

Untersuchungen über den Bau der Zelle.

I. Kern und Kernkörper.

Von

Prof. Dr. E. Rohde

(Breslau).

Mit Tafel XXXII—XL.

Inhalt.

	Seite
I. Methodisches	498
II. Nuclein.	500
1. Historisches	500
2. Beschreibender Theil.	502
a. Protozoen	502
b. Ganglienzellen	503
α . Uninucleoläre Ganglienzellen	503
β . Multinucleoläre Ganglienzellen	506
c. Eizellen; uni- und multinucleoläre	507
d. Drüsenzellen; uni- und multinucleoläre	509
3. Zusammenfassung und Allgemeines.	510
III. Kernstruktur	513
1. Historisches	513
2. Beschreibender Theil	516
a. Ganglienzellen	516
α . Multinucleoläre Ganglienzellen	516
β . Uninucleoläre Ganglienzellen.	530
b. Eier, uni- und multinucleoläre	534
c. Drüsen, multi- und uninucleoläre.	539
d. Protozoen.	545
3. Zusammenfassung und Allgemeines.	548
IV. Nucleolen.	557
1. Historisches	557
2. Beschreibender Theil.	561

	Seite
a. Multinucleoläre Eier	561
α. Amphibien	561
β. Fische	592
b. Uninucleoläre Eier	604
c. Uninucleoläre Ganglienzellen	610
d. Multinucleoläre Ganglienzellen	621
e. Uninucleoläre Drüsenkerne	628
f. Multinucleoläre Drüsenkerne	631
g. Muskelkerne	636
h. Protozoen	639
I. Anhang	641
A. Die zweitheiligen Nucleolen der Autoren und ihre Deutung	641
B. Wanderung der Nucleolen und von den Nucleolen ausgehende Neuzellbildung	645
3. Zusammenfassung	646
II. Anhang	665
A. Was ist als Nucleolus zu bezeichnen?	665
B. Protozoen-Nucleolus, Metazoen-Nucleolus und Keimfleck	667
V. Schlussergebnisse	669
Anhang: Oxychromatin und erythrophile Nucleolarsubstanz	674

I. Methodisches.

Zur Untersuchung kamen alle Arten von Zellen: Eier, Ganglienzellen, Muskelzellen, Drüsenzellen, Epithelzellen, Bindegewebszellen, Neurogliazellen, Blutzellen, und zwar bei den verschiedensten Thierklassen (Säugethieren, Amphibien, Fischen, Gastropoden, Hirudineen, Polychäten, Oligochäten, Nematoden und Arthropoden), ferner von den Protozoen die Kerne der Infusorien und von *Actinosphaerium*. Die Zellen der Metazoen wurden theils frisch auf Zupfpräparaten in Blut oder in Methylenblau, theils auf Schnitten nach Sublimat- und Osmiumsäurehärtung untersucht. Bei der Osmiumsäurebehandlung ist vor Allem wesentlich nicht zu große Stücke zu nehmen. Ich verwandte nur solche von höchstens $\frac{1}{4}$ Erbsengröße, ließ sie 10—15 Minuten in einer 1%igen Osminsäure und darauf für mindestens 24 Stunden in WEIGERT'schem Pikrokarmin. In dieser Weise erzielte ich meist eine ganz vorzügliche Doppelfärbung von Kern und Zelleib. Die Sublimatschnitte wurden theils in WEIGERT'schem Pikrokarmin und Hämatoxylin (besonders von DELAFIELD), theils mit rothblauen Farb-

stoffgemischen behandelt. Von letzteren leistete mir besonders das Jodgrünfuchsin in der ZIMMERMANN'schen Zusammensetzung ganz vorzügliche Dienste. Differenzirt wurde dabei nicht nur durch absoluten Alkohol nach den Angaben von AUERBACH, sondern auch durch Glycerin. Wie ich schon oft in meinen Arbeiten betont habe, giebt Glycerin ungleich schärfere Bilder als Kanadabalsam. Feinere Strukturverhältnisse lassen sich in letzterem überhaupt nicht erkennen. Hierzu kommt, dass man die Differenzirung der mit rothblauen Farbstoffgemischen behandelten Schnitte in Glycerin besser verfolgen und sistiren kann, als in Alkohol, weil sie in Glycerin viel langsamer sich vollzieht. Bei der Glycerindifferenzirung wurden die (durch verdünnten Alkohol) auf den Objektträger festgeklebten Schnitte für wenig Minuten in die Jodgrünfuchsinlösung übertragen, darauf, ohne dass der Farbstoff abgespült worden war, direkt mit einem Tropfen Glycerin bedeckt und unter das Deckglas gebracht. An dem einen Rande des letzteren wurde dann so lange neues Glycerin zugeführt und am entgegengesetzten Rande durch Fließpapier wieder entzogen, bis aller überschüssiger Farbstoff unter dem Deckglas entfernt schien. Die Differenzirung erfolgt meist innerhalb weniger Stunden, bisweilen aber langsamer, ausnahmslos aber nach 24 Stunden. Ist die Differenzirung vollendet, dann ist es nothwendig so viel Glycerin dem Präparat zu entziehen, dass nur eine minimal dünne Schicht von ihm unter dem Deckglas bleibt. In diesem Falle hält sich die Differenzirung sehr lange; nach meinen Erfahrungen bis 2 Jahre. Anderenfalls, d. h. bei zu viel Glycerin, geht sie leicht verloren.

Bemerken will ich noch, dass auch das WEIGERT'sche Pikrokarmin bei richtiger Behandlung nach Sublimathärtung sehr gelungene Doppelfärbung in vielen Fällen ergiebt, die mich vor manchem Irrthum bewahrt hat, zu der Jodgrün-Fuchsin-Färbung bei leichtfertiger Behandlung verleiten kann.

Die Protozoen wurden stets in folgender Weise behandelt. Ich sammelte die Thierchen zu mehreren Hundert in einem kleinen wenig Wasser enthaltendem Gefäß und goss dann eine 5%ige Sublimat-(kochsalz)lösung in überwiegender Menge zu, so dass die Thiere in eine etwa 3–4%ige Sublimatlösung zu liegen kamen. Nach einer Stunde brachte ich sie zuerst für kurze Zeit in 30gradigen Alkohol und führte sie dann ganz allmählich in 70gradigen Alkohol über. Die Färbung selbst habe ich stets auf dem Objektträger vollzogen, indem ich 10–12 Exemplare, ohne sie zu befestigen, mit einem Tropfen der Jodgrünfuchsinmischung für mehrere Minuten bedeckte,

dann mit Hilfe von Fließpapier die Farbstofflösung allmählich entfernte, um sie durch einen Tropfen Glycerin zu ersetzen, den ich schließlich mit einem Deckglas bedeckte. Sobald ich merkte, dass die Differenzirung eingetreten war, wurde das Glycerin wieder bis auf eine minimal dünne Schicht entzogen. So hielten sich die in der Regel wundervoll gelingenden Präparate auch hier ein Jahr und darüber unverändert.

Um jedem Irrthum vorzubeugen habe ich oft die verschiedensten Objekte (der Metazoen) auf einem und demselben Objektträger befestigt und dann mit Jodgrünfuchsin behandelt.

II. Nuclein.

1. Historisches.

AUERBACH war der Erste, der die thierischen Zellen in systematischer Weise auf ihr Verhalten gegenüber rothblauen Farbstoffgemischen prüfte und speciell bei den Amphibien konstatarirte, dass in den Kernen der verschiedensten Gewebszellen sich gewisse Körperchen stets roth, andere nur blau färbten¹. Er stellte den Satz auf, dass das Chromatin FLEMMING's sich aus zwei färberisch und stofflich ganz verschiedenen Substanzen zusammensetzt², welche in Form von größeren oder kleineren stets scharf begrenzten und stark lichtbrechenden Körperchen auftreten. Nach ihrem färberischen Verhalten unterschied er diese Inhaltstheilchen des Kerns, die er Nucleolen nannte, in erythrophile (die rothen) und in cyanophile (die blauen). Bei Ausdehnung seiner Studien auf die Sexualzellen entdeckte er³, dass die Kerne der Eizellen stets erythrophil reagirten, d. h. also die Inhaltskörperchen des Kerns sich roth färbten, während umgekehrt die Kerne der Spermatozoen sich ausgesprochen cyanophil verhielten. Er schloss daraus, dass die rothfärbbare Substanz das weibliche Sexualelement, die blaue dagegen das männliche darstellte, ferner dass alle vegetativen Kerne, da sie sowohl rothe wie blaue Körperchen enthielten, hermaphroditisch wären. ROSEN⁴ untersuchte

¹ AUERBACH, Zur Kenntnis der thierischen Zellen. Sitzungsber. der Kgl. Preuß. Akad. der Wissensch. 1890.

² Über M. HEIDENHAIN's Oxy- und Basichromatin cf. unten p. 514, 551 ff. und den Anhang p. 674.

³ AUERBACH, Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Kernsubstanzen. Ebenda. 1891.

⁴ ROSEN, Über die tinctionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandtheile und der Sexualkerne. COHN's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 1892.

in gleicher Weise die pflanzlichen Kerne, speciell der Liliaceen, und fand die AUERBACH'schen Beobachtungen durchaus bestätigt: die Gewebszellen enthielten rothe und blaue Körperchen, der generative Kern des Pollenkorns zeigte sich cyanophil, der Eikern erythrophil. Bezüglich der Deutung des mikroskopischen Bildes vertritt ROSEN aber Betreffs der vegetativen Kerne namentlich auf Grund der Untersuchung sich theilender Kerne, die AUERBACH nicht berücksichtigt hatte, in so fern einen anderen Standpunkt, als er erklärt, dass man es hier nicht mit zweierlei Chromatinsubstanzen zu thun habe, wie AUERBACH es aufgefasst hatte, sondern dass nur die blaufärbbaren Partien auf das chromatische Kerngerüst zu beziehen seien, die erythrophilen Inhaltskugeln aber den echten Nucleolen entsprechen. Auch den Ausdruck »cyanophile Nucleolen« will ROSEN nicht gelten lassen. Alle blauen nucleolenartigen Inhaltskugeln stellen nach ihm nur wenig konstante Theile des Kerngerüsts dar, die bei der Karyokinese in den Kernfaden übergehen und mit den echten (rothen) Nucleolen nichts als die äußere Form gemein haben und daher höchstens als Pseudonucleolen bezeichnet werden dürfen. ZACHARIAS gebührt das Verdienst nachgewiesen zu haben, dass die Cyanophilie auf dem Vorhandensein einer bestimmten Substanz beruht, nämlich des Nucleins, indem er zuerst¹ darauf aufmerksam machte, dass das Nuclein im Kerngerüst und Kernfaden allein vorkommt, ferner dass die männlichen Sexualkerne fast nur aus Nuclein bestehen, dieses in den weiblichen Geschlechtskernen aber beinahe vollständig fehlt, und später² zeigte einerseits, dass künstliche Nucleinpräparate aus rothblauen Farbstoffgemischen nur den blauen Farbstoff aufnehmen und festhalten, andererseits, dass die Thier- und Pflanzenzellen sich nur in ihren Nuclein-haltigen Theilen blau färben, sonst aber roth. ZACHARIAS sagt: »Es kann demnach auch das rothblaue Farbstoffgemisch, wenn es auf Gewebe angewandt wird, welche eine Vorbehandlung mit Salzsäure erfahren haben, mit herangezogen werden, wo es sich darum handelt, Menge und Vertheilung des Nuclein im Zellkern zu erkunden.

Nach KOSSEL³ ist das Nuclein entweder reine Nucleinsäure, eine durch großen Phosphorreichtum ausgezeichnete Säure, oder eine Verbindung von Nucleinsäure und Eiweiß, in welchem Fall der Eiweiß-

¹ ZACHARIAS, Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Botan. Zeitg. 1887.

² ZACHARIAS, Über Chromatophilie. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1893.

³ KOSSEL, Über die Nucleinsäure. Verh. der Berlin. physiol. Gesellsch. 1892. Arch. f. Anat. u. Physiol. von HIS u. DU BOIS-REYMOND. Physiol. Abth. 1892.

gehalt je nach der Ernährung und der Funktion des Kerns sehr wechselt. MALFATTI¹ konstatierte nun in Erweiterung der Beobachtungen von ZACHARIAS die interessante Thatsache, dass bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische die reine Nucleinsäure rein grün sich tingirt, P-ärmere Nucleine aber bläulich violett, bei großer P-Armuth selbst rein roth gefärbt werden. Ähnliche Beobachtungen verzeichnet LILIENFELD².

Anschließend an diese Befunde von ZACHARIAS, KOSSEL und MALFATTI habe ich sowohl die Protozoen wie auch die verschiedensten Gewebszellen bei einer großen Zahl von Thierklassen der Metazoen und zwar auf den verschiedensten Stufen ihrer Entwicklung auf ihren Gehalt an grün- resp. blaufärbbarer Substanz untersucht und bin dabei zu folgenden Resultaten gekommen:

2. Beschreibender Theil.

a. Protozoen.

(Taf. XXXVIII, Fig. 22—30.)

Behandelt man die Infusorien in der oben angegebenen Weise, d. h. legt man die mit Sublimat gehärteten und vorsichtig mit Alkohol behandelten Thierchen aus letzterem direkt in eine Jodgrün-Fuchsin-Mischung für wenige Minuten und überträgt sie dann in Glycerin, so tritt oft schon nach 30 Minuten, spätestens aber nach 24 Stunden die Differenzirung ein, wie sie die Figg. 22—26 auf Taf. XXXVIII von *Stylonychia*, *Paramaecium* und *Stentor* zeigen, d. h. die Kerne und zwar sowohl Makro- wie Mikronucleus stechen durch intensiv grüne Färbung in dem hellrothen Zellkörper hervor. Bei starker Vergrößerung erkennen wir, dass die Kerne (Makronucleus) theils aus größeren nucleolenartigen Kugeln, theils aus kleinen Körnchen, Mikrosomen (cf. das nächste Kapitel), bestehen, welche durch alle Übergänge mit einander verbunden sind, gleich intensiv grün gefärbt sind und also sehr phosphorreiche Nucleinkörper darstellen. Der Mikronucleus (*mi* in Fig. 26) sieht ähnlich homogen wie die Nucleolen des Makronucleus aus, lässt aber heller und dunkler grüne Stellen in seinem Inneren unterscheiden. Ich habe außer den abgebildeten noch eine große Zahl Infusorien untersucht und überall gleich cyanophile Kerne getroffen. Rothe Nucleolen fehlen überall.

¹ MALFATTI, Zur Chemie des Zellkerns. Ber. d. naturw.-medic. Vereins zu Innsbruck. 1891/1892. 20. Jahrg.

² LILIENFELD, Über die Wahlverwandtschaft der Zellelemente zu gewissen Farbstoffen. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1893.

Die Kerne von *Actinosphaerium* (Figg. 27—29 von Taf. XXXVIII), enthalten gleichfalls grün färbare Substanz, d. h. stark phosphorhaltige Nucleinkörper in reichlicher Menge, aber nicht so ausschließlich, wie bei den Infusorien, sondern es tritt außer ihr noch eine fast farblose feine Körnelung auf, welche den ganzen Kern erfüllt und auf ein Plastingerüst zu beziehen ist, wie wir im zweiten Kapitel sehen werden. Die Nucleinkörper, welche sich besonders im Centrum des Kerns häufen, zeigen zwar dieselbe intensive Grünfärbung wie bei den Infusorien, aber eine wesentlich andere Form wie bei diesen. Zwar kommen auch hier mikrosomenartige kleine (grüne) Körnchen vor, die großen Nucleinkörper erscheinen aber nie als scharf begrenzte nucleolenartige Kugeln, sondern als meist ganz unbestimmt umrissene Klumpen von sehr wechselnder Gestalt, welche bisweilen fast homogen, meist aber gekörnt aussehen und wahrscheinlich zum großen Theil nur Mikrosomen-Konglomerate darstellen (cf. das dritte Kapitel) und als Makrosomen fernerhin bezeichnet werden sollen.

Dieselbe ausgesprochen grüne Farbe, wie die Nucleinkörper der eben beschriebenen »ruhenden« Kerne nehmen auch die Chromosomen der sich in karyokinetischer Theilung befindlichen Kerne (Fig. 30) an.

Das die Kerne umhüllende Zellplasma weist stets eine röthliche Färbung auf, wie wir sie schon bei den Infusorien getroffen haben und sie auch bei den Gewebszellen der höheren Thiere wiederfinden werden.

b. Ganglienzellen.

(Taf. XXXII—XXXIV.)

Hier treten zwei verschiedene Typen auf, uninucleoläre und multinucleoläre (cf. das dritte Kapitel).

Die uninucleolären Ganglienzellen (Taf. XXXIII, XXXIV) sind die verbreiteteren. Sie kommen u. A. bei den Wirbelthieren, Polyehäten, Oligochäten, Hirudineen, Nematoden und Arthropoden vor.

Ich habe sie besonders bei den Wirbelthieren, speciell aus dem Spinalganglion des Hundes, der Katze und des Frosches sowie aus dem Sympathicus des Frosches, auf ihren Nucleingehalt hin untersucht. Figg. 3—14 der Taf. XXXIII stellen Spinalganglienzellen des Hundes, Fig. 5 von Taf. XXXIV eine solche vom Frosche nach Sublimathärtung und Jodgrünfuchsinbehandlung aus Schnittserien dar. Sie zeigen keine Spur von Grün, sondern bei schwacher Vergrößerung, abgesehen von einem (bisweilen zwei, selten drei) sehr großen knallroth gefärbten

Hauptnucleolus (FLEMMING's, cf. unten das vierte Kap.), einen hellvioletten oder wie besonders in Figg. 3—6 von Taf. XXXIII in Folge längeren Liegens in Glycerin einen mehr grau violetten Ton. Dieser wird, wie wir bei genauerem Zusehen erkennen, wieder durch Nucleinkörper bedingt, welche theils mikrosomenartig klein, theils größer und dann meist mehr oder weniger kugelig und schärfer begrenzt, die Nebennucleolen FLEMMING's (cf. das vierte Kap.), seltener mehr eckig und unbestimmt umrissen nach der Art der Makrosomen, wie wir sie bei *Actinosphaerium* kennen gelernt haben, sind.

Neben diesen Nucleinkörpern tritt in sehr verschiedener Ausbildung wieder noch ein fast farbloses Plastergerüst auf, bald in der Form einer sehr feinen Körnelung, bald als ein gleich zartes Fadenresp. Netzwerk (cf. besonders Figg. 3—6, Taf. XXXIII).

Nucleinkörper von der Art der eben als Nebennucleolen beschriebenen Bildungen sind auch in den Pflanzenzellen sehr verbreitet. Sie entsprechen den Pseudonucleolen ROSEN's (cf. oben) und sind besonders von ZACHARIAS genauer untersucht worden. ZACHARIAS¹ wies für die Pflanzen nach, dass die Nebennucleolen sich nicht nur durch ihre Färbung, sondern auch durch ihr sonstiges Verhalten (cf. unten die Einleitung des dritten Kapitels) als Nucleinkörper dokumentiren. Die ausführlichen Angaben, die ZACHARIAS über die Färbbarkeit der Nebennucleolen der Pflanzenzellen macht, fand ich zum großen Theil auch für die Nebennucleolen der Ganglienzellen bestätigt. Diese sind also, eben so wie die durch alle Zwischenformen mit ihnen verbundenen Mikrosomen und Makrosomen (cf. das dritte Kapitel), zweifelsohne Nucleinkörper, welche sich von denjenigen der Protozoen lediglich durch ihren geringeren Phosphorgehalt unterscheiden und deshalb nicht rein grün, sondern hellviolett tingiren (cf. oben p. 502 die Angaben von MALFATTI).

Ganz anders, als wie beim erwachsenen Thiere, sehen die Kerne auf den frühesten Entwicklungsstufen der Ganglienzellen aus, wie man besonders bei den Larven der Amphibien (Frosch und Triton) verfolgen kann (Figg. 1—4 von Taf. XXXIV). Wie wir wissen, nehmen die Ganglienzellen ihren Ursprung aus dem Epithel des Centralkanals des Rückenmarks. Die Kerne dieses Epithels (Figg. 1 bis 3) zeigen bei den Frosch- und Tritonlarven nach Jodgrünfuchsinbehandlung durchweg dieselbe intensiv grüne Farbe, wie bei den

¹ ZACHARIAS, Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora. 1895. Erg.-Bd. p. 220—222.

Protozoen, besonders den Infusorien. Die grünen Nucleinkörper selbst sind sehr verschieden groß, bei Triton oft sehr ähnlich wie bei *Actinosphaerium* geformt und beim Frosch nicht selten nucleolenartig abgerundet. Neben dem Epithel in geringerer oder weiterer Entfernung von demselben trifft man häufig junge Ganglienzellen auf verschiedenen Entwicklungsstadien, die kleinsten (Fig. 2gx) sind meist noch so ausgesprochen grünkernig wie die Epithelzellen des Centralkanals. Auch ihr Hauptnucleolus, welcher offenbar aus einem der großen Nucleinkörper der Epithelkerne hervorgeht (cf. viertes Kapitel) ist oft noch gleich grün. Bei manchen dieser jungen Ganglienzellen, besonders bei Triton (Fig. 1) ist ein solcher überhaupt noch nicht zu unterscheiden.

Je größer die Ganglienzellen werden (cf. Fig. 3), desto mehr verliert sich das Grün ihrer Kerne: der Hauptnucleolus wird bald roth bis auf eine schmale Randzone, die sich sehr lange grün erhält, oft noch beim erwachsenen Thiere; aus den grünen Nucleinkörpern gehen die hellvioletten Mikrosomen und Nebennucleolen hervor, die wir bei den ausgebildeten Thieren im Ganglienzellkern getroffen haben.

Genau dieselben Verhältnisse kehren in den Spinalganglien der Larven wieder (Fig. 4 von Taf. XXXIV). Hier treffen wir, besonders im Centrum, eine große Anzahl ganz grüner Kerne von demselben Bau wie die Epithelkerne des Centralkanals und neben ihnen die Ganglienzellen wieder auf verschiedenen Entwicklungsstufen: von solchen, die nur einen kleinen Plasmabelag zeigen, der dann meist einseitig dem Kern anliegt, sehen wir alle Übergänge bis zu Formen mit voll entwickeltem Zelleib. Bei den jüngsten Ganglienzellen unterscheiden sich wieder die Kerne in der Färbung und Struktur oft nur wenig oder gar nicht von den Epithelkernen des Centralkanals, in der weiteren Entwicklung differenziren sich dann die Kerne genau in der für das Rückenmark beschriebenen Weise¹.

Auch im erwachsenen Frosch begegnet man im Spinalganglion oft neben den großen Ganglienzellen mit hellviolettem Kern, wie uns eine solche Fig. 5 der Taf. XXXIV zeigt, ganz kleine Ganglienzellformen (cf. Fig. 17 der Taf. XXXIII), in deren Kernen die Nucleinkörper viel dunkler blau resp. grün als in den großen Ganglienzellen erscheinen und der Hauptnucleolus erst einen schwachen Anflug von roth in seinem Inneren zeigt. Diese kleinen Ganglienzellen, die oft

¹ Cf. hierüber auch meinen Aufsatz: »Die Ganglienzelle«. Diese Zeitschr. 1898.

gruppenweise zusammenliegen, stellen offenbar ebenfalls Jugendstadien dar. Sie finden sich auch im Spinalganglion der Säugethiere (Figg. 18 bis 20 der Taf. XXXIII), aber seltener als beim Frosch.

Ein ganz anderes färberisches Verhalten der Kerne als die eben beschriebenen uninucleolären Ganglienzellen weisen die multinucleolären Ganglienzellen (Taf. XXXII) auf, die bei den Gastropoden vorkommen. Sie sind durchschnittlich viel größer als die Spinalganglienzellen der Wirbelthiere, theilweise erlangen sie sogar ganz kolossale Dimensionen. Da ferner die Kerne auch im Vergleich zum Ganglienzellleib sehr groß, d. h. nicht selten nur von einer verhältnismäßig schmalen Protoplasmazone umhüllt sind, so haben wir es also hier durchweg mit sehr großen Kernen zu thun. Diese mächtigen Kerne sind nun nicht nur durch das Auftreten sehr vieler roth färbbarer oft sehr voluminöser Nucleolen gegenüber den uninucleolären Kernen der Wirbelthierganglienzellen charakterisirt, sondern vor Allem durch das tinctionelle Verhalten ihrer Nucleinkörper, welche sich durch Jodgrünfuchsin gleich intensiv grün färben, wie bei den Protozoen und embryonalen Ganglienzellkernen der Wirbelthiere (Taf. XXXII, Figg. 1—5). Auch in der Form unterscheiden sich die Nucleinkörper der Gastropoden-Ganglienzellen wesentlich von denjenigen der Wirbelthier-Ganglienzellen, in so fern die makrosomenartigen Bildungen meist die Mikrosomen überwiegen (cf. das dritte Kapitel).

Wie im vierten Kapitel noch dargelegt werden wird, nimmt bei den Gastropoden-Ganglienzellen die Zahl der rothen Nucleolen im Allgemeinen mit der Größe der Ganglienzellen zu und wird bei den größten Ganglienzellen, welche gleichzeitig die ältesten sind, oft sehr bedeutend. Die kleinsten, d. h. die jüngsten (cf. das vierte Kapitel) Ganglienzellformen zeigen entweder nur einen einzigen erythrophilen Nucleolus oder erscheinen ganz ohne einen solchen, weisen dann aber meist ein oder mehrere größere nucleolenartig abgerundete grüne Nucleinkörper auf. Ihre Kerne bestehen also dann nur aus cyanophiler Substanz, verhalten sich demgemäß ganz ähnlich wie die embryonalen Ganglienzellen der Wirbelthiere. Übergangsformen zwischen den grünen und rothen Nucleolenstadien sind ebenfalls häufig (cf. das vierte Kapitel)¹.

Auch den multinucleolären Ganglienzellen fehlt die Plastin-Grundsubstanz, die wir bei fast allen bisher beschriebenen Kernen getroffen

¹ Cf. meinen Aufsatz: »Die Ganglienzellen«. l. c.

haben, nicht, sondern sie ist im Gegentheil hier oft sehr entwickelt. Sie erscheint, besonders deutlich bei den großen Ganglienzellen der Meeresgastropoden (*Aplysia*, *Pleurobranchus*), bald als äußerst feinkörnige, bald als deutlich fädige Masse, welche namentlich nach Behandlung der Schnitte mit Hämatoxylin scharf hervortritt, da sie hier ganz ungefärbt bleibt, während die Nucleinkörper wie die Nucleolen sich intensiv färben (Fig. 10—15, Taf. XXXII) (cf. das dritte Kapitel).

c. Eizellen.

(Taf. XXXV—XXXVIII.)

Bei den Eiern begegnen wir, was den allgemeinen Bau anbetrifft, demselben Gegensatz wie bei den Ganglienzellen, d. h. **uninucleolären** und **multinucleolären** Kernformen. Auch hier sind die ersteren wieder die bei Weitem kleineren. Mit diesem Unterschiede verbindet sich hier aber nicht auch eine Divergenz im färberischen Verhalten der Nucleinkörper. Diese färben sich bei keinem der beiden Kerntypen des Eies grün, sondern in beiden Fällen hellviolett, bisweilen mit einem schwachen Anflug von roth (Taf. XXXVI, XXXVII Fig. 5, XXXVIII Fig. 1). Sie sind also bei den Eiern stets phosphorarm. Was die Form der Nucleinkörper betrifft, so wiederholen sich bei den uninucleolären Eiern, die ich besonders bei den Säugethieren studirt habe, fast genau die Verhältnisse der uninucleolären Ganglienzellen, d. h. die Nucleinkörper sind zum Theil mikrosomartig klein, zum Theil größer und dann oft nucleolenartig abgerundet und schärfer begrenzt, d. h. es kommen auch hier wieder wie bei den Ganglienzellen dem einzigen großen knallroth sich tingirenden Hauptnucleolus gegenüber färberisch anders als der letztere sich verhaltende Neben-nucleolen im Sinne FLEMMING's zur Unterscheidung (Taf. XXXVIII, Fig. 1). Auch bei den multinucleolären Eiern der niederen Wirbelthiere, d. h. der Fische und Amphibien, die viele sehr verschieden große, theilweise sehr voluminöse bei Anwendung von Jodgrün-Fuchsin sich intensiv roth färbende Nucleolen enthalten (Taf. XXXVI und XXXVII), variiren die Nucleinkörper sehr stark im Durchmesser (cf. bes. Taf. XXXVI).

Auf die sehr complicirten Verhältnisse, die die Nucleinkörper sowohl bei den uni- wie den multinucleolären Eizellen zeigen, will ich hier nicht näher eingehen, sondern diesbezüglich auf das dritte Kapitel verweisen, und nur bemerken, dass die Nucleinkörper, besonders deutlich bei den multinucleolären Eiern, in engen genetischen Beziehungen zu den Nucleolen stehen (cf. Taf. XXXV).

Dass wir es in den verschieden großen hell bis rosa violetten körnigen Bildungen, welche neben den intensiv rothen Nucleolen massenhaft den Kern der Eier erfüllen (cf. z. B. Taf. XXXVI, Figg. 10, 14, 16), thatsächlich mit Nucleinkörpern zu thun haben, ist von CARNOY¹ durch mikrochemische Untersuchungen nachgewiesen worden.

Vergleichen wir mit den bisher berücksichtigten älteren Eiern die allerjüngsten Eistadien (Taf. XXXVI, Figg. 1—7, Taf. XXXVIII, Fig. 2), so treffen wir abermals denselben Unterschied gegenüber den älteren, wie wir ihn bei den Ganglienzellen konstatiert haben, d. h. in den Kernen der jüngsten Eier nehmen die Nucleinkörper stets wieder eine intensiv grüne Färbung durch Jodgrünfuchsin an und zwar sowohl bei den uninucleolären Eiern der Säuger (Taf. XXXVIII, Fig. 2), wie den multinucleolären der Fische (Taf. XXXVII, Fig. 3a, Fig. 4) und Amphibien (Taf. XXXVI, Figg. 1—7), während die Nucleolen hier meist noch ihren knallrothen Ton bewahren². Doch haben letztere auch hier, wie bei den Ganglienzellen, ein grünes Vorstadium (cf. das vierte Kapitel). Die grünen Nucleinkörper der jüngsten Eier erscheinen theils als Mikrosomen, theils als Makrosomen, theils nucleolusartig³ (cf. bes. Taf. XXXVI, Fig. 1—7).

Neben den Nucleinkörpern und Nucleolen enthält auch der Eikern stets wieder noch ein Plastingerüst, das bei Jodgrünfuchsin fast farblos bleibt und genau wie bei den multinucleolären Ganglienzellen, besonders nach Hämatoxylinbehandlung den beiden anderen Kernelementen gegenüber zur scharfen Unterscheidung kommen. Es zeigt sich dann auf den Schnitten in der Regel als äußerst feinkörnige fast farblose Masse (Taf. XXXV, Fig. 1B, Taf. XXXVIII, z. B. Fig. 5, 12), besteht aber nach den sehr eingehenden Untersuchungen CARNOY'S aus einem Netzwerk feinsten Fädchen (cf. drittes Kapitel).

¹ CARNOY et LEBRUN, La Vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. 1897, 1898.

² Die Nucleolen verlieren bei längerem Liegen in Glycerin ihre knallrothe Farbe, d. h. sie verblassen stark. Die grüne Farbe der Nucleinkörper der jungen Zellkerne erhält sich aber sehr lange (ein Jahr und darüber), auch im Glycerin fast unverändert, wie dies auf Taf. XXXVIII die Fig. 1a von *Cobitis* zeigt.

³ Betont sei, dass nach Jodgrünfuchsinbehandlung auf einem und demselben Schnitte die Kerne der jüngsten Eier stets grünkernig, die der älteren Eier ausnahmslos violett erscheinen. und zwar sowohl bei den uninucleolären wie multinucleolären Eiern, so dass also auch hier die so verschiedene Färbung nicht durch einen Fehler der Behandlung resp. der Differenzirung hervorgerufen sein kann.

d. Drüsenzellen.

(Taf. XXXIX.)

Auch hier sind die kleineren Kernformen wieder uninucleolär, die größeren multinucleolär. In beiden Kerntypen färben sich aber im schroffen Gegensatz besonders zu den Eikernen die Nucleinkörper durch Jodgrünfuchsin stets ausnahmslos intensiv grün.

Die uninucleolären Drüsenkerne habe ich besonders bei den MALPIGHI'schen Gefäßen von *Blatta* untersucht. Die Nucleinkörper sind hier (cf. Figg. 10—24) sehr verschieden stark, meist aber ziemlich groß und entweder makrosomartig vielgestaltig oder nucleolenförmig abgerundet. Ein Plastingerüst kommt nur undeutlich zur Unterscheidung (cf. drittes Kapitel). Wohl aber findet sich zwischen den meist locker gelagerten Nucleinkörpern eine fast strukturlos erscheinende ebenfalls schwach grün färbbare Substanz, ein Enchylema, über das ich noch im dritten Kapitel eingehender sprechen werde. Neben den grünen Nucleinkörpern treten in den meisten Kernen ein bis zwei, selten mehr, knallroth färbbare Nucleolen auf (Figg. 10—19).

Ähnlich sind auch die Speicheldrüsenkerne und die drüsigen Epithelkerne des Darmkanals (Fig. 30) bei *Blatta* gebaut.

Multinucleoläre und gleichzeitig verhältnismäßig wieder sehr große Kerne enthalten die Spinndrüsen der Raupen, von denen mir als Untersuchungsobjekt die große *Saturnia pernyi* vorgelegen hat. Ich habe hier vier ganz verschiedene Raupenentwicklungsstufen studirt und überall (cf. Figg. 1—9) die Nucleinkörper der Spinndrüsenkerne gleich ausgesprochen grün färbbar getroffen wie bei den MALPIGHI'schen Gefäßen von *Blatta*. Nur sind sie hier überwiegend mikrosomenartig klein und sehr dicht gelagert. Die Kerne erscheinen stets vollgepfropft von grün färbbarer Substanz. Die erythrophilen Nucleolen treten hier oft in ungeheurer Menge (cf. Figg. 2, 6, 7) und stets dann in sehr wechselnder Größe auf. In vielen Kernen fehlen sie aber ganz (cf. das dritte und vierte Kapitel).

Zum Schluss will ich noch ein paar Kernarten anführen, die ebenfalls ausgesprochen cyanophil reagiren, von mir aber nur gelegentlich beobachtet worden sind. Hierher gehören die Neurogliakerne, sowohl der Wirbelthiere (*ng* auf Taf. XXXIII Figg. 16, 17, 21—23) als der Wirbellosen (*ng* auf Taf. XXXII, Figg. 1—5), ferner alle Bindegewebs- und Epithelkerne (cf. z. B. auf Taf. XXXVIII, Fig. 1 *fepl*), schließlich die Kerne der rothen und weißen Blutkörper-

chen. Von den Bindegewebs- und Epithelkernen giebt bereits AUERBACH an¹, dass sie stets reich an grün färbbarer Substanz sind. Auch die Muskelkerne von *Cobitis* wie der Frosch- und Tritonlarven zeigten meist viel grüne Nucleinkörper.

