge einer entsprechend verlaufenden Entwicklung nicht angenommen werden können. Bei Abb. 5 d erkennbare Querstrukturen sind bei Abb. 22 a und c, die aus grösseren Larven als die der Abb. 5 d stammen, nicht mehr vorhanden. Sie treten aber wieder bei anderen, noch grösseren Larven auf (Abb. 22 e und g). Kopf- und Halsabschnitt des IV. Riesenchromosoms lassen eine bestimmte Entwicklungstendenz erkennen. Während der Halsabschnitt in Querscheiben aufgeteilt wird, entsteht eine kronenartige Ausbildung im Kopfabschnitt (Abb. 9 l). Auch die IV. Malpighichromosomen verhalten sich ähnlich. Sie unterscheiden sich nur in dem Grad der Entwicklung. Es sind die gleichen Prozesse, die bei Speicheldrüsenchromosomen nur in gesteigertem Masse ablaufen, während sie bei den Malpighichromosomen stark herabgesetzt sind und langsamer erfolgen als bei ersteren.

Ein Vergleich der Abb. 22 b, d, f und h zeigt, dass auch die Malpighichromosomen am Ende ihrer Entwicklung ein querstrukturiertes Stadium erreichen. Bemerkenswert sind nun die Grössenverhältnisse dieser Malpighichromosomen, die aus ver-

schieden grossen Larven stammen. Die Abb. 22 b, d und f, welche noch spiralig sind, sind etwa alle gleich gross, während Abb. 22 h, welche schon quergestreift ist, kleiner als die anderen

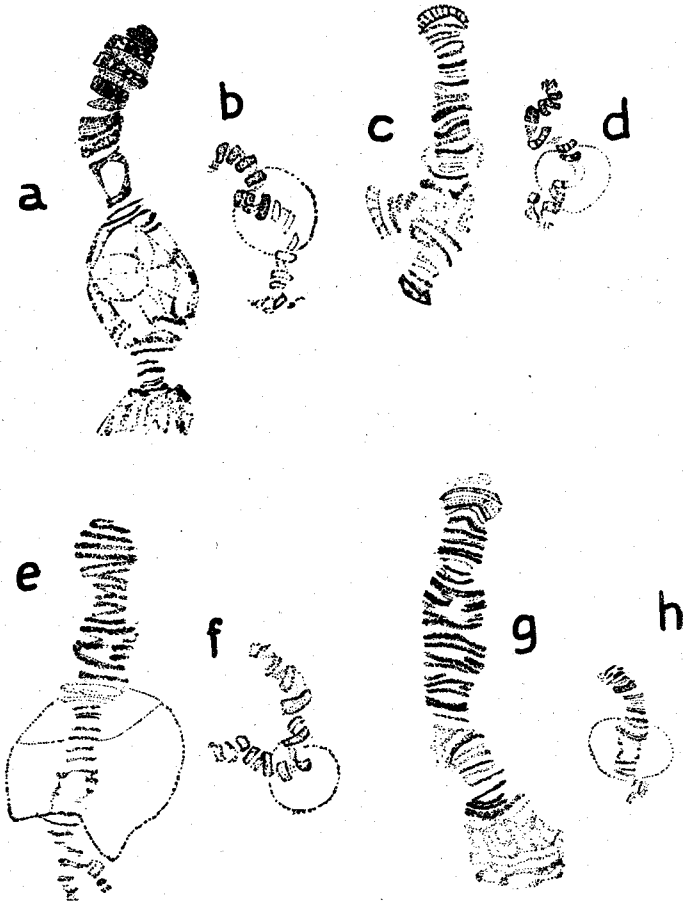


Abb. 22: IV. Speicheldrüsen- und IV. Malpighischromosomen aus verschiedenen grossen Larven von *Chironomus* 1 oder ihr nahe stehender Species. a, c, e, und g sind Speicheldrüsenchromosomen. b, d, f und h sind Malpighischromosomen. a-b: aus einer 9 mm, c-d: aus einer 11 mm, e-f: aus einer 13 mm, und g-h: aus einer 15 mm langen Larve. Alle Bilder bei gleicher Vergrösserung.

ist. Hätte im Laufe der Entwicklung eine Despiralisation stattgefunden, so müsste man erwarten, dass das quergestreifte Chromosom länger als die spiraligen Chromosomen ist (für weitere