3. Zusammenfassung und Allgemeines.

Überblicken wir die eben mitgetheilten Befunde, so können wir zunächst die interessante Thatsache konstatiren, dass die Nucleinkörper bei allen Zellen in den frühesten Jugendstadien ausnahmslos ungemein reich an Phosphor sind, d. h. sich stets durch Jodgrünfuchsin intensiv grün färben, in der weiteren Entwicklung der Zellen sich aber in den einzelnen Geweben verschieden verhalten, in so fern sie bei einem Theil der Zellen (z. B. die meisten, d. h. die uninucleolären Ganglienzellen, die multi- und uninucleolären Eier) ihren Phosphorgehalt stark verlieren und dann eine hellviolette Färbung annehmen, in anderen Zellen (z. B. multinucleoläre Ganglienzellen und alle Drüsenzellen) aber dauernd ihren Phosphorreichthum bewahren.

Gehen wir specieller auf diese Erscheinung ein, so muss vorerst betont werden, dass ROSEN² auf botanischem Gebiet bei Fortführung seiner Untersuchungen (cf. oben) über die Erythrophilie und Cyanophilie der Zellkerne theilweise zu ähnlichen Resultaten gekommen ist. Er fand, dass die jungen, noch nicht differenzirten Zellen des Meristemgewebes, welche sich häufig theilten, ausschließlich grüngefärbte Kerne enthielten, dass dagegen die Kerne, je älter die Zellen wurden, je mehr sie sich zu einer bestimmten Funktion differenzirten und je seltener sie sich theilten, immer mehr Chromatin, d. h. Nucleinbestandtheile verlieren, mit anderen Worten, dass der Verlust des Chromatins Hand in Hand mit dem Schwinden der Theilungsfähigkeit der Zellen geht, bis schließlich die Zellen des Dauergewebes mit dem Chromatin resp. Nuclein auch die Theilungsfähigkeit fast ganz verlieren. »So zeigt,« sagt ROSEN, »die Farbenreaktion das Alter der Kerne und damit der Zellen an, oder genauer, lehrt uns, ob die Zellen einer regen Vermehrung fähig sind oder nicht³.«

¹ AUERBACH, l. c.

² ROSEN, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. COHN's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VII.

³ ROSEN kommt auf Grund seiner Beobachtung, dass das Chromatin, das er, wie bemerkt, mit dem Nuclein identificirt, in den erwachsenen Pflanzenzellen

Die Pflanzenzellen stimmen also in so fern mit den thierischen Zellen überein, als auch sie in der Jugend stets sehr phosphorreiches, d. h. grünfärbbares Nuclein enthalten. Während aber nach ROSEN's Auffassung das Chromatin der Zellen in den wachsenden und sich differenzirenden Pflanzenzellen stark oder ganz schwindet, erhält sich das Nuclein nach meinen Beobachtungen in den Kernen der thierischen Zellen dauernd in großer Menge, nur sein Phosphorgehalt nimmt in vielen Fällen stark ab, bleibt aber in anderen, wie bemerkt, fast unverändert bestehen. Ferner hat das Zusammentreffen von starker Theilungsfähigkeit und stark phosphorhaltigem, d. h. grünfärbbarem Nuclein bei den thierischen Zellen keine allgemeine Gültigkeit. Für viele Zellen trifft es allerdings zu. Hierher gehören zunächst die jüngsten Stadien der Kerne der Wirbelthierganglienzellen, denn das Epithel des Centralkanal's des Rückenmarks, aus dem die Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen, ist nicht nur gekennzeichnet durch enormen Nucleingehalt seiner Kerne (cf. z. B. Figg. 1—3 auf Taf. XXXIV) sondern auch bekannt durch die vielen Karyokinesen (cf. *x* in Fig. 1 von Taf. XXXIV). Die Chromosomen theilen hier die intensiv grüne Färbung der Nucleinkörper der nicht in Theilung begriffenen Kerne (cf. Fig. 1 der Taf. XXXIV). Gleich den Epithelkernen des Rückenmarks sind wohl sämmtliche jugendliche Epithelkerne durch starken Nucleingehalt ausgezeichnet. Wo ich wenigstens auf solche in meinen Präparaten stieß, konnte ich dies stets konstatiren (cf. z. B. *fepk* in Fig. 1 der Taf. XXXVIII). Gerade bei Epithelien ist aber eine rege Zellvermehrung durch Karyokinese eine allgemeine Erscheinung. Ferner passen in den Rahmen des ROSEN'schen Satzes die Neurogliakerne, welche sowohl bei den Wirbelthieren als bei den wirbellosen stark nucleinhaltig sind (cf. *ng* in Figg. 16, 17, 21—23 auf Taf. XXXIII und in Figg. 1—5 der Taf. XXXII) und von mir öfter in Karyokinese getroffen

verloren geht, zu dem Schluss, dass das Chromatin in der Pflanzenzelle nur eine untergeordnete Bedeutung haben kann. Er sagt: Die Dignität der Nucleolen steigt also nach meinen Untersuchungen, so wie die des Chromatins fällt. An anderer Stelle schreibt ROSEN: »Für die Bedeutung des Nucleins für die Zelle« sind wir so wenig unterrichtet, dass der Annahme zunächst kein Bedenken entgegen steht, dass es chemische oder auch mechanische Leistungen der Zelle gäbe, für deren Zustandekommen die Gegenwart von Nuclein erforderlich wäre, beispielsweise könnte es sich herausstellen, dass Zellen, welche bestimmte Stoffe erzeugten (Drüsenzellen), dauernd cyanophile Kerne behielten. ROSEN's Vermuthung bezüglich der Drüsenzellen hat sich also nach meinen Untersuchungen als vollständig begründet erwiesen (cf. p. 509 und p. 512).

worden sind. Schließlich sind hier wohl auch die Kerne der Bindegewebszellen und der Lymphkörperchen anzureihen, die stets eine ausgeprägte Cyanophilie zeigten. Auch die Kerne von *Actinosphaerium* gehören hierher, da sie (cf. Taf. XXXVIII, Fig. 27—30) stets grünfärbbare Nucleinkörper in großer Menge enthalten und sich oft karyokinetisch theilen.

Dagegen trifft die ROSEN'sche Theorie nicht zu für die großen multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden und alle Drüsenzellen, die dauernd intensiv grünfärbbare Nucleinkörper, und zwar in ungeheurer Menge, enthalten, karyokinetische Theilungen aber nicht mehr durchmachen. Wenigstens habe ich hier nie Karyokinesen gesehen und bezweifle, dass sie überhaupt vorkommen. Diesen beiden Zellarten dürften sich ferner die rothen Blutkörperchen der Wirbelthiere anreihen, die sich auf meinen Präparaten stets deutlich grünkernig zeigten, Theilungen aber kaum mehr durchmachen, schließlich die Spermatozoenkerne, deren ausgeprägter Cyanophilie bereits in der Einleitung gedacht worden ist.

STRASSBURGER¹ geht so weit, die cyanophile Reaktion der Zellkerne lediglich auf begonnene oder nicht beendete Theilung zurückzuführen. Er sagt: »Wir könnten diese cyanophile Reaktion der Zellkerne geradezu als die karyokinetische bezeichnen.« Wenn wir einen Blick auf die Figg. 1—3 der Taf. XXXIV und Fig. 27—30 der Taf. XXXVIII werfen, von denen die ersteren die Chromosomen des Centralkanalepithels von Amphibien, die zweiten die Chromosomen von *Actinosphaerium* zeigen, so erscheint eine solche Auffassung nicht nur verständlich, sondern sie trifft hier und wahrscheinlich in noch vielen anderen Fällen auch das Richtige. Dass sie aber nicht überall zur Erklärung der Cyanophilie der Zellkerne ausreicht, beweisen wieder die cyanophilen, aber sich nicht karyokinetisch theilenden Kerne der multinucleolären Ganglienzellen und der Drüsenzellen (cf. Fig. 1—5, Taf. XXXII und Taf. XXXIX).

Eben so wenig trifft hier das zweite Moment zu, welches STRASSBURGER der Cyanophilie der Zellkerne zu Grunde legt. Ob nämlich die Kerne, die sich karyokinetisch getheilt haben, in ihrer weiteren Entwicklung cyanophil oder erythrophil werden, das wird nach STRASSBURGER lediglich durch die schlechtere oder bessere Ernährung derselben bedingt, worunter STRASSBURGER eine direkte Aufnahme von erythrophilem Protoplasma des Zelleibes seitens des

¹ STRASSBURGER, Über das Verhalten des Pollens etc. Jena 1892.

Kernes versteht. Je größer der Zelleib ist, desto günstiger sollen die Verhältnisse für die Ernährung des Kerns liegen. Daher erkläre es sich, warum die Eikerne, die von einem mächtigen Zelleib umgeben sind, erythrophil sind, die Samenkerns dagegen mit ihrem spärlichen Protoplasmabesatz cyanophil bleiben. Diese Auffassung STRASSBURGER'S wird aber vollständig widerlegt durch die Thatsache, dass die Kerne der multinucleolären Ganglienzellen trotz der ganz bedeutenden Dimensionen des Zelleibes, die denen des Eies kaum nachstehen, ausgesprochen cyanophil sich verhalten (cf. Figg. 1 bis 5 der Taf. XXXII). Dasselbe gilt von den multinucleolären Spinnrüsenzellen von *Saturnia* (Figg. 1, 3, 4 von Taf. XXXIX).

Zwischen den Gewebszellen finden sich also bezüglich des Nuclein gehaltes ihrer Kerne ganz ähnliche Unterschiede wie bei den Geschlechtskernen, in so fern ein Theil der Gewebskerne gleich dem männlichen Geschlechtskern ungemein reich an grünfärbbarer Substanz ist, andere dagegen gleich den Eikernen solche nicht erkennen lassen.

Bezüglich der chromatischen Differenz der Geschlechtskerne ist von ZACHARIAS betont worden, dass beim Sexualakt stets eine nucleinreiche (d. h. das Spermatozoon) und eine nucleinarme Zelle (d. h. die Eizelle) zur Vereinigung kommen. Nach meinen und CARNOY'S Untersuchungen sind die Eizellen durchaus nicht arm an Nucleinkörpern, dagegen sind die letzteren sehr wenig phosphorhaltig im Vergleich zu den Spermakernen. Wohl könnte man daher an die Möglichkeit denken, dass die phosphorarmen Eizellen die Fähigkeit zu weiteren Theilungen erst durch die Aufnahme der phosphorreichen Spermatozoen erlangen, da ja auch bei den jungen Gewebszellen starker Phosphorgehalt der Nucleinkörper und Theilungsfähigkeit Hand in Hand gehen und letztere an erstere gebunden scheint.

III. Kernstruktur.

1. Historisches.

Mit FLEMMING¹ unterscheidet heute eine große Anzahl von Forschern (Zoologen wie Botaniker) im Kern, abgesehen von den Nucleolen, ein für Farbstoffe sehr empfängliches Kerngerüst und eine schwer färbbare Zwischensubstanz, die von HERTWIG den Namen Kernsaft bekommen und allgemein behalten hat. Das Kerngerüst wird als ein bald weiteres bald dichteres Netzwerk feinerer Fäden oder stärkerer

¹ FLEMMING, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882.

Balken angenommen, die sich in den Knotenpunkten oft verdicken (Netzknoten) und außer der eigentlichen färbbaren Substanz, dem Chromatin, noch eine minder tinktionsfähige Grundsubstanz enthalten, die seit SCHWARZ¹ meist als Linin bezeichnet wird. FLEMMING glaubte Anfangs, dass das Chromatin in den Netzen eine mehr zusammenhängende einheitliche Lage darstellt, während Andere (BALBIANI², PFITZNER³, HEIDENHAIN⁴ etc.) das Chromatin aus distinkten Körnchen zusammengesetzt annehmen, eine Auffassung, die stetig mehr an Boden gewinnt und wohl von FLEMMING heute auch getheilt wird.

Nach HEIDENHAIN⁴ tritt das Chromatin, das er aus Mikrosomen, d. h. feinen Körnchen zusammengesetzt annimmt, im Kern in zwei verschiedenen Arten auf, nämlich als Basicchromatin, das sich mit basischen Anilinfarben tingirt und als Oxychromatin, das nur für saure Anilinfarbstoffe empfänglich ist. Ersteres entspricht allein dem FLEMMING'schen Chromatin und kommt meist nur in den größeren Kerngerüsten, dem eigentlichen chromatischen Gerüst FLEMMING's vor, während das letztere die von den Autoren als Kernsaft bezeichneten Räume erfüllt, aber ebenfalls ein Gerüstwerk darstellt, das nur durch größere Feinheit von dem FLEMMING'schen Kerngerüst sich unterscheidet, aber eine Fortsetzung des letzteren darstellt.

REINKE⁵ und mit ihm WALDEYER⁶ unterscheiden außer dem Oxychromatin und Basicchromatin HEIDENHAIN's noch [eine dritte Art von Körnchen, welche größer als die beiden anderen und besonders durch ihre Quellbarkeit ausgezeichnet sind, wesshalb REINKE

¹ FR. SCHWARZ, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. COHN's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. V. Heft 1.

² E. G. BALBIANI, Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anz. 1881.

³ W. PFITZNER, Über den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirung des Zellkerns. Morphol. Jahrb. 1881.

⁴ M. HEIDENHAIN, a) Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexe bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890. — b) Über Kern und Protoplasma. Festschr. f. KÖLLIKER. 1892. — c) Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc. Arch. für mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894. — d) Anatom. Anz. 1900. Cf. Ausführlicheres über die HEIDENHAIN'schen Beobachtungen und Ansichten unten p. 550 ff. und 674 ff. HEIDENHAIN hat schon vor AUERBACH im Jahre 1890 auf die Doppel-färbbarkeit des Chromatins aufmerksam gemacht.

⁵ REINKE, Zellenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.

⁶ W. WALDEYER, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche Medicin. Wochenschrift. 1895.

sie Ödematin nennt. Alle drei Körnchenarten sollen nach REINKE in einer homogenen Grundsubstanz, die er als Linin bezeichnet, eingebettet sein, welch' letztere dadurch einen pseudowabigen Bau enthält, wie REINKE es ausdrückt.

Nach AUERBACH¹ setzt sich der Kern aus vollständig isolirten, scharf begrenzten, stark lichtbrechenden Körperchen zusammen, die er Nucleolen nennt und in einer homogenen Grundsubstanz liegen lässt (cf. Ausführlicheres oben p. 500).

Eine wesentlich andere Auffassung vertritt BÜTSCHLI², welcher annimmt, dass der Kern gleich dem Zelleibe sich aus Waben aufbaut, deren Wände aus Nuclein bestehen, während ihr Inhalt den Kernsaft darstellt.

Von einer dritten Gruppe von Forschern wird eine ausschließlich granuläre Struktur des Kerns vertreten, so besonders von ALTMANN³, der den Kern durchweg nur aus Körnchen zusammengesetzt hält, d. h. sowohl dem Kerngerüst wie dem Kernsaft einen lediglich körnigen Bau zuschreibt. Die Körnchen des Kernsaftes, die nur durch bestimmte Methoden zur Ansicht gebracht werden können, nennt er Granula, diejenigen des Chromatins intergranuläre Substanz. Im Gegensatz zu seiner früheren Auffassung schließt sich ALTMANN in seinen letzten Arbeiten in so fern der allgemeinen Anschauung an, als er die intergranuläre Substanz für das wesentlichste Kernelement, seine Granula dagegen für Stoffwechselprodukte erklärt.

Einen ebenfalls ausschließlich körnigen Bau des Kerns nimmt u. A. auch METZNER⁴ an.

ZACHARIAS⁵ stellt die chemische Seite in den Vordergrund und

¹ AUERBACH, l. c.

² BÜTSCHLI, Unters. über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

³ ALTMANN, a) Über Kernstruktur und Netzstrukturen. Archiv für Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1892. — b) Die Granulalehre u. ihre Kritik. Ibid. 1893. — c) Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig. I. Aufl. 1890. II. Aufl. 1894. — d) Über Kernstruktur und Kerntechnik. Verh. d. anat. Gesellsch. Göttingen 1893.

⁴ METZNER, Beiträge zur Granulalehre. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1894.

⁵ ZACHARIAS, Über die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Botan. Ztg. 1881. — Über den Zellkern. Ibid. 1882. — Über Eiweiß, Nuclein und Plastin. Ibid. 1883. — Über den Nucleolus. Ibid. 1885. — Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen. Ibid. 1887. — Über Chromatophilie. Berichte der deutsch. botan. Gesellsch. 1893. — Über die chemische Beschaffenheit von Cytoplasma und Zellkern. Ibid. 1893. — Über Beziehungen des Zellenwachstums zur Beschaffenheit des Zellkerns. Ibid. 1894. — Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora. 1895. Erg.-Bd.

unterscheidet im Zellkern Plastin, Nuclein und Eiweiß. Die ersteren beiden sind dem letzteren gegenüber durch ihre Unlöslichkeit in Pepsin-Salzsäure charakterisirt und unterscheiden sich selbst unter einander durch ihr Verhalten einerseits gegen 10%ige Kochsalzlösung, andererseits gegen Salzsäure, die im Verhältnis von 4:3 mit Wasser verdünnt ist, in so fern von diesen Nuclein gelöst, Plastin aber nicht angegriffen wird. Die das Nuclein enthaltenden Theile des Kerns, die Nucleinkörper, sind nach ZACHARIAS ferner stark lichtbrechend und verhalten sich, wie wir bereits aus dem zweiten Kapitel wissen, bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische cyanophil.

In ähnlicher Weise unterscheidet CARNOY¹ im Kern ein Plastingerüst, das nach ihm aus netzförmig sich verbindenden Fädchen besteht, und in dieses frei eingelagerte Nucleinkörper. Die von den Maschen des Plastinnetzes umschlossene Substanz nennt er Enchylema und schreibt ihr große Bedeutung für die im Kern sich abspielenden Stoffwechselfvorgänge zu.

2. Beschreibender Theil.

a. Ganglienzellen.

α. Multinucleoläre.

(Taf. XXXII u. XXXIII, Figg. 1, 2.)

Ich beginne mit den multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden, da hier nicht nur die Zellen sehr groß sind und verhältnismäßig sehr große Kerne enthalten, sondern die Fundamentalstruktur des Kerns auch besonders klar zu Tage tritt. Meine diesbezüglichen Untersuchungen erstrecken sich sowohl auf die Land- und Süßwasser- wie Meeresgastropoden. Von ersteren habe ich besonders *Helix* und *Limnaea*, von letzteren *Aplysia*, *Pleurobranchus*, *Pleurobranchaea*, *Tethys* und *Doris* studirt.

Namentlich dankbare Objekte sind *Aplysia* und *Pleurobranchus*. Fig. 14 der Taf. XXXII stellt einen Theil eines Kerns von *Pleurobranchus* aus einem Querschnitt dar, und zwar nach Härtung mit Sublimat und Färbung durch DELAFIELD'sches Hämatoxylin, das ganz außerordentlich scharf die Kernstrukturen hervortreten lässt. Wir erblicken hier ganz dunkelblaue bis schwarze Körper von sehr verschiedener, meist aber ziemlich bedeutender Größe. Das sind die Nucleinkörper, die, wie wir aus dem zweiten Kapitel wissen, bei den

¹ CARNOY et LEBRUN, l. c.

Gastropoden sehr phosphorreich sind und sich daher durch Jodgrün-Fuchsin intensiv grün färben (cf. Figg. 1—5 der Taf. XXXII). Neben den schwarzen Nucleinkörpern zeigt der Kern (Fig. 14) eine äußerst fein granulierte, schwach tingirte Masse (*pl*), welche die Zwischenräume zwischen den ersteren erfüllt und besonders da, wo die Nucleinkörper spärlicher sind, sehr deutlich hervortritt und wie eine Grundsubstanz erscheint, der die Nucleinkörper eingebettet sind, während sie umgekehrt bei sehr dichter Lagerung der Nucleinkörper kaum zwischen diesen zu unterscheiden ist. Dieselbe auf Schnitten feinkörnig erscheinende und schwer färbbare Zwischensubstanz der Nucleinkörper resp. Grundsubstanz des Kerns werden wir bei den Eiern der niederen Wirbelthiere wiedertreffen. Hier bei den Eiern stellt sie nach den Untersuchungen von CARNOY, auf welche ich erst unten weiter eingehen werde, ein Plastingerüst dar, das aus einem engen Netzwerk feinsten Fädchen bestehen soll. Ich werde sie daher auch bei den multinucleolären Ganglienzellen fernerhin als Plastingerüst (*pl*) bezeichnen.

In Fig. 14 der Taf. XXXII treten stellenweise ganz substanzlos erscheinende Lücken im Plastingewebe auf. Offenbar ist das Plastingerüst hier beim Schneiden zerrissen und zum Theil herausgefallen. Besonders an solchen Rissenden sieht man nicht selten die Plastinkörnchen sich in gleich feine, öfter ziemlich lange Fädchen fortsetzen. Wahrscheinlich stellt also auch in der Gastropodenganglienzelle das Plastingerüst gleich wie im Eikern der niederen Wirbelthiere ein Netzwerk feinsten Fädchen dar, das aber so zart ist, dass es auf Schnitten meist nur wie eine feine Körnelung erscheint. Stellenweise trifft man auch im unverletzten Plastingerüst etwas lockerer gefügte Stellen, an denen man bei sehr starker Vergrößerung statt der feinen Körnchen ein deutliches gleich feines Netzwerk unterscheiden zu können glaubt. Für einen solchen netzigen Bau des Plastingerüsts auch der Gastropodenganglienzelle sprechen ferner gewisse Modifikationen, die manche Ganglienzellkerne in ihrer Struktur zeigen, wie ich gleich darlegen werde.

An den eben erwähnten etwas weiter gebauten Stellen des Plastingerüsts erkennt man ferner bei sehr starker Vergrößerung zwischen den Körnchen resp. Fädchen eine homogene Substanz, welche bisweilen einen ganz schwachen Farbenton annimmt. Ich will diese homogene Zwischenmasse des Plastingerüsts in Übereinstimmung mit CARNOY als Enchylema bezeichnen.

Die Nucleinkörper des eben beschriebenen *Pleurobranchus*-Kerns

(Fig. 14, Taf. XXXII) sind meist ziemlich groß. Neben solchen kommen in den meisten Kernen aber noch viel kleinere vor (cf. z. B. Fig. 13 von Taf. XXXII). Die großen Nucleinkörper (*mac*) werde ich im Folgenden stets Makrosomen, die kleinen (*mic*) dagegen Mikrosomen nennen.

Die Makrosome sind seltener kugelig, sondern meist, wie dies Fig. 14, Taf. XXXII zeigt, eckig und sehr vielgestaltig. Manchmal sehen sie fast homogen aus und schärfer umrissen, sehr oft sind sie aber mehr oder weniger deutlich gekörnt und unbestimmt begrenzt (Fig. 13 der Taf. XXXII). In vielen Fällen lassen sie sich leicht als Konglomerate von Mikrosomen erkennen (z. B. Fig. 12 von Taf. XXXII).

Die Menge der Nucleinkörper ist in den verschiedenen Kernen eine sehr wechselnde, eben so variiert auch das gegenseitige numerische Verhältnis zwischen Makrosomen und Mikrosomen stark: Manche Kerne sind von Nucleinkörpern vollgepfropft, dann tritt zwischen ihnen, wie schon bemerkt, das Plastingerüst nur undeutlich hervor; in anderen Kernen sind die Nucleinkörper viel lockerer gefügt, stellenweise sogar nur sehr spärlich, in diesem Falle kommt das Plastingerüst deutlich zur Beobachtung, indem es oft den Kern auf weite Strecken allein erfüllt, wie dies besonders deutlich der Kern in Fig. 11 von Taf. XXXII zeigt. Auch in ihm sehen, gleich wie beim Kern der Fig. 14, die von Nucleinkörpern freien Räume auf Schnitten oft aus, als wenn sie ganz inhaltslos wären. Bei genauerem Zusehen erblickt man in ihnen aber meist noch größere oder kleinere Fetzen des Plastingewebes und es ist zweifellos, dass das Plastin im Leben in diesen Kernen überall die Lücken zwischen den Nucleinkörpern ausfüllt und nur auf Schnitten stellenweise verloren geht.

Öfters begegnet man Kernen (Fig. 1 der Taf. XXXIII), in denen die Makrosomen stark zurücktreten und die Mikrosomen dicht gedrängt den größten Theil des Kernes ausmachen. Anfangs hielt ich diese Mikrosomenanhäufungen für das Plastingerüst, da sie sich durch Hämatoxylin oft etwas weniger färbten als die Makrosomen. Bei genauerem Hinsehen erkannte ich aber bald, dass die feinen dunklen Granula wirklich Nucleinkörper, d. h. Mikrosomen darstellen, in welche die Makrosomen, die oft perlschnurartig in die fein granulirten Partien hineinragen, allmählich zerfallen. Diese feinkörnige Auflösung der Makrosomen erscheint um so weniger wunderbar, da die Makrosomen, wie wir oben gesehen haben, in sehr vielen Fällen nur Konglomerate von Mikrosomen darstellen. Die Makrosomen können also offenbar einerseits durch Zusammen-

ballen von Mikrosomen entstehen, andererseits in letztere wieder zerfallen. In Fig. 2 (Taf. XXXIII), welche denselben Kern wie Fig. 1, aber aus einem folgenden Schnitt darstellt, werden die Mikrosomen in dem weiten von den Makrosomen umschlossenen Raum nach links oben immer spärlicher, so dass hier bei x das Plastingerüst, das viel feiner und heller als die Mikrosomenansammlung erscheint, deutlich hervortritt. Solche Zellen mit größtentheils feinkörnig gebauten, d. h. überwiegend aus Mikrosomen bestehenden Kernen trifft man stets mitten unter Zellen, deren Kerne ganz grobkörnig erscheinen, d. h. vornehmlich aus Makrosomen sich zusammensetzen.

Außer den eben beschriebenen Kernen tritt bei den Ganglienzellen von *Pleurobranchus* noch ein zweiter ganz anderer Kerntypus auf, welcher ein Kerngerüst genau im Sinne FLEMMING's und seiner Anhänger zeigt (Fig. 15, Taf. XXXII), d. h. die Kerne enthalten hier deutlich oft auf längere Strecken zu verfolgende Fäden, welche aus einer hellen Grundsubstanz (im Sinne des Linins der Autoren) und aus meist eiuereihig aufgelagerten Nucleinkörpern bestehen, häufig in Knotenpunkten zusammenstoßen und sich offenbar zu einem oft weiten Netzwerk verbinden. Ich will die Kerne dieser Art fernerhin als Typus 2, die zuerst beschriebenen Kerne dagegen als Typus 1 bezeichnen. Die Nucleinkörper selbst sind in dem Kerntypus 2 klein, nie über Mittelgröße hinausgehend, theilweise wieder mikrosomenartig klein. Die homogene Grundsubstanz der Fäden des Kerntypus 2 zeigt genau das helle Aussehen wie das feinkörnig erscheinende Plastingerüst des Kerntypus 1 und stellt offenbar das entsprechende Kernelement dar. Hierfür spricht auch die schon oben betonte Thatsache, dass bei dem Kerntypus 1 das Plastingerüst da, wo es auf weite Strecken nucleinfrei ist und deutlicher hervortritt, neben dem feinen Körnchen nicht selten deutlich (bisweilen ziemlich lange) Fädchen von demselben hellen Aussehen wie die Grundfäden des Kerntypus 2 unterscheiden lässt, nur mit dem Unterschiede, dass sie nicht von hinter einander gereihten Nucleinkörpern bedeckt sind. Übrigens ist auch in dem Kerntypus 2 der Nucleinkörperbesatz der Fäden ein sehr wechselnder. Bald liegen die Nucleinkörper so dicht, dass von der Grundsubstanz nichts zu sehen ist, sondern das Nuclein als dunkle, einheitliche Fäden erscheint, bald sind die Nucleinkörper aber so locker gereiht, dass der helle die Nucleinkörper verbindende Plastinfaden deutlich hervortritt, bisweilen, aber seltener, kommen

auch ganz nucleinfreie Fäden zur Unterscheidung. Der zweite Kerntypus, so verschieden er auf den ersten Blick von dem Typus 1 erscheint, hat also keinen wesentlichen anderen Bau als dieser, in so fern er gleichfalls sich lediglich aus einem Plastingerüst und diesem aufgelagerten Nucleinkörpern zusammensetzt, nur mit dem Unterschiede, dass die Plastinfäden weitmaschiger sich verbinden (vielleicht auch durchschnittlich etwas stärker sind), und andererseits die Nucleinkörper sich auf diesen linear anordnen. Oft trifft man auch in den Kernen des Typus 2 Stellen, in denen die Nucleinkörper sehr dicht gelagert und scheinbar sehr regellos durch einander liegen. Da diese körnig strukturirt aussehenden Partien aber nicht selten deutliche Kernfäden abtreten lassen und ferner durch alle Übergänge mit den deutlich netzig gebauten Kerntheilen verbunden sind, so ist es nicht ausgeschlossen, dass auch hier in vielen Fällen noch ein chromatisches Kernnetz vorliegt, das nur durch sehr enge Maschen gekennzeichnet ist und daher auf Schnitten sich als solches nicht nachweisen lässt. Es liegt der Schluss nahe, dass gleiche Verhältnisse vielleicht auch bei den Kernen des Typus 1 vorliegen, d. h. dass alle Kerne gleiche chromatische Kernnetze besitzen, wie die eben beschriebenen des Kerntypus 2, diese ihre Struktur aber auf Schnitten nicht erkennen lassen. Ich habe dieser Frage viel Aufmerksamkeit zugewandt und kann mit Bestimmtheit behaupten, dass chromatische Kernnetze im Sinne FLEMMING's, so sicher wie sie bei bestimmten Kernen, d. i. des Typus 2 vorkommen, bei der Mehrzahl der Kerne, d. h. bei allen des ersten Typus, nicht existiren. Denn ganz abgesehen davon, dass das Plastingewebe oft auf sehr weite Strecken ganz nucleinfrei ist, erscheint es auch meist so dicht und fein gekörnt, dass, wenn wirklich überall ein Netzwerk von Plastinfäden vorliegt, dieses so eng sein muss, dass es ganz ausgeschlossen ist, dass die beim Kerntypus 1 meist makrosomenartig großen Nucleinkörper auf ihm linear aufgereiht sein könnten. Die Nucleinkörper liegen vielmehr bei dem Kerntypus 1 genau wie die Nucleolen ganz regellos einzeln dem feinen Plastingerüst eingelagert. Dies tritt besonders dann deutlich zu Tage, wenn die Nucleinkörper sehr locker gefügt sind, namentlich aber da, wo das Plastin überwiegt und nur durch vereinzelte Nucleinkörper unterbrochen wird (cf. Figg. 11—14, Taf. XXXII). Zwar trifft man bisweilen eine perlschnurartige Anordnung der Makrosomen, besonders in den Kernen, in denen eine Auflösung der Makrosomen in Mikrosomen erfolgt, wie bei den Kernen der Figg. 1 und 2 auf Taf. XXXIII.

Niemals konnte ich aber eine homogene fädig vorgebildete Grundsubstanz in den Perlschnüren erkennen, wie sie für die chromatischen Kernnetze des zweiten Kerntypus charakteristisch ist, sondern die Verbindung zwischen den einzelnen Nucleinstücken der Perlschnüre wird lediglich durch das feinkörnige Plastingerüst hergestellt.

Ich glaube, dass wir es in dem Kerntypus 2 (Fig. 15, Taf. XXXII) mit einem bestimmten physiologischen Kernzustand zu thun haben, der durch die lineare Anordnung der Nucleinkörper etwa an die ersten Stadien der karyokinetischen Theilung erinnert.

Von den übrigen untersuchten Meeresgastropoden stimmt *Aplysia* mit *Pleurobranchus* vollständig überein. Sehr deutlich tritt auch hier oft in den Ganglienzellen das Plastin als fein und dicht gekörnte, nach Hämatoxylin fast farblos bleibende Masse hervor, welche die engeren und weiteren theilweise wieder sehr weiten Räume zwischen den viel dunkler gefärbten Nucleinkörpern erfüllt. Bei *Tethys*, *Pleurobranchaea* und *Doris* traf ich die Kerne in der Regel sehr dicht erfüllt mit meist nur mittelgroßen Nucleinkörpern, zwischen denen das Plastin nur seltener deutlich zu Tage trat, wie ich es auch für gewisse Kerne von *Pleurobranchus* beschrieben habe. Doch will ich bemerken, dass ich von *Tethys*, *Pleurobranchaea* und *Doris* nur je ein Exemplar untersucht habe. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse hier auch so wie bei *Pleurobranchus*. Bei *Doris* erscheinen in vielen Kernen die Nucleinkörper ganz regellos neben einander gelagert, in anderen zeigen sie dagegen eine sehr ausgesprochene fädige Anordnung, oft mit deutlicher Netzknotenbildung. Besonders deutlich ausgeprägt fand ich die letztere Struktur bei gewissen, in einer eigenartigen Vermehrung begriffenen Ganglienzellen, nämlich bei solchen, bei denen, wie später (cf. p. 645) ausführlich dargelegt werden wird, eine Auswanderung der Nucleolen und eine Neubildung von Zellen um dieselben erfolgt.

Die Pulmonaten, von denen ich, wie bemerkt, namentlich *Helix pomatia* untersucht habe, stimmen im Wesentlichen gleichfalls mit *Pleurobranchus* überein. Die Nucleinkörper, unter denen die makrosomenartig großen stark überwiegen, erfüllen aber meist, wie ich es eben auch für verschiedene Meeresgastropoden betont habe, in dichter Lagerung den ganzen Kern, das Plastin tritt daher zwischen ihnen nicht so augenfällig hervor, wie bei *Pleurobranchus*. Nur sehr selten traf ich hier ähnlich große Plastinsammlungen, wie sie z. B. die Figg. 11, 13 und 14 der Taf. XXXII von *Pleurobranchus* zeigt. Die Fig. 10 der Taf. XXXII stellt einen Ganglienzellkern

von *Helix* in typischer Form nach Hämatoxylinfärbung dar. Die Nucleinkörper sind hier bis in die feinsten Details genau wiedergegeben, während sie in Figg. 1—5 (Taf. XXXII Jodgrünfuchsin) etwas schematisirt sind.

Bemerkt sei, dass ich in manchen großen und durch besonders viel Nucleolen ausgezeichneten Kernen die Makrosomen auffallend klein und dicht gelagert fand.

Die Ganglienzellkerne der Gastropoden sind sehr geeignete Objekte für das Studium frischer Zupfpräparate, weil sie nicht nur an und für sich schon sehr voluminös, sondern auch im Verhältnis zum Zelleib sehr groß sind, so dass die umhüllende Protoplasmaschicht weniger stört. Leider standen mir keine lebenden Meerestropoden zur Verfügung, und so musste ich mich mit der großen Weinbergschnecke begnügen, hatte aber den Vortheil, jederzeit genügend Material zur Verfügung zu haben. Zerzupft man mäßig ein dem eben getödteten Thier entnommenes Ganglion im Blute der Thiere, so zeigt weitaus die Mehrzahl der Ganglienzellkerne, besonders aber diejenigen der mittelgroßen und kleinen Ganglienzellen, einen Bau, wie ich ihn versucht habe in Fig. 9 der Taf. XXXII wiederzugeben, d. h. die Makrosomen treten deutlich in dem Kern als ziemlich große, im Durchmesser etwas schwankende, meist dicht und regellos gelagerte, lichtbrechende, fast farblose, bisweilen schwach gelbliche Bildungen hervor, während ihre Zwischenräume ganz strukturlos und milchig erscheinen. Die Kerne zeigen nur in so fern Unterschiede, als nicht nur die Größe der Makrosomen in den verschiedenen Kernen etwas variirt, sondern auch ihr gegenseitiger Zusammenhang wechselt: in manchen Fällen erfüllen sie dicht gelagert und ziemlich gleichmäßig den Kern, in anderen Fällen treten stellenweise größere wieder milchig aussehende Räume zwischen ihnen auf, während sie selbst in Packeten enger bei einander gelagert erscheinen; bei einer dritten Art von Kernen sind die Nucleinkörper fast sämmtlich sehr locker gefügt, d. h. sie treten etwas mehr gegenüber der milchigen Zwischensubstanz zurück. Wiederholt traf ich auch die oben schon für die Schnittpräparate erwähnte größere Kernart auf den Zupfpräparaten wieder, welche durch sehr dichte Lagerung und geringen Durchmesser der Makrosomen, sowie gleichzeitig durch großen Nucleolenreichtum gekennzeichnet ist.

Alle diese Kerne unterscheidet man oft in Zellen, die tief im Innern des frischen Zupfpräparates liegen, also zweifelsohne von

schädlichen äußeren Einflüssen noch nicht berührt sind. Sie sind offenbar lebend-frisch¹.

Die im Blut zerzupften Ganglienzellkerne halten sich, im Kalten

¹ Neben diesen zweifelsohne normalen Kernen, welche ich kurz als Kerne *a* bezeichnen will, findet man auf allen Zupfpräparaten fast ausnahmslos noch eine zweite Kernform, die ich Kerne *b* nennen werde, und von der ich nicht ganz sicher bin, ob sie gleichfalls als lebend-frisch gelten kann, wesshalb ich von ihnen auch keine Abbildung gebe, sondern mich mit der bloßen Beschreibung begnüge. Diese Kerne *b* zeigen einerseits sehr große Schwankungen im Volumen der Makrosomen und auffallend viel mikrosomenartig kleine Nucleinkörper, andererseits meist sehr weite von der milchigen Substanz erfüllte Räume, namentlich in ihrem Centrum. Oft trifft man diese Kernart ohne jeden Protoplasma-belag, besonders an den Rändern der Zupfpräparate. Es ist klar, dass es sich hier nur um Kerne handelt, die durch den Eingriff der Nadel beim Zerzupfen aus ihrem Zelleib herausgefallen sind. Von vorn herein müsste man annehmen, dass es sich bei allen Kernen *b* einfach um postmortal veränderte Kerne *a* handelt. Dagegen sprechen aber manche Bedenken. Zunächst ist die sehr große Zahl solcher freier Kerne auf allen Zupfpräparaten auffällig; selbst in den Fällen, in denen man mit der größten Vorsicht und nur sehr wenig die Nadel gehandhabt hat, treten sie oft massenhaft auf. Zweitens trifft man vollständig unverletzte Zellen mit solchen Kernen, und zwar oft mitten in einem Haufen der oben beschriebenen Kerne *a*; drittens gehen die Kerne *a* bei noch so langem Liegen niemals in den durch die Kerne *b* repräsentirten Zustand über, sondern bleiben, kalt aufbewahrt, sehr lange unverändert; viertens behalten die Kerne *b* eben so tagelang ihre Struktur; fünftens zeigen auch die Zelleiber der Kerne *b* meist ein ganz anderes Aussehen als diejenigen der Kerne *a* und sechstens trifft man auf Sublimatschnitten bisweilen ähnliche Kerne, d. h. solche, die auffallend viel Mikrosomen aufweisen, während bei den benachbarten Ganglienzellen dieses nicht der Fall ist. Möglicherweise haben wir es also in den Kernen *b* mit normalen Kernen zu thun, deren Zelleib aber leichter zerstörbar ist als bei *a* und deshalb leichter die Zellkerne verliert. Stellen die, unter Anderem besonders durch großen Mikrosomenreichtum gekennzeichneten, Kerne *b* aber Kunstprodukte dar, so müsste man annehmen, dass die Makrosomen, welche, wie wir wissen, auf Sublimatpräparaten oft sehr deutlich gekörnt erscheinen und sich aus kleinen Mikrosomen zusammensetzen, beim Absterben sehr schnell in die Mikrosomen zerfallen, die sich dann im Kernraum vertheilen. Dass aber nicht überall die Mikrosomen, die man in vielen Kernen, besonders von *Pleurobranchus*, so massenhaft und oft weite Strecken des Kerns allein erfüllend, auf Sublimatschnitten trifft, wie z. B. in Figg. 1 und 2 der Taf. XXXIII, durch einen postmortalen Zersetzungsprocess der Makrosomen, sondern durch einen normalen, d. h. schon im Leben vor sich gehenden Zerfall der letzteren entstanden sind, dafür spricht einerseits die stets zu beobachtende Thatsache, dass auf Schnittserien derartige Kerne, z. B. auch die in Figg. 1 und 2 abgebildeten, in Zellen auftreten, die mitten unter Zellen mit ganz anders gebauten Kernen liegen, z. B. solchen, wie sie Fig. 11 der Taf. XXXII zeigt, bei denen die Makrosomen überwiegen und Mikrosomen nur spärlich sind, andererseits machen es die ganz ähnlichen Vorgänge wahrscheinlich, die wir bei der multinucleolären Eizelle der niederen Wirbelthiere als zweifelsohne normale kennen lernen werden.

und in der feuchten Kammer aufbewahrt, sehr lange, oft 24 Stunden, völlig unverändert. Bei noch längerem Liegen, besonders in der warmen Stube, verblässen die Kerne immer mehr und verlieren meist alle Struktur.

Zerzupft man die frischen Ganglienzellen von *Helix* nicht im Blute der Thiere, sondern im Methylenblau, so färben sich die Nucleinkörper, Makro- wie Mikrosomen, deutlich blau, wenn auch nicht so intensiv, wie die Nucleolen, von denen besonders die größeren hier sehr scharf hervorstechen. Genau wie auf den Sublimatschnitten, erscheinen auf den Methylenblaupräparaten die Makrosomen, die hier ungleich schärfer als auf den Blutpräparaten zur Beobachtung kommen, stets eckig und vielgestaltig, im Gegensatz zu den Nucleolen, die immer rund sind. Auch die auf den Blutpräparaten milchig erscheinende Zwischensubstanz der Nucleinkörper nimmt durch Methylenblau einen schwachen bläulichen Schimmer an. Wie die Blutpräparate sind auch die Methylenblaupräparate der Kerne nach 24 Stunden oft noch unverändert, natürlich im Kalten und feucht aufbewahrt.

Die Kerne nehmen oft nur langsam den Methylenfarbstoff auf¹. Die in der Tiefe des Präparates liegenden Kerne sind häufig noch nach 24stündigem Liegen in Methylenblau ganz unberührt. Lässt man dann aber 0,5%ige Kochsalzlösung tropfenweise unter dem Deckglas zufließen, so tritt sehr rasch eine Blaufärbung aller Kerne ein.

Bald nach den ersten Tropfen der Kochsalzlösung, die durch das Präparat gegangen sind, machen die Kerne eine sehr interessante Veränderung durch. Zunächst trifft man jetzt häufig Kerne, in denen sich die Nucleinkörper von der Kernmembran weit zurückgezogen haben und einen einheitlichen centralen Haufen bilden, von dem deutlich kleine farblose bis ganz schwach bläuliche Fäden genau von dem Aussehen der Lininfäden der Autoren resp. der Plastinfäden des Typus 2 von *Pleurobranchus* (cf. Fig. 15, Taf. XXXII) ausgehen, die zur Peripherie ziehen. Die Mehrzahl der Kerne zeigt aber die Nucleinkörper gleichmäßig im Kern vertheilt, durch weitere Zwischenräume getrennt, in denen dann ebenfalls ein feines (Plastin-) Fadenwerk deutlich zu Tage tritt. Oft trifft man Kerne mit besonders weiten Räumen zwischen den Nucleinkörpern, ähnlich wie wir sie auch bei den frischen Blutpräparaten in den zweifelsohne normalen Kernen kennen gelernt haben. Während aber hier diese weiten Räume milchig erschienen, zeigen sie sich jetzt erfüllt von

¹ Die oben p. 523 in der Anm. beschriebenen Kerne *b* färben sich dagegen meist sehr schnell.

dem feinen blassen (Plastin-) Fadenwerk. In manchen Kernen, besonders in solchen mit kleineren Nucleinkörpern, trifft man stellenweise die Nucleinkörper deutlich reihenweise angeordnet und durch helle (Plastin-) Fäden verbunden. Bei noch längerer Einwirkung der Kochsalzlösung werden die Nucleinkörper immer blasser und undeutlicher, während gleichzeitig die (Plastin-) Fäden schärfer hervortreten und etwas stärker werden, bis man schließlich von den Nucleinkörpern nichts mehr entdeckt und den Kern nur erfüllt sieht von einem Netzwerk heller (Plastin-) Fäden, die jetzt oft körnig zerfallen erscheinen.

Ich habe diese Veränderungen der Kerne auf Zupfpräparaten deshalb so genau angegeben, weil sie uns, meiner Ansicht nach, auf den richtigen Weg weisen, wie die Osmiumsäurebilder der Kerne zu deuten sind. Ich habe auf die Lösung dieser Frage viel Mühe verwandt und die Kernstrukturen von Osmiumsäurepräparaten, besonders bei den Ganglienzellen von *Helix*, sehr genau studirt und versucht, sie mit Hilfe der frischen Blutpräparate als Vergleichsobjekte verstehen zu lernen. Was zunächst die Anfertigung der Präparate betrifft, so kommt es, wie schon oben betont, bei der Osmiumsäurebehandlung vor Allem darauf an, sehr kleine Objekte zu verwenden und sie der Einwirkung der Osmiumsäure nicht zu lange auszusetzen. Ich habe daher frische Ganglien von *Helix* stets in mindestens 6—8 Stücke zerlegt, diese $\frac{1}{4}$ Stunde mit 1%iger Osmiumsäure behandelt und sie zuletzt für 24 Stunden in Pikrokarmine übertragen. $\frac{1}{2}$ % und $\frac{3}{4}$ % Osmiumsäure, die ich ebenfalls probirt habe, ergeben auch gute Resultate. Ich habe in Figg. 7 und 8 der Taf. XXXII zwei in dieser Weise behandelte Ganglienzellkerne von *Helix* möglichst naturgetreu wiedergegeben. Beide Kerne zeigen sehr deutlich meist fädig aufgereihete rothe Körnchen, die sich zu Netzen verbinden und nur in so fern Unterschiede aufweisen, als in dem einen Kern (Fig. 7) die Körnchen zart und die Netze eng, im anderen (Fig. 8) erstere stärker und letztere weiter sind. Sehr deutlich treten ausnahmslos die Nucleolen als bald größere, bald kleinere scharf umschriebene und intensiv roth gefärbte Kugeln hervor, die meist in einem hellen, von den feinen rothen Körnchen scharf begrenzten Hof liegen.

Die Osmiumkerne erscheinen also in einem ganz anderen Bilde als die Kerne der frischen, zweifelsohne normalen Blutpräparate (cf. Fig. 9, Taf. XXXII) und der Sublimatschnitte (cf. Fig. 10, Taf. XXXII). Offenbar hat also der Kern durch die Osmiumsäure sehr bedeutende Veränderung erlitten. Die Frage ist: »Wie sind die Kern-

bilder zu deuten?« Ich habe die Überzeugung gewonnen, dass sie durch die eben beschriebenen, mit Kochsalzlösung behandelten Methylenblau-Präparate am richtigsten erklärt werden. Die Osmiumsäurekerne zeigen nämlich eine ganz frappante Übereinstimmung mit den Endstadien der durch Kochsalzlösung veränderten Methylenblaukerne. Auch hier trifft man ein deutlich gekörntes Fadenwerk, das in der Stärke fast genau mit demjenigen der Osmiumsäurepräparate übereinstimmt und nur in den verschiedenen Kernen etwas schwankt, von den Nucleinkörpern aber keine Spur mehr, die Nucleolen dagegen stets ungemein scharf hervortretend. Bei den Zupfpräparaten habe ich mich nun durch die Verfolgung der verschiedenen Stadien, die die sich durch Kochsalzlösung verändernden Methylenblaukerne durchmachen, deutlich überzeugen können, dass das gekörnte Fadenwerk mit den Nucleinkörpern nicht identisch ist, sondern dass diese den von dem Fadennetz umschlossenen Räumen entsprechen. In gleicher Weise sind meiner Auffassung nach die Osmiumsäurebilder zu deuten, d. h. das roth gefärbte Körnchenwerk der letzteren stellt das gequollene und körnig zerfallene Plastingerüst dar, während der Inhalt des Maschenwerks durch die Nucleinkörper ausgemacht wird. Das Innere der Maschen zeigt stets einen Farbenton und oft glaubte ich hier auch bei starken Vergrößerungen deutlich ein großes Korn, d. h. die Makrosomen unterscheiden zu können. Besonders instruktiv sind nach dieser Richtung gewisse durch sehr viel Nucleolen ausgezeichnete große Kerne, wie z. B. der in Fig. 6 (Taf. XXXII) wiedergegebene. Das Plastingerüst ist, um die Figur nicht zu sehr zu compliciren, etwas schematisirt, d. h. nur als feines Körnchenwerk wiedergegeben worden. In Wirklichkeit liegen auch hier enge Netze von gekörnten Fäden vor, ganz ähnlich wie in Fig. 7 (Taf. XXXII). Bei genauem Zusehen mit sehr starken Vergrößerungen konnte ich noch viel mehr kleinste nucleolenartige Kügelchen in den von dem rothen feinen Plastinkörnchen umschlossenen hellen Räumen erkennen, als gezeichnet sind. Nur waren sie weniger lichtbrechend und schwächer gefärbt als die großen Nucleolen¹.

Wir werden im letzten Kapitel sehen, dass die kleinsten, d. h. jüngsten Nucleolen aus den Makrosomen hervorgehen. Wahrschein-

¹ Ich habe auf den mit Kochsalzlösung weiter behandelten Methylenblau-Zupfpräparaten öfter gleich große Ganglienzellen getroffen, deren Kerne eine ganz frappante Übereinstimmung in ihrem Bau mit dem Osmiumsäurekern der Fig. 6 zeigten, so dass die Fig. 6, abgesehen von der Färbung, ohne Weiteres auch für sie gelten könnte.

lich haben wir es also mit den schwächer lichtbrechenden, gleich den Nucleolen von den Maschen des Plastinnetzes umschlossenen, rundlichen Bildungen mit Übergangsformen zwischen Makrosomen und Nucleolen zu thun. Hieraus folgt schon mit großer Wahrscheinlichkeit, dass die hellen Maschen des feinkörnigen Plastingerüstes überall von den Makrosomen ausgefüllt werden.

Diese Auffassung deckt sich in so fern mit derjenigen ALTMANN's¹, als auch er die auf den Osmiumsäurepräparaten zu Tage tretende feine Granulirung dem Kernsaft der Autoren entsprechen lässt und die intergranulären Räume als Äquivalent des Chromatins resp. der Nucleinkörper auffasst. Auch FLEMMING² hält es für wahrscheinlich, dass die Körnchen der Osmiumsäurepräparate dem Kernsaft angehören.

Wesentlich bleibt, dass die mit Osmiumsäure behandelten Kerne ganz anders aussehen, als die Kerne der frischen Blutpräparate und deshalb nur mit der größten Vorsicht für die Beurtheilung der Kernstrukturen verwerthet werden dürfen.

Ich habe noch die verschiedensten Kerne, so die der uninucleolären Ganglienzellen der Wirbelthiere, welche ganz anders gebaut sind als diejenigen der eben beschriebenen Gastropodenganglienzellen, ferner Muskelkerne, Drüsenkerne mit Osmiumsäure in der oben angegebenen Weise behandelt und überall fast genau dieselben Bilder erhalten, d. h. stets erscheinen die Kerne durchweg erfüllt von sehr gleichmäßig feinen roth gefärbten Körnchen, abgesehen von den Nucleolen, die durch bedeutendere Größe und vor Allem intensivere Rothfärbung wie bei den Ganglienzellkernen der Gastropoden scharf hervortreten.

Würde man seine Untersuchungen lediglich an Osmiumsäurekernen anstellen, so käme man leicht zu dem Resultat, dass die Kerne der verschiedensten Gewebe und Thiere alle fast genau denselben Bau, d. h. sämmtlich eine nur granuläre Struktur besitzen, wie dies denn auch zum Theil von denjenigen, die lediglich mit der Osmiumsäure operirt haben (z. B. METZNER cf. p. 513), in der That geschehen ist.

Die Sublimatschnitte haben uns aber bereits für die multinucleolären Ganglienzellen bewiesen und werden es noch für die verschiedensten Gewebszellen und Geschlechtszellen zeigen, dass die Kerne einen sehr wechselvollen Bau besitzen.

Dass diese große Mannigfaltigkeit der Sublimatkerne auch der

¹ ALTMANN, l. c.

² FLEMMING, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. — Zellsubstanz etc. 1882. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. — MERKEL-BONNET »Ergebnisse«, 1893.

Wirklichkeit entspricht, dafür legen meine Untersuchungen an den Ganglienzellen von *Helix* Zeugnis ab, welche gelehrt haben, dass die Kerne der Sublimatschnitte den lebend-frischen Kernen, wie sie uns Blutpräparate zeigen, ungemein nahe kommen, vor Allem, dass die Nucleinkörper in beiden fast genau in demselben Bilde, d. h. in derselben Form und Lagerung erscheinen, nur dass sie auf den mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbten Sublimatschnitten schärfer hervortreten und (ähnlich wie auf den mit Methylenblau behandelten frischen Präparaten) ihre Umrisse und ihre vieleckige Form deutlich erkennen lassen.

ALTMANN¹ hat die Ansicht ausgesprochen, »dass fast alle sauren fixirenden Mittel, wie Sublimat, Chromsäure, Pikrinsäure, auch die Mischungen FLEMMING's, RABL's, HERMANN's, die am sich theilenden Kerne oft so vortreffliche Resultate gäben, dem ruhenden Kern gegenüber vollständig machtlos seien und hier nicht Fixirung, sondern Zerstörung hervorrufen«, und dass nur die neutralen Konservirungen (Osmiumsäure) den natürlichen Zustand erhalten. FLEMMING² und HEIDENHAIN³ haben vollkommen Recht, wenn sie die Angriffe ALTMANN's auf die Sublimatpräparate energisch zurückweisen und im Gegentheil gerade die letzteren als besonders günstige Untersuchungsobjekte rühmen.

Bei den frischen Blutpräparaten erscheinen, wie wir gesehen haben, die Zwischenräume der Nucleinkörper milchig und homogen. Es wäre aber falsch, desswegen dieser Zwischensubstanz ohne Weiteres jede Struktur abzusprechen, und alle die Bildungen, die uns die Sublimatschnitte und die mit Kochsalzlösung behandelten Methylenblaupräparate neben den Nucleinkörpern gezeigt haben, einfach als Kunstprodukte zu bezeichnen. Zunächst muss ich diesbezüglich betonen, dass man auch an frischen Präparaten oft den Eindruck gewinnt, als wenn in der milchigen Zwischensubstanz der Nucleinkörper noch weitere Strukturen versteckt seien. Ferner zeigen viele Kerne, wie z. B. die gleich zu besprechenden uninucleolären Ganglienzellen der Wirbelthiere frisch im Blut untersucht überhaupt nichts außer dem großen Hauptnucleolus, sondern sehen durchweg milchig und strukturlos aus. Niemand wird aus dieser Beobachtung schließen,

¹ ALTMANN, l. c.

² Referat über »Zelle« in MERKEL-BONNET »Ergebnisse«. 1893.

³ M. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen über die Centalkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Archiv für mikr. Anat. 1894. Bd. XLIII.

dass die Ganglienzellkerne der Wirbelthiere keine andere geformte Substanz als den Hauptnucleolus enthalten. In Wirklichkeit kommen in ihnen, wie wir gleich sehen werden, eine sehr große Menge Nucleinkörper und ein sehr deutliches Plastingerüst vor.

Dass besonders das Plastingerüst, das wir bei den Meeresgastropoden in den Ganglienzellkernen auf den Sublimatschnitten als feines schwer färbbares Körnchen resp. Fadenwerk, sowohl beim Kerntypus 1 als Kerntypus 2 so entwickelt getroffen haben, ein im Leben schon präformirtes ist, dafür sprechen folgende theoretische Gründe: 1) hat uns ein Vergleich der frischen Objekte und der Sublimatpräparate gezeigt, dass letztere bezüglich der Nucleinkörper genau mit den ersteren übereinstimmen, Sublimat also für Kerne überhaupt ein gutes Konservierungsmittel ist, so dass auch die übrigen in den Sublimatkernen auftretenden Strukturen mit großer Wahrscheinlichkeit als normal angesehen werden können. 2) Würde das vereinzelte Vorkommen von Makrosomen oder Nucleolen mitten in großen nur von Platin ausgefüllten Räumen, wie wir es oft getroffen haben (cf. z. B. Figg. 11, 13, 14 der Taf. XXXII), nur schwer zu erklären sein, falls das Platin nicht präformirt wäre, da dann die Makrosomen resp. Nucleolen im Leben keinen Halt haben würden. 3) Ist ein Plastingerüst von genau derselben Art und Ausbildung, wie in den multinucleolären Ganglienzellkernen der Gastropoden auch bei den multinucleolären Eiern der niederen Wirbelthiere von CARNOY im Leben beobachtet worden, worüber weiter unten noch ausführlicher berichtet werden wird (cf. z. B. Fig. 1 B, Taf. XXXV vom Froschei). Wäre 4) das Plastingerüst von *Pleurobranchus* ein Kunstprodukt, dann müssten auch alle Linienbildungen, die in der zoologischen wie botanischen Litteratur sich angegeben finden, gleichfalls als im Leben nicht präformirt angesehen werden¹.

¹ Schließlich sind nach dieser Richtung auch folgende Beobachtungen an den frischen Kernen *b* von *Helix* (cf. oben p. 523 die Anmerk.) beachtenswerth. Wie schon oben bemerkt, lösen sich die Kerne *b* sehr leicht aus ihrem Zellkörper. Diese freien Kerne lassen sich nun bequem unter dem Deckglas rollen. Hierbei kann man verfolgen, wie jeder Nucleinkörper resp. Nucleolus genau seinen Platz im Kern bewahrt, sie müssen also im Kern fest suspendirt sein, was ebenfalls ein Gerüstwerk außer den Nucleinkörpern wahrscheinlich macht.

Möglicherweise hat das Plastingerüst im Leben einen gleichen Brechungsindex wie das Enchylema (cf. oben p. 517) und tritt aus diesem Grunde auf frischen Kernen nicht zur Beobachtung.

Bei dieser Gelegenheit will ich bemerken, dass die Ganglienzellkerne ungleichmäßig elastisch sind, wie ich gleichfalls beim Rollen der eben geschilderten freien Kerne *b* beobachten konnte. Lässt der Druck des Deckglases, der beim

β. Uninucleoläre Ganglienzellen.

Taf. (XXXIII u. XXXIV.)

Gehen wir jetzt von der Gastropodenganglienzelle zur Betrachtung der Wirbelthierganglienzelle über, so treffen wir hier einen Typus von Zellen, welcher in vielen Punkten stark von der Gastropodenganglienzelle abweicht. Zunächst sind beide Ganglienzelltypen dadurch verschieden, dass die Ganglienzellkerne der Wirbelthiere in der Regel nur einen einzigen sehr großen stark hervorstechenden, bei Jodgrünfuchsinbehandlung intensiv roth sich färbenden, Nucleolus (Figg. 3—8, Taf. XXXIII), die Gastropodenganglienzellkerne dagegen sehr viel solcher erythrophiler großen Nucleolen (cf. z. B. Figg. 1, 3 und 6 von Taf. XXXII) aufweisen, worauf ich im letzten Kapitel noch specieller zurückkomme. Zweitens sind die Nucleinkörper bei den Gastropoden, wie wir aus dem ersten Kapitel wissen, sehr phosphorreich, da sie sich durch Jodgrünfuchsin intensiv grün färben (cf. Figg. 1—5, Taf. XXXII), während sie in der Wirbelthierganglienzelle viel phosphorärmer sind, wie ihre Violettfärbung (Taf. XXXIII) beweist (cf. oben das II. Kapitel Nuclein). Fig. 7 auf Taf. XXXIII stellt einen Ganglienzellkern vom Hunde, Fig. 5 auf Taf. XXXIV einen solchen vom Frosch nach Sublimathärtung und Jodgrünfuchsinfärbung dar, bei gleicher Vergrößerung, wie die Gastropodenganglienzellkerne in den Figg. 1—5 von Taf. XXXII wiedergegeben sind. Wir sehen den Kern vollgepfropft mit violetten Nucleinkörpern, die zwar ähnlich wie bei der Gastropodenganglienzelle sehr verschieden groß, durchschnittlich aber viel kleiner als bei dieser, zum größten Theil sogar, besonders beim Frosch, mikrosomenartig klein sind. Die größten sind fast kugelförmig und entsprechen den Bildungen, die FLEMMING im Gegensatz zu dem großen rothfärbaren Hauptnucleolus als Nebennucleolen bezeichnet hat (cf. das vierte Kapitel). Derartig sind die Mehrzahl der Ganglienzellkerne gebaut. Anfangs glaubte ich daher, dass hier überhaupt keine fädigen Bildungen im Sinne des Linins der Autoren resp. des Plastingerüstes von *Pleurobranchus* vorkämen, sondern die Nucleinkörper einfach in eine homogene Grundsubstanz eingebettet wären

Rollen ausgeübt wird und den Kern oft stark zusammendrückt, nach, so schnell dieser sofort in die Kugelform zurück. Möglicherweise wird auch diese Elasticität der Kerne durch das Plastingerüst ermöglicht, wenn man nicht annehmen will, dass dem zwischen dem Plastingerüst liegenden mehr oder weniger flüssigen Enchylema diese Eigenschaft zukommt.

(cf. unten den allgemeinen Theil p. 553 ff.). Bei genauerer Durchsicht sehr vieler Ganglienzellen wurde ich aber auf ganz anders gebaute Kerne aufmerksam, welche mich auf den richtigen Weg wiesen und mir zeigten, dass auch bei den uninucleolären Ganglienzellkernen der Wirbelthiere im Grunde genau derselbe Kernbau vorliegt, wie bei den multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden.

Neben den eben beschriebenen mit Nucleinkörpern ganz erfüllten Kernen, welche ich in Folgendem kurz als Kerntypus *A* bezeichnen will, kommen nämlich, besonders zahlreich in bestimmten Ganglien, solche vor, die verhältnismäßig viel spärlicher Nucleinkörper enthalten und fernerhin Kerntypus *B* genannt werden sollen. Hier konnte ich mich nun wieder deutlich von der Existenz feiner fast farbloser homogener Fäden überzeugen, welche bald auf weitere, bald auf kürzere Strecken zu verfolgen waren, in Knotenpunkten zusammentrafen und offenbar Netze von verschiedenen weiten Maschen bildeten. Meist erschienen diese Fäden, die zweifelsohne wieder als Plastinbildungen aufzufassen sind, mit Nucleinkörpern besetzt, bald dichter, bald spärlicher, demgemäß sie selbst sehr verschieden deutlich zur Erkennung kamen, genau wie wir es auch beim Typus 2 von *Pleurobranchus* (cf. Fig. 15 von Taf. XXXII) getroffen haben. Öfters, allerdings bei Weitem nicht so häufig als bei *Pleurobranchus* und vor Allem nicht so in die Augen springend, sondern erst bei genauerem Zusehen erkennbar, traf ich auf Kerne von der Art, wie sie von *Pleurobranchus* in Figg. 11 und 14 (Taf. XXXII) abgebildet sind, d. h. solche, in denen bald mehr bald weniger große Partien ganz frei von Nucleinkörpern erschienen und nur von dem feinen Plastinnetz erfüllt waren, dessen Fäden dann oft sehr deutlich und auf lange Strecken hervortraten. Um diese subtilen, nur auf Glycerinpräparaten scharf hervortretenden Strukturverhältnisse zur deutlichen Anschauung zu bringen, habe ich in Figg. 3—6 der Taf. XXXIII vier Zellkerne des Kerntypus 2 bei noch stärkerer, fast doppelt so starker, Vergrößerung wiedergegeben, als die übrigen Figuren gezeichnet sind und zwar nach Jodgrünfuchsinbehandlung und Glycerindifferenzirung. Die Nucleinkörper zeigen in Folge langen Liegens in Glycerin einen mehr grau violetten Farbenton, während sie in Kanadabalsam und nach Differenzirung durch absoluten Alkohol meist hellviolett erscheinen, wie dies die Figg. 9—13 zeigen (cf. oben p. 498 ff.). In Figg. 3 und 4 (Taf. XXXIII) ist das Plastingerüst, das bald feinfädig, bald feingekörnt aussieht, an vielen Stellen ganz frei von Nucleinkörpern und hebt sich hier als hellere Partie gegen letztere ab, etwa äh-

lich wie es Fig. 14 der Taf. XXXII von dem Kern von *Pleurobranchus* demonstriert. In fernerer Übereinstimmung mit diesem Kerntypus von *Pleurobranchus* trifft man auch bei dem Kerntypus B vom Hunde bisweilen Räume, welche auf den ersten Blick ganz leer erscheinen, bei genauerem Hinschauen aber öfter noch kurz abgerissene Plastinfäden aufweisen, welche von den benachbarten Plastingerüsten ausgehen, wie es z. B. Fig. 3 rechts unten zeigt. Im Leben sind diese Partien zweifelsohne gleichfalls durchweg mit Plastin erfüllt, und nur durch die Behandlung sind sie auf Schnitten leer geworden. Dasselbe gilt offenbar von den weiten fast ganz substanzleeren Räumen des Kerns der Fig. 6 (Taf. XXXIII). Wahrscheinlich hat hier ein gleich lockeres und darum leicht zerstörbares Plastingerüst vorgelegen, wie es sich in den hellen Partien der Kerne Figg. 3 und 4 noch zum größten Theil bewahrt hat. Übrigens erhält die Sublimathärtung und die von mir verwandte Aufklebemethode (cf. oben Methodisches) die Kerne sehr vollständig und so substanzarme Räume, wie sie der Kern in Fig. 6 aufweist, traf ich verhältnismäßig selten.

Die Fig. 3 (Taf. XXXIII) zeigt uns ferner die Nucleinkörper an vielen Stellen auf den Plastinfäden deutlich hinter einander gereiht, genau wie wir es beim Kerntypus 2 von *Pleurobranchus* (cf. Fig. 15 auf Taf. XXXII) gesehen haben. Ist der Abstand zwischen den linear angeordneten Nucleinkörnchen ein größerer, so erkennt man deutlich zwischen ihnen die feinen Plastinfäden als Verbindungsstücke. Oft liegen die Nucleinkörper aber so dicht, dass man von dem Plastingrundfaden nichts mehr sehen kann. In manchen Fällen verschmelzen auch die Nucleinkörper direkt mit einander, nehmen also die Form des Kerngerüsts an, wie es FLEMMING beschrieben hat, wenigstens erkläre ich mir so die dickeren stärker gefärbten, mehr oder weniger homogen aussehenden Fäden, die man öfter neben den Körnchenreihen trifft, wie dies z. B. Fig. 6 (Taf. XXXIII) zeigt. Ähnlich dicke chromatische Fäden von homogenem Aussehen sah ich auch öfter bei dem entsprechenden Typus 2 von *Pleurobranchus* (cf. Fig. 15 der Taf. XXXII). Dieser reihenweisen Anordnung begegnet man aber nur bei den kleinen oder mittelgroßen Nucleinkörpern, die größten Nucleinkörper liegen dagegen stets isolirt (Figg. 3—6, Taf. XXXIII), genau wie wir es bei *Pleurobranchus* (cf. z. B. Figg. 11, 13, 14, Taf. XXXII) gesehen haben. Besonders gilt dies von den Nebennucleolen¹ (cf. oben p. 530 und das vierte Kapitel).

¹ Betont sei, dass hier wirkliche Nebennucleolen, nicht aber Netzknoten im Sinne FLEMMING's vorliegen. Um solche handelt es sich bei den großen

In den Kernen Figg. 3 und 4 der Taf. XXXIII ist das Plastingerüst an den meisten Stellen nur spärlicher mit Nucleinkörpern besetzt, an gewissen Stellen häufen diese sich aber, so besonders an der Peripherie des Kerns, und lassen dann nur noch undeutlich das Plastingerüst zwischen sich unterscheiden. Noch dichter liegen die Nucleinkörper im Kern Fig. 5 der Taf. XXXIII und zwar im weit-aus größten Theil desselben, Plastinfäden kann man hier zwischen ihnen kaum nachweisen, wohl aber sieht man trotz der dichten Lagerung die Nucleinkörper wieder öfter reihenweise fädig hinter einander gereiht. In der rechten unteren Ecke des Kerns der Fig. 5 (Taf. XXXIII) lockert sich aber das Gefüge der Nucleinkörper und gleichzeitig wird auch wieder das Plastingerüst deutlicher.

Während also in Figg. 3 und 4 im größten Theil des Kerns das Plastingerüst deutlich hervortritt, ist es im Kerne der Fig. 5 nur noch an einem sehr beschränkten Gebiet (rechts unten) zu erkennen. Schließlich haben wir in den Kernen des Typus *A* (cf. Fig. 7, Taf. XXXIII) Kerne kennen gelernt, die durchweg vollgepfropft mit Nucleinkörpern sind und nirgends mehr ein Plastingerüst unterscheiden lassen. Da dieser Typus aber durch alle Übergänge mit dem Typus *B* (Figg. 3—5, Taf. XXXIII) verbunden ist, ferner in einem und demselben Kerne man oft die deutlich plastinhaltigen und nucleinarmen Abschnitte in die nucleinerfüllten Partien ohne erkennbares Plastin übergehen sieht und zwar in der Weise, dass das Plastingerüst immer undeutlicher wird, je mehr sich die Nucleinkörper anhäufen (cf. Fig. 3 und 5, Taf. XXXIII), so glaube ich, dass auch in den Fällen, wo nur Nucleinkörper zur Beobachtung kommen, wie dies bei dem Kerntypus *A* der Fall ist (z. B. Fig. 7, Taf. XXXIII und Fig. 5, Taf. XXXIV), in Wirklichkeit doch stets ein Plastingerüst vorhanden ist, das nur durch die dichtgelagerten Nucleinkörper verdeckt wird, d. h. dass also zwischen den Kernen des Typus *A* und *B* kein principieller, sondern nur, wenn ich so sagen darf, ein gradueller Unterschied besteht, in so fern bei jenen die Nucleinkörper vorherrschen, bei letzteren aber dem Plastingerüst gegenüber mehr zurücktreten.

Wahrscheinlich haben wir es auch hier, wie ich dies schon für

Nucleinkörpern der Spinalganglienzellkerne der Säugethiere eben so wenig wie bei den Ganglienzellkernen der Gastropoden, denn niemals sieht man hier chromatische Fäden, d. h. Nucleinkörperreihen sich vereinigen, sondern die großen Nucleinkörper liegen stets wie die Hauptnucleolen frei im Plastingerüst.

Pleurobranchus betonte (cf. p. 521), in den verschiedenen gebauten Kernen mit physiologisch verschiedenen Zuständen des Kerns zu thun.

Ob in den Kernen des Typus *A* (Fig. 7, Taf. XXXIII) eine lineare Anordnung der Nucleinkörper vorliegt, oder ob diese ganz regellos in ein sehr engmaschiges Plastingerüst eingestreut sind, gleich dem Typus 1 von *Pleurobranchus* (cf. Figg. 11, 13 und 14, Taf. XXXII), muss ich unentschieden lassen, doch halte ich die letztere Möglichkeit für die wahrscheinlichere.