Einzelheiten vergl. die Abb. 9). Ausserdem zeigt ein Vergleich der Speicheldrüsen- und Malpighischromosomen noch, dass das Verhältnis zwischen den Riesenchromosomen aus differenten Geweben nicht konstant ist, sondern je nach dem Entwicklungsstadium sich ändern kann. Am Anfang des Puppenstadiums haben die Speicheldrüsenchromosomen ihren höchsten Entwicklungsgrad erreicht. Dagegen sind die Malpighischromosomen nicht vollkommen querstrukturiert. Viele Malpighischromosomen bilden erst in diesem Stadium die Blöckchen.

Abb. 20—21 und 23 stellen Riesenchromosomen verschiedener Gewebe einer 7 mm langen Larve dar. Die Speicheldrüsenchromosomen (Abb. 23) sind am meisten entwickelt. Sie sind teilweise noch im Blöckchenstadium. Es gibt aber im gleichen Kern und in anderen Kernen der gleichen Drüse vollkommen querstrukturierte Chromosomen (Autonomie der Chromosomen und Chromosomenteile!). Man sieht auch manche quer-

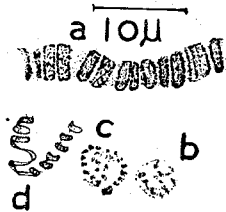


Abb. 23: a: Speicheldrüsenchromosomen einer 7 mm langen Larve.
b-d: Malpighikerne bzw. Chromosomen der gleichen Larve.

strukturierte Mitteldarm- und Rektumchromosomen (Abb. 20 b und e, und Abb. 21 h, l, m). In den grössten Malpighikernen findet man aber noch spiralförmige Chromosomen (Abb. 23 d). Die Malpighischromosomen entwickeln sich also im Vergleich zu den Speicheldrüsen-, Mitteldarm- und Rektumchromosomen langsamer. Es muss hier betont werden, dass immer die grössten Mitteldarm-, Malpighi- und Rektumchromosomen miteinander verglichen worden sind. Man findet nämlich in diesen Geweben, besonders im Mitteldarm und in Malpighi'schen Organen andere noch nicht soweit entwickelte Chromosomen.

Abb. 24 zeigt IV. Chromosomen aus den vier untersuchten Gewebearten. Auch hier ist das IV. Speicheldrüsenchromosom

das grösste (Abb. 24 a). Es ist teils spiralisiert (besonders im Schwanzabschnitt), teils quergestreift (im Kopf und Halsstück). Manche Teile des Chromosoms können als kleine, noch nicht in Scheiben oder Ringe zerlegte Blöckchen aufgefasst werden. Die anderen drei Chromosomen des gleichen Kerns sind voll-

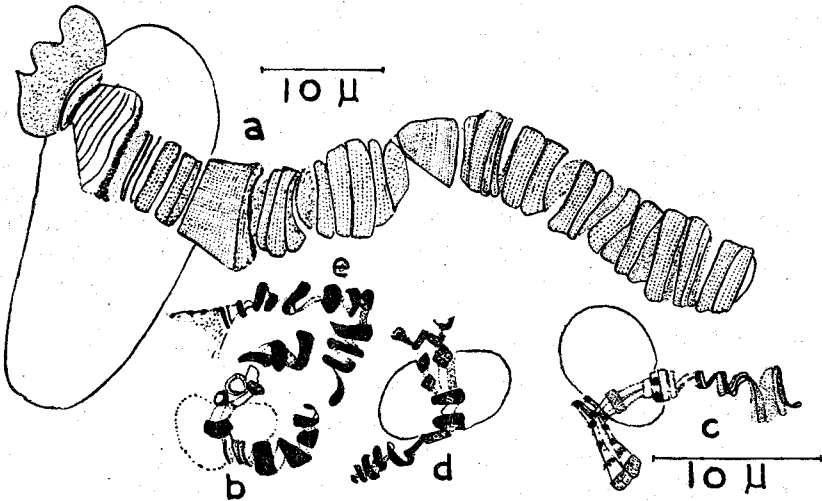


Abb. 24: Riesenchromosomen aus den verschiedenen Geweben einer 7 mm langen Larve. a: IV. Speicheldrüsenchromosom, b-c: IV. Mitteldarmchromosomen, d: IV. Malpighichromosom, e: IV. Rektumchromosom.