Was die Form und den Bau der Nucleinkörper selbst betrifft (Figg. 3—14, Taf. XXXIII), so sind die größeren bald mehr eckig und vielgestaltig, bald rundlicher, besonders gilt das Letztere von den allergrößten, den Nebennucleolen FLEMMING's. Meist erscheinen die größeren Nucleinkörper mehr oder weniger homogen, nicht selten glaubt man aber ähnlich wie bei den Gastropodenganglienzellkernen (cf. z. B. Fig. 13, Taf. XXXII) in ihnen eine Körnelung unterscheiden zu können, so dass wahrscheinlich auch bei den uninucleolären Ganglienzellkernen der Wirbelthiere die Makrosomen in vielen Fällen nur Konglomerate von Mikrosomen darstellen, worauf ich im vierten Kapitel noch eingehender zurückkomme.

Durch Pikrokarmine färben sich die Nucleinkörper intensiv roth (Figg. 24, 25, Taf. XXXIII), das Plastin kommt auch hier in den meisten Kernen in Folge der dichten Lagerung der Nucleinkörper (Typus *A*) nur undeutlich zur Beobachtung (Fig. 25). In Kernen, in denen die Nucleinkörper lockerer gefügt sind, erscheint es (Fig. 24) als eine farblose bis schwach gelbliche Substanz, in der die einzelnen Körnchen resp. Fädchen nur schwer zu unterscheiden sind.

b. Eier.

(Taf. XXXV—XXXVIII, Fig. 1—12.)

Unter den Eikernen der verschiedenen Thiere existiren ganz ähnliche Unterschiede, wie wir sie bei den Ganglienzellkernen kennen gelernt haben. Die sehr großen (dotterreichen) Eier der niederen Wirbelthiere enthalten in ihren Kernen viele große erythrophile Nucleolen, genau wie die großen Ganglienzellen der Gastropoden, die kleinen (und dotterarmen) Eier der Säugethiere stimmen dagegen mit den ebenfalls verhältnismäßig kleinen Ganglienzellen der Wirbelthiere überein, in so fern sie gleich diesen nur einen einzigen sehr großen Nucleolus aufweisen, der gegenüber den übrigen Kernelementen scharf hervortritt. Die beiden entsprechenden Kerntypen, d. h. einerseits die uninucleolären und andererseits die multi-

nucleolären zeigen auch sonst bei Ganglienzellen und Eiern gewisse Übereinstimmung im Bau, worüber im letzten Kapitel noch ausführlicher gesprochen werden wird.

Was zunächst die großen dotterreichen **multinucleolären Eier** anlangt, so habe ich ihre Kernverhältnisse besonders bei den Fischen (Cobitis) und Amphibien (Frosch) eingehender studirt. Letztere sind ungleich günstigere Objekte als erstere. Fig. 1 B (Taf. XXXV) stellt einen Theil eines Querschnittes durch den Kern eines großen reifen Eierstockeies vom Frosch nach Sublimathärtung und Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin bei etwa derselben Vergrößerung dar, bei welcher die Ganglienzellkerne der Gastropoden auf Taf. XXXII wiedergegeben sind. Die Struktur des Kerns tritt besonders in seinem breiten peripheren Abschnitt deutlich zu Tage. Hier setzt er sich wie z. B. bei X aus kaum mittelgroßen im Durchmesser etwas schwankenden Nucleinkörpern von fast dunkelschwarzer Färbung und aus einer helleren, zwischen diesen liegenden Substanz zusammen, welche selbst bei stärkerer Vergrößerung nur fein granulirt erscheint. Diese letztere ist von CARNOY¹, der die Eikerne der Amphibien außerordentlich genau auch in chemischer Beziehung untersucht hat, als Plastin erkannt worden. Auch ZACHARIAS² hatte schon früher angegeben, dass die Eikerne ein Plastingerüst enthalten.

CARNOY beschreibt und zeichnet das Plastingerüst als Netzwerk feiner Fädchen. Beim Frosch kann man dies auf Schnitten nur schwer erkennen. Bei sehr starker Vergrößerung macht es allerdings, besonders in den ganz peripheren Theilen des Kerns, oft den Eindruck, als wenn die feinen Körnchen sich in gleich zarte Fädchen fortsetzten und die Körnchen nur die Knotenpunkte darstellten, in denen sich die Fädchen treffen. Da CARNOY noch ungleich günstigere Objekte als den Frosch untersucht hat, so glaube ich mit Rücksicht auf die sehr genauen Studien CARNOY's, dass thatsächlich überall das Plastingerüst ein Netzwerk von Fädchen darstellt.

An etwas weiter gefügten Stellen des Plastingerüstes erkennt man ferner oft deutlich, dass zwischen den Plastinfädchen resp. Körnchen noch eine homogene Substanz liegt, die CARNOY als Enchylema bezeichnet und für sehr bedeutungsvoll bei den chemischen Processen, die sich im Kern abspielen, erklärt.

Die Kerne des Froscheies stimmen also im Wesentlichen mit den

¹ CARNOY et LEBRUN, La Cellule, l. c.

² ZACHARIAS, l. c.

multinucleolären Ganglienzellkernen (cf. z. B. Fig. 11, 13, 14, Taf. XXXII) überein, die ebenfalls überall deutlich aus stark sich färbenden Nucleinkörpern verschiedener Größe und aus einer hellen, d. h. schwach tingirbaren, meist feinkörnig, seltener feinfädig resp. netzig aussehenden Grundsubstanz bestehen, welch' letztere die kleineren und größeren Lücken zwischen den ersteren ausfüllt. Auch das Enchylema kam in den Ganglienzellen der Gastropoden zur deutlichen Unterscheidung.

Betrachten wir jetzt das Centrum des eben besprochenen Eikerns vom Frosch (Fig. 1 B, Taf. XXXV), so sehen wir hier zunächst die großen Nucleolen, welche zum Theil ganz eigenartige Formen zeigen und sich im Allgemeinen etwas dunkler tingiren als die Nucleinkörper, angehäuft und zwischen ihnen wieder allenthalben das helle Plastingerüst deutlich auf weitere oder kürzere Strecken hervortreten. Neben den Nucleolen finden sich aber auch hier im Centrum bald zahlreicher bald spärlicher Nucleinkörper von sehr wechselndem Durchmesser. Die größeren von ihnen haben theilweise ebenfalls ein sehr merkwürdiges Aussehen, bald die Form einer Hantel, bald eines Hufeisens etc. Von diesen größeren Nucleinkörpern sieht man häufig perlschnurförmig angeordnete kleinere Nucleinkörper ausgehen; schließlich erkennen wir, dass manche der großen so eigenartig gestalteten Nucleinkörper auch in der Färbung nachlassen. Alle diese Verhältnisse berühre ich hier nur kurz, da ich auf sie im vierten Kapitel noch sehr ausführlich eingehen werde.

Vergleichen wir mit dem eben beschriebenen reifen Eierstocksei ein jüngeres, kaum mittelgroßes, noch dotterfreies (Fig. 13, Taf. XXXV), so treten uns hier etwas andere Verhältnisse im Kern entgegen. Abgesehen von der ganz verschiedenen Lagerung der Nucleolen, die hier nicht central, sondern vorwiegend peripher sich finden, sehen wir auch die dunkel gefärbten Nucleinkörper, welche wieder in der Stärke stark variiren und zum großen Theil mikrosomartig klein sind, den Kern so dicht erfüllen, dass ein Plastingerüst nirgends scharf zu Tage tritt. Es liegen also hier abermals Anklänge an die Bauverhältnisse der Ganglienzellen von *Pleurobranchus* vor, in so fern wir auch hier Kernformen mit sehr eng gelagerten Nucleinkörpern und in Folge dessen sehr undeutlichem Plastingerüst kennen gelernt haben. CARNOY giebt ebenfalls an, dass das Plastingerüst bei den jungen Kernen stärker zurücktritt, zeichnet aber überall das feine Plastingnetzwerk zwischen den Nucleinkörpern auch hier ein. Ich habe es auf Schnitten in dieser Form nicht beobachtet. Auch in diesen

jüngeren Kernen sehen wir wieder an verschiedenen Stellen die Nucleinkörper perlchnurförmig auf weitere oder kürzere Strecken angeordnet und die Perlschnüre selbst bald gerade bald gebogen oder zickzackförmig, Strukturen, die mit der Auflösung der Nucleolen zusammenhängen und darum erst im vierten Kapitel wieder nähere Berücksichtigung finden werden.

In den allerjüngsten Eistadien (Figg. 1—7, Taf. XXXVI) sind die Kerne ebenfalls dicht erfüllt von Nucleinkörpern, welche hier meist mikrosomartig klein sind. Ein Plastingerüst tritt auf Schnitten nicht zu Tage. Doch ist es wahrscheinlich auch hier vorhanden, da es bei den uninucleolären Eiern in gleichem Stadium zweifelsohne existirt, wie wir gleich sehen werden. Diese Jugendform der Eier unterscheidet sich, wie wir aus dem zweiten Kapitel wissen, wesentlich dadurch von den alten Eiern, dass die Nucleinkörper sich nicht wie bei den letzteren durch Jodgrünfuchsin violett, sondern intensiv grün färben, d. h. also ungleich phosphorreicher sind. Ein gleicher Gegensatz bezüglich des Phosphorgehaltes der Nucleinkörper zwischen den jüngsten und alten Eikernen besteht auch bei den Fischen, wie dies die Figg. 3a—3e, 4 und 5, der Taf. XXXVII von *Cobitis* zeigen.

Gehen wir jetzt zu den uninucleolären Eiern der Säugethiere über, so zeigen diese im Grunde genommen dieselben Kernstrukturen wie die eben beschriebenen multinucleolären der niederen Wirbelthiere. Ich habe die einschlägigen Verhältnisse namentlich bei der Katze studirt. Die Figg. 3—12 der Taf. XXXVIII geben mehrere Eikerne derselben auf verschiedenen Entwicklungsstadien aus Schnitten durch ein Ovarium nach Sublimathärtung und Hämatoxylinfärbung wieder, d. h. also die Objekte waren genau so behandelt, wie die eben beschriebenen Eier vom Frosch (Taf. XXXV). Auch die Vergrößerung ist dieselbe wie bei letzteren. Die Eier Figg. 3—12 stammen aus verschiedenen großen Follikeln, die Figg. 3 und 4 aus GRAAFschen Follikeln, die Eier Figg. 9—12 aus primären Follikeln mit noch endothelartig plattem Follikelepithel. Im Kern Fig. 3 erblicken wir neben vielen sehr großen Nucleinkörpern, welche genau wie bei den uninucleolären Ganglienzellen (cf. bes. Fig. 4, Taf. XXXIII) die Form von Nebennucleolen angenommen haben, und neben wenig mittelgroßen makrosomenartigen Bildungen ungeheuer viel sehr dicht gelagerte Mikrosomen, welche besonders die obere Hälfte des Kerns einnehmen und diese ungleich dunkler erscheinen lassen als die untere, in welcher die Nucleinkörper, welche wie beim Froschei stets durch ihre starke Färbbarkeit dem Hämatoxylin gegenüber ausge-

zeichnet sind, nur spärlicher auftreten, dagegen eine bedeutend hellere Substanz stark entwickelt ist. Diese letztere erscheint stets so fein granuliert wie das Plastingerüst des Froscheies (cf. Fig. 1 B, Taf. XXXV) in der Regel und stellt zweifelsohne eine diesem entsprechende Bildung dar. Kern Fig. 4 (Taf. XXXVIII) zeigt die Mikrosomen nicht so gleichmäßig über eine große Fläche ausgebreitet wie Kern Fig. 3 oben, sondern an verschiedenen Stellen und in sehr mannigfaltiger Weise centriert, dabei noch enger zusammengedrängt, so dass ihre Pakete noch dunkler erscheinen als im Kern Fig. 3. Oft erscheinen diese Ansammlungsstellen der Mikrosomen als mehr oder weniger scharf gegen den übrigen Kerninhalt abgesetzte Stränge von sehr wechselnder Form, Länge und Stärke (Figg. 4, 5, 7), in manchen Fällen (in Fig. 6) als mehr formlose Massen, die sich nach außen allmählich lockern. Fast regelmäßig liegen diesen Mikrosomenmassen wieder makrosomenartige Nucleinkörper und Nebennucleolen von sehr wechselndem Durchmesser und sehr mannigfaltiger Struktur, oft in bedeutender Menge, eingebettet (Figg. 4—7), worüber im vierten Kapitel noch ausführlicher berichtet werden wird. Die helleren Kernpartien der Figg. 4—7 bestehen eben so wie in Fig. 3 wieder überwiegend aus Platin und wenigen eingestreuten mittelgroßen bis ganz kleinen Nucleinkörpern. Fig. 5 ist einem sehr dünnen Schnitt entnommen und zeigt gegenüber den Nucleinkörpern, welche sich in sehr verschiedener Weise, theilweise wieder strangförmig, anhäufen, ein starkes Hervortreten des Plastingerüstes, das z. B. links unten auf eine weite Strecke ganz frei von Nucleinkörpern ist, während dagegen in Fig. 6 die Nucleinkörper (meist wieder als Mikrosomenstränge mit eingestreuten Makrosomen und Nebennucleolen) stark überwiegen (cf. Näheres im 4. Kapitel). Betont sei, dass die Figg. 3—7 bis in die feinsten Details die Originale genau wiedergeben.

Die allerjüngsten Eier haben im Wesentlichen dieselbe Struktur, in so fern auch sie sich deutlich aus Nucleinkörpern und Platin aufbauen und diese beiden Elemente in sehr wechselndem gegenseitigem Lageverhältnis enthalten, wie dies aus Figg. 9—12 ersichtlich ist, welche die Kerne ebenfalls möglichst naturgetreu und bei gleicher Vergrößerung wie die Figg. 3—7 darstellen. In so fern besteht ein Unterschied den alten Eikernen gegenüber, als bei diesen jüngsten Kernformen einerseits die Nucleinkörper meist makrosomartig groß und Nebennucleolen nur seltener sind, andererseits nie stärkere Nucleinkörperstränge zur Ausbildung kommen, wohl aber die Nucleinkörper oft perlschnurartig einreihig hinter einander geordnet sind (cf. Fig. 11).

Auch hier bei den uninucleolären Eikernen färben sich genau, wie wir es schon bei den multinucleolären Eikernen konstatirt haben, und wie wir es im ersten Kapitel als Eigenthümlichkeit aller jungen Kerne kennen gelernt haben, die Nucleinkörper in den jüngsten Eiformen wieder nach Jodgrünfuchsinbehandlung deutlich grün, während sie in den älteren Eistadien die typisch hellviolette bis rothviolette Färbung annehmen, die wir bereits bei den älteren multinucleolären Eiern gefunden haben, wie ein Vergleich der Figg. 2 und 1 (Taf. XXXVIII) zeigt. Beide Figuren entstammen Kanadabalsampräparaten, welche zwar eine sehr schöne färberische Differenzirung aufweisen, die feineren Strukturverhältnisse aber, wie schon oft betont, nur sehr undeutlich erkennen lassen. In Fig. 2 entsprechen die hellen Räume zwischen den grünen Nucleinkörpern dem Plastingerüst, das wir auf den Glycerinschnitten nach Hämatoxylinfärbung so deutlich als feine farblose Körnelung zwischen den groben dunklen Nucleinkörpern unterscheiden konnten.

Durch Pikrokarmın nehmen genau wie bei den uninucleolären Ganglienzellen die Nucleinkörper wieder eine deutliche Rothfärbung an, während das Plastin farblos bis schwach gelblich erscheint.

c. Drüsen.

(Taf. XXXVIII, Fig. 31—35, XXXIX.)

Einen sehr mannigfaltigen Bau der Kerne habe ich bei den Drüsenzellen konstatirt.

Fig. 31 A der Taf. XXXVIII stellt den durch sehr bedeutenden Durchmesser ausgezeichneten Kern des als **Exkretionsorgan** fungirenden Seitengefäßes von *Ascaris* dar, nach Sublimathärtung und Färbung mit Hämatoxylin. Derselbe erinnert in seiner Struktur an die Kerne der großen Eier der niederen Wirbelthiere, z. B. des Frosches, in so fern er eine ungeheuere Zahl sehr scharf hervortretender, im Durchmesser stark schwankender, meist aber ziemlich großer Nucleolen und kaum mittelgroße Nucleinkörper von fast gleicher Färbbarkeit wie die ersteren enthält. Während aber bei den ältesten Eikernen des Frosches die Nucleinkörper lockerer gefügt sind und zwischen sich deutlich das Plastingerüst als feine helle Körnelung erkennen lassen, liegen sie hier ähnlich wie bei den noch dotterlosen Eiern des Frosches (cf. Fig. 13, Taf. XXXV) so dicht, dass eine zweite Substanz im Sinne des Plastins meist nicht zur deutlichen Unterscheidung kommt. Doch ist sie wahrscheinlich auch hier überall vorhanden, wenigstens glaubte ich bei starker

Vergrößerung an einigen etwas lockerer gefügten Stellen zwischen den dunklen Nucleinkörpern eine feinere helle Granulirung erkennen zu können, wie dies Fig. 31 *B* zu demonstrieren sucht, welche einen kleinen Theil des Kerns stark vergrößert sehr genau wiedergiebt, während der ganze Kern in Fig. 31 *A* diesbezüglich etwas schematisirt und bei schwacher Vergrößerung gezeichnet ist. Nicht selten trifft man die Nucleinkörnchen auch hier reihenweise angeordnet.

Nahe den eben beschriebenen *Ascaris*-Kernen stehen in ihrem Bau die großen **Spinndrüsenkerne** der Raupe, die ich besonders bei *Saturnia Pernyi*, und zwar von vier verschiedenen Entwicklungsstadien, untersucht habe. Sehen wir von den Nucleolen ab, die in großer Menge vorkommen und sehr eigenartig sind, wie wir im nächsten Kapitel noch sehen werden, so bestehen hier die Kerne (Figg. 1—9, Taf. XXXIX) meist aus sehr dicht und oft ganz regellos gelagerten mikrosomenartig kleinen Nucleinkörpern. Bisweilen treten aber neben diesen auch größere, oft eckige und vielgestaltige Makrosomen auf, welche nicht selten genau, wie wir es schon bei den großen multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden (cf. z. B. Fig. 13 Taf. XXXII) kennen gelernt haben, deutlich gekörnt erscheinen und sich offenbar aus Mikrosomen zusammensetzen. Ein Plastingerüst habe ich mit Bestimmtheit nicht nachweisen können, wohl aber liegen auch in diesen Kernen die Nucleinkörper öfter linear hinter einander, was mit einiger Wahrscheinlichkeit auf eine Plastingrundsubstanz im Sinne der Plastingfäden der Ganglienzellkerne des Typus 2 von *Pleurobranchus* (cf. Fig. 15, Taf. XXXII) und der Wirbelthiere (Figg. 3—6, Taf. XXXIII) schließen lässt. Hierfür sprechen auch die gleich zu schildernden Bauverhältnisse der Beindrüsen von *Phronima*. Auch FLEMMING¹ betont in Übereinstimmung mit MEVES², dass ein Linin in den Spinndrüsenkernen der Raupen nicht erkennbar sei³.

Im ganz anderen Bilde als die eben geschilderten beiden Kernarten erscheinen die **Beindrüsen** von *Phronima* (Figg. 32—35, Taf. XXXVIII). Hier treten mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit Fadenbildungen und netzförmige Verbindungen derselben auf. Die Fäden erscheinen in vielen Fällen nur als Reihen dicht hinter einander geordneter stark färbbarer (durch Karmin Figg. 32—34) Nucleinkörper

¹ MERKEL-BONNET, »Ergebnisse«. Zelle. 1895.

² MEVES, Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897.

³ Bisweilen glaubte ich helle farblose Grundfäden zu erkennen, sie waren aber so unbestimmt, dass ich sie nicht durch eine Zeichnung wiedergegeben habe.

von meist mittlerer Größe; an anderen Stellen sind die Nucleinkörper lockerer gestellt, dann erkennt man deutlich zwischen ihnen eine schwer tingirbare (nach Karminbehandlung kaum schwach rosa aussehende) scheinbar homogene Substanz als Grundmasse der Fäden. Schließlich begegnet man auch Fäden von oft sehr bedeutender Länge, welche nur aus dieser hellrosa gefärbten Grundsubstanz zu bestehen und einen Nucleinbesatz ganz zu entbehren scheinen (cf. bes. Fig. 34). Diese Fäden stimmen genau im Aussehen mit den Plastinfäden überein, die wir bei den Ganglienzellkernen des Typus 2 von *Pleurobranchus* (Fig. 15, Taf. XXXII) und beim Hunde (Figg. 3—6, Taf. XXXIII) kennen gelernt haben und stellen zweifelsohne eine gleiche Substanz dar. Nicht selten trifft man die oft ziemlich weiten Maschen des chromatischen, d. h. mit Nucleinkörpern besetzten Kernnetzes von ganz nucleinfreiem Plastingewebe erfüllt (cf. Fig. 33 u. 34), d. h. es liegen dann ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie bei manchen Kernen von *Pleurobranchus* (cf. z. B. Fig. 14, Taf. XXXII) und bei den ältesten Eikernen vom Frosch (cf. Fig. 1 B, Taf. XXXV) getroffen haben. Die hellen Räume in Fig. 33 und 34 sind wahrscheinlich im Leben alle zum größten Theil von einem solchen zarten Plastinnetze erfüllt gewesen, von dem sich aber auf Schnitten, ähnlich wie bei *Pleurobranchus* (cf. Fig. 11, Taf. XXXII), oft nur Spuren als kleine Fetzen erhalten haben. In manchen Fällen ist das chromatische Netzwerk so eng, dass die Nucleinkörper auf den ersten Blick regellos durch einander gelagert scheinen, und erst bei Anwendung stärkerer Vergrößerung ihre netzförmige Anordnung deutlicher zu Tage tritt. Häufig trifft man größere, durch sehr dunkle (Roth-) Färbung hervorstechende Partien in den Kernen von *Phronima* (Fig. 32), welche sich bei sehr starker Vergrößerung stets in äußerst dicht gedrängte Nucleinkörper auflösen lassen. Ob auch an diesen Punkten noch ein chromatisches Netzwerk vorkommt, oder ob die Nucleinkörper hier ganz regellos in ein sehr engmaschiges Plastingerüst eingelagert sind wie bei den Ganglienzellkernen des Typus 1 von *Pleurobranchus* (cf. z. B. Figg. 11, 13, 14, Taf. XXXII) und bei den Eiern, uninucleolären (Figg. 3—12, Taf. XXXVIII) wie multinucleolären (Fig. 1 B, Taf. XXXV), war nicht zu entscheiden. Doch halte ich auch hier (cf. das oben p. 534 über die uninucleolären Ganglienzellen Gesagte) das Letztere für das Wahrscheinlichere. Bemerken will ich, dass die Nucleolen, welche in großer Zahl vorhanden sind, auf den Karminpräparaten nicht scharf hervortreten, da sie meist in den eben beschriebenen dicken Nucleinansammlungen versteckt liegen; nach

Jodgrünfuchsinbehandlung stechen sie dagegen auch hier in der typisch knallrothen Farbe gegenüber dem cyanophilen Kerngerüst deutlich hervor (Fig. 35, Taf. XXXVIII).

Die Kerne der Beindrüsen von *Phronima* haben also eine Struktur, welche genau der Anschauung entspricht, die FLEMMING und seine Anhänger allgemein für den Kern vertreten, d. h. sie enthalten ein deutlich fädiges chromatisches, d. h. aus Lininfäden und aufgelagertem Chromatin bestehendes Gerüstwerk mit ausgeprägter Netzknotenbildung. Hervorgehoben sei noch, dass die *Phronima*-Beindrüsen eine große Ähnlichkeit im Bau mit den von HEIDENHAIN¹ so eingehend untersuchten und sorgfältig abgebildeten Leucocytenkernen zeigen².

Abermals ganz anders gebaut sind die Kerne der **Malpighi'schen Gefäße**, d. h. der Exkretionsorgane von **Blatta**. Zunächst muss ich auch hier wieder die große Verschiedenheit betonen, die im Bau der einzelnen Kerne, oft desselben Schlauches, besteht und wahrscheinlich ebenfalls durch den sehr wechselnden physiologischen Zustand der Kerne hervorgerufen wird. Allerdings beruht diese Mannigfaltigkeit theilweise auf noch anderen Strukturverhältnissen, als wir sie bei den Ganglienzellkernen und Eikernen kennen gelernt haben.

Kern 10 (Taf. XXXIX) stellt einen typischen Kern aus einem Sublimatpräparat und nach Doppelfärbung mit Jodgrün-Fuchsin dar. Wir unterscheiden in ihm sehr verschieden große intensiv grüne Nucleinkörper, welche verhältnismäßig sehr spärlich sind, ein sehr lockeres Gefüge zeigen und deshalb einzeln scharf im Kern hervortreten. Von einem Plastingerüst ist in diesem Kern nichts zu entdecken. In einigen wenigen Fällen sah ich aber auf Kanadabalsamschnitten von den groben grünen Nucleinkörpern hellere Fäden abgehen. Wahrscheinlich hängen also auch hier die Nucleinkörper in

¹ HEIDENHAIN, l. c.

² Leider standen mir von *Phronima* nur Alkoholpräparate zur Verfügung. Sie waren aber ganz vorzüglich konservirt, so dass die oben beschriebenen Strukturen nicht als Kunstprodukte gelten dürfen, zumal ich auch bei anderen Zellen, besonders Ganglienzellen, mich überzeugt habe, dass durch Alkohol keine solchen Kunstprodukte hervorgerufen werden. Hierfür spricht auch die große Ähnlichkeit dieser Kerne mit den von HEIDENHAIN vorzüglich konservirten Leucocytenkerne. Die untersuchten Thiere stammten von ganz verschiedenen Fundorten, sie wurden theils von Herrn Prof. CHUN, theils von Herrn Privatdocent Dr. BRAEM gesammelt, stimmten aber durchaus überein. Nur will ich bemerken, dass bei manchen Exemplaren die Kerne fast durchweg sehr engmaschig waren.

einem Plastingerüst, das aber nirgends zu stärkerer Ausbildung kommt¹.

Wenn sich nun auch in den Räumen zwischen den Nucleinkörpern Strukturen meist nicht nachweisen lassen, so sind sie doch von einer wahrscheinlich homogenen Substanz erfüllt, denn sie erscheinen oft deutlich gefärbt (cf. Figg. 10—24, Taf. XXXIX). Diese farblose Zwischensubstanz der Nucleinkörper entspricht offenbar dem Enchylema, das wir bei den Kernen mit sehr entwickeltem Plastingerüst zwischen dem letzteren unterscheiden konnten, wie bei den Ganglienzellen von *Pleurobranchus* und den Eiern. Das Interessante ist nun einerseits, dass dieses Enchylema in den einzelnen Kernen der MALPIGHI'schen Gefäße einen sehr verschiedenen Grad der Färbbarkeit zeigt, andererseits dass es sich stets in grünlichem Tone tingirt. In manchen Kernen (z. B. Figg. 10, 13, 18) erschien das Enchylema fast farblos, nur mit einem ganz zarten Hauch von grün. Im entgegengesetzten Falle, wie z. B. in Fig. 16, 17, 20, ist die Färbung eine so intensive, dass sie fast derjenigen der Nucleinkörper gleichkommt und diese besonders bei dichter Lagerung kaum mehr deutlich unterscheiden lässt. Fig. 20 links zeigt uns zwei verhältnismäßig sehr kleine Kerne dicht neben einander. Wir haben es in ihnen offenbar mit zwei jugendlichen Kernen zu thun, die eben erst durch Theilung aus einem Mutterkern hervorgegangen sind. Diese jungen Kerne zeigen das Enchylema besonders dunkelgrün. Auch sonst fand ich oft besonders die kleinen Kerne (cf. Figg. 16, 17) durch dunkleres Enchylema ausgezeichnet. Es liegt die Vermuthung nahe, dass dies ein Charakteristikum der jungen Kerne sei. Hierfür könnte die Thatsache sprechen, dass in anderen Epithelzellen ebenfalls die jugendlichen Kernformen oft eine ausgesprochene Grünfärbung des Enchylemas zeigen. Dies gilt besonders von den Epithelkernen des Centralkanals des Rückenmarks von Larven der Amphibien (cf. Figg. 1, 2, Taf. XXXIV), die auch im Übrigen eine gewisse Übereinstimmung mit den MALPIGHI'schen Kernen zeigen (cf. die Ann.).

Auf der anderen Seite trifft man aber auch oft ganz gleich große Kerne und nicht selten dicht neben einander, welche eine ganz verschiedene Färbung des Enchylemas zeigen. Es wäre also auch denkbar, dass bestimmte physiologische Zustände der Drüsenzellen durch intensivere Färbung des Kernenchylema ausgezeichnet sind.

¹ Auch in den sehr ähnlich gebauten Epithelkernen des Centralkanals der Amphibienlarven, besonders von *Triton*, konnte ich öfter neben den grünen Nucleinkörpern blasse Fäden unterscheiden.

FLEMMING¹ betont schon den großen Wechsel in der Färbbarkeit des Kernsaftes bei den Kernen der verschiedenen Gewebe, wenn auch FLEMMING'S Kernsaft zweifelsohne nicht in allen Fällen dem von mir als Enchylema unterschiedenen Kernelement entspricht (cf. Allgemeinen Theil). FLEMMING nimmt zur Erklärung dieser seiner Beobachtung an, dass außer im chromatischen Kerngerüst auch noch im Kernsaft Chromatin, d. i. Nuclein in diffuser Form enthalten sei. Ich theile diese Auffassung bezüglich der eben besprochenen Drüsenkerne durchaus und nehme an, dass zu gewissen Zeiten das Enchylema besonders nucleinhaltig ist.

Bei dieser Gelegenheit will ich daran erinnern, dass nach CARNOY im Enchylema sich wichtige Stoffwechselfvorgänge abspielen.

Auch FLEMMING giebt besonders von Epithelkernen die Färbbarkeit des Kernsaftes an. Es scheint also eine bei Epithelkernen sehr verbreitete Erscheinung zu sein und steht vielleicht hier in vielen Fällen im Zusammenhang mit der starken Theilungsfähigkeit dieser Kerne (cf. oben das zweite Kapitel).

Diese variable Empfänglichkeit des Enchyemas für den grünen Farbstoff ist das eine Element, das die oben betonte Mannigfaltigkeit der Kernbilder in den Drüsenzellen der MALPIGHI'Schen Gefäße von *Blatta* bedingt. Das zweite Moment (abgesehen von den Nucleolen, die erst im vierten Kapitel in Betracht kommen werden) liegt in den Nucleinkörpern wieder selbst, in so fern diese in den einzelnen Kernen in Größe, Form, Gefüge und Zahl sehr variiren. Meist sind sie aber wie in dem Anfangs beschriebenen Kern (Fig. 10) makrosomenartig groß und sehr locker gefügt. Bisweilen trifft man aber Kerne, die dicht erfüllt sind von Mikrosomen und Makrosomen fast ganz vermissen lassen (Fig. 23). Von dieser Kernform bis zu der ersteren kommen alle Übergänge vor (cf. Figg. 10—24). Es kehren also hier ähnliche Unterschiede wieder, wie wir sie schon früher, besonders bei den Ganglienzellen der Gastropoden, namentlich von *Pleurobranchus*, getroffen haben. Möglicherweise erfolgt auch bei den Kernen der MALPIGHI'Schen Gefäße gleich wie bei den Ganglienzellen von *Pleurobranchus* ein Zerfall der Makrosomen in Mikrosomen (cf. Näheres im vierten Kapitel).

Genau denselben Bau wie die Kerne der MALPIGHI'Schen Gefäße haben auch viele Epithelkerne des Darmkanals von *Blatta* (Fig. 25, Taf. XXXIX).

¹ FLEMMING, l. c.

d. Protozoen.

(Taf. XXXVIII, Figg. 22—30.)

Von den Protozoen habe ich die Infusorien und *Actinosphaerium* auf ihre Kernstruktur hin untersucht und zwischen beiden sehr weitgehende Unterschiede konstatiren können.

Was zunächst die **Infusorien** anbetrifft, so stellt Fig. 25 (Taf. XXXVIII) einen Kern von *Stentor* nach Sublimathärtung und Behandlung mit Jodgrünfuchsin dar. Er zeigt durchweg ein intensiv grünes Aussehen und setzt sich, wie man bei Anwendung von stärkerer Vergrößerung sich leicht, besonders auf Glycerinpräparaten, überzeugen kann, aus sehr dicht gelagerten Mikrosomen zusammen. Neben diesen treten noch einige größere nucleolenartig abgerundete Nucleinkörper auf, welche durch alle Übergänge mit den Mikrosomen verbunden sind. Eine zweite geformte Substanz im Sinne des Plastins habe ich nirgends unterscheiden können, wohl aber sieht man die Nucleinkörper bisweilen deutlich reihenweise angeordnet¹.

Paramaecium hat im Wesentlichen dieselbe Struktur des Kerns; auch hier (Fig. 22) besteht derselbe aus Mikrosomen, die wieder sehr eng bei einander liegen und öfter fädig aufgereiht sind. Er unterscheidet sich aber in so fern von demjenigen von *Stentor*, als die neben diesen Mikrosomen vorkommenden nucleolenartigen Nucleinkörper hier viel größer und zahlreicher sind.

Noch mehr nehmen nucleolenförmige Bildungen bei *Stylonychia* (Fig. 26) überhand. Untersucht man hier den mit Jodgrünfuchsin gefärbten Kern kurz nach erfolgter Differenzirung, d. h. wenn er noch intensiv grün gefärbt ist, so erscheint er nur aus grünen Nucleolen sehr verschiedener, theilweise aber sehr bedeutender Größe zusammengesetzt. Diese sind derartig eng gelagert, dass sich an solchen Präparaten über ihre Zwischensubstanz schwer etwas mit Sicherheit ermitteln lässt. Verblassen die Kerne etwas, und sind sie durch langes Liegen in Glycerin sehr durchsichtig geworden, so tritt auch hier die Zwischensubstanz der Nucleolen deutlich hervor und zeigt sich wieder genau wie bei *Stentor* und *Paramaecium* aus gleich grünen

¹ Die Kerne von *Stentor* fallen selbst bei oberflächlichem Zerzupfen der Thiere leicht heraus und lassen sich dann unter dem Deckglas bequem rollen, so dass man sie von allen Seiten studiren kann. Hierbei konnte ich in vielen Kernen bei bestimmter Lagerung derselben einen sehr großen kugeligen Nucleinkörper von nucleolenartigem Habitus unterscheiden, wie wir ähnliche gleich bei anderen Infusorien kennen lernen werden. Ob er allen Kernen zukommt, kann ich nicht genau angeben.

stellenweis fädig angeordneten Mikrosomen zusammengesetzt. Oft gewinnt es den Eindruck, als wenn die Mikrosomenfäden sich netzartig verbinden. Eine plastinartige Substanz ließ sich bei *Stylo-nychia* und *Paramaecium* eben so wenig wie bei *Stentor* nachweisen. Dennoch glaube ich, dass auch bei den Infusorienkernen eine solche existirt, wenn sie auch jedenfalls nur schwach entwickelt sein kann.