kommen querstrukturiert. Selbst die Chromosomen eines Kerns entwickeln sich also nicht mit gleicher Geschwindigkeit. Die IV. Chromosomen anderer Gewebearten sind einander \pm ähnlich. Ihre Grösse, äussere Form und Zahl der Spiralen im Schwanzabschnitt stimmen vollkommen überein. Nur im Mitteldarm findet man ab und zu IV. Chromosomen, die sich von den anderen deutlich unterscheiden lassen (Abb. 24 c). Bei diesem Chromosom sind die beiden Homologen nicht vollkommen vereinigt. Im Schwanzabschnitt laufen die Spiralen der beiden Homologen gleichsinnig. Die Zahl der Spiralen in diesem Abschnitt ist fünf. Im Kopfabschnitt sieht man Querstrukturen. Die Farbe dieses Chromosoms ist im Vergleich zu den anderen heller.

Eine genaue Betrachtung der Bilder lässt jedoch erkennen, dass die IV. Chromosomen verschiedener Gewebearten unter sich gewisse \pm grosse Unterschiede zeigen. So z. B. lassen sich die Breite

der Chromosomenschleife und die Grösse des Durchmessers der Spirale im Schwanzabschnitt, die besondere Struktur im Kopf=Hals=und im Mittelabschnitt sich in allen untersuchten IV. Chromosomen voneinander unterscheiden.

Diese Tatsachen stimmen mit den früher veröffentlichten Ergebnissen (KOSSWIG und SENGÜN, SENGÜN und KOSSWIG, 1947) auf das beste überein. Diese früheren Untersuchungen wurden an *Chironomus* II durchgeführt. Die Grösse, Form und andere Charaktere der Chromosomen dieser Mückenart sind deutlich von denjenigen der *Chironomus* I verschieden (vergl. den zweiten Abschnitt dieser Arbeit). Trotzdem verhalten sich die Chromosomen der beiden Tierarten sowohl in ihrer Entwicklung als auch in ihrer definitiven Strukturierung prinzipiell ähnlich. Ich zweifle nicht daran, dass die Verhältnisse bei anderen Dipterenarten auch nicht anders sein werden, wenn man bei diesen Tierarten in ihrer Entwicklung verfolgbare und miteinander vergleichbare Chromosomen auffinden kann.

Chromosomen der imaginalen Gewebearten von *Chironomus* I

Ich habe versucht, auch die Chromosomen der imaginalen Gewebe miteinander und mit den Chromosomen der larvalen Gewebe zu vergleichen. Diese Untersuchungen ergaben keine sehr befriedigenden Resultate. Die imaginalen Kerne und die Chromosomen der Imagines sind sehr klein. Die einzelnen Chromosomen lassen sich nicht erkennen. Deswegen werden sie unten ganz kurz geschildert. Die Untersuchungen werden noch dadurch erschwert, dass in manchen imaginalen Gewebearten sehr grosse Kerne gefunden werden. Die Chromosomen dieser Kerne sind auch weit entwickelt und sehr gross. Ich nehme an, dass diese Gebilde larvale Kerne sind. Diese Kerne bzw. Chromosomen dieser Kerne ähneln nämlich den verschiedenen Entwicklungsstadien der Kerne bzw. Chromosomen der larvalen Gewebe. Ausserdem ist die Zahl dieser Kerne im Vergleich zu den typischen imaginalen Kerne sehr gering. Diese Kerne larvalen Ursprungs befanden sich in verschiedenen Entwicklungsstadien. Deswegen war es sehr schwer und in manchen Fällen unmöglich, die jüngsten Stadien dieser larvalen Gebilde von den imaginalen Kerne bzw. Chromosomen zu unterscheiden.