Dafür sprechen wenigstens die Strukturverhältnisse bei anderen Protozoen, besonders von *Actinosphaerium*, zu denen ich jetzt übergehen werde. Vorausschicken will ich, dass ich bei *Actinosphaerium* nur frei lebende Thiere, nicht aber encystirte Formen untersucht habe. Hier tritt nun nach Jodgrünfuchsinbehandlung überall in den Kernen (Figg. 27—30, Taf. XXXVIII) neben den Nucleinkörpern, die sich gleich denen der Infusorien intensiv grüningiren, deutlich eine zweite farblose bis ganz schwach rosa aussehende Substanz auf von genau derselben Struktur, wie sie das Plastin der Ganglienzellkerne des Typus 1 von *Pleurobranchus* und der Eikerne vom Frosch aufweist, d. h. sie erscheint selbst bei starken Vergrößerungen feinkörnig oder andeutungsweise fädig strukturirt. Zweifelsohne haben wir es in ihr auch bei *Actinosphaerium* mit einem Plastingerüst zu thun. Dasselbe ist in den ruhenden Kernen (Figg. 27—29) besonders peripher, oft in breiter Schicht, entwickelt und hier meist ganz frei von Nucleinkörpern, welche die centralen Kernpartien einnehmen. Bei der Karyokinese, der man bei gewissen Exemplaren sehr häufig begegnet, setzt sich die »Spindel« aus diesem fast farblosen Plastingerüst zusammen, nur mit dem Unterschiede, dass das Plastin in der »Spindel« eine sehr ausgesprochene Faden- und Netzstruktur zeigt, wie Fig. 30, welche ein Endstadium der Karyokinese darstellt, demonstirt. An den Knotenpunkten der Plastinfäden treten in der Spindel oft Verdickungen auf, die ich als Produkte dieses Plastinnetzes deuten möchte, da sie wesentlich denselben Ton wie das letztere zeigen. Im Inneren des Kerns konzentriren sich die Nucleinkörper und liegen hier oft so dicht, dass zwischen ihnen das Plastin nicht zur deutlichen Beobachtung kommt (Figg. 27, 28), sondern der centrale Theil, ähnlich wie bei Infusorien der ganze Kern, plastinfrei erscheint. In anderen Fällen sind die centralen Nucleinkörper aber lockerer gefügt, dann (Fig. 29) tritt überall zwischen ihnen auch hier das Plastingerüst deutlich hervor. Dasselbe erfüllt also zweifelsohne das ganze Innere der Kerne, genau wie bei den Ganglienzellen von *Pleurobranchus* und den Froscheiern, und wird nur stellenweise von den Nuclein-

körpern stark verdeckt. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse eben so bei den Infusorienkernen, d. h. haben auch diese, wie schon oben bemerkt, ein Plastingerüst, dass nur bei der dichten Lagerung der Nucleinkörper im ganzen Kerne nirgends zur scharfen Beobachtung gelangt.

Was die Nucleinkörper selbst anbetrifft, so liegt auch bezüglich ihrer ein wesentlicher Gegensatz zwischen den Kernen der Infusorien und von *Actinosphaerium* vor. Denn während bei jenen die größeren Nucleinkörper alle mehr oder weniger rundlich und scharf begrenzt, d. h. nucleolenartig sind, erscheinen sie hier bei *Actinosphaerium* in der Regel makrosomenförmig, d. h. als ganz formlose, unsicher umrissene Brocken von ungemein wechselnder Gestalt, Struktur und Größe (Figg. 27—29). Viele sehen ganz zackig aus, d. h. in einen oder mehrere verschieden lange Fortsätze ausgezogen, manche kommaförmig, andere klumpig etc. Bald erscheinen sie mehr oder weniger homogen, bald körnig, so dass man, wie bei den Makrosomen der Ganglienzellen (cf. oben p. 518 und p. 534 und z. B. Fig. 13 von Taf. XXXII) den Eindruck gewinnt, als wenn sie nur Konglomerate von Mikrosomen darstellten. Bisweilen treten deutlich grüne Fäden auf, welche wahrscheinlich ebenfalls durch eine Verschmelzung längs gestellter Nucleinkörper entstanden sind (Fig. 27). Im Umfang variiren die Makrosomen ebenfalls sehr bedeutend, einige übertreffen im Durchmesser noch die großen Nucleolenbildungen der Infusorien, mikrosomenartig kleine Nucleinkörper sind verhältnismäßig spärlicher. Auch in der Färbung der Nucleinkörper existiren Unterschiede, in so fern manche dunkelgrün, andere hellergrün aussehen. Die Chromosomen sich karyokinetisch theilender Kerne stellen kurze intensiv grün sich färbende Stäbchen dar (Fig. 30).

Manche Makrosomen sehen wie gefleckt aus, d. h. sie lassen in ihrem Inneren dunklere und hellere Partien unterscheiden (Fig. 29). Ich möchte glauben, dass dies mit der Entstehung der Makrosomen aus sich zusammenballenden Mikrosomen zusammenhängt und die hellen Stellen lediglich durch ein lockeres Gefüge der Mikrosomen bedingt werden. R. HERTWIG giebt in seiner ganz ausgezeichneten Arbeit über die Actinosphären¹ für diese Erscheinung eine andere Erklärung. Er nimmt nämlich neben den Nucleinkörpern und dem feinkörnig, resp. fädig-netzig erscheinenden Plastingerüst noch eine dritte Substanz an, welche er seinerseits als Plastin bezeichnet,

¹ R. HERTWIG, Über Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichhorni*. München 1898.

während er das von mir als Plastin unterschiedene Element achromatische Substanz nennt und für etwas wesentlich Anderes als meine Plastinsubstanz auffasst. HERTWIG hält nämlich sein Plastin für identisch der Masse der echten, d. h. bei Jodgrünfuchsin sich roth färbenden Nucleolen, die er Plastinnucleolen nennt, und glaubt, dass dieses Plastin ein Kittmittel sei, um die kleinsten Nucleinkörper, d. h. meine Mikrosomen zu größeren Brocken, d. h. meine Makrosomen (resp. Chromosomen) zusammenzukleben und erklärt das gefleckte Aussehen der letzteren in der Weise, dass an den hellen Stellen die Plastinsubstanz stärker entwickelt ist und das Nuclein mehr zurücktritt. Er giebt ferner an, dass auch in gewissen ruhenden Kernen die Plastinsubstanz sich central stärker ansammelt. Ich habe bei den freilebenden Thieren, die ich allein untersucht habe, nach Jodgrünfuchsinbehandlung im Kern eine den echten Nucleolen gleich roth sich färbende Substanz mit Sicherheit nicht unterscheiden können. CARNOY¹ hat bei den Eikernen der Amphibien ebenfalls eine Kittsubstanz zwischen den Nucleinkörpern in den oben beschriebenen Strängen, den Perlschnüren etc., d. h. den Auflösungsfiguren der Nucleolen (cf. unten das vierte Kapitel) beschrieben und sie hier im Gegensatz zu seinem i. e. meinem Plastingerüst als Globulin erkannt.

3. Zusammenfassung und Allgemeines.

Alle thierischen Kerne setzen sich aus Nucleinkörpern, aus einem Plastingerüst und aus einem die Maschen des letzteren erfüllenden strukturlosen, mehr oder weniger flüssigen Enchylema zusammen. Diese drei Kernelemente treten in sehr wechselnder Form und Menge und zwar nicht nur in den verschiedenen Geweben, sondern oft bei einer und derselben Kernart auf.

Die **Nucleinkörper**, welche bald phosphorreicher, bald phosphorärmer sind und sich dementsprechend durch Jodgrünfuchsin im ersteren Falle rein grün, im letzteren Falle hellviolett (bisweilen schwach röthlich) färben (cf. das zweite Kapitel) sind entweder granulartig klein: Mikrosomen, oder größer: Makrosomen. Die Makrosomen, welche meist eckig, sehr vielgestaltig und nur unbestimmt begrenzt sind, erscheinen theils mehr oder weniger homogen, theils deutlich gekörnt und stellen in vielen Fällen nur Konglomerate von Mikrosomen dar (cf. z. B. die multinucleolären Ganglienzellen Taf. XXXII,

¹ CARNOY, l. c.

Figg. 11—14). Mikrosomen und Makrosomen stehen oft genetisch in engem Zusammenhang, in so fern die Makrosomen nicht nur durch Zusammenballen der Mikrosomen entstehen, sondern auch zu gewissen Zeiten wieder in die letzteren zerfallen können, wie besonders bei den multinucleolären Ganglienzellen leicht zu verfolgen ist. (Die Makrosomen stehen also zu den Mikrosomen in demselben Verhältnis, wie die Nucleolen resp. Nebennucleolen gewisser Kerne, cf. das vierte Kapitel und die Schlussergebnisse.)

Das **Plastingerüst** zeigt sich ebenfalls in doppelter Form: entweder (1. Modifikation) stellt es durch den ganzen Kern ein ganz gleichmäßiges und sehr enges Netzwerk dar, das oft derartig dicht gefügt ist, dass es auf Schnitten, selbst bei starken Vergrößerungen, nur gekörnt aussieht; in diesem Falle sind die Nucleinkörper genau wie die Nucleolen ganz regellos einzeln dem Plastingerüst eingelagert, z. B. bei den uni- und multinucleolären Eiern (Figg. 3—12, Taf. XXXVIII, Fig. 1 *B*, Taf. XXXV) und bei den multinucleolären Ganglienzellen des Typus 1 (die Nucleinkörper sind meist makrosomenartig groß Figg. 11—14, Taf. XXXII), — oder (2. Modifikation) das Plastingerüst besteht aus einem sehr verschieden gestalteten, meist aber weiteren Netzwerk, in welchem die einzelnen Fäden oft auf lange Strecken deutlich zu verfolgen sind; dann liegen die (meist nur kleinen) Nucleinkörper den Plastinfäden in Längsreihen auf, oft so eng, dass die Nucleinkörper einzeln nicht mehr zu unterscheiden sind, d. h. der Kern zeigt ein deutliches chromatisches Kernnetz im Sinne FLEMMING's und seiner Anhänger, z. B. bei den multinucleolären Ganglienzellen des Typus 2 (Fig. 15, Taf. XXXII), bei vielen uninucleolären Ganglienzellen (Fig. 3, Taf. XXXIII), bei manchen Drüsenzellen (Figg. 32—35, Taf. XXXVIII). In vielen Fällen entspricht dieses Plastingerüst zum großen Theil den von den Autoren als Kernsaft gedeuteten Partien des Kerns. Besonders gilt dies von der 1. Modifikation (cf. z. B. Figg. 11, 14, Taf. XXXII, Figg. 2—12, Taf. XXXVIII); doch auch bei der 2. Modifikation werden die verschieden weiten Maschen des chromatischen Netzes oft von ganz nucleinfreien Plastinfäden erfüllt (cf. z. B. Fig. 3, 4, Taf. XXXIII und Fig. 34, Taf. XXXVIII). Manche Kerne zeigen stets nur die 1. Modifikation des Plastingerüstes z. B. die Eikerne. Bei vielen Kernen kommen beide Modifikationen neben einander vor. Oft, z. B. bei den multinucleolären Ganglienzellen, herrscht die 1. Modifikation vor, und nur in gewissen Kernen (Typus 2) tritt die 2. Modifikation, und zwar sehr

deutlich zur Beobachtung. Wahrscheinlich stellt diese 2. Modifikation dann einen bestimmten physiologischen Zustand dar, der etwa ähnlich wie die ersten Stadien der Karyokinese durch eine reihenweise Anordnung der Nucleinkörper charakterisiert ist. Bei manchen Kernen, besonders bei den Drüsen- und Epithelzellen, kommt vorwiegend die 2. Modifikation vor. Gleichzeitig tritt dann in diesen Kernen das Plastingerüst nicht selten nur in einer minimalen, kaum nachweisbaren Spur auf.

Das Enchylema kommt bei starker Entwicklung des Plastingerüsts, d. h. in der Mehrzahl der Kerne, nur undeutlich zur Beobachtung. Bei manchen der eben erwähnten durch sehr geringe Plastinentwicklung ausgezeichneten Kerne (Drüsenkerne, Epithelkerne), sind oft auch die Nucleinkörper verhältnismäßig nur spärlich und dann sehr locker gefügt. Hier tritt das Enchylema als eine strukturlose, aber deutlich und zwar in sehr verschiedenem Grade färbare Zwischensubstanz der Nucleinkörper zur Beobachtung (cf. z. B. Figg. 10—25, Taf. XXXIX). Da es sich stets ähnlich grün wie die Nucleinkörper färbt, so enthält es offenbar gleich diesen auch Nuclein und zwar phosphorreiches, entweder gelöst oder in diffuser Form.

Im Wesentlichen haben also meine Untersuchungen die Auffassung CARNOY's¹ vom Kernbau bestätigt (cf. die Einleitung des dritten Kapitels und unten das vierte Kapitel). Unrecht hat aber CARNOY, wenn er das Vorkommen chromaticher Netze im Sinne FLEMMING's ohne Weiteres leugnet. Bei den multinucleolären Eiern der niederen Wirbelthiere, die CARNOY ausschließlich untersucht hat, fehlen sie allerdings vollkommen. Eben so zweifellos kommen sie aber in bestimmten Kernen vor (2. Plastin-Modifikation), stellen aber in manchen Fällen wahrscheinlich nur einen vorübergehenden Kernzustand dar. Jedenfalls gehören die chromatischen Netze nicht zur Fundamentalstruktur des Kerns.

Im Grunde zu derselben Auffassung, wie ich sie vertrete, ist besonders HEIDENHAIN² (cf. oben die Einleitung) neuerdings gekommen, in so fern er gegenüber einer von ihm früher vertretenen Meinung betont, dass die Kernmikrosomen durchaus nicht immer reihenweise angeordnet sind, sondern z. B. in den Chromatinklumpen der Leukoocytenkerne ganz regellos durch einander liegen,

¹ CARNOY, l. c.

² M. HEIDENHAIN, l. c.

stets vollkommen von einander getrennt sind und durchaus selbständige Kügelchen darstellen, welche einem fädig strukturirten Linin eingelagert sind.

Dagegen habe ich nur in einem einzigen Falle Kernelemente getroffen, welche an das Oxychromatin HEIDENHAIN's erinnern. HEIDENHAIN's eingehendste Beobachtungen beziehen sich namentlich auf die Leukocytenkerne, die, wie wir aus dem zweiten Kapitel wissen, sehr phosphorreiche, d. h. bei Jodgrünfuchsin sich grün färbende Nucleinkörper enthalten. HEIDENHAIN konnte nun in den Leukocytenkernen neben den grünen Nucleinkörpern, die seinem Basichromatin entsprechen (cf. oben die Einleitung des dritten Kapitels) noch eine erythrophile, d. h. sich durch rothblaue Farbstoffgemische roth tingirende Körnelung unterscheiden, die er Oxychromatin nennt und unter Berücksichtigung der MALFATTI'schen Beobachtungen (cf. oben das zweite Kapitel p. 502) gleichfalls für Nucleinkörper, aber phosphorärmere erklärt. Ähnliche Verhältnisse konnte ich bei den Speicheldrüsen von *Saturnia* in vielen Kernen konstatiren. Auch hier treten, wie im nächsten Kapitel aber erst weiter ausgeführt werden wird, neben den intensiv grünen Mikrosomen gleich kleine Körnchen von eben so ausgesprochen rother Färbung nach Jodgrünfuchsinbehandlung in großer Menge auf. HEIDENHAIN schreibt bezüglich der Leukocytenkerne: »Bei den Kernen der großen sessilen Leukocyten, welche ich genauer studirt habe, zeigt sich nun oft, dass die Kügelchen der beiderlei chromatischen Substanzen in einem und demselben Balkenblättchen oder -klumpen der Gerüste bunt durch einander gewürfelt sind. Es ist dies ein sehr zierlicher und überraschender Anblick in demselben Kernstrange rein rubinroth und rein smaragdgrün gefärbte Kügelchen in wechselnden Anordnungen vereinigt zu sehen etc.« Diese Schilderung stimmt genau auch für viele Spinndrüsenkerne von *Saturnia* (cf. Fig. 2 auf Taf. XXXIX). Auf der anderen Seite besteht aber der große Unterschied zwischen den HEIDENHAIN'schen Leukocytenkernen und meinen *Saturnia*-Kernen darin, dass 1) neben den durch viele rothe »Oxychromatinkörnchen« ausgezeichneten Kernen andere, und oft zwar direkt benachbart auf demselben Schnitt, auftreten, welche keine Spur von Oxychromatin, sondern nur Basichromatin, d. h. ausschließlich grüne Mikrosomen enthalten, während HEIDENHAIN für alle Kerne gleichmäßig die Doppelfärbbarkeit des Chromatins, d. h. Basi- und Oxychromatin annimmt. 2) Dass die rothen Oxychromatinkörnchen durch alle Übergänge mit viel größeren gleich roth gefärbten Kugeln verbunden sind, die unzweifelhaft als

Nucleolen angesprochen werden müssen. Es ist daher noch fraglich, ob in den *Saturnia*-Kernen wirklich die rothen Körnchen dem Oxychromatin HEIDENHAIN's entsprechende Bildungen darstellen (cf. das vierte Kapitel). Bei allen übrigen von mir genauer untersuchten durch phosphorreiche Nucleinkörper ausgezeichneten Kernen, z. B. der multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden (cf. Figg. 1—5 der Taf. XXXII), der MALPIGHI'schen Gefäße und des Darmepithels von *Blatta* (cf. Figg. 10—25 der Taf. XXXIX) kommen solche rothe Oxychromatinkörnchen neben den grünen Nucleinkörpern nach Behandlung mit Jodgrünfuchsin bestimmt nicht vor, sondern nur noch roth sich färbende echte Nucleolen. Da ferner, wie eben bemerkt und weiter unten im vierten Kapitel ausführlicher beschrieben werden wird, selbst bei den Spinndrüsen von *Saturnia* viel Kerne ausschließlich von grünen Nucleinkörpern erfüllt sind, so hat offenbar das HEIDENHAIN'sche Oxychromatin nur eine beschränkte Verbreitung und stellt möglicherweise nur einen physiologischen Zustand bestimmter Kerne dar (cf. das vierte Kapitel und den Anhang p. 674).

In vielen Kernen sind, wie wir in diesem Kapitel und besonders im ersten Kapitel gesehen haben, die Nucleinkörper phosphorärmer und färben sich durch Jodgrünfuchsin mehr oder weniger violett. Diese phosphorärmeren Nucleinkörper zeigen öfter, wie ich besonders bei den uninucleolären Ganglienzellen der Wirbelthiere verfolgen konnte, feine Nuancen in der Färbung, die ich ebenfalls durch einen schwankenden Phosphorgehalt erklären möchte: Nicht nur dass die Violettfärbung in der Intensität oft schwankt, kommen bisweilen auch neben reinvioletten Nucleinkörpern solche vor, die einen schwachen Anflug von rosa haben. Im Grunde liegen also auch hier ähnliche Verhältnisse vor, wie sie HEIDENHAIN bei den Leukocytenkernen beobachtet hat. Bei den phosphorarmen Eikernen, besonders den multinucleolären, weisen die Nucleinkörper aber meist einen sehr gleichmäßigen, hell- bis rosavioletten, Farbenton auf.

Da das Plastingerüst oft, wie oben ausgeführt, selbst bei stärkerer Vergrößerung nur als helle Körnelung erscheint und offenbar stark quellungsfähig ist, wie uns die oben beschriebenen mit Kochsalz nachbehandelten Methylenblaupräparate und die Osmiumsäurekerne gezeigt haben (cf. p. 524 ff.), so könnte man vielleicht geneigt sein, das REINKE'sche Ödematin (cf. die Einleitung des dritten Kapitels) in meinem Platin wieder zu erkennen. Mein Enchylema müsste dann dem Linin REINKE's entsprechen, meine Nucleinkörper dem (Oxy- und Basi-) Chromatin REINKE's gleichgesetzt werden. Die

Kernbilder würden sich dann ziemlich genau decken. Dem widerspricht aber 1) dass nach REINKE die Ödematinkörner gröber sind als die Chromatinkörner, d. h. meine Nucleinkörper, was aber für die Plastinkörnelung selbst in Bezug auf die Mikrosomen nicht stimmen würde; 2) dass das Ödematin von REINKE bei den Eiern fehlen soll. In den Eiern tritt das Plastingerüst aber oft gerade besonders stark entwickelt auf.

HEIDENHAIN¹ hat mit Benutzung des REINKE'schen Kernschemas folgende Auffassung der verschiedenen Kernstrukturen ausgesprochen: »Es kommen nun Kerne vor, welche keinerlei Struktur im engeren Sinne zeigen (keine Faden-, Netz- oder Wabenstrukturen), welche lediglich vollgestopft sind mit Basi- und Oxychromatinkügelchen, zwischen denen dann noch eine geringe Menge Linin vorhanden sein mag. Solche Kerne sind u. A. die Kerne der kleinsten Leukocytenformen. Es scheint mir, dass man von hier seinen Ausgang nehmen muss, denn es kommen nun zweitens Kerne vor, welche dem WALDEYER-REINKE'schen Typus wenigstens in den wesentlichsten Zügen entsprechen; bei diesen sind inzwischen rundliche, in meinen Präparaten unfärbbare, also meist durchscheinende (vacuolenartige?) Lücken in der Grundmasse des Kerns aufgetreten. Diese rundlichen Lücken oder Maschen sind größer als die Basi- und Oxychromatigranula und sie werden wohl die Ödematingranula von REINKE enthalten. Ich fasse danach die Sache in formaler Beziehung so auf, als ob in dem aus einer gleichartigen Grundmasse (Linin) mit darin eingestreuten Granulis (Chromatingranula) bestehenden Kerne Ödematinvacuolen aufgetreten wären. Die sichtbare chromatische Struktur des Kerns würde demnach zunächst nur der optische Durchschnitt eines vollkommenen Wabensystems sein. Kerne, die dieser Schilderung entsprechen, fand ich (nach Härtung in Salicylalkohol) im Darmepithel des Frosches, und zwar in jenen Epithelzellen, welche in der Tiefe der Schleimhautfalten sitzen. Die überaus dichten anscheinenden Gerüst- und Netzbälkchen dieser Kerne waren durchaus so angeordnet, als ob sie Interglobularräumen entsprächen. Denn die Kontouren dieser Bälkchen waren überall mit hohen kugelartigen Ausschnitten versehen. Die zugehörigen Globuli oder Granula können

¹ M. HEIDENHAIN, Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Nebst einem Anhang: Orientierungstabelle über die wabigen, fädigen und membranösen Differenzierungen des Zellkörpers. Anat. Anz. 1900.

nicht gut etwas Anderes gewesen sein als die REINKE'schen Ödematinkörner, deren Vorkommen ja auch G. SCHLATER bestätigt hat. Danach wären die chromatischen Netze in diesem Falle eine Sekundärstruktur (entstanden durch passive Pressung). Bin ich nun sehr geneigt, bis hierher der WALDEYER-REINKE'schen Darstellung zu folgen, so muss ich daneben doch noch aufrecht erhalten, dass viele Kernformen vorkommen, welche echte Kerngerüste haben. Und diese entstehen dann mit Wahrscheinlichkeit dadurch, dass die halbflüssige Ödematinsubstanz in einander fließt, so dass tertiäre Strang- und Faserwerke bestehen bleiben. Diese würden ihrer Genese nach aus einer Grundsubstanz: Linin und in dasselbe eingestreuten Chromatigranulis bestehen, wobei, wie ich früher zeigte, die basichromatischen Granula wesentlich in den gröberen, die oxychromatischen Granula wesentlich in den feineren Theilen des Kerngerüstes suspendirt sind. Dies ist der Grund dafür, dass von den Autoren meist nur die groben Theile der Kerngerüste gefärbt werden, da nämlich Safranin, Gentianaviolett und andere basische Anilinfarben, sowie das im Wesentlichen gleichwirkende Hämatoxylin in Aller Hände sind, während sich nur sehr Wenige entschließen, auch saure Anilinfarben, sogen. Protoplasmafarben, auf den Kern in rationeller Weise einwirken zu lassen.«

Hierzu will ich bemerken, dass ich am Anfange meiner Untersuchung lange Zeit eine etwa ähnliche Anschauung über die verschiedenen Kernarten vertreten habe. Ich glaubte, dass die Kerne primär nur aus Nucleinkörpern und einer homogenen, plastinartigen, schwer färbbaren Zwischensubstanz bestünden — ich rechnete hierher die von Nucleinkörpern vollgestopften, d. h. scheinbar nur körnig strukturirten Kerne, z. B. des Typus *A* bei den Ganglienzellen der Wirbelthiere (cf. Fig. 7, Taf. XXXIII, Fig. 5, Taf. XXXIV), der Spinnstrüsen von *Saturnia* (cf. Figg. 1—9, Taf. XXXIX) etc., bei denen sich das Plastingerüst sehr schwer nachweisen lässt, — dass sekundär aber eine Vacuolisirung dieser Kerne eintritt, in Folge deren die homogene Plastingrundsubstanz nur noch als schwache Scheidewände von Vacuolen erhalten bleibt, die auf Schnitten als helle Fäden im Sinne des Linins der Autoren erscheinen — so erklärte ich die Ganglienzellen des Typus *B* der Wirbelthiere (cf. Figg. 3, 4, Taf. XXXIII) und des Typus 2 von *Pleurobranchus* (Fig. 15, Taf. XXXII), ferner die Kerne von *Phronima* (cf. Figg. 32—35 von Taf. XXXVIII). Diese Auffassung schien auch im schönsten Einklang mit anderen Beobachtungen zu stehen. So hatte eine ganz ähnliche Meinung

schon vorher AUERBACH vertreten, indem er schreibt¹: »Die von den Autoren so vielfach beschriebenen und auch wirklich hier und da zu treffenden intranucleären Fadennetze gehören nicht zur Fundamentalstruktur der ruhenden Zellkerne, sondern sind unbeständige und accidentielle durch Umformung der Grundstruktur entstehende Bildungen, die freilich theilweise schon im Leben sich einfinden, aber auch da, wo dies nicht der Fall ist, außerhalb des Körpers durch verschiedene Behandlungsweisen mit Sicherheit herbeizuführen sind. Im normalen ruhenden Zustande ist entsprechend der in einer früheren Periode der Wissenschaft herrschend gewesenen richtigeren Ansicht der Bau des Inneren des Zellkerns der, dass in einer Grundsubstanz, die in frischem Zustande homophon, im gehärteten auch mit den besten Linsen höchstens feinkörnig erscheint, größere, scharf begrenzte, isolirte stärker lichtbrechende und stärker färbbare Körperchen, Nucleoli, von wechselnder, aber für die verschiedenen Zellarten und hier speciell typischer Anzahl eingebettet sind.« Ferner sprachen dafür die Angaben SCHAUDINN's² über die Entwicklung gewisser Foraminiferenkerne; er konnte verfolgen, dass die Kerne primär stets vollständig homogen sind und erst sekundär in der weiteren Entwicklung ein vacuoläres, optisch als Netzwerk erscheinendes Gerüstwerk zur Differenzirung bringen.

Bei Erweiterung und Vertiefung meiner diesbezüglichen Studien erwies sich aber diese Auffassung als unhaltbar und wurde ich zu der oben vertretenen Anschauung gedrängt.

Was die physiologische Bedeutung der verschiedenen Kernelemente betrifft, so möchte ich mich nach mancher Richtung zu einer ähnlichen Auffassung bekennen wie sie CRATO für den Zelleib ausgesprochen hat.

Der Zelleib baut sich nach CRATO³ im Wesentlichen ganz gleich auf wie die Kerne nach meinen Beobachtungen. CRATO unterscheidet im Zelleib im Anschluss an die BÜTSCHLI'sche Theorie 1) ein Platingerüst, das er als wabig hinstellt, 2) eine von diesem umschlossene Flüssigkeit im Sinne des Enchylema BÜTSCHLI's und 3) sogenannte Physoden. Er lässt sich über diese drei Kernelemente folgendermaßen aus p. 411: »Die Wände, die zarten Lamellen, die die einzelnen Waben

¹ AUERBACH, Zur Kenntniss der thierischen Zellen. I. c. p. 4, 5.

² SCHAUDINN, Untersuchungen an Foraminiferen. I. Diese Zeitschr. 1895. Bd. LIX.

³ CRATO, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. COHN's Beiträge zur Biologie der Pfl. Bd. VII. 1896.

von einander trennen, sind für den Elementarorganismus von allergrößter Bedeutung, indem sie nicht nur der gesammten Zelle als Grundlage, den einzelnen Organen als Stütze dienen, sondern weil sie auch aus der wichtigsten Substanz alles Organisirten, aus dem lebensthätigen Plastin, bestehen.« Ferner p. 522: »Die Protoplasmabewegung ist stets ein mehr oder weniger schnelles Verschieben der einzelnen Lamellen des Plastingerüstes.« Die Physoden charakterisirt CRATO mit folgenden Worten p. 40: »Unter Physoden verstehe ich bläschenartige Gebilde, die mit den Lamellen in innigster Beziehung stehen, gewissermaßen die ausführenden Organe des Plastins, welch' letzteres durch das Lamellensystem repräsentirt wird, darstellen. Der Inhalt dieser Bläschen besteht aus sehr reaktionsfähigen, bereits individualisirten Substanzen, denen ein freies Bewegungsvermögen innerhalb der Lamellen zukommt. Nicht nur als Transporteure für plastische Baustoffe und als Speicherungsorte für individualisirte Substanz sind die Physoden anzusehen, sondern als wichtige chemische Werkstätten und vornehmlich als Athmungsorgane der Zellen. Zu den Physoden gehören der bei Weitem größte Theil der als Mikrosomen resp. Körner des Protoplasmas bezeichneten Gebilde.«

Dass die Kerne einer Eigenbewegung fähig sind, dafür liegen viele unzweifelhafte Beläge vor¹. Diese Bewegungen sind nun wahrscheinlich auch im Kern an das Plastingerüst gebunden, wie man dies ja bei der Karyokinese an den aus dem Plastingerüst hervorgehenden Spindelfasern beobachtet hat. Bezüglich der Nucleinkörper glaube ich, dass auch sie wahrscheinlich ebenfalls einer selbstständigen Bewegung fähig sind, wenn auch nur in dem beschränkten Sinne, wie es CRATO von den ihnen entsprechenden Physoden des

¹ Kernbewegungen werden für die verschiedensten Zellen angegeben: Für die Eier u. A. von BRANDT (Über das Ei und seine Bildungsstätte. 1878), KORSCHULT (Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. IV), STUHLMANN (Die Reifung des Arthropodeneies. Ber. Naturforsch. Gesellsch. Freiburg 1886), BRASS (Biologische Studien. 1883; für verschiedene Gewebszellen u. A. von KORSCHULT (l. c.: Drüsenzellen), KLEIN (Quart. Journ. Micr. Sc. 1879 und Centralbl. für med. Wissenschaft. 1879: Drüsenzellen), STRICKER (Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien 1877: Blutzellen), FROMMANN (Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1884: Blutzellen), UNGER (Med. Jahrb. Wien 1878: Epithelzellen), PEREMESCHKO (Arch. f. mikr. Anat. 1879: Epithelien); für die ersten Furchungskerne und überhaupt Kerne junger Entwicklungsstadien u. A. von WEISMANN (Festgabe für HENLE, Bonn 1882), BÜTSCHLI (Nova Acta Acad. Leop. Carl. 1873), O. HERTWIG (Morph. Jahrb. 1876, 1877). Meist werden die Bewegungen der Kerne direkt als amöboide bezeichnet und angegeben, dass der Kern Fortsätze aussendet und wieder einzieht.

Zelleibes annimmt; zu Gunsten dieser Auffassung spricht die Tatsache, dass die Nucleolen, welche, wie wir im vierten Kapitel sehen werden, aus den Nucleinkörpern hervorgehen, zweifelsohne wandern können, worauf ich im vierten Kapitel ebenfalls noch zurückkomme. In ihrer Thätigkeit stehen die Nucleinkörper wahrscheinlich den CRATO'schen Physoden des Zelleibes ebenfalls nahe, wenn auch die chemischen Prozesse, die sich in ihnen abspielen, in Folge ihrer ganz verschiedenen chemischen Zusammensetzung andere sein werden, als in den Physoden des Zelleibes, in so fern sie mehr oder weniger phosphorreiche Nucleine enthalten, die den Zelleibphysoden abgehen. Ferner unterscheiden sich von den letzteren die Nucleinkörper noch in dem wichtigen Punkte, dass sie bei der Zellvermehrung nachgewiesenermaßen eine hervorragende Rolle spielen (cf. noch die Schlussergebnisse).

Was das Enchylema anbelangt, so möchte ich dagegen nicht den Standpunkt CRATO's vertreten, der in ihm eine bedeutungslose Flüssigkeit erblickt, sondern namentlich auf Grund meiner Untersuchung der enchylemareichen Drüsenkerne mich eher CARNOY anschließen, der in das Enchylema ebenfalls wichtige Stoffwechselforgänge verlegt.

Zum Schluss will ich noch einmal betonen, dass Sublimat ein hervorragendes Kernfixierungsmittel ist, wie aus einem Vergleich mit den lebensfrischen Objekten constatirt werden konnte, dagegen Osmiumsäurepräparate nur mit sehr großer Vorsicht zu verwerthen sind, da auf diesen gerade die wichtigsten Kernelemente, die Nucleinkörper, sich fast ganz der Beobachtung entziehen. Die Granulationen, die hier den Kern erfüllen, gehören dem Plastingerüst an, wie ich oben sehr ausführlich dargelegt habe (cf. p. 525 ff.).

IV. Nucleolen.

1. Historisches.

Die Ansichten der Autoren über das Wesen und die Bedeutung der Nucleolen gehen weit aus einander. FLEMMING¹ betrachtet die Nucleolen für besondere Reproduktions- und Ansammlungsstellen des Chromatins, die aber häufig anders reagiren als letzteres und daher mit diesem nicht identisch sind, sondern eine chemische Modifikation, Vorstufe oder Doppelverbindung desselben darstellen. Er betont ferner, dass unter den Nucleolen stoffliche Differenzen bestehen und

¹ FLEMMING, l. c.

in vielen Kernen gleichzeitig zwei in ihrem Verhalten sehr verschiedene Nucleolenarten auftreten, nämlich ein großer Hauptnucleolus und viele kleine Nebennucleolen.

Sehr verbreitet ist die Auffassung (RHUMBLER¹, KORSCHOLT², SCHWARZ³, BRASS⁴, PFITZNER⁵ u. A.), dass die Nucleolen Anhäufungen von Stoffen darstellen, die später im Kern (oder auch außerhalb desselben) anderweitige Verwendung finden. So behauptet RHUMBLER⁶ besonders für die Nucleolen der Protozoen und Eier, welche er als einheitliche Bildungen ansieht, dass sie keine morphologisch strukturierten Gebilde seien, sondern Reservestoffe darstellten, welche eben so wie die Dotterplättchen des Eies bei dessen Wachsthum bei der weiteren Ausbildung des Kerns verbraucht würden (cf. Weiteres unten p. 667).

Dem gegenüber wird von anderer Seite der Standpunkt vertreten, dass die Nucleolen in gleicher Weise wie der Kern als ein Organ der Zelle angesehen werden müssen, so besonders von LEYDIG⁷, der in den Nucleolen hoch organisirte lebendige Bildungen erblickt.

Zu einer ähnlichen Anschauung, wenigstens für einen Theil der Nucleolen, bekennt sich HÄCKER⁸. Er macht speciell für die Eier einen großen Unterschied zwischen dem Hauptnucleolus und den Nebennucleolen FLEMMING's. Als den Nebennucleolen vollständig entsprechende Bildungen nimmt er aber auch sämtliche Nucleolen der Eier der niederen Wirbelthiere, Fische, Amphibien an⁹. Bezüg-

¹ RHUMBLER, Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper etc. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.

² KORSCHOLT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. SPENGLER's Jahrb. IV, 1. 1891.

³ SCHWARZ, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Breslau 1887.

⁴ BRASS, Biologische Studien. Die Organisation der thierischen Zelle. Halle 1883.