Die imaginalen Speicheldrüsen von *Chironomus* I sind sehr klein. Dementsprechend sind auch die Kerne bzw. Chromosomen

kleiner als die der larvalen (Abb. 25 a—c'). Trotzdem sind spirale Chromosomen in manchen Kernen erkennbar (Abb. 25

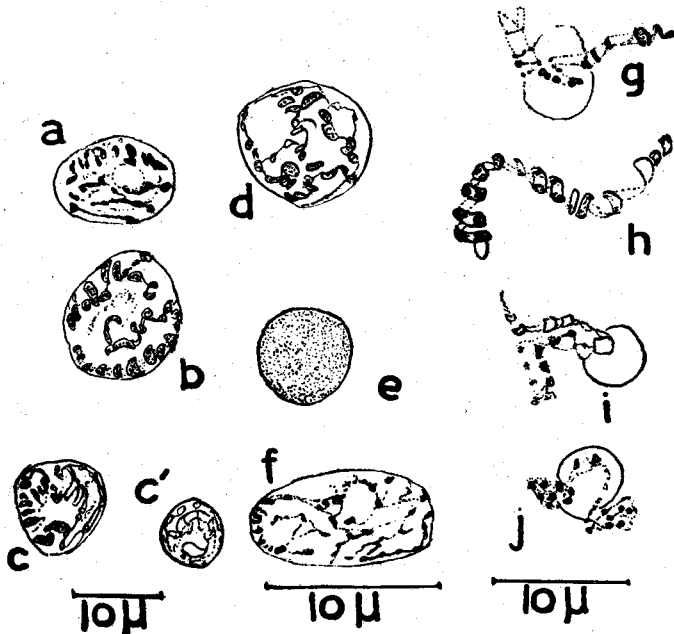


Abb. 25: Imaginale Kerne bzw. Chromosomen aus den verschiedenen Geweben der Mücken. a-c': Speicheldrüsenkerne bzw. Chromosomen einer neugeschlüpften (a), 11 stündigen (b) und 35 stündigen (c-c') Mücke. d-f: Mitteldarmkerne bzw. Chromosomen einer 35 stündigen (d) und 11 stündigen (e-f) Mücke. g-j: Malpighikerne bzw. Chromosomen einer 11 stündigen (g), 35 stündigen (h), neugeschlüpften (i) und einer viel älteren (j) Mücke. g, i und j stellen die IV. Chromosomen dar. a, b, g-j: sind bei gleicher und c, c', d sind bei einer anderen Vergrößerung und e-f: wieder bei anderer Vergrößerung gezeichnet.

b—c). Es ist mir nicht gelungen die einzelne Chromosomen aus dem Kern unversehrt heraus zu bekommen. In den Speicheldrüsen habe ich keine Kerne beobachten können, die den larvalen irgendwie ähnlich sehen. Dies war auch zu erwarten. Denn die Speicheldrüsen wurden schon am Anfang des Puppenstadiums histolysiert. Auch die larvalen Mitteldarmzellen verhielten sich ähnlich. Deshalb findet man auch im Mitteldarmgewebe der Mücken keine larvalen Kerne mit grossen Chromosomen. Aber die Grösse der Kerne und die Form des chromatischen Materials ist im Mitteldarmgewebe der Mücken sehr verschieden. Das

chromatische Material ist in manchen Fällen diffus verteilt (Abb. 25 e). Diese Kerne sehen homogen gefärbt aus. Man findet diese Form unter den kleinen und sehr grossen Kernen.

Die Malpighi'schen Organe einer Mücke enthalten gelegentlich larvale grosse Kerne mit weit entwickelten Chromosomen. Neben diesen sieht man sehr kleine, den grossen larvalen Kernen überhaupt nicht ähnliche imaginale Kerne (Abb. 25 g—j). Es gibt aber noch einen anderen, dritten Kerntyp. Diese Kerne und ihre Chromosomen sind weder so klein wie die imaginalen Kerne bzw. Chromosomen noch sind sie so gross wie die der larvalen. Ob diese larvale Kerne sind, die die Histolyse überstanden haben oder ob sie imaginale Gebilde sind, die sich wie die larvalen Kerne bzw. Chromosomen entwickeln können, bleibt offen. Die Erfahrung zeigt, dass in den älteren Larven sehr kleine Kerne selten beobachtet werden. Andererseits ist die Zahl der Kerne dieses Typus in sehr alten Mücken sehr gering. In den älteren Mücken findet man meist keine grossen Kerne, die als larvale Kerne betrachtet werden können. Falls sie vorhanden sind, sind sie sehr gross und können deswegen mit Sicherheit als larvale Kerne angenommen werden. Diese grossen als larval betrachteten Chromosomen ähneln \pm den echten larvalen Malpighichromosomen. Im Schwanzabschnitt des IV. Chromosoms sind 5-6 Spiralen zählbar (Abb. 25 g). Abb. 25 i zeigt ein anderes IV. Malpighichromosom. Die beiden homologen Chromosomen sind im Schwanzabschnitt nicht vereinigt. Man sieht in diesem Teil des Chromosoms die vier typischen chromatischen Knoten. Der 5. Knoten ist noch etwas tiefer gelegen, in der Nähe vom Nucleolus. Im Kopfabschnitt sind die Spiralen erkennbar. Kopfhals- und Mittelabschnitte des IV. Chromosoms werden in vielen Fällen mit Aceto-Carmin nicht deutlich gefärbt. Auch diese Eigenschaft des larvalen IV. Chromosoms tritt bei diesen IV. Malpighichromosomen der Mücken auf (Abb. 25 j). Das gleiche Bild zeigt eine grosse Ähnlichkeit mit den IV. Malpighichromosomen der kleinsten von mir untersuchten Larven. Der Schwanzabschnitt dieses Chromosoms ist gebogen und deswegen ist die Reihenfolge der chromatischen Knoten undeutlich. Die Zahl der chromatischen Knoten ist aber auch bei diesem Chromosom fünf. Bei noch etwas grösseren vierten Chromosomen sieht man zwei kleine Läppchen im Kopfabschnitt (Abb. 25 g). Also zeigen diese IV. Malpighichromosomen in Bezug auf ihre chroma-

tischen Knoten und Spiralungängen und auf das Vorhandensein ein Paars von Läppchen im Kopfabschnitt grosse Ähnlichkeiten mit echten larvalen Malpighichromosomen. Ausserdem findet man auch in Malpighi'schen Organen der Mücken verschieden grosse Kerne. Auch die Chromosomen befinden sich in differenten Entwicklungsstadien. Ihre Entwicklung ist nicht periodisch. Sonst könnte man die stufenweise verfolgbaren Entwicklungsstadien nicht beobachten.

Ich habe bisher versucht zu zeigen, dass diese Chromosomen den echten larvalen Malpighichromosomen ähnlich sind. Andererseits unterscheiden sie sich aber von den larvalen Chromosomen deutlich. Je grösser sie werden, desto klarer wird der Unterschied. Diese larvalen Chromosomen der Mücken leiden an Chromatinarmut. Es ist übrigens dies eine Erscheinung, die auch bei imaginalen Chromosomen beobachtet wird. Dieser Mangel an Chromatin setzt der Möglichkeiten einer reichlichen Gliederung der Chromosomenteile eine Grenze. Infolgedessen ist die Zahl der chromatischen Strukturen auf den imaginalen Chromosomen stark herabgesetzt und beschränkt.

Diese Feststellungen beweisen, dass die Entwicklung eines Chromosoms selbst im gleichen Gewebe nicht autonom ist, sondern von den Bedingungen auch des inneren Milieus abhängt.

Im Rektum der Mücken sind die Verhältnisse nicht viel anders als bei den Malpighi'schen Organen. Auch hier findet man grosse Kerne bzw. Chromosomen. Diese sehen wie die larvalen Kerne aus (Abb. 26 a-e). Neben diesen sind noch andere kleine-

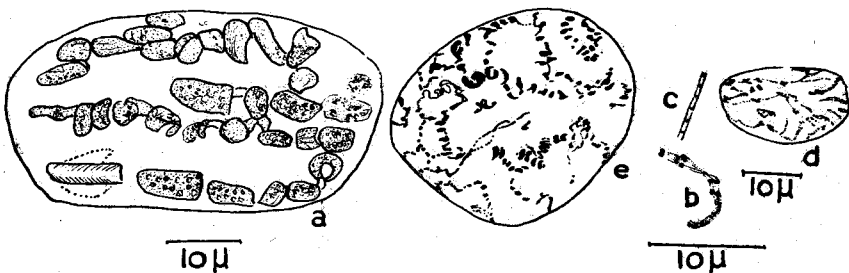


Abb. 26: Rektumchromosomen bzw. Kerne der Imagines. a-c: Aus einer 11 stündigen, d-e: aus einer 35 stündigen Mücke. a und e sind bei gleicher Vergrösserung gezeichnet.