⁵ PFITZNER, a) Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1886. — b) Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.

⁶ RHUMBLER, l. c.

⁷ LEYDIG, Über das unbefruchtete Ei etc. SPENGLER's Zool. Jahrb. III. 1889.

⁸ HÄCKER, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI, XLII. Jahrg. 1893.

⁹ HÄCKER unterscheidet bei den Keimbläschen der verschiedenen Thiere folgende drei Typen: 1) den Lamellibranchientypus: der Hauptnucleolus besteht aus zwei Substanzen, d. h. aus Haupt- und Nebennucleolarsubstanz; das sind die zweitheiligen Nucleolen der Autoren, cf. unten p. 641, 2) den Echinodermen-

lich der letzteren vertritt er einen ganz ähnlichen Standpunkt wie RHUMBLER, KORSCHULT etc., d. h. er hält sie für unorganisirte Stoffwechselprodukte, die in der chromatischen Substanz als Abspaltungsprodukte entstehen und sich später auflösen, um in den Kern oder Zelleib zu diffundiren und so wahrscheinlich ein Enzym zu bilden, das die Veränderungen und Leistungen der Zellsubstanz auslöst. Eine ganz andere Ansicht hat HÄCKER aber von den Hauptnucleolen und zwar namentlich auf Grund seiner Untersuchungen der Echinodermeneier. Hier fand er nämlich die Nucleolen entweder ganz homogen oder mit Vacuolen von sehr wechselnder Zahl, Größe und Anordnung erfüllt, und konnte am lebendigen Objekt beobachten, dass diese Vacuolen ganz periodisch entstehen und vergehen; im Speciellen sah er, wie aus kleineren Vacuolen, die zuerst sich zeigten, durch Zusammenfließen eine große Hauptvacuole entstand, die zur Zeit ihrer stärksten Ausbildung vom Centrum des Nucleolus an die Peripherie rückte und dann ihren Inhalt nach außen ergoss, entweder in den Kern oder direkt in den Protoplasmaleib. Für letztere Annahme sprach die Beobachtung, dass die Kernmembran an der Stelle des Hauptnucleolus während der Systole oft sich eingebuchtet zeigte. Welchen Werth die in den Zelleib diffundirende Vacuolenflüssigkeit für das Leben der Zelle hat, lässt HÄCKER unbestimmt, doch spricht er auf Grund gewisser Beobachtungen bei den Daphniden die Vermuthung aus »dass in secernirenden Zellen die Vacuolenflüssigkeit vielleicht in der Art eines Enzyms wirksam ist, welches die Zellsubstanz in bestimmter Weise verändert«, d. h. er schreibt ihr also im Grunde eine ähnliche Bedeutung zu, wie den Nebennucleolen¹.

typus: neben einem großen indifferenten Hauptnucleolus treten kleine Nebennucleolen auf, 3) den Vertebratentypus: das Keimbläschen ist multinucleolär, alle Nucleolen sind hier Nebennucleolen.

¹ Cf. noch Weiteres über die HÄCKER'sche Auffassung unten p. 598 ff. Über das Verhältnis des Hauptnucleolus zu den Nebennucleolen spricht sich HÄCKER noch in folgender Weise aus (p. 290): »Bei vielen Formen, z. B. bei den Echinodermen, tritt an Stelle zahlreicher Nebennucleolen ein einziger formbeständiger Hauptnucleolus in vikariirender Weise auf. Es liegt daher nahe denselben als ein Organ zu betrachten, welches die bei der Umlagerung des Chromatin sich bildenden Spaltprodukte in sich aufnimmt, umsetzt oder verdichtet, dass also der Hauptnucleolus bei den Stoffwechselferscheinungen des Chromatins und damit des Kerns und der Zelle überhaupt eine bedeutsame Rolle spielt«, und p. 294: »Einer der Nebennucleolen kann sich zu einem Hauptnucleolus differenziren und nimmt dann als solcher die gesammte von Chromatin abgespaltene Flüssigkeit in sich auf. Der physiologische Vorgang ist dann ein complicirterer, indem sich die Spaltprodukte innerhalb des nucleolären Plasmas

Ganz ähnliche Beobachtungen wie HÄCKER hat BALBIANI¹ schon vor Jahren veröffentlicht².

Auch O. HERTWIG verzeichnet entsprechende Befunde³.

abermals spalten; einer der sekundären Spaltprodukte stellt nach Obigem die Substanz des Nucleolus dar, der andere wird in flüssiger Form in den Rinden-
vacuolen abgeschieden. Das in letzteren sich ansammelnde Exkret wird von der im Laufe des Kernwachstums langsam sich vergrößernden Centralvacuole aufgenommen.«

¹ BALBIANI, Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux (Lu à la Société de biologie dans une des séances du mois de février 1864). Gazette médicale de Paris. 36. Jahrg. 3. Serie. XX. Bd. 1865.

² Die BALBIANI'sche Arbeit ist mir nicht zugänglich gewesen. HÄCKER giebt die Schilderung BALBIANI's sehr ausführlich wieder, indem er schreibt (l. c. p. 295): »Nach BALBIANI stellt der Keimfleck der Eizelle von *Phalangium opilio* ein schaumiges, von zahlreichen Vacuolen durchsetztes Gebilde dar. Von diesen Vacuolen dringen einige mehr oder weniger über die Oberfläche des Nucleolus hervor, indem sie sich in Gestalt eines Bläschens über die äußerste Schicht der Nucleolarsubstanz erheben. Wenn man eins dieser Bläschens länger beobachtet, so sieht man dasselbe allmählich wachsen, während die Oberflächensubstanz, welche seine Wandung bildet, sich unter gleichzeitiger Dickenabnahme mehr und mehr vorwölbt. Dann sieht man die Wandung plötzlich platzen und ihre Ränder ziehen sich gegen die Basis des dahinter befindlichen Bläschens zurück, welche letzteres sich zu einer kleinen becherförmigen Vertiefung umgebildet hat. Nach und nach verschwindet dann diese Vertiefung, indem sich ihr Grund allmählich gegen die Oberfläche des Keimflecks emporhebt. Während sich diese Vorgänge abspielen, schwillt ein benachbartes oder mehr oder weniger entfernteres Bläschens in gleicher Weise an und erfährt dasselbe Schicksal. Während so alle peripheren Bläschens der Reihe nach verschwinden, haben sich die sehr kleinen in der Tiefe des Keimflecks gelegenen Vacuolen vergrößert und der Oberfläche des Keimflecks genähert, um hier zu neuen Bläschens heranzuwachsen, die sich in der geschilderten Weise verhalten.« »Die gleichen Verhältnisse finden sich nach BALBIANI bei den meisten Spinnen und auch im Inneren eines Keimflecks eines Myriapoden (*Geophilus*) bemerkt man häufig eine oder mehrere Vacuolen, welche sich abwechselnd ausdehnen oder zusammenziehen. Im Momente der Diastole nähert sich jede Vacuole allmählich der Oberfläche des Keimflecks, ohne sich jedoch über das Niveau desselben zu erheben, wie dies bei *Phalangium* der Fall ist. Die Entleerung erfolgt ferner hier nicht durch plötzlichen Bruch der Vacuolenwandungen, sondern durch einen dünnen trichterförmigen Kanal. Es ist derselbe Kanal, den BALBIANI mehrfach beschrieben hat, und der im Inneren eines entsprechenden, von der Keimbläschenwandung ausgehenden Trichters liegend, die Vacuolen des Keimflecks mit der Substanz des Zelleibes selbst in Verbindung bringt. BALBIANI glaubt, dass das beschriebene Verhalten des Keimflecks eine allgemeinere Verbreitung hat. Über die Bedeutung des Vorganges wagt er noch keine Vermuthung auszusprechen.«

³ O. HERTWIG, Beitr. zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. III. Theil. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1878.

CARNOY¹ unterscheidet scharf Plasmanucleolen, die aus Plastin und Globulin bestehen, und Nucleinnucleolen. Die letzteren, welche er besonders bei den Eiern der Amphibien untersucht hat, hält er für eine besondere Form des Nucleins und zwar für die höchste Organisationsstufe desselben. Nucleolen und Nucleinkörper stehen nach CARNOY im engsten genetischen Zusammenhang mit einander und zwar in der Weise, dass die Nucleolen erst in der mannigfaltigsten Art in den Nucleinkörper zerfallen und dann sich wieder aus ihnen neu bilden, um bald darauf abermals in Nucleinkörper sich aufzulösen. Er nimmt während der Eireife eine große Anzahl, mindestens neun, Nucleolengenerationen an, die in schneller Folge zerfallen und neu sich bilden. CARNOY hält die Nucleolen im Wesentlichen für gleich gebaut wie den Kern und bezeichnet sie deshalb auch direkt als kleine Kerne.

Auf die viel umstrittene Frage, was man als Nucleolus zu bezeichnen hat, komme ich unten p. 665 noch kritisch zurück und werde darum erst dort die einschlägigen Arbeiten berücksichtigen. Auf einen dritten Theil der Nucleolenlitteratur werde ich schließlich noch bei Besprechung der zweitheiligen Nucleolen (cf. unten p. 641) ausführlicher eingehen.

2. Beschreibender Theil.

AUERBACH u. A. haben die Kerne nach der Zahl ihrer erythrophilen, d. h. bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische roth sich tingirender Nucleolen in multi- und uni- (oder mono-) nucleoläre eingetheilt. Dieser Gegensatz findet sich bei fast allen Gewebszellen und den Eiern.

a. Multinucleoläre Eier.

α. Amphibien.

(Taf. XXXV—XXXVII, Fig. 1—2.)

Die Kerne der Amphibieneier gehören zu den multinucleolären und sind reich an erythrophilen Nucleolen der verschiedensten, theilweise sehr bedeutender Größe.

Ehe ich auf die Beschreibung derselben näher eingehe, muss ich erst ausführlich der interessanten diesbezüglichen Beobachtungen CARNOY's gedenken. CARNOY¹ hält alle Nucleolenbildung bei den

¹ CARNOY et LEBRUN, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. T. XII. 1897. T. XIV. 1898.

Eiern der Amphibien für Nucleinnucleolen, die, wie schon in der Einleitung bemerkt, zu den Nucleinkörpern in engsten Wechselbeziehungen stehen, d. h. aus letzteren hervorgehen und in sie wieder zerfallen. CARNOY unterscheidet bei der Eireife der Amphibien drei Perioden und in jeder derselben mehrere, mindestens drei, Nucleolengenerationen, die auf einander folgen. Die Auflösung der Nucleolen ist sehr verschieden und geschieht in der Weise, dass aus den Nucleolen Figuren hervorgehen, die das mannigfaltigste, theilweise sogar ein sehr bizarres Aussehen zeigen. Bald haben sie die Form von mehr oder weniger behaarten Raupen oder Flaschenbürsten, bald von schwammigen Balken oder Würsten, bald sehen sie wie Perlschnüre oder Schlangen, bald wie Gänsefüße oder wie Basiden mit Sporen aus, bald sind es glatte, dicke oder dünne Fäden. Alle diese so verschiedenen Figuren haben aber das Gemeinsame, dass sie schließlich in Körnchen, d. h. Nucleinkörper zerfallen. Bisweilen zerstäuben sich die Nucleolen auch direkt in ganz formlose Körnerwolken. Ein Theil dieser Zerfallskörnchen löst sich nach CARNOY im Kern auf, die anderen geben dagegen den Ausgangspunkt für die Neubildung von Nucleolen und zwar abermals in verschiedener Weise: theils legen sie sich zu mehreren dicht neben einander, umhüllen sich mit einer Membran und nehmen so die Gestalt von Nucleolen an, theils wachsen sie einzeln je zu einem Nucleolus heran. Im ersteren Fall wird auch das Platingerüst (cf. das dritte Kapitel), dem die Nucleinkörnchen aufliegen, sammt dem dazwischen liegenden Enchylema in die neuen Nucleolen mit aufgenommen, so dass diese also alle Bestandtheile des Kerns enthalten, wesshalb auch (cf. die Einleitung) die Nucleolen von CARNOY für kleine Kerne erklärt werden. Alle die oben beschriebenen Figuren, die aus den Nucleolen bei der Auflösung hervorgehen, die Raupen, Flaschenbürsten, Perlschnüre, Fäden etc. hält CARNOY für schon im Nucleolus gebildet und entstammend aus den Nucleinkörnchen, die sich im Nucleolus zusammengethan haben. Dieselben werden dadurch frei, dass der Nucleolus platzt. Oft geschieht dies in Folge starker Vacuolenbildung. Die neu entstandenen Nucleolen wandern nach CARNOY an die Peripherie des Eikerns, wo sie aus dem Zellplasma Stoffe, die durch die Kernmembran diffundiren, aufnehmen und so heranwachsen, um dann wieder ins Innere des Kerns zu wandern und hier sich aufzulösen¹. Bei diesem Zerfall werden Stoffe frei, welche umgekehrt

¹ In dieser Beziehung steht CARNOY in scharfem Gegensatz zu BORN (Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton taeniatus*. Arch. für mikr.

wieder in das Zellplasma übertreten und die Dotterbildung hervorrufen. Viele Nucleolen scheinen besonders in der Jugend homogen. Auch diese sind nach CARNOY stets strukturirt und enthalten schon die Nucleinfäden.

Ich wurde auf den eben wiedergegebenen Inhalt der CARNOY'schen Arbeit erst aufmerksam¹, als ich meine Kern- und Nucleolenstudien schon abschließen wollte, den größten Theil des Textes bereits niedergeschrieben und die erläuternden Zeichnungen beinahe fertiggestellt hatte. Die interessanten Resultate CARNOY's bestimmten mich meine Untersuchungen noch einmal aufzunehmen. CARNOY hat ausschließlich die Amphibien und zwar *Salamandra*, *Pleurodeles*, *Axolotl* und *Triton* berücksichtigt. Ich hatte bis dahin nur die Knochenfische, speciell *Cobitis*, untersucht. Um CARNOY's Angaben zu prüfen wählte ich den Frosch. Zunächst erkannte ich sofort, dass die Amphibien ungleich günstigere Objekte für das Studium der Nucleolen der multinucleolären Eier als die Knochenfische sind. CARNOY hat zusammen mit LEBRUN, wie er selbst betont, einem Galeerensträflinge gleich 10 Jahre lang äußerst mühevollen Studien obgelegen, um die Reifung des Keimbläschens bei den Amphibien klarzustellen. Ich habe auch nicht annähernd die Zeit wie CARNOY auf die Lösung dieser Frage verwendet und verwenden können, einerseits weil mehrere andere Zellstudien, die mich seit Jahren beschäftigen, zum Abschluss drängten, andererseits weil ein zu specielles Eingehen auf diese Verhältnisse sich nicht mit dem viel weiter gesteckten Ziel, das diese Untersuchungen verfolgen, vertragen hätte. Trotzdem glaube ich mir auf Grund meiner immerhin sehr sorgfältigen Studien ein selbständiges Urtheil über die höchst eigenartigen Nucleolenverhältnisse bei den multinucleolären Eiern erlauben zu dürfen, die ein sehr bedeutsames Licht auf das Wesen der Nucleolen überhaupt werfen.

Zunächst muss betont werden, dass ich im Hauptpunkte CARNOY vollständig beipflichte, d. h. auch ich bin zu der Ansicht gelangt, dass bei der Eireifung der Amphibien wiederholt, d. h. in den verschiedenen Perioden der Eientwicklung, eine Auflösung der

Anat. 1894), der annimmt, dass die Nucleolen, so lange sie an der Kernwandung liegen, nicht Stoffe aus dem Zellplasma aufnehmen, sondern solche an dasselbe abgeben.

¹ Ich kannte die CARNOY'sche Arbeit wohl dem Titel nach, wurde aber mit dem mein Thema so eng berührenden Inhalt derselben erst durch einen Vortrag bekannt, der in der hiesigen biologischen Gesellschaft Ende des Jahres 1900 gehalten wurde und die CARNOY'sche Abhandlung zum Gegenstand hatte.

Nucleolen in Nucleinkörper und eine Neubildung der ersteren aus letzteren erfolgt. Auch viele der CARNOY'schen Auflösungsfiguren habe ich mehr oder weniger häufig und deutlich beim Frosch wiedergefunden. Im Speciellen gehen aber unsere beiden Beobachtungen nach manchen Richtungen aus einander. In gewissen Punkten glaube ich sogar Dank der Jodgrünfuchsin Doppelfärbung in der Erkenntnis der so interessanten Wechselbeziehungen zwischen Nucleolen und Nucleinkörper etwas weiter vorgedrungen zu sein, als CARNOY.

Ehe ich auf die Beschreibung meiner Befunde näher eingehe, will ich zum Verständnis derselben von vorn herein auf einen wichtigen Gegensatz aufmerksam machen, der zwischen CARNOY und meiner Auffassung besteht. CARNOY behauptet, dass Theilungen von Nucleolen nicht vorkommen und Knospung beim Zerfall der Nucleolen nur ausnahmsweise auftritt. Auch ich bestreite, dass Theilungen, welche lediglich der Vermehrung der Nucleolen dienen, vorkommen. Wohl aber spielen nach meinen Beobachtungen Theilung und ihre Variationen, d. h. Knospung und Sprossung, eine sehr bedeutende Rolle beim Übergang der Nucleolen in die Nucleinkörper. Für den Frosch wenigstens kann ich behaupten, dass die Auflösung der Nucleolen in der Mehrzahl der Fälle nichts Anderes ist als eine fortgesetzte Theilung resp. Knospung und Sprossung. Auch viele der CARNOY'schen Auflösungsfiguren sind wahrscheinlich nur die Produkte eines eigenartigen Sprossungsprocesses.

Fig. 1 B der Taf. XXXV stellt bei starker Vergrößerung einen Theil des Kerns eines erwachsenen stark dotterhaltigen Froscheies nach Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin aus einer Schnittserie durch ein in Sublimat gehärtetes Ovarium dar. Wie es CARNOY auch bei anderen Amphibien für dieses Stadium, das seiner dritten Periode angehört, beschreibt, liegen die Nucleolen im Kern namentlich central und zu einem Haufen zusammengedrängt (cf. Fig. 1 A).

Die Plastingrundsubstanz des Kerns, welche nach CARNOY aus netzartig sich eng verflechtenden feinen Fäden besteht (cf. oben das dritte Kapitel) ist nur schwach gefärbt und erscheint trotz der bedeutenden Vergrößerung nur als fein und dicht gekörnte, den Kern gleichmäßig erfüllende Masse (*pl* Fig. 1 B), in welcher die Nucleinkörper und Nucleolen durch dunkle Farbe scharf hervortreten.

Betont sei, dass Fig. 1 B der Taf. XXXV bis in die feinsten Details, besonders was die Nucleolen anbelangt, genau nach dem Originalschnitt wiedergegeben ist, nur einige wenige Nucleolen sind nicht mit aufgenommen worden, wie ein Vergleich mit Fig. 1 A zeigt.

Die Nucleinkörper sind verschieden groß, die feinsten, im Übrigen in der Stärke stark wechselnden, erfüllen die peripheren Theile des Kerns (z. B. bei *x* in Fig. 1 *B*), während das Centrum des letzteren meist bedeutend stärkere Nucleinkörper enthält. Doch zeigen die Nucleinkörper bisweilen auch in dem mehr peripheren Abschnitte des Kerns bedeutendere Größe. Im Centrum des Kerns treten an verschiedenen Stellen CARNOY'sche Auflösungsfiguren theils als Perlschnüre, theils als flaschenbürsten- oder raupenähnliche Bildungen auf, welche bald aus feineren, bald aus stärkeren Nucleinkörpern sich zusammensetzen, sich aber meist nur auf kürzere Strecken verfolgen lassen und öfter ziemlich undeutlich, kaum mehr als angedeutet sind. Auch CARNOY betont, dass in der dritten Periode die Auflösungsfiguren viel einfacher und feiner, speciell die Flaschenbürsten resp. Raupen, die zu den häufigsten Figuren gehören, viel dünner und weniger behaart als in den früheren Entwicklungsperioden des Eies sind. Nach CARNOY zerfallen diese Auflösungsfiguren der Nucleolen zuletzt regellos in Nucleinkörnchen. Diese Auflösung ist in dem in Fig. 1 *B* abgebildeten Kern offenbar schon weit vorgeschritten.

Um wie viel entwickelter die Perlschnüre resp. Flaschenbürsten in den jüngeren Eikernen sind, zeigt uns Fig. 13, Taf. XXXV, welche den Kern eines noch dotterlosen Eies wiedergibt. Hier sehen wir die Nucleinkörper an verschiedenen Stellen ungleich deutlicher und auf weitere Strecken theils rosenkranzartig hinter einander gereiht, theils in Form von geraden oder gewundenen Flaschenbürsten angeordnet. An den letzteren unterscheiden wir scharf eine dunklere Achse, in der die Nucleinkörper gröber und dichter sind, und von dieser winklig abgehende feinere, ebenfalls gekörnt aussehende Seitenstrahlen. An anderen Eiern dieser Periode traf ich die Flaschenbürsten noch viel häufiger und ausgebildeter und genau so, wie sie CARNOY abgebildet hat und sie etwa Fig. 12 *h* auf Taf. XXXV zeigt. In der eben behandelten Fig. 13 stehen die Nucleinkörper überall im Kern sehr dicht, das Plastingerüst zwischen ihnen ist viel weniger ausgebildet wie in dem älteren Ei der Fig. 1 *B*, wo es, wie schon oben bemerkt, besonders peripher zwischen den kleineren und locker gestellten Nucleinkörpern oft sehr deutlich zu Tage tritt (cf. oben das dritte Kapitel). Auch CARNOY verzeichnet die Beobachtung, dass das Plastingerüst in den Kernen jüngerer Eier spärlicher entwickelt ist, wie in den älteren.

Gehen wir jetzt nach diesen allgemein über den Kern orien-

tirenden Bemerkungen zu den Nucleolen selbst über und fassen wir zunächst Fig. 1 *B* der Taf. XXXV ins Auge, so fällt uns zuerst auf, dass verhältnismäßig nur wenig Nucleolen die für sie typische kugelige Gestalt haben, sondern die Mehrzahl derselben eine von dieser sehr abweichende, sehr wechselnde und theilweise äußerst eigenartige Form zeigen. Das sind die in der Auflösung begriffenen Nucleolen, während die großen kugelrunden Nucleolen zwar schon zur Auflösung reif, aber noch »ruhende« Nucleolen sind. Diese großen »ruhenden Nucleolen« sind stets durchweg intensiv schwarz gefärbt, während die in der Auflösung befindlichen oft dunklere und hellere Partien unterscheiden lassen. Die Auflösung selbst erfolgt, wie ich gleich vorweg bemerken will, durch eine fortgesetzte Theilung resp. deren Modifikationen, d. h. Knospung und Sprossung. Bei *w* (Fig. 1 *B*, Taf. XXXV) sehen wir einen Nucleolus deutlich in zwei etwa gleich große und gleich dunkle Stücke zerfallen, welche in breiter Fläche noch zusammenhängen, während bei *y* die beiden Theilstücke nur noch durch eine schmale Brücke in Verbindung stehen und bei *z* sie schon vollständig von einander gelöst sind. Häufig theilen sich die Tochterstücke eines Nucleolus, ehe sie sich von einander gelöst haben, abermals in Enkelstücke, diese in gleicher Weise in Ur-enkelstücke etc. Liegen die Theilstücke, was öfter geschieht, in einer Linie, so geht schließlich aus dem Mutternucleolus eine Kette oder Perlschnur hervor, deren Glieder entweder gleich groß sind, oder im Durchmesser variiren und oft seitlich Nebentriebe zeigen, wie wir dies bei *m* in Fig. 1 *B* sehen. Die bei *n* in einer Gruppe auftretenden verschieden großen, dicht neben einander liegenden Nucleolen gehören zweifelsohne auch in gleicher Weise wie bei *m* genetisch eng zusammen. Nur haben sich hier die einzelnen Theilstücke des Mutternucleolus mehr oder weniger schon von einander gelöst und zeigen nicht mehr alle dieselbe dunkle Farbe wie bei *m*. Ähnliche Gruppen von Nucleolen können wir noch an verschiedenen Stellen der Fig. 1 *B* unterscheiden. In sehr vielen Fällen zerfällt der reife Nucleolus nicht in zwei gleich große Stücke, sondern es löst sich von ihm nur ein kleinerer Theil ab, der dann dem großen Mutternucleolus wie eine Knospe ansitzt. Durchmustert man die Nucleolen der Fig. 1 *B*, so trifft man hier alle Stadien dieser Knospenbildung: zuerst erscheint ein kleiner Höcker an dem Mutternucleolus, der sich vergrößert, immer mehr abrundet und sich schließlich ganz ablöst. Meist treibt der Mutternucleolus nicht eine solcher Knospen, sondern zwei und mehrere an verschiedenen Stellen seiner

Oberfläche, z. B. bei *a* und *b*. In der Regel sind diese knospenartig sich abschnürenden Stücke heller als der große Mutternucleolus, wie wir ebenfalls bei *b* und noch an vielen anderen Stellen konstatiren können.

Die Art, wie die in der eben geschilderten Weise aus einem reifen Nucleolus hervorgegangenen Theilstücke weiter zerfallen, bis sie sich in die kleinen Nucleinkörper auflösen, ist eine sehr wechselvolle. Schon CARNOY betont die große Mannigfaltigkeit der Auflösungsfiguren der Nucleolen, welche nicht nur bei den verschiedenen Gattungen der Amphibien, sondern selbst bei derselben Art zwischen den einzelnen Individuen und nicht allein in den verschiedenen Entwicklungsstadien des Eies, sondern selbst in der gleichen Periode zur Beobachtung kommt. Das kann ich vollauf bestätigen. So erfolgt auch in dem in Fig. 1 *B* abgebildeten Eikern des Frosches der Zerfall der Nucleolen in die kleinen Nucleinkörper in sehr verschiedener Weise, und zum größten Theil noch ganz anders als CARNOY es beobachtet hat.

Ein sehr häufiger Modus des Zerfalls ist in den drei Figg. 2—4 der Taf. XXXV wiedergegeben. Sie sind dem Schnitt entnommen, welcher dem in Fig. 1 *B* abgebildeten direkt folgt und können, obwohl sie drei verschiedene Nucleolen darstellen, in der Reihenfolge, in welcher sie Figg. 2—4 zeigen, gewissermaßen als drei verschiedene Auflösungsstadien desselben Nucleolus betrachtet werden. Fig. 2 zeigt im engen Zusammenhang mit dem dunkelschwarzen Mutternucleolus drei nur wenig kleinere Theilstücke von bedeutend hellerem Aussehen, welche ihrerseits schon wieder kleinere Knospen getrieben haben, die im Durchmesser sehr schwanken und zum Theil, noch ehe sie sich losgelöst haben, eine zweite Knospengeneration erzeugt haben, in dem einen Fall an einem längeren Stiel. Die drei links gesondert auftretenden verschieden starken Kügelchen stellen zweifelsohne bereits vom Mutterkörper losgelöste Knospen dar, von denen die beiden kleinsten schon vollständig im Aussehen wie in der Größe den Nucleinkörpern entsprechen, wie sie in Fig. 1 *B* besonders die peripheren Theile erfüllen. In Fig. 3 ist das dunkle Mutterstück ebenfalls noch deutlich zu unterscheiden. Der Zerfall der hellen Tochterstücke, welcher in gleicher Weise wie bei Fig. 2 erfolgt, ist aber weiter fortgeschritten. An einer Stelle (bei *p*) ist eine dünne dreigliederige Kette hervorgesprosst. Einige der kleinen Knospen (*s*) sind wieder gestielt, viele von ihnen (bei *o*) haben sich bereits abgetrennt und erscheinen als kleine freie Nucleinkörper. Am weitesten fort-

geschritten ist in Fig. 4 die Auflösung des Mutternucleolus, an dessen Stelle man nur noch einen Haufen kleiner mehr oder weniger mit einander verbundener oder schon ganz freier Nucleinkörper erkennt.

Alle diese kleinen Knospen, sei es dass sie noch mit dem Mutternucleolus zusammenhängen, sei es dass sie schon als Nucleinkörper frei geworden sind, lassen bei genauerem Zusehen stets eine dunkle Randzone und ein helleres Centrum unterscheiden und stimmen hierin genau mit den kleinen Nucleinkörpern überein, die in Fig. 1 *B* den ganzen Kern erfüllen und besonders an dessen peripheren Theilen deutlich hervortreten. Auch die größeren Theilstücke in Figg. 2 und 3 erscheinen nur im Inneren heller, peripher aber dunkel umrissen.

Auch in Fig. 1 *B*, besonders auf der linken Seite und namentlich links oben, zeigen übrigens die Nucleolen einen ähnlichen Zerfall, wenn auch nicht so fortgeschritten, wie in Figg. 3 und 4.

In vielen, ja wohl in den meisten Fällen bleiben die größeren hellen Theilstücke resp. Knospen nicht wie bei Figg. 2 und 3 mit dem dunklen Mutternucleolus im Zusammenhang, sondern sie entfernen sich nach ihrer Ablösung weit von demselben. Allenthalben in Fig. 1 *B* (z. B. über *z*) trifft man diese hellen, dunkel umrandeten, mehr oder weniger kugelig gewordenen größeren Theilstücke im Kern, ohne dass sich in den meisten Fällen noch ihr Mutternucleolus nachweisen ließe. Sie erscheinen dann wie kleine Nucleolen, die nur durch ihr helleres Aussehen von den großen, durchweg intensiv schwarz gefärbten, reifen Mutternucleolen sich unterscheiden.

Diese freien Knospen zerfallen nun oft in sehr eigenartiger Weise in die kleinen Nucleinkörper. Ich habe des besseren Verständnisses wegen einige der häufigsten Auflösungsformen derselben in Fig. 12 der Taf. XXXV in etwas schematischer Weise dargestellt. Die Buchstaben *a—h* bezeichnen die verschiedenen Stadien des Zerfalls. In sehr vielen Fällen concentriert sich, wie uns dies die Auflösungsreihe I der Fig. 12 zeigt, die Nucleolarsubstanz der Knospe *kn*, welche bedeutend heller als der Mutternucleolus *mn* ist (cf. *a*), peripher, wahrscheinlich äquatorial. Die Theilstücke erscheinen dann auf den Schnitten wie breitrandige Ringe. Bisweilen sehen diese homogen aus (cf. *b* und *c*), häufiger aber sind sie mehr oder weniger deutlich in kleine Stücke zerfallen (cf. *d*, *e*). Die Ringe platzen an einer Stelle und werden hufeisenförmig (*f*). Oft sieht man an den freien Enden des Hufeisens die kleinen Theilstücke knospenartig sich ablösen (cf. *f*). Nicht selten setzt sich das Hufeisen in eine längere oder kürzere Kette resp. Perlschnur fort, deren Glieder

offenbar durch fortgesetzte Sprossung der Schenkel des Hufeisens entstanden sind (cf. *g*), in ähnlicher Weise, wie wir es schon in den Figg. 2—4 z. B. bei *p* kennen gelernt haben.

Von diesen Perlschnüren bis zu den Flaschenbürsten CARNOY's ist nur ein kleiner Schritt. Denken wir uns die einreihigen Perlschnüre durch seitliche Knospung der einzelnen Glieder mehrreihig werdend und die Seitensprossen sich dann perlschnurförmig verlängernd und gleichzeitig dünner werdend (cf. *h*), dann haben wir die Flaschenbürsten CARNOY's. Doch muss ich betonen, dass ich die Flaschenbürsten selbst nie sicher im Zusammenhang mit einem Nucleolus nachweisen konnte, wie es CARNOY beschreibt und so vielfach abbildet. Trotzdem zweifle ich nicht an einem nucleolären Ursprung derselben, nur glaube ich, dass sie nicht immer endogen im Innern eines Nucleolus entstehen und erst durch Platzen desselben frei werden, wie es CARNOY allgemein annimmt, sondern viele von ihnen in der eben angedeuteten Weise exogene Sprossprodukte von Nucleolenknospen darstellen.

In anderen Fällen kommt bei den großen hellen Knospen des Mutternucleolus zwar auch eine dicke dunklere Randzone zur Differenzierung, die Nucleolarsubstanz verschwindet aber nicht vollständig aus dem Inneren der Knospe, wie dies Stadium *a* der Auflösungsreihe II von Fig. 12 zeigt. Aber auch dann zerfällt der periphere Abschnitt oft in kleine Stücke (cf. *b* von II) und kann wieder in eine Kette oder Perlschnur auslaufen.

Eine dritte Art von Auflösungsfiguren treffen wir schließlich in der Serie III. Fig. III *a* zeigt uns eine Hantel, die derartig gebogen ist, dass ihre kugeligen Enden sich berühren. Wahrscheinlich handelt es sich hier ebenfalls um eine Auflösung von ringförmig gewordenen Theilstücken, wie wir sie in Fig. I *b* kennen gelernt haben. Lassen wir einen solchen Ring an zwei benachbarten Stellen zu zwei Kugeln anschwellen, die sich an ihrer Berührungsstelle von einander lösen, so haben wir die Hantel. Für eine solche Entstehung der Hanteln spricht die öfter zu beobachtende Thatsache, dass an der Außenseite der beiden Kugeln eine dünne Membran vorkommt, welche die gebogene Hantel zum Ringe ergängt. Die Hanteln strecken sich, während gleichzeitig das die beiden Endkugeln verbindende Stück sich stark verdünnt (cf. III *b* und *c*), bis schließlich die Kugeln sich ganz von einander lösen. Häufig trifft man Auflösungsfiguren wie sie Fig. III *d* zeigt. Ob es sich hier um eine vollständige Streckung ursprünglich gebogener, in der eben beschriebenen Weise entstandener

Hanteln oder um eine einfache Zweitheilung einer Knospe handelt, bei der sich noch ein Verbindungsfaden zwischen den beiden Tochterstücken erhalten hat, lässt sich im Einzelnen schwer entscheiden. Jedenfalls lösen sich auch hier die beiden Endkugeln von einander und zerfallen dann weiter durch fortgesetzte Zweitheilung, bisweilen auch wieder unter Bildung von mehr oder weniger hantelförmigen Figuren (cf. III *e-g*).

Durchmustern wir jetzt Fig. 1 *B*, ferner die Figg. 5—11, welche anderen Schnitten desselben Eies, dem Fig. 1 *B* angehört, entnommen sind, so finden wir die einzelnen Stadien des eben beschriebenen Auflösungsprocesses ganz regellos im Kern zerstreut an den verschiedensten Stellen zwischen den großen schwarzen kugeligen, d. h. reifen aber noch nicht in Auflösung begriffenen Nucleolen wieder. In Fig. 1 *B* treffen wir besonders im unteren Theile bei *d* dicht bei einander mehrere solche, bald ring-, bald hufeisen-, bald hantelförmige, theilweise mehr oder weniger deutlich schon wieder in kleinere Stücke gespaltene Auflösungsfiguren, die ringartigen sind oft stark in die Länge gezogen (wie dies auch I *c* und *e* der Fig. 12 zeigt), bei *c* sehen wir eine etwa hufeisenartige Figur, welche bereits stark zerfallen ist und eine Perlschnursprosse getrieben hat.

Sehr mannigfaltige Auflösungsfiguren enthält Fig. 5: bei *b* einen an einer Stelle schon gesprungenen Ring, der bereits beginnt in seine Stücke sich zu spalten und links dicht neben ihm bei *c* eine lange etwas gebogene Perlschnur mit weit aus einander liegenden Gliedern; bei *a* eine kleine Knospe eines Nucleolus, die wieder eine noch kleinere Knospe gebildet hat, von der Art und Größe, wie sie rechts davon allenthalben als freie Nucleinkörper auftreten oder die Glieder der eben erwähnten Perlschnur *c* sind; bei *d* eine Knospe mit hellem Centrum und dunkler Randschicht, die in gewissen Abständen kugelige Anschwellung trägt; bei *e* zwei benachbarte Knospen genau derselben Art wie *d*, welche noch durch einen feinen Faden mit einander verbunden sind, d. h. also genetisch eng zusammengehören, bei der rechten von beiden setzt sich die in Stücke zerklüftete dunkle Randzone in eine kurze Perlschnur fort, während rechts dicht neben ihr bei *f* eine ganz gleich aussehende wenig gliedrige gebogene Perlschnur liegt. Eine gleiche etwas längere Kette oder Perlschnur liegt oben bei *g* links direkt neben dem in Zweitheilung begriffenen großen dunklen reifen Nucleolus *mn*. Diese Kette *g* zeigt an den Enden eine deutliche Loslösung ihrer Glieder.

In Fig. 9 erblicken wir links bei *a* eine hantelförmige Zwei-

theilung einer Knospe, rechts bei *b* eine gleich helle rundliche Knospe, die sich wahrscheinlich von dem rechts daneben befindlichen dunkel-schwarzen Mutternucleolus *mn* abgelöst hat.

Fig. 6 weist neben einigen mehr oder weniger gewundenen Perlschnüren oder Flaschenbürsten (*a*) rechts eine Hantel (*b*) auf, deren kugelige Endstücke durch eine schwache Membran verbunden sind, die auf ihre Entstehung aus einem kugeligen Theilstück in der Weise, wie oben beschrieben worden ist, hindeutet. Ferner enthält die Figur mehrere bald rundliche, bald mehr gestreckte, entweder rings geschlossene oder einseitig offene, d. h. also hufeisenförmige Knospen, die theils in ihrer Randzone noch ganz einheitlich erscheinen, wie bei *c*, *d*, theils stark in kleinere Stücke, d. h. Nucleinkörper zerfallen sind (bei *e*, *f*), resp. sich in eine Perlschnur fortsetzen (bei *e*). An einer Stelle, bei *g* (ganz rechts unten), ist diese Auflösung in kleine Nucleinkörper derartig fortgeschritten, dass man die ursprünglich hufeisenförmige Form der Knospe kaum mehr erkennen kann. Bei *h* (links oben) treten zwei sehr dickwandige ringförmige Stücke auf, die durch einen dünnen Faden verbunden sind und offenbar durch Zweitheilung einer größeren Knospe entstanden sind. Der rechte der beiden Ringe treibt rechts einen dünnen kurzen, d. h. zweigliederigen Spross. Bei *l* sehen wir schon sehr klein gewordene Theilstücke noch weiter durch Zweitheilung resp. Knospung zerfallen. Sie beweisen uns, welch' große Rolle die einfache Theilung bei der Auflösung der Nucleolen in Nucleinkörper spielt.

Ähnliche Auflösungsfiguren, wie die eben geschilderten, kehren in den Figg. 7 und 8 wieder. In Fig. 7 sei auf die Perlschnur aufmerksam gemacht, die bei *a* aus der hufeisenförmigen Knospe hervorsprosst, so wie auf den in starker Sprossung befindlichen Mutternucleolus *mn*; in Fig. 8 auf die Knospe *a* und den deutlichen Zerfall ihrer dicken dunklen Randzone in kleine Nucleinkörper.

In Fig. 1 *B* liegen im Centrum (bei *o*) und links unten (bei *p*) dicht bei einander viele größere Nucleinkörper, welche offenbar in gleicher Weise durch fortgesetzte Theilung aus großen Mutternucleolen hervorgegangen sind und sich noch weiter in kleinere Stücke zerlegen.

Meine Beschreibung der Nucleolarverhältnisse der ältesten Eier der dritten Periode CARNOY's will ich schließen mit dem Hinweis auf die drei riesenhaften ringförmigen Auflösungsstücke, wie sie uns Figg. 10 und 11 *A* und *B* vorführen, die sich neben den kleineren,

wie wir sie bisher kennen gelernt haben, und Fig. 10 rechts unten uns eins zeigt, bisweilen in größerer Menge finden. Sie kommen im Durchmesser den großen schwarzen reifen Mutternucleolen gleich, in der hellen Färbung der Randzone stimmen sie dagegen vollständig mit den bisher beschriebenen Ringen überein. Es handelt sich bei ihnen offenbar um eine direkte Umwandlung von reifen Mutternucleolen. Wenn ich sie ringförmig genannt habe, so ist dies nur richtig für die Querschnittsbilder. In Wirklichkeit stellen sie offenbar Hohlkugeln dar, wahrscheinlich wieder mit äquatorialer Verdickung. Diese riesigen Hohlkugeln unterscheiden sich nun von den oben beschriebenen kleinen als Ringen bezeichneten Auflösungsfiguren dadurch, dass sie in ihrem Inneren stets eine äußerst feinkörnig aussehende Substanz enthalten, über deren Bedeutung ich mir nicht ganz klar geworden bin. Am wahrscheinlichsten halte ich es, dass hier ähnlich, wie wir es unten bei den Fischen als eine sehr häufige Erscheinung treffen werden, eine große centrale Vacuole vorliegt, deren Inhalt vielleicht feinkörnig geronnen ist. Möglicherweise liegen ähnliche Verhältnisse auch bei den kleinen Ringen vor. Auch sie hatten bisweilen in ihrem Inneren einen blassen Ton, wie uns dies z. B. Fig. 7 bei *b* zeigt. Was die Randzone der großen Hohlkugeln resp. Ringe betrifft, so erscheint sie, wie bei den kleineren, auf Schnitten entweder homogen (Fig. 11 *B*), oder sie ist in kleinere Stücke (Fig. 11 *A*) gespalten, die sich offenbar wieder als Nucleinkörper ablösen. Über die eigenartig gebaute Randzone der großen Hohlkugel in Fig. 10 werde ich mich erst weiter unten bei Besprechung der Nucleolen von *Cobitis* auslassen, da es sich wahrscheinlich um Strukturen handelt, die bei *Cobitis* sehr verbreitet sind und hier um Vieles klarer liegen¹.

¹ CARNOY beschreibt auch bei den von ihm untersuchten Amphibien (cf. oben p. 563) ringförmige Auflösungsfiguren der Nucleolen, die kugelig zerfallen (Perlringe), platzen und Flaschenbürsten etc. entsenden, hält sie jedoch, wie alle Knospungserscheinungen, für nur seltener auftretende Ausnahmestände (cf. oben p. 564). Wichtig ist aber, dass er Knospungserscheinungen überhaupt zugiebt. So sagt er von den mit vielen gestielten Knospen besetzten Nucleolen, die er Gänsefüßen oder Basiden mit Sporen vergleicht, im Text auf p. 268/269: »elles sont caractérisées par ce que les nucléoles émettent des boules sessiles, ou portées par un mince pédicelle, placées les unes à la suite des autres ou en étoile . . . les nucléoles ressemblent à des basides de champignon portant leur spores. Ces groupes restent tels ou produisent un plumeau à leur extrémité. Lorsqu'ils sont dépourvus de goupillon, chaque boule émet des sphérules de plus en plus petites et finit par s'épuiser« und in der Figurenerklärung p. 291: »les nucléoles se portent au centre pour se résoudre en sphérules par une sorte de gemmation«.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der Nucleolen des etwas jüngeren noch dotterlosen, ebenfalls durch Sublimat gehärteten und mit (DELA-FIELD'schem) Hämatoxylin gefärbten Eies über, dessen Kern in Fig. 13 (Taf. XXXV) im Querschnitt wiedergegeben und bezüglich des Plastins und Nucleins bereits oben p. 565 charakterisirt worden ist! Im Wesentlichen treffen wir dieselben Verhältnisse wie in dem dotterhaltigen großen Ei der Fig. 1B, d. h. eine Auflösung der Nucleolen in Nucleinkörper durch Theilung, resp. Knospung und Sprossung. Nur die Lagerung der zerfallenden Nucleolen ist eine andere, in so fern sie nicht central, sondern vorwiegend peripher auftreten. Die Details der Auflösung der Nucleolen werden am besten durch die Zeichnung Fig. 13 erläutert, welche auch hier genau das Original, namentlich was die Nucleolen und ihren Zerfall betrifft, wiedergiebt. Nur auf einige Stellen will ich etwas specieller eingehen. Bei z und x treffen wir zwei große Nucleolen, welche etwa ähnlich, wie wir es in Figg. 2—4 (Taf. XXXV) für die großen dotterhaltigen Eier kennen gelernt haben, in kleinere Theilstücke zerfallen sind, die mehr oder weniger eng zusammenhängen und in ihrer Gesammtheit noch die äußere Form des Mutternucleolus gewahrt haben; bei w sehen wir eine große Anzahl stärkerer Theilstücke etwas weiter aus einander liegen, aber doch noch so benachbart, dass die Vermuthung nahe liegt, sie gehören genetisch eng zusammen. Fig. 14 stellt eine Kette von Theilstücken dar, welche zweifelsohne ähnlich derjenigen bei m in Fig. 1B durch Sprossung aus einem großen Mutternucleolus entstanden, aber gegenüber der letzteren dadurch ausgezeichnet ist, dass zwischen den Tochterstücken breite helle Verbindungszüge auftreten. Im Übrigen finden sich auch bei dem großen Ei der Fig. 1B öfter bei Zwei- oder Mehrtheilungen zwischen den Tochterstücken solche helle breite Verbindungszüge, z. B. bei a (cf. ferner unten die Jodgrünfuchsinschnitte).

Ein sehr eigenartiges, offenbar aber auch durch die Auflösung bedingtes, Aussehen zeigt der große Nucleolus bei y in Fig. 13. Er lässt zunächst, was wir bei dem dotterhaltigen Ei der Fig. 1B als Regel für die zerfallenden Nucleolen, resp. deren Theilstücke constatirt haben, sehr deutlich ein helleres Centrum und eine dunklere Randzone unterscheiden und treibt ähnlich manchen Nucleolen der Fig. 1B allenthalben Knospen der verschiedensten Größe und Gestalt.

Die ganze Peripherie des Kerns Fig. 13 ist erfüllt von kleineren Nucleolen, welche wahrscheinlich zum Theil aus zerfallenden größeren Nucleolen, wie wir sie eben bei x , z und w kennen gelernt haben,

hervorgegangen und größtentheils in Fortsätze von sehr wechselnder Form und Stärke ausgezogen sind, aus denen zweifelsohne abermals kleinere Theilstücke hervorgehen von der Art, wie wir sie allenthalben an der Peripherie des Kerns zwischen den größeren antreffen. Diese kleinen Theilstücke gehen nun entweder direkt oder durch nochmalige Theilung in die verschiedenen großen Nucleinkörper über, welche den Hauptbestandtheil des Kerns ausmachen. Häufig sind, wie schon oben p. 565 ausgeführt worden ist, diese Nucleinkörper zu Perlschnüren und Flaschenbürsten angeordnet, welche ich aber niemals in ähnlicher Weise, wie ich es oben für das dotterhaltige Ei (1 B) angegeben habe, als Fortsetzungen von Nucleolen, resp. deren Theilstücke nachweisen konnte. Wohl aber sprechen gewisse Befunde hier für die von CARNOY allgemein vertretene Auffassung (cf. oben), dass die Perlschnüre etc. endogen in einem großen Mutternucleolus entstehen und dann frei werden können. So erblicken wir bei *f* eine vielfach gewundene und zerrissene Kette von stärkeren gleichgroßen Gliedern, welche in ihrer Anordnung an die Umrisse eines großen Mutternucleolus erinnern. Bestärkt wird man in solcher Auffassung, wenn man mit dieser Kette die Nucleolen *a*, *b*, *c* des in Fig. 20 der Taf. XXXVI dargestellten etwa gleichalterigen aber mit Jodgrünfuchsin behandelten Eies vergleicht, die ebenfalls in ziemlich gleichgroße mehr oder weniger deutlich kettenförmig hinter einander gereichte Theilstücke zerfallen, worüber weiter unten noch berichtet werden wird.

Betonen möchte ich zum Schluss noch, dass in Fig. 13 der Taf. XXXV auch die peripheren kleineren Nucleolen sehr häufig gleich dem großen Nucleolus *y* und den in Auflösung begriffenen Nucleolen des dotterhaltigen Eies Fig. 1 B dunkle und helle Partien unterscheiden lassen, wenn auch meist nicht mit der Deutlichkeit, wie sie bei dem Nucleolus *y* in Fig. 13 hervortreten.

Nach mancher Richtung ungleich instruktiver als die Hämatoxylinfärbung, die wir bei den eben beschriebenen Eiern kennen gelernt haben, ist die Behandlung der Schnitte mit Jodgrünfuchsin. Ich habe auf den beiden Tafeln XXXVI und XXXVII Kerne der verschiedensten Entwicklungsstadien des Froscheies im Querschnitt nach Jodgrünfuchsinfärbung bei einer und derselben und zwar wieder starker Vergrößerung (gleich Fig. 1 B der Taf. XXXV) wiedergegeben und zwar theils vollständig (Figg. 1—10, 14, 16, 20 auf Taf. XXXVI), theils nur in den uns interessirenden Details.

Betont sei, dass sie alle demselben Präparat und derselben Serie, theilweise sogar demselben Schnitt entnommen sind, d. h. also genau die gleiche Behandlung bei der Färbung und Differenzirung erfahren haben (cf. oben Methodisches). Je größer die Kerne in den beiden Tafeln sind, desto älter waren die zugehörigen Eier. Fig. 22 der Taf. XXXVI und Figg. 1, 2 der Taf. XXXVII entstammen bereits dotterhaltigen Eiern, die anderen noch dotterlosen.

Zum Verständniß der Tafeln XXXVI und XXXVII muss ich Einiges aus dem ersten Kapitel rekapituliren. Wie bereits hier ausgeführt worden ist, sind in Übereinstimmung mit allen anderen Zellen bei den Eiern der Amphibien im frühesten Stadium der Entwicklung die Nucleinkörper der Kerne ungemein phosphorreich und nehmen daher bei Behandlung mit Jodgrünfuchsin eine intensive Grünfärbung an, wie in Figg. 1—7 der Taf. XXXVI. Bei den älteren Eiern nimmt dieser Phosphorgehalt stark ab, so dass dann die Nucleinkörper des Kerns sich nur noch hellviolett tingiren (cf. Figg. 10—22 in Taf. XXXVI und Fig. 1 auf Taf. XXXVII). Übergangsformen zwischen beiden Zuständen sind in Figg. 8 und 9 der Taf. XXXVI dargestellt. Sie weisen noch einen schwachen Anflug von Grün in den Nucleinkörpern auf. Im scharfen Gegensatz zu den Nucleinkörpern färben sich die Nucleolen stets intensiv roth, so dass sie in beiden Arten von Kernen, sowohl in den grünen jüngsten, als in den violetten älteren gleich deutlich hervortreten. Dieser starke färberische Kontrast von Nucleolen und Nucleinkörpern weist auf eine sehr verschiedene, wahrscheinlich chemische Zusammensetzung beider Kernelemente hin. Die Nucleolarsubstanz muss also bei der Auflösung in Nucleinkörper sehr große stoffliche Veränderungen durchmachen. Und diese sind auf den Jodgrünfuchsin Schnitten besonders deutlich zu verfolgen. Was dagegen die Unterscheidung von Plastin und Nuclein anbelangt, so sind die Jodgrünfuchsinpräparate ungünstiger als die Hämatoxylin Schnitte; denn während hier, wie wir gesehen haben, die Nucleinkörper sich stets dunkel, das Plastingertüst dagegen nur schwach färbte, so dass erstere besonders bei den ältesten dotterhaltigen Eiern gegen letzteres sehr scharf hervortraten, zeigen auf den Jodgrünfuchsin Schnitten Nucleinkörper und Plastin einen ähnlichen Ton. Hierzu kommt, dass die Jodgrünfuchsin Schnitte in Kanadabalsam untersucht werden mussten, da Glycerin, wie wir aus dem methodischen Theil wissen, alle Kernelemente, besonders aber die Nucleolen, schnell verblassen lässt, während in Kanadabalsam ihre charakteristische Färbung sich dauernd erhält. Kanadabalsam,

selbst wenn man ihn in sehr verdünnter Lösung verwendet, macht aber dünne Schnitte so durchsichtig, dass zartere Strukturverhältnisse sich sehr leicht der Beobachtung entziehen, während die Glycerinpräparate, je länger sie liegen, desto schöner werden.

Beginnen wir wieder mit dem ältesten Ei (Fig. 1 in Taf. XXXVII), welches gleich dem in Fig. 1 *B* von Taf. XXXV abgebildeten der dritten Periode CARNOY's angehört, aber etwas kleiner als das erstere ist, d. h. ein etwas jüngeres Entwicklungsstadium und eine andere frühere Nucleolengeneration darstellt. Die Nucleolen, welche sich wieder wie in Fig. 1 *B* der Taf. XXXV central zu einem Haufen vereinigen, sind sämmtlich, so weit sie auf dem Schnitte zu Tage traten, gezeichnet, aber nur zum Theil in den feineren Details ausgeführt, zum anderen Theil bloß in den Umrissen angegeben. In Fig. 2 der Taf. XXXVII sind drei typische Theilungsfiguren von Nucleolen desselben Kerns, aber aus einem der folgenden Schnitte dargestellt. Die reifen Nucleolen, die auf den Hämatoxylin Schnitten durch dunkelschwarze Färbung gekennzeichnet waren (Fig. 1 *B* der Taf. XXXV), sind hier, wie ich schon oben bemerkt habe, knallroth. Bei fast allen fallen deutliche Strukturen auf. Schon in dem in Fig. 1 *B* der Taf. XXXV dargestellten etwas älteren Hämatoxylinei ließen viele der großen Nucleolen in ihrem Inneren dunkle und helle Stellen ganz regellos unterscheiden, die ich aber, um die Fig. 1 *B* nicht noch mehr zu compliciren, nicht mit gezeichnet habe. Auch in dem mit Jodgrünfuchsin gefärbten Kern der Fig. 1 von Taf. XXXVII konnte ich bei manchen Nucleolen nicht mehr erkennen. Die meisten zeigten aber sehr bestimmte Strukturen, in so fern die dunkelrothen Partien als deutliches Gerüstwerk erschienen, dessen Maschen von einer helleren Substanz erfüllt wurden, die oft vacuolenartiges Aussehen zeigte. Bisweilen treten diese Strukturen in den Nucleolen nur an gewissen Stellen, namentlich peripher, deutlicher hervor, in den übrigen Theilen des Nucleolus aber öfter derartig zurück, dass diese fast homogen erscheinen. Besonders scharf kommt aber das dunkelrothe Gerüst bei den Theilungen der Nucleolen in diesem Entwicklungsstadium zur Beobachtung. Ähnlich wie in Fig. 1 *B* der Taf. XXXV sehen wir auch in Fig. 1 der Taf. XXXVII verhältnismäßig nur wenig große kugelrunde rothe Nucleolen, d. h. auch hier sind die reifen Nucleolen nur zum geringen Theil ruhend, die meisten wieder in Theilung begriffen.

Die Theilung selbst verläuft häufig genau wie in dem Kern Fig. 1 *B*, Taf. XXXV, in anderen Fällen treten aber Theilungsfiguren

auf, die an bestimmte Stadien der Karyokinese erinnern. Ich bemerkte schon oben für die beiden großen Hämatoxylineier, dass zwischen beiden Tochterstücken oft breite, meist kurze hellere Verbindungszüge auftreten (cf. auf Taf. XXXV *a* in Fig. 1 *B* und Fig. 14). Diese Verbindungsstücke sind hier in dem Ei der Fig. 1, Taf. XXXVII sehr ausgebildet und von sehr eigenartiger Struktur. So sehen wir bei *a* ein Anfangsstadium einer Zweitheilung, der Mutternucleolus ist in zwei etwa gleich große Tochterstücke zerfallen, welche gleich dem Mutternucleolus dunkelroth und fast strukturlos sind. Beide hängen aber durch ein breites Verbindungsstück zusammen, in welchem das eben beschriebene Gerüstwerk sehr deutlich hervortritt, während es sich in den dunklen Endstücken, d. h. in den Tochterkernen allmählich verliert. In Fig. 2 *a* u. *b* (Taf. XXXVII) sind ebenfalls zwei in Theilung begriffene Mutternucleolen abgebildet, hier treten aber die dunklen strukturlosen Endstücke stark zurück, während die Verbindungsstücke sehr entwickelt sind und eine deutlich fädige, resp. fädig-netzige Struktur zeigen. Häufig erscheint der Mutternucleolus wieder, wie in Fig. 1 *B* der Taf. XXXV, gleichzeitig nicht in nur Zwei-, sondern in Drei-, Vier- und Mehrtheilung begriffen, oft zerfallen die Tochterstücke, ehe sie sich noch von einander gelöst haben, in Enkelstücke, diese in Urenkelstücke etc., welche alle mit einander durch breite fädige Stücke zusammenhängen. Nicht selten nehmen dann manche der Tochter-, resp. Enkelstücke eine ähnliche deutlich fädig-netzige Struktur an, wie die Verbindungsstücke, so dass sie sich von letzteren nur durch ihre mehr oder weniger kugelige Form und größeren Durchmesser unterscheiden (cf. z. B. *b*). Dies gilt besonders von den kleinsten Theilstücken, welche gleichzeitig meist auch die jüngsten sind. Häufig tritt die Theilung wieder in Form einer Knospung auf, d. h. es lösen sich vom Mutternucleolus ein oder mehrere viel kleinere Theilstücke ab, welche dem Mutternucleolus entweder direkt ansitzen oder mit ihm durch ein bald breiteres und dann wieder oft deutlich fädiges (bei *o*) bald durch ein fadenartig dünnes (bei *d*) Verbindungsstück zusammenhängen. In letzterem Falle erscheinen die Knospen gestielt. Nicht selten zerfällt der Mutternucleolus erst in der oben geschilderten Weise in zwei gleich große Tochterstücke und erst diese treiben die kleineren Knospen. Oft erzeugt eine noch mit dem Mutternucleolus, resp. dessen Tochterstück in Verbindung befindliche Knospe eine zweite meist wieder kleinere. Dabei ist oft wieder die Beobachtung zu machen, dass die Knospen, je kleiner

sie werden, d. h. also je jünger sie sind, immer deutlicher fädig und sammt ihrem Verbindungsstück stets deutlicher violett, d. h. den Nucleinkörpern immer ähnlicher in der Färbung werden (cf. bei *f*). Bisweilen sind aber schon die ersten zur Abschnürung kommenden Knospen ganz hellviolett und nicht selten gleichzeitig bereits deutlich fädig-netzig strukturirt, z. B. bei *g*, so dass sie gegen den dunkelrothen undeutlich strukturirten Mutternucleolus, dem sie anhängen, scharf abstechen. Die einzelnen Details dieses Theilungsprocesses werden am besten wieder durch die Zeichnungen Figg. 1 und 2 der Taf. XXXVII illustriert, welche auch hier möglichst naturgetreu hergestellt sind.

Was die weitere Auflösung der hellviolett gewordenen Theilstücke resp. Knospen betrifft nach ihrer Ablösung vom Mutterkörper, so ist diese auf den durchsichtigen Kanadabalsamschnitten (cf. p. 575, 576) sehr schwer zu verfolgen. Die Theilstücke werden oft so undeutlich (Fig. 1 bei *l*), dass feinere Strukturverhältnisse nicht zu erkennen sind. Was aus den netzig-fädig gewordenen Theilstücken resp. Knospen nach ihrer Ablösung wird, habe ich daher nicht genau verfolgen können. Neben den deutlich fädig strukturirten Knospen kommen oft andere, gleichfalls violette zur Abschnürung, welche fast ganz strukturlos erscheinen und oft in großer Menge bei einander liegen, wie z. B. bei *l*. Unter diesen trifft man nicht selten wieder deutlich ringförmige Stücke (cf. *m*), wie wir sie bei dem großen Hämatoxylinei (Fig. 1 *B* der Taf. XXXV) kennen gelernt haben. Wahrscheinlich vollzieht sich also die weitere Auflösung dieser Knospen in vielen Fällen ganz ähnlich, wie ich es oben für die Glycerinschnitte der alten Hämatoxylineier beschrieben habe.

Ich habe im Vorhergehenden stets betont, dass die zur Auflösung bestimmten Theilstücke resp. Knospen allmählich immer violetter werden und in der Färbung den Nucleinkörpern nahe kommen. Dass dieser violette Ton nicht etwa nur durch die geringe Größe der Knospen gegenüber dem Mutternucleolus bedingt wird, mit anderen Worten: dass es sich dabei nicht nur um eine schnellere Entfärbung bei der Differenzirung handelt, dagegen spricht die öfter zu beobachtende Thatsache, dass oft knospenartig kleine Theilstücke, auf deren Bedeutung ich später zurückkomme, zur Abschnürung gelangen, welche genau die Färbung und Struktur des Mutternucleolus bewahren (cf. Fig. 1 der Taf. XXXVII), ferner, dass diese dunkelrothen Theilstücke oft direkt neben hellvioletten gleich großen, ja bisweilen

sogar größeren Knospen liegen (cf. Fig. 1 der Taf. XXXVII), ja dass öfter ein und derselbe Mutternucleolus auf der einen Seite eine knallrothe Knospe, auf der anderen eine zweite ganz gleich große von ausgesprochen hellvioletter Färbung zur Abschnürung bringt (cf. z. B. bei *r* in Fig. 1 auf Taf. XXXVII).

Die hellviolette Färbung deutet also offenbar auf stoffliche Veränderungen hin, welche in denjenigen Knospen, die in Nucleinkörper zu zerfallen bestimmt sind, vor sich gehen, wie wir dies ja a priori bei der großen färberischen Verschiedenheit von Nucleolen und Nucleinkörpern annehmen mussten (cf. oben p. 575).

Jeder Zweifel aber, dass nur dieser Grund für die Violett färbung vorliegen kann, wird durch die bald zu besprechenden Befunde bei den jüngeren Eikernen beseitigt werden¹.

Erinnern möchte ich noch daran, dass auch bei dem großen Hämatoxylinei der Fig. 1 *B* von Taf. XXXV diejenigen Knospen, deren weitere Auflösung wir verfolgen konnten, durch helleres Aussehen dem dunkelschwarzen Mutternucleolus gegenüber ausgezeichnet waren.

An die Verhältnisse, die wir eben bei dem großen dotterhaltigen Ei der Fig. 1 und Fig. 2 der Taf. XXXVII kennen gelernt haben, knüpfen von den jüngeren auf Taf. XXXVI dargestellten dotterlosen Eiern bezüglich der Nucleolenauflösung die in Figg. 11—15 wiedergegebenen Kerne direkt an. Dieselben unterscheiden sich nur in so fern, als die Theilung überwiegend als Knospung auftritt und deutlich fädige Verbindungszüge zwischen den Tochterstücken nur selten sind. Breitere hellere Verbindungsstücke kommen wohl auch öfter vor (cf. Fig. 11), sie erscheinen aber meist fast ganz strukturlos, ähnlich, wie wir sie bei dem großen Hämatoxylinei (cf. in

¹ HEIDENHAIN lässt sich über den Werth der rothblauen Farbstoffgemische von der Art des Jodgrünfuchsin bezüglich des Oxy- und Basichromatins in demselben Sinne aus, indem er in seiner Arbeit: Neue Untersuchungen über d. Centalkörper etc., Arch. f. mikr. Anat., 1894, auf p. 545 schreibt: »Hier könnte nun gleich eingewendet werden, dass die Doppelfärbung der Kerne unter den genannten Bedingungen vielleicht doch nur von Zufälligkeiten abhängig sei, und dass ihr um dessentwillen keine weitere Bedeutung beigelegt werden könne. Hiergegen spricht aber erstlich, dass sich in den genannten Farbstofflösungen die Chromosomen niemals roth, sondern immer nur grün färben«. . . . »Die Grün- und Rothfärbung, die Aufnahme des basischen beziehungsweise des sauren Anilinfarbstoffes muss also jedenfalls bestimmten chemischen Affinitäten bestimmter chemischer Körper entsprechend sein« (cf. über meine gleichlautenden Beobachtungen bezüglich der Färbbarkeit der Chromosomen oben im II. Kapitel).

Fig. 1 *B*, Taf. XXXV bei *a*) und von dem dotterlosen Ei in Fig. 14, Taf. XXXV, schon kennen gelernt haben.

Die Knospen, welche die großen dunkelrothen Mutternucleolen in den Figg. 11—15 zur Ausbildung bringen, treten nur selten in der Einzahl, meist zu mehreren auf. Sie sind sehr verschieden groß, meist wieder bedeutend heller als der Mutternucleolus, entweder noch deutlich röthlich oder schon ähnlich hellviolett wie die Nucleinkörper und sitzen dem Mutterstück bald direkt an, bald sind sie mehr oder weniger langgestielt. Deutliche Strukturen lassen sich nicht unterscheiden, sondern die Knospen sehen in der Regel sammt ihren Stielen fast homogen aus. Die großen dunkelrothen Mutternucleolen sind stets von einem hellen Hof umgeben. Bisweilen haben sich die Knospen schon vom Mutternucleolus losgeschnürt, liegen aber noch in diesem hellen Hof. Andere Knospen sind schon über den letzteren hinausgerückt, jedoch dem Mutternucleolus noch dicht benachbart. Nicht selten bildet eine mit dem Mutternucleolus noch zusammenhängende Knospe bereits schon wieder eine zweite von oft etwa gleicher Größe und Färbung (cf. Figg. 11 und 15 bei *a*). Öfter trifft man Nucleinkörper von genau dem Aussehen und dem Durchmesser der eben beschriebenen Doppelknospen perlschnurartig zu mehreren hinter einander gereiht dicht bei einem großen Mutternucleolus (cf. z. B. bei *a* und *d* in Fig. 15). Wahrscheinlich haben wir es hier wieder mit Sprossbildungen von Knospen zu thun, als welche wir ja auch die Perlschnüre des großen Hämatoxylineies der Fig. 1 *B* (z. B. bei *m*) und Fig. 14 von Taf. XXXV öfter nachweisen konnten.

Auch das weitere Schicksal der abgelösten hellen Knospen ist offenbar hier dasselbe wie in dem großen Hämatoxylinei. Denn die Knospen gehen oft sehr deutlich in Ringe (Fig. 15 bei *e*) und Hufeisen (Fig. 15 bei *f*) über, die bisweilen längere Fortsätze zeigen (bei *e*), entsprechend den Ketten resp. Perlschnüren des großen Hämatoxylineies (cf. z. B. auf Taf. XXXV bei *e* in Fig. 5 und bei *h* in Fig. 6).

Weitere Einzelheiten entgehen wieder der Beobachtung in Folge der zu großen Durchsichtigkeit der Kanadabalsamschnitte.

Wie wechselnd sich die Nucleolen in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Eier verhalten, demonstrieren deutlich auf Taf. XXXVI die Figg. 13 und 14 im Vergleich zu den Figg. 11, 12, 15. Ich habe schon oben bei Besprechung des großen dotterhaltigen Eies (Fig. 1 von Taf. XXXVII) die Beobachtung betont, dass die Mutternucleolen oft Knospen von gleich dunkelrother Färbung zeigen. Dasselbe Verhältnis constatiren wir für den Kern der Fig. 13, der be-

züglich der Färbung der übrigen Kernelemente genau mit den Kernen der Fig. 11, 12, 15 übereinstimmt, vor Allem die Nucleinkörper wieder typisch hellviolett zeigt, in der Färbung der Nucleolenknospen aber stark differirt. Wieder anders als in dem Kern der Fig. 13 erscheinen die Nucleolen in dem Kern der Fig. 14. Knospen fehlen hier ganz. Dagegen erinnern die dunkelrothen größeren Nucleolen durch ihr eigenartiges zum Theil breitlappiges Aussehen an die Nucleolen des großen Hämatoxylineies der Fig. 1 *B* auf Taf. XXXV. Offenbar stehen sie gleich diesen vor der Theilung. Bei einem Nucleolus (bei *b*) ist diese schon eingetreten. Das sich links ablösende mit dem Mutternucleolus noch durch einen Stiel verbundene Stück zeigt aber genau dasselbe knallrothe Aussehen, das alle Nucleolen hier auszeichnet. Neben dem größten Nucleolus am oberen Rande des Kerns (Fig. 14) liegt rechts unten bei *c* eine kleine Knospe, welche dagegen gleich hellviolett wie die Nucleinkörper aussieht. Sie ist ringförmig, also offenbar bereits in der Auflösung begriffen und hat sich wahrscheinlich in einem früheren Entwicklungsstadium des Eies von einem größeren dunkelrothen Mutternucleolus abgelöst.

In Fig. 12 treffen wir bei *a* einen kleinen rothen Nucleolus, der offenbar eine roth gebliebene Knospe eines großen Mutternucleolus darstellt (cf. oben p. 578) und seinerseits wieder eine gleich große Knospe erzeugt hat, die trotz ihrer gleichen Dimensionen das typische violette Aussehen der Nucleinkörper hat und übrigens abermals eine neue allerdings sehr kleine Knospe treibt. Alle drei liegen in demselben hellen Hof (cf. oben). In Fig. 15 liegen bei *e* und *f* zwei theils ring- theils mehr hufeisenförmige Knospen, die, wie schon oben bemerkt, offenbar in der Auflösung begriffen sind und in der Färbung genau mit den Nucleinkörpern übereinstimmen, während dagegen bei *g* und *h* zwei Nucleolen liegen, die ausgesprochen roth sind, obwohl sie gleich groß oder kleiner als die eben erwähnten Knospen *e* und *f* sind.

Diese Befunde beweisen wieder deutlich, dass die Violettfärbung der Knospen nur durch eine Hand in Hand mit ihrem Zerfall in Nucleinkörper gehende stoffliche Veränderung gegenüber den rothen Mutternucleolen, nicht aber durch einen Mangel der Differenzirung bedingt sein kann.

Dies wird auch vollauf bestätigt durch den Kern Fig. 22, Taf. XXXVI, in dem die gestielten Knospen (*e*) sehr klein und trotzdem knallroth sind, während dicht daneben (bei *d* und *c*) ganz hellviolette Knospen liegen, die viel größer sind. Solche »Basiden mit

Sporen« ähnliche Nucleolen (*e*) sind auf dem Entwicklungsstadium, welchem Fig. 22 entnommen ist, sehr häufig (cf. oben p. 562 und unten p. 589).

Sehr eigenartige, von den bisher beschriebenen stark abweichende Verhältnisse weisen die Nucleolen der Figg. 16—19 der Taf. XXXVI auf. Sie sind alle vier demselben Kern, aber verschiedenen Schnitten desselben entnommen. Fig. 16 giebt den ganzen Kern, Figg. 17—19 nur die uns interessirenden Stellen aus den folgenden Schnitten wieder.

Die Nucleolen setzen sich fast alle aus zwei ganz verschiedenen Theilen zusammen, nämlich aus einem den Nucleinkörpern etwa gleich hellvioletten körnig erscheinenden und aus einem zweiten fast homogen aussehenden von gleich dunkelrother Farbe, wie wir sie als charakteristisch für die reifen Mutternucleolen kennen gelernt haben. Beide Abschnitte verhalten sich in den einzelnen Nucleolen quantitativ sehr verschieden: bei manchen, besonders den größten, welche vorwiegend central im Kerne liegen, überwiegt bei Weitem die violette körnige Partie (cf. bei *b* in Fig. 16), bei anderen, namentlich den kleineren Nucleolen, welche meist die peripheren Theile des Kerns einnehmen, die dunkelrothe.