re Kerne vorhanden (Abb. 26 d). Das chromatische Material in diesen Kernen ähnelt den Prophasestadien der teilungsfähigen Kerne. Diese Kerne verhalten sich ähnlich wie die echten imaginale Malpighikerne bzw. Chromosomen. Abb. 26 e stellt einen mittelgrossen Kern dar, der mit Sicherheit weder als imaginal noch als larval betrachtet werden kann. In solchen Kernen sieht man gelegentlich Querstrukturen auf den Chromosomen. Diese Chromosomen erinnern uns an larvale Mitteldarmchromosomen. Sie sind sehr schmal und chromatinarms.

Zusammenfassung

— In den Speicheldrüsen, im Mitteldarm, in den Malpighi'schen Organen und im Rektum der *Chironomus* I-Larven wurden Riesenchromosomen gefunden. Diese Chromosomen wurden bei verschiedenen grossen Larven vergleichend untersucht.

— Die vergleichende Untersuchung zeigte, dass die Riesenchromosomen von Larven verschiedener Grösse einander nicht ähnlich sind. Auf Grund der zahlreichen, alle Entwicklungsstufen schrittweis verfolgenden Untersuchungen wurden die strukturellen Unterschiede festgestellt, die ein Riesenchromosom bis zum vollkommen ausgebildeten Zustand durchläuft. Diese Reihenfolge morphologischer Veränderungen wird als die Entwicklung des Riesenchromosoms aufgefasst.

— Weitere Untersuchungen zeigten, dass die Entwicklung der Riesenchromosomen verschiedener Gewebe prinzipiell die gleiche ist, aber doch von Organ zu Organ Unterschiede erkennen lässt.

— Bei den Speicheldrüsen findet man am Anfang der Entwicklung ein Stadium mit chromatischen Knoten, welchem eine spiralige Phase der Chromosomen folgt. Die spiraligen Chromosomen bestehen am Anfang ihrer Entstehung aus zwei homogen gefärbten, sehr schmalen, spiralisierten Chromosomenschleifen. Später wird der Durchmesser der Spirale grösser. Die Breite der Chromosomenschleife nimmt zu. In diesem Stadium sieht ein nicht gestrecktes Chromosom wie einzelne nebeneinander gelegte Ringe aus. Bei etwas späteren Stadien verschwindet die Spiralnatur der Chromosomen vollkommen und auf den sehr breit gewordenen Ringen werden eigenartige Strukturen sicht-

bar. In dieser, Blöckchenstadium genannten Phase findet eine Um- und Neuordnung des in den Blöckchen vorhandenen chromatischen Materials statt. Ein Blöckchen wird in mehrere schmalere Scheiben zerlegt, die dann wiederum in noch schmalere Scheiben aufgeteilt werden können.

— Ein vollkommen ausgebildetes Chromosom zieht sich zusammen, wird schlaffer, sein Chromatingehalt verschwindet an vielen Stellen. Am Anfang des Puppenstadiums sieht man als Riesenchromosomen eines Speicheldrüsenkerns ein dunkel braunrot gefärbtes Klümpchen. Die einzelnen Chromosomen werden nicht mehr erkannt. Sie sind alle miteinander verklebt und bilden gemeinsam eine rundliche Chromatinmasse.

— Im Laufe der Entwicklung findet keine Despiralisation statt.

— Im Mitteldarm, in den Malpighi'schen Organen und im Rektum wird am Anfang der Entwicklung auch ein Stadium mit chromatischen Knoten gefunden. Später sieht man ein homogen gefärbtes, meist nur aus einer Chromosomenschleife bestehendes spiralartiges Stadium.

— Die Spiralgänge der Chromosomen dieser Gewebe brechen frühzeitig ab, bevor die Breite der Chromosomenschleife genügend zugenommen hat, um Blöckchen ausbilden zu können.

— Die abgebrochenen Spiralgänge liefern dann je mehrere die feineren Querscheiben.

— Das kleine, mit dem Nucleolus in inniger Beziehung stehende IV. Chromosom wurde in allen Geweben genauer untersucht. Ein Vergleich desselben Chromosoms aus verschiedenen Kernen der untersuchten Gewebeart zeigt, dass die Struktur dieses Chromosoms in verschiedenen Kernen variiert.

— Weitere vergleichende Untersuchungen zeigten noch, dass bestimmte Abschnitte desselben Chromosoms im Laufe der Entwicklung sich verschieden verhielten. Während am Schwanzabschnitt desselben Chromosoms z. B. typische Querscheiben gebildet werden, entsteht am Kopfabschnitt eine kronenartige Differenzierung.

— Die Chromosomen sehen in den untersuchten Geweben einer Larve sehr verschieden aus und zeigen grosse strukturelle

Unterschiede. Ihre Grösse, die Anordnung und die Zahl der Scheiben sind deutlich verschieden.

— Diese beobachteten Unterschiede beruhen wahrscheinlich direkt oder indirekt auf folgenden Tatsachen: 1-ist die Grösse der Kerne in differenten Geweben am Anfang der Entwicklung verschieden. 2-findet der Beginn der Entwicklung der Riesenchromosomen in jedem Gewebe zu einem anderen Zeitpunkt statt. 3-ist die Entwicklungsgeschwindigkeit der Riesenchromosomen in allen untersuchten Gewebearten nicht gleich. 4-ist der Differenzierungs- und Wachstumsgrad bei differenten Geweben verschieden.

— Im allgemeinen unterscheiden sich imaginale Kerne der genannten Gewebearten durch ihre Kleinheit und ihre Chromatinarmut von den larvalen Kernen, bzw. Chromosomen. Riesenchromosomen wurden in den imaginalen Geweben nicht gefunden. Gelegentlich wurden in den imaginalen Malpighi'schen Organen grosse Kerne mit Riesenchromosomen beobachtet, die als Überbleibsel aus larvalen Organe betrachtet werden können. Diese in die Imago übernommenen larvalen Riesenchromosomen zeigen eine ganze Reihe von Besonderheiten.

Literaturverzeichnis ¹⁾

- ALVERDES, F.*: 1912, Die Entwicklung des Kernfadens in der Speicheldrüse der Chironomus-Larve. Zool. Anz. **39**.
- ALVERDES, F.*: 1913, Die Kerne in den Speicheldrüsen der Chironomus-Larve. Arch. f. Zellforsch. **9**
- BALBIANI, E., G.*: 1881, Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anz. **4**
- BAUER, H.*: 1935, Die Speicheldrüsenchromosomen der Chironomiden. Nat. Wiss. **23**
- BAUER, H.*: 1935, Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von *Chironomus thummi* Kieffer (Untersuchungen an den Riesenchromosomen der Dipteren 1). Z. Zellforsch. **23**
- BAUER, H.*: 1936, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Speicheldrüsenchromosomen (Untersuchungen an den Riesenchromosomen der Dipteren 2). Zool. Jahrb. **56**

¹⁾ Die mit einem * versehenen Originalarbeiten hat der Verfasser selbst nicht gelesen.

- BERGER, C. A.*: 1940, The uniformity of the gene complex. *J. Hered.* **31**
- **BRIDGES, C., B.*: 1935, Cytological data on chromosome four of *Drosophila melanogaster*. *Transact. on the Dynamics of development* **10**
- BRIDGES, C., B.*: 1935, Salivary chromosome maps with a key to the banding of chromosomes of *Drosophila melanogaster*. *J. Hered.* **26**
- **BRIDGES, C. B.*: 1935, The structure of salivary chromosomes and the relation of the banding to the genes. *Amer. Nat.* **69**
- **BOLSIUS, H.*: 1911, Sur la structure spiralee ou discoide d'element chromatique dans les glandes salivaires de *Chironomus*. *La cellule* **27**
- **BUCK, J., B.*: 1937, Growth and development of the salivary gland chromosomes in *Sciara*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **23**
- **BUCK, J., B.*: 1938, Some properties of living chromosomes. *Coll. Net.* **13**, No **8**
- BUCK, J. B.*: 1942, Micromanipulation of salivary gland chromosomes. *J. Hered.* **33**
- DOYLE, W., L.* and *C., W. METZ*: 1935, Structure of the chromosomes in the salivary gland cells in *Sciara*. *Bioll. Bull.* **69**
- ERHARDT, H.*: 1910, Über den Aufbau der Speicheldrüsenkerne der *Chironomus*-Larve. *Arch. Mikr. Anat.* **76**
- FAUSSEK, W.*: 1913, Zur Frage über den Bau des Zellkerns in den Speicheldrüsen der Larve von *Chironomus*. *Arch. Mikr. Anat.* **82**
- **FLEMMING, W.*: 1882, *Zellsubstanz, Kern und Zellteilung*. Leipzig.
- FLEMMING, W.*: 1892, Über Unsichtbarkeit lebendiger Kernstrukturen. *Anat. Anz.* **7**
- FROLOWA, S., L.*: 1936, Structure of the nuclei in the salivary gland cells of *Drosophila*. *Nature* **137**
- **FROLOWA, S., L.*: 1938, The development of giant nuclei in the salivary gland and comparison with the nuclei of other organs in *Drosophila*. *Bull. Biol. et Méd. exper. URSS* **6**
- FROLOWA, S., L.* 1938, Development of the giant salivary gland nuclei of *Drosophila*. *Nature* **141**
- FROLOWA, S., L.* 1944 Study of fine chromosome structure under enzyme treatment. *J. Hered.* **45**
- GEITLER, L.*: 1937, Die Analyse des Kernbaues und der Kernteilung der Wasserläufer *Gerris lateralis* und *Gerris lacustris* (Hemiptera, heteroptera) und die Somadifferenzierung. *Ztschr. f. Zellforsch u. mikr. Anat.* **26**
- GEITLER, L.*: 1940, *Schnellmethoden der Kern-und Chromosomenuntersuchung*. Verl. Gebrüder Bornträger, Berlin.

- PAINTER, T., S.:** 1935, The morphology of the third chromosome in the salivary gland of *Drosophila melanogaster* and a new cytological map of this element. *Genetics* **20**
- PAINTER, T., S. and A. B. GRIFFEN:** 1937, The structure and the development of the salivary gland chromosomes of *Simulium*. *Genetics* **22**
- PFEIFFER, H.:** 1940, Mikrurgische Versuche im polarisiertem Lichte zur Analyse des Feinbaues der Riesenchromosomen von *Chironomus*. *Chromosoma* **1**
- PHILIPP, H.:** 1942, An analysis of chromosomal polymorphism in two species of *Chironomus*. *J. Genet.* **44**
- PHILIPP, P.:** 1938, Experimentelle Studien zur Ökologie von *Chironomus thummi* Kieffer. *Zool. Anz.* **122**
- POULSON, D., F. and C. W. METZ:** 1938, Studies on the structure of nucleusforming regions and related structure in the giant salivary gland chromosomes of Diptera. *J. of Morph.* **63**
- ***SCHMIDT, W., J.:** 1937, Zur Doppelbrechung der Chromosomen in den Speicheldrüsenkernen der *Chironomus*-Larven. *Naturwiss.* **25**
- SCHMIDT, W., J.:** 1939, Der molekulare Bau der Zelle. *Nova acta Leopold.* **7**
- ***SINOTO, Y. and YUASA, A.:** 1935, Spiral structure of salivary chromosomes in *Lycoria* and *Drosophila*. *Jap. J. Genetics* **10**
- ŞENGÜN, A.:** 1947, Über intraindividuelle Variabilität des IV. Chromosoms bei *Chironomus*. *Rev. de la Fac. Sci. Univ. Istanbul. Série B.* **13**
- THIENEMANN, A.:** 1908, Über die Bestimmung der *Chironomiden*-Larven und Puppen. *Zool. Anz.* **33**
- VONWILLER, P. und A. AUDOWA:** 1933, Mikrodisektion an der Speicheldrüse von *Chironomus*. *Protoplasma* **19**
- * **VONWILLER, P., V. SZMANOWSKY et S. I. ITKIN:** Modification des glandes salivaires de *Chironomus plumosus* sous l'influence des ondes électrique ultracourtes. *Bull. Biol. et Méd. exper. URSS.* **1**
- WALSHE, B., M.:** 1947, Feeding mechanisms of *Chironomus* Larve. *Nature* **159**.
- WEISMANN, A.:** 1863, Die Entwicklung der Dipteren im Ei nach Beobachtungen an *Chironomus* sp., *Musca vomitoria* und *Pulex canis*. *Z. wiss. Zool.* **13**

(Manuskript eingegangen am 21. I. 1948)