Wahrscheinlich sind die großen centralen zweitheiligen Nucleolen (*b* in Fig. 16) ursprünglich durchweg dunkelroth gewesen, gleich den etwa gleich großen Nucleolen der etwas jüngeren Entwicklungsstadien, wie wir sie in den Figg. 11—15 antreffen. Der helle Abschnitt stellt offenbar eine mit der Auflösung der Nucleolen in Zusammenhang stehende Differenzirung dar. Wir haben es in ihm mit einer Auflösungsfigur im Sinne CARNOY's zu thun. Die kleineren peripher im Kern gelegenen in gleichem Sinne zweitheiligen Nucleolen sind dagegen zweifelsohne durch Theilung aus den großen centralen (= *b*) hervorgegangen. Ein Stadium dieser Theilung ist in Fig. 16 bei *a* deutlich zu beobachten: Die Theilstücke, welche aus dem großen centralen Nucleolus *a* hervorgehen, sind jedes für sich wieder zweitheilig und bewahren in ihrer Anordnung noch deutlich die Umrisse des Mutternucleolus. An dem Zerfall betheiligen sich also sowohl der violette körnige, als der dunkelrothe Abschnitt des Mutternucleolus. Dasselbe gilt auch für die Mehrzahl der in Figg. 17—19 abgebildeten Theilungen. Auf den ersten Blick könnte man bei diesen glauben, dass wir es mit Zelltheilungsfiguren zu thun haben, in denen der dunkelrothe Abschnitt den Kern, der hellere granulirte den Zelleib darstellte. In Figg. 17 *a* und *b* liegen Zweitheilungen vor, bei denen man den Eindruck gewinnt, dass sich stets der rothe Theil gleich

dem Kern bei Zelltheilungen zuerst theilte. Bei *a* in Fig. 18 haben wir eine Kette von Theilstücken vor uns, wie wir sie schon früher öfter getroffen haben.

In Fig. 19 *a* treten uns bei *x* und *y* je vier zweitheilige Nucleolen entgegen, die so dicht bei einander liegen, dass sie zweifelsohne aus je einem großen zweitheiligen Mutternucleolus hervorgegangen sind. Besonders klar liegt dies bei der oberen Vierergruppe *x*, da alle Stücke hier noch in einem einheitlichen Hof liegen. Eins dieser kleinen Theilstücke (*y'*) zeigt den hellvioletten Abschnitt deutlich gelappt nach Art des Amöbenleibes. Es ist dies eine öfter zu beobachtende Erscheinung, welche vielleicht auf die Fähigkeit der Nucleolen resp. ihrer Theilstücke hindeutet, sich selbständig zu bewegen (cf. unten p. 645).

Neben diesen zweitheiligen Nucleolen trifft man sehr häufig aber auch solche, die durchweg gekörnt und hellviolett sind und keine Spur von der dunkelrothen Substanz erkennen lassen (bei *c* in Fig. 16). Sie sind gleich den zweitheiligen sehr verschieden groß, die größten finden sich wieder central und stehen den hier gelegenen doppeltheiligen (z. B. *b*) oft wenig oder gar nicht im Durchmesser nach. Zweifelsohne sind sie aus den letzteren hervorgegangen, entweder in der Weise, dass in diesen auch der letzte Rest von dunkelrother Substanz sich körnig differenzirt hat und hellviolett geworden ist, oder sie haben sich von den zweitheiligen Nucleolen durch einen Theilungsprocess abgeschnürt, worauf ich unten noch ausführlicher zurückkomme ¹.

Mag dem sein, wie da wolle, jedenfalls theilen sich diese gleichmäßig violetten und körnigen Stücke weiter, oft nachdem sie sich zuerst etwas in die Länge gestreckt haben, wie dies Fig. 17 *d* und Fig. 19 *b* zeigen. Offenbar sind in dieser Weise die vielen kleinen violetten körnigen Stücke, die man allenthalben und in sehr wechselnder äußerer Form an der Peripherie des Kerns der Fig. 16 *A* trifft, entstanden. Durch weiter fortgesetzte Theilung zerfallen die letzteren wahrscheinlich dann in die färberisch sich vollständig gleich verhaltenden Nucleinkörper.

Eine ganz ähnliche Auflösung der Nucleolen, wie wir sie eben in den Figg. 16—19 kennen gelernt haben, kehrt in den verschieden-

¹ A priori könnte man ja annehmen, dass es sich bei den durchweg hellen Stücken (*c*) um zweitheilige Nucleolen handelt, die von dem Schnitt nur in dem hellvioletten Theil getroffen sind. Für viele gilt dies entschieden nicht, da sie auch auf den folgenden Schnitten jedes Roth vermissen lassen.

sten Entwicklungsstadien des Eies wieder, so zunächst bei dem Kern der Fig. 21 von Taf. XXXVI. Hier treffen wir neben den deutlich zweitheiligen Nucleolen wieder durchweg helle kugelige Theilstücke, die sich zweifelsohne von den zweitheiligen Nucleolen abgelöst haben, denn letztere zeigen oft ihren violetten Theil in einen Fortsatz ausgezogen, der offenbar bestimmt ist, sich als helle Knospe loszutrennen.

Bei den größten zweitheiligen Nucleolen dieser Fig. 21 (bes. bei *c* und *d*), konstatiren wir ferner die interessante Thatsache, dass der violette Abschnitt eher fädig resp. netzig als körnig aussieht. Dasselbe gilt von dem großen zweitheiligen Nucleolus *a* der Fig. 22 (Taf. XXXVI), welche dem Kerne eines noch größeren, bereits im Anfang der Dotterbildung befindlichen Eies entnommen ist.

Hier bei *a* (Fig. 22) ist der violette Abschnitt des Nucleolus sehr lang gestreckt und offenbar im Begriff, in kleine Knospen zu zerfallen, wie wir deren mehrere daneben sehen. Eine der letzteren (*e*) ist deutlich ringförmig und wahrscheinlich in gleicher Auflösung begriffen, wie wir sie oben bei dem großen Hämatoxylinei für die ringförmig gewordenen Knospen nachgewiesen haben. Der violette Theil des großen zweitheiligen Nucleolus *a* erscheint hier eher wie ein wurstförmiger Anhang, der aus dem rothen Abschnitt herauszufießen scheint. Dasselbe gilt von dem kleineren zweitheiligen Nucleolus bei *b* (Fig. 22). Ähnliche Auflösungsfiguren wie *a* sind auch von CARNOY gesehen und als schwammige Würste bezeichnet worden. Es besteht aber, um es noch einmal zu betonen, doch ein wesentlicher Unterschied in der Deutung dieser Figuren zwischen uns beiden. Die helle wurstförmige Partie bei *a* und *b* in Fig. 22 stellt nicht etwa den ausgelaufenen Inhalt des rothen Abschnittes dar, der geplatzt ist, wie CARNOY es auffasst, sondern die Figg. 16—19 (Taf. XXXVI) einerseits, die Figg. 11—15 (Taf. XXXVI) andererseits haben uns gelehrt, dass diese hellvioletten körnigen oder netzig-fädigen Partien entweder die Differenzirungen bestimmter Theile des Nucleolus sind, die sich vom Nucleolus ablösen und theilen, vor der Theilung aber sich noch strecken können (Figg. 16—19 und Fig. 21 der Taf. XXXVI), oder aber knospenartige Bildungen (Figg. 11—15, Taf. XXXVI) darstellen.

Auch bei ganz jungen Eiern habe ich ähnlich zweitheilige Nucleolen, wenn auch nicht so ausgebildet, getroffen, wie z. B. im Kern der Fig. 10 bei *a* (Taf. XXXVI). Es handelt sich also bei dieser Doppeltheiligkeit der Nucleolen offenbar um eine in der Ent-

wicklung des Froscheies zu sehr verschiedenen Zeiten auftretende Auflösungsform der Nucleolen.

Ich habe oben die Möglichkeit offen gelassen, dass die durchweg violetten und körnigen großen centralen Nucleolen der Fig. 16 (z. B. bei *c*) aus den doppeltheiligen dadurch entstanden sind, dass in ihnen auch der letzte Rest der rothen Substanz, welche sich von den reifen (durchweg rothen) Nucleolen in den doppeltheiligen Nucleolen noch erhalten hat, ebenfalls noch sich in körnig-violette Nucleolarmasse differenzirt hat. Öfter trifft man noch Nucleolen, welche direkt als Übergangsformen zwischen beiden Arten von Nucleolen, d. h. einerseits den doppeltheiligen, andererseits den ausschließlich violett-körnigen aufgefasst werden können. So zeigt z. B. in dem großen doppeltheiligen Nucleolus *c* der Fig. 21 von Taf. XXXVI der rothe Abschnitt nicht mehr die typisch knallrothe Färbung, sondern nur noch einen rosa Ton und gleichzeitig schon eine deutlich fädige resp. netzige Struktur, gleich dem größeren violetten Abschnitt, während in dem doppeltheiligen Nucleolus *a* derselben Fig. 21 von dem ebenfalls schon stark verblassten rothen Abschnitt zwei Reihen schwach rother Körnchen in den violetten Abschnitt ausstrahlen und sich hier allmählich verlieren. In den meisten Fällen ist aber der rothe Abschnitt der zweitheiligen Nucleolen, wie in Figg. 16—19, intensiv roth und von fast homogenem Aussehen und gegen die violette körnige Partie scharf abgesetzt, so dass er der letzteren gegenüber wie ein ganz selbständiger Nucleolartheil erscheint, ähnlich wie der Kern im Zellleib. Ich glaube auch nicht, dass in den in Figg. 16—19 wiedergegebenen doppeltheiligen Nucleolen später ein Übergang der rothen Substanz in violette erfolgt, sondern halte es für wahrscheinlicher, dass eine Trennung des rothen und violetten Nucleolartheiles stattfindet, in dem Sinne, dass der letztere durch fortgesetzte Theilung, wie sie ja oft zu beobachten ist (cf. oben p. 583 und z. B. Figg. 16 und 18 *b* auf Taf. XXXVI), in Nucleinkörper zerfällt, während der rothe zu einer neuen Nucleolengeneration heranwächst resp. heranreift, um erst später in Nucleinkörper sich aufzulösen, worauf ich weiter unten noch einmal ausführlicher zurückkomme.

So eigenartig diese doppeltheiligen Nucleolen auf den ersten Blick erscheinen, so stehen sie doch nicht ganz unverbunden gegenüber den anderen Auflösungsformen der Nucleolen da. So haben wir ja für den Kern der Fig. 1 der Taf. XXXVII oben (p. 577 ff.) die Beobachtung konstatirt, dass bei der Theilung des Nucleolus nicht nur das oft breite Verbindungsstück, sondern auch das eine Tochterstück

heller und gleichzeitig deutlicher fädig resp. netzig wird (z. B. bei *b* und *o*), so dass hier gewissermaßen auch schon in gleichem Sinne ein doppeltheiliger Nucleolus vorliegt. Auch in den Entwicklungsstadien, die durch sehr viele doppeltheilige Nucleolen ausgezeichnet sind, kommen neben diesen bisweilen solche Theilungsfiguren vor, wie z. B. in Fig. 16 der Taf. XXXVI bei *d* und in Fig. 21 der Taf. XXXVI bei *b*. Und unter diesen finden sich hin und wieder Theilungsformen, welche leicht zu den doppeltheiligen Nucleolen hinüberleiten, so in Fig. 21 der Taf. XXXVI. Während hier bei dem Nucleolus *e* beide Theilstücke fast gleich dunkelroth und fast homogen, jedenfalls noch ganz unbestimmt strukturirt erscheinen, ist in dem Nucleolus *b* das eine größere und obere Tochterstück sammt dem breiten Verbindungsstück bedeutend heller roth und gleichzeitig deutlich fädig resp. netzig geworden. Denkt man sich die fädig strukturirten Theile dieses Nucleolus *b* violett werden, dann haben wir einen doppeltheiligen Nucleolus vor uns, ähnlich dem Nucleolus *c*, der zwischen den beiden Nucleolen *e* und *b* liegt.

Eine Modifikation dieser doppeltheiligen Nucleolen zeigt uns der in Fig. 20 der Taf. XXXVI abgebildete Kern. Auch hier sehen wir, besonders im Inneren des Kerns, mehrere Nucleolen (*a*, *c*), die noch größer sind als die centralen zweitheiligen Nucleolen der Fig. 16 von Taf. XXXVI und gleich diesen aus einem kleineren, meist central befindlichen, dunkelrothen und aus einem bei Weitem größeren violetten Abschnitte bestehen, nur mit dem Unterschiede, dass der letztere nicht in feine Körnchen, sondern in bedeutend größere Kügelchen von ziemlich gleicher Größe zerfallen ist, welche besonders peripher auftreten und mehr oder weniger deutlich ketten- resp. perlschnurartig angeordnet sind, wie dies besonders bei dem mehr oberflächlich getroffenen Nucleolus *b* deutlich hervortritt. Wir haben hier offenbar eine ähnliche Erscheinung vor uns, wie wir sie am Anfange dieses Kapitels für das große dotterhaltige Hämatoxylinei der Fig. 1 *B* von Taf. XXXV konstatirt haben, d. h. es hat sich die Hauptmasse des Nucleolus peripher konzentriert und dann in Stücke zerlegt. Auch bei *d* (Fig. 20) liegt offenbar ein solcher großer Nucleolus vor, nur sind die kleinen Theilstücke schon in starker Ablösung von einander begriffen und erscheinen zum Theil eher als freie Nucleinkörper.

Ganz ähnliche Verhältnisse haben wir oben schon bei dem Hämatoxylinkern der Fig. 13 von Taf. XXXV vorgefunden, welcher in der Größe dem Kern der Fig. 20 der Taf. XXXVI nahe kommt. Auch hier sehen wir bei *f* eine vielfach gewundene und theilweise

zerrissene Perlschnur von Gliedern, welche in der Stärke wie in der Form genau mit den Theilstücken des großen zweitheiligen Nucleolus der Fig. 20 der Taf. XXXVI übereinstimmen und in ihrer Anordnung theilweise die Umrisse eines solchen großen Nucleolus noch wiederholen. Kombiniert man die Bilder mit einander, d. h. die Perlschnur *f* der Fig. 13 von Taf. XXXV mit den Perlschnüren der Nucleolen *a*, *b*, *c* der Fig. 20 von Taf. XXXVI, so kommt man, wie schon oben bemerkt, zu der Auffassung, dass hier eine Auflösungsform vorliegt, wie sie CARNOY oft beobachtet hat, nämlich endogen in einem reifen großen Nucleolus entstandene Perlschnüre, welche frei werden und später in ihre einzelnen Glieder, das sind die Nucleinkörper, zerfallen, wenn auch die bezüglichen Bilder CARNOY's ganz anders aussehen wie die Perlschnüre der Fig. 20 (Taf. XXXVI).

Offenbar sind auch die großen doppeltheiligen Nucleolen (z. B. *a* und *c*) des Kerns der Fig. 20 von Taf. XXXVI aus reifen, durchweg gleich rothen Nucleolen hervorgegangen und die rothen Partien dieser doppeltheiligen Nucleolen stellen wieder nur die unverändert gebliebenen Theile des reifen Nucleolus dar. Bisweilen treten mehrere rothe Stücke auf, einige Mal (z. B. bei *c*) traf ich auch im Centrum der kleinen violetten peripheren kugeligen Theilstücke ein kleines rothes Korn. Beim Zerfall der doppeltheiligen Nucleolen in die kleineren Stücke kann sich also, ganz ähnlich wie wir es bei den doppeltheiligen Nucleolen der Figg. 16—19, Taf. XXXVI, gesehen haben, auch hier die rothe Nucleolarsubstanz betheiligen.

In Fig. 20 der Taf. XXXVI liegt links neben dem Nucleolus *c* diesem ein zweitheiliger Nucleolus im Sinne der Figg. 16—19 von Taf. XXXVI so dicht an, dass die Vermuthung nahe liegt, es sei ein Theilstück des letzteren. Derartig zweitheilige kleinere Nucleolen treten in sehr großer Menge und sehr wechselnder Größe und Form allenthalben besonders an der Peripherie des Kerns der Fig. 1 auf, ganz ähnlich wie in Fig. 16 der Taf. XXXVI.

Ich habe oben für den größten Jodgrünfuchsinkern (Fig. 1 von Taf. XXXVII) betont, dass die großen reifen Nucleolen sehr oft eine dunkelrothe, gerüstartig gebaute Substanz und eine hellere Zwischen-substanz von oft vacuolenartigem Aussehen unterscheiden lassen. Dasselbe gilt auch für alle jüngeren Entwicklungsstadien bis herab zu den allerjüngsten grünkernigen Eiern, wie dies besonders deutlich die Figg. 11—15 der Taf. XXXVI demonstrieren. Auf die Erklärung dieser Strukturen will ich erst weiter unten nach Besprechung des *Cobitis*-Eies eingehen, weil hier die Verhältnisse noch klarer liegen.

Was die **Neubildung** von Nucleolen betrifft, so nimmt CARNOY (cf. oben p. 562) an, dass sie in der Mehrzahl der Fälle aus den kleinen Nucleinkörpern in der Weise hervorgehen, dass diese sich in großer Anzahl vereinigen und oft derartig mit einander verbacken, dass die jungen Nucleolen ganz homogen aussehen. Mehrere derartig entstandene Nucleolen können dann noch zu größeren, oft sehr großen Nucleolen zusammentreten. Ich kann diese Angaben CARNOY's nicht direkt durch die Beobachtung bestätigen, wohl aber eine Anzahl Befunde anführen, die für die Richtigkeit der CARNOY'schen Auffassung mir zu sprechen scheinen. Durchmustert man in den großen dotterhaltigen Eiern die Randpartien des Kerns, so entdeckt man hier, wie z. B. in Fig. 1 *B* der Taf. XXXV, allenthalben sehr verschieden große Nucleolen, welche aber niemals den Durchmesser der centralen großen reifen erreichen und niemals in Theilung wie diese letzteren begriffen, sondern stets kugelrund sind, ferner stets ganz strukturlos und nach Hämatoxylinfärbung gleichmäßig schwarz erscheinen. Je näher sie der Peripherie des Kerns liegen, desto größer sind sie durchschnittlich. CARNOY giebt an, dass die jungen Nucleolen im Centrum des Kerns entstehen, von hier aus zur Peripherie wandern und hier heranwachsen. Wir haben es also offenbar mit den eben beschriebenen kleinen peripheren Nucleolen mit einer jungen Nucleolengeneration zu thun. CARNOY beobachtete in der Längsachse seiner im Centrum des Kerns gelegenen Flaschenbürsten etc. mitten zwischen den kleineren diese hauptsächlich zusammensetzenden Nucleinkörpern größere Nucleinkugeln und deutet diese als die junge Nucleolengeneration. Diese Angabe kann ich für den Frosch bestätigen. Fig. 6 von Taf. XXXV zeigt uns z. B. bei *a* eine solche feinkörnige Perlschnur mit mehreren eingestreuten größeren Kugeln. Bei genauerer Betrachtung der kleinen, peripher im Kern auftretenden Nucleolen konnte ich ferner sehr oft konstatiren, dass sie dicht mit kleinen gleich schwarzen Nucleinkörpern besetzt waren, die ihnen oft wie kleinste Knospen anhängen (Fig. 1 *B* bei *s*). Da die kleinen peripheren Nucleolen aber zweifelsohne wachsen, wie ihre stetige Größenzunahme nach der Peripherie des Kerns zu beweist, so kann man es in den ihnen außen ansitzenden kleinen Nucleinkörpern wohl kaum mit sich ablösenden kleinsten Knospen zu thun haben, sondern näher liegt die Auffassung, dass diese kleinen Nucleolen, wie sie wahrscheinlich aus kleinsten Nucleinkörpern entstanden sind, bei ihrem Wachsthum noch weitere Nucleinkörper in sich aufnehmen.

Sind diese kleinen peripheren Nucleolen nun wirklich eine junge

Generation, die aus Nucleinkörpern entstanden ist und an der Peripherie erst allmählich heranreift, so können sie nach Jodgrünfuchsinfärbung nicht schon die typische knallrothe Färbung der großen reifen centralen Nucleolen annehmen, sondern müssen eher in ihrem Farbenton noch ihre Entstehung aus den violetten Nucleinkörpern verrathen. Und dies ist in der That der Fall. Sie zeigen nämlich öfter einen ganz eigenartigen rosa Farbenton an, welcher sie ebens owohl von den großen centralen intensiv rothen reifen Nucleolen als von deren violetten Knospen unterscheidet und als Bildungen *sui generis* charakterisirt. Erst wenn diese kleinen peripheren Nucleolen wieder in das Centrum zurückwandern, nehmen sie wahrscheinlich den rothen Ton an, welcher die reifen großen centralen Nucleolen stets typisch auszeichnet.

Neben dieser von den Nucleinkörpern ausgehenden Neubildung von Nucleolen nimmt CARNOY noch eine zweite Art der Entstehung an, welche er aber als seltener bezeichnet. Er beobachtete nämlich öfter, dass die Knospen reifer Nucleolen nach ihrer Ablösung von letzteren direkt zu einer neuen Nucleolengeneration heranwachsen. Besonders konstatarirte er dies von den gestielten Knospen von der Art, wie ich sie in der Fig. 22 der Taf. XXXVI bei *e* abgebildet und auf der hier wiedergegebenen Entwicklungsstufe des Eies oft beobachtet habe. Diese gestielten meist sehr kleinen Knospen zeigten stets dasselbe intensiv rothe Aussehen wie die Mutternucleolen und bewiesen so (cf. oben p. 581 ff.) aufs deutlichste, dass die Violettfärbung gewisser Knospen, d. h. aller derjenigen, welche sich in Nucleinkörper auflösen, nicht lediglich auf ein durch ihre Kleinheit bedingtes schnelleres Entziehen des Farbstoffes zurückzuführen ist, sondern auf eine stoffliche Veränderung, zumal die hellen Knospen oft verhältnismäßig ziemlich groß sind. Die gestielten dunkelrothen Knospen treten nicht selten an einem Mutternucleolus in größerer Menge auf, wie bei *e* in Fig. 22, so dass das Ganze dann wie Basiden mit Sporen aussieht, ein Vergleich, der schon von CARNOY gezogen worden ist (cf. oben p. 562).

Ich habe oben wiederholt, d. h. für die verschiedensten Entwicklungsstadien hervorgehoben, dass neben den violetten Knospen, deren Auflösung ich weiter verfolgen konnte, oft andere zur Abschnürung kommen, welche mit dem Mutternucleolus in der Färbung genau übereinstimmen, d. h. entweder gleich dunkelroth (Jodgrünfuchsin) oder gleich dunkelschwarz (Hämatoxylin) wie dieser aussehen, aber oft nicht gestielt sind. Es wäre wohl denkbar, dass

auch von diesen manche direkt zu einer neuen Nucleolengeneration heranreifen, wie es CARNOY von den gestielten gleich intensiv gefärbten Knospen angiebt.

Ein Gleiches möchte ich schließlich von den dunkelrothen Abschnitten der doppeltheiligen Nucleolen, wie sie die Figg. 16—22 von Taf. XXXVI zeigen, annehmen. Ich betonte oben bereits, dass dieselben sich scharf von dem violetten körnigen Abschnitt absetzen und in dem doppeltheiligen Nucleolus meist den Eindruck eines ähnlich selbständigen Theiles machten, wie der Kern in der Zelle (cf. bes. Fig. 19 von Taf. XXXVI), ferner, dass der größere violette körnige Abschnitt sich oft lostrennt, um weiter zu zerfallen und sich schließlich im Nucleinkörper aufzulösen. Von dem zurückbleibenden dunkelrothen Theil halte ich es nun gar nicht für unmöglich, dass er sich ähnlich verhält, wie die gleich dunkelroth färbaren eben beschriebenen gestielten Knospen (*e* in Fig. 22 von Taf. XXXVI), d. h. den Ausgangspunkt einer neuen Nucleolengeneration bildet und erst später in Nucleinkörper zerfällt. Eben so ist es mir noch sehr fraglich, ob die großen rothen Nucleolen der in den Figg. 11—15 auf Taf. XXXVI wiedergegebenen Entwicklungsstadien vollständig in der Bildung von Knospen, wie wir sie beobachten, aufgehen; für viel wahrscheinlicher halte ich es, dass nur ein Theil ihrer Substanz als Knospen sich ablöst, sie selbst aber in ihrer Hauptmasse erhalten bleiben. Sie würden sich dann in der größten Übereinstimmung mit dem Hauptnucleolus der uninucleolären Eikerne, z. B. der Säugethiere und der gleich gebauten, d. h. ebenfalls uninucleolären Gewebskerne befinden, worauf ich bald ausführlicher zurückkommen werde. Wir hätten also dann die interessante Thatsache constatirt, dass die Nucleolen der alten Generation in manchen Fällen nur theilweise sich auflösen, d. h. in Nucleinkörper zerfallen, zum anderen Theil aber erhalten bleiben und in die neue Generation direkt übergehen. Da CARNOY selbst der Ansicht huldigt, dass die gestielten Knospen oft direkt zu neuen Nucleolen heranwachsen, so muss er also selbst auch zugeben, dass Theile der alten Generation in die neue direkt übertreten und so die verschiedenen Nucleolengenerationen in unmittelbarem Zusammenhang stehen können und nicht immer selbständige, d. h. aus den Nucleinkörpern neu entstandene Bildungen darstellen, so dass also sehr wohl eine ununterbrochene Verbindung zwischen dem Kernfaden des jüngsten Eistadiums und den Chromo-

somen der Richtungskörper reifer Eier bestehen könnte, eine Auffassung, die CARNOY aber sehr energisch bekämpft.

Nach CARNOY können drittens bisweilen auch die kleinen Auflösungskügelchen direkt selbständig zu Nucleolen heranwachsen. Auch dies halte ich für wahrscheinlich, da man besonders in vielen Gewebskernen einerseits von den kleinen Nucleinkörpern alle Übergänge in der Größe bis zu den Nucleolen findet und andererseits diese letzteren oft keine Andeutung einer körnigen Struktur aufweisen, sondern ganz homogen aussehen, also wenig für die Annahme sprechen, dass sie durch Zusammenballen von Nucleinkörpern entstanden sind, worauf ich später noch zurückkommen werde.

Zum Schluss will ich noch kurz der allerjüngsten Eikerne gedenken, deren Nucleinkörper nach Jodgrünfuchsinbehandlung sich nicht violett, sondern intensiv grün färben, d. h. (cf. oben zweites Kapitel) sehr phosphorhaltig sind (cf. Figg. 1—7, Taf. XXXVI). Sie zeigen bezüglich der Nucleolen genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie eben für die älteren Entwicklungsstadien kennen gelernt haben. Auch bei ihnen treffen wir Nucleolen von gleich dunkelrother Farbe, auch hier sind diese oft in Theilung resp. Knospung begriffen (cf. Fig. 5, 6, 7) und können zwischen den Tochterstücken breitere deutlich fädige Verbindungsstücke (Fig. 6) entstehen. Auch hier zeigen die rothen Nucleolen oft eine deutliche Differenzirung in ein dunkleres Gerüstwerk und in eine helle, die Maschen erfüllende Masse von vacuolenartigem Aussehen. Neben diesen dunkelrothen Nucleolen treten, besonders zahlreich in den allerjüngsten Stadien, kleinere nucleolenartige, d. h. mehr oder weniger kugelförmige Bildungen von gleich dunkelgrünem Aussehen wie die Nucleinkörper auf (Fig. 1, 2, 6). Diese entsprechen offenbar den primären, d. h. aus dem Kernfaden entstandenen Nucleolen CARNOY's. Der große tinktionelle Unterschied zwischen den primären grünen und allen späteren rothfärbbaren Nucleolengenerationen und die sich daraus ergebende so verschiedene chemische Zusammensetzung beider ist aber CARNOY vollständig entgangen. CARNOY nimmt an, dass auch die primären Nucleolen wie alle späteren Nucleolengenerationen in Nucleinkörper zerfallen und diese erst wieder zu den sekundären dunkelrothen Nucleolen zusammentreten. In diesem Falle würde dann keine so wesentliche Veränderung mit den Nucleolen vor sich gehen, wie wir sie in den älteren Eiern bei der Auflösung der rothen Nucleolen in die violetten Nucleinkörper annehmen müssen. Nach den Erfahrungen, die ich bei den primären grünen Nucleolen und ihr Verhältnis zu den sekundären

rothen Nucleolen bei den Gewebskernen gemacht habe, worüber ich weiter unten noch berichten werde, ist es mir aber wahrscheinlicher, dass die primären grünen Nucleolen, ohne sich aufzulösen, ganz allmählich unter Veränderung ihrer stofflichen Zusammensetzung in die sekundären rothen übergehen. Bei den größeren dieser grünkernigen jüngsten Entwicklungsstadien der Kerne trifft man ebenfalls häufig neben den großen rothen Nucleolen noch die kleinen primären grünen Nucleolen, allerdings meist nur sehr vereinzelt (Fig. 6). Außer diesen trifft man aber oft noch gleich kleine Nucleolen, welche nur noch ganz schwach grün aussehen, oder einen Anflug von roth haben (Fig. 5). Möglicherweise haben wir es hier mit den Übergangsformen zwischen den primären grünen und sekundären rothen Nucleolen zu thun. Doch wäre es ja auch denkbar, dass es sich bei den gemischtfarbigen kleinen Nucleolen um kleine Knospen der größeren rothen Nucleolen handelt, die im Begriff sind, sich in Nucleinkörper aufzulösen (cf. oben).

In den Entwicklungsstadien, die noch jünger sind als diejenigen, deren Kerne in Figg. 1—7 wiedergegeben sind, vermisste ich jede Spur eines rothen Nucleolus, die Kerne enthielten hier nur noch grüne Nucleinkörper und gleich grüne primäre Nucleolen und stimmen hierin genau mit den verschiedenen Gewebskernen überein (cf. oben das zweite Kapitel).

Die rothe Nucleolarsubstanz ist also a priori im Eikern der Amphibien nicht vorhanden, sondern stellt eine sekundäre Bildung dar, die sich aus den grünen stark phosphorhaltigen Nucleolen resp. Nucleinkörpern entwickelt.

Die Übergangsformen zwischen den grünkernigen und violett-kernigen Eiern (cf. Figg. 8 und 9 der Taf. XXXVI und oben p. 575) schließen sich bezüglich der Nucleolen vollständig den älteren Entwicklungsstadien an. Die kleinen rosa Nucleolen der Fig. 9 repräsentiren möglicherweise Knospen der größeren rothen, die im Begriff sind sich aufzulösen.

β. Fische.

(Taf. XXXVII, Fig. 3—13.)

Die Eier der Fische sind im Wesentlichen gleich gebaut denjenigen der Amphibien. Ich habe sie speciell bei *Cobitis studirt* und zwar, ehe ich mit CARNOY's Arbeit (cf. oben p. 563) bekannt geworden war. Die untersuchten Thiere waren theils in Alkohol, theils in Sublimat, theils in Chromsäure gehärtet. Die Sublimatexemplare wurden von mir

selbst fixirt und weiter konservirt. Die Alkohol- und Chromsäure-Stücke fand ich bereits in unserem Breslauer Museum vor, ich musste auf sie zurückgreifen, weil die Eier hier interessante Entwicklungsstadien zeigten, die die von mir konservirten Sublimatemplare schon überschritten hatten. Die letzteren waren bereits älter und enthielten vorwiegend dotterhaltige Eier, die Alkohol- und Chromsäure-Thiere dagegen nur dotterfreie Eier und zwar letztere die jüngsten. *Cobitis* ist nach meinen Erfahrungen, wie ich schon oben betont habe, nicht entfernt ein so günstiges Objekt für das Studium der multinucleolären Eier als der Frosch. CARNOY warnt besonders vor Überhitzung der Objekte bei der Vorbereitung zum Schneiden. Beim Frosch habe ich diesbezüglich keine trüben Erfahrungen gemacht, wohl aber um so mehr bei *Cobitis*. Die Eier litten meist stark bei der Einschmelzung in Paraffin, selbst bei verhältnismäßig niederen Temperaturen, und die Schnittserien waren für das Studium der Kernstrukturen, besonders aber der Nucleolen, meist sehr wenig brauchbar. Namentlich gilt dies von den Alkohol-Thieren. Die Eier der letzteren habe ich daher fast ausschließlich in toto auf Zupfpräparaten der Ovarien untersucht. Lässt man diese lange in Glycerin, so werden sie ausgezeichnet durchsichtig, so dass man fast alle Nucleolen eines Eies deutlich erkennen kann. Leider haben diese Präparate aber den Nachtheil, dass die differenzirende Färbung der Jodgrünfuchsinbehandlung theilweise verloren geht, wie wir bereits aus dem methodischen Theil wissen. Namentlich trifft dies für die Nucleolen zu. Sie verlieren fast ganz das knallrothe Aussehen, das sie durch die Jodgrünfuchsinbehandlung ursprünglich bekommen und bei Einschluss in Kanadabalsam auch dauernd behalten, wie uns dies die gleich gebauten Eier der Amphibien gezeigt haben (cf. Taf. XXXVI und XXXVII), sie verblassen derartig in Glycerin, dass sie sich im Farbenton nur wenig von den Nucleinkörpern unterscheiden.

Bezüglich der letzteren kann man dagegen auch auf diesen Glycerin in toto-Präparaten dieselbe Beobachtung machen, die wir schon für die Froscheier konstatirt haben und oben im zweiten Kapitel als allgemein für die Gewebkerne geltende Regel kennen gelernt haben, dass sie nämlich in den allerjüngsten Kernstadien ungleich phosphorhaltiger sind als in den älteren (cf. Fig. 3a und Fig. 4 von Taf. XXXVII). Je älter die Thiere werden, desto mehr verliert sich das Grün und macht einer Violettffärbung der Nucleinkörper Platz (cf. Fig. 3a—3e von Taf. XXXVII), ähnlich derjenigen, die wir auch beim Frosch

nach Sublimathärtung als typisch für die Nucleinkörper älterer Eier kennen gelernt haben (cf. Taf. XXXVI und XXXVII).

Im jüngsten Ei *a* der Fig. 3 tritt ein großer Nucleolus scharf hervor. Auf den ersten Blick erscheint er grün, gleich den kleinen Nucleinkörpern. Bei genauerem Zusehen lässt er aber in seinem Centrum eine schwach röthliche Färbung erkennen, nur in der Peripherie erscheint er ausgesprochen grün. Auch bei den beiden etwas größeren Eiern *b* und *c* treten in einigen Nucleolen ähnliche Verhältnisse noch zu Tage. In der weiteren Entwicklung der Eier verliert sich aber diese Differenzirung und die Nucleolen zeigen dann durchweg einen gleichmäßigen Farbenton, Anfangs, d. h. in den noch kleineren Eiern (Fig. 1 *d*) einen mehr violetten, zuletzt, d. h. in den größten Eiern (Fig. 1 *e*) eine mehr röthliche Farbennuance. Dasselbe gilt für den Frosch. Auch hier trifft man in den jüngsten Eiern von etwa dem Stadium der Figg. 1—4 von Taf. XXXVI in Glycerinpräparaten die Nucleolen oft mit deutlich grünem Rand und rothem Inneren. Bei stärkerer Verblässung in Glycerin verschwindet das Roth im Inneren stark, während das Grün sich erhält, so dass die Nucleolen oft fast durchweg grün aussehen, weil auch das Innere durch die durchschimmernde grüne Randzone und die im Schnitt darunter (oder darüber) liegenden Nucleinkörper einen grünen Ton gewinnt. Diese Differenzirung findet man in älteren Stadien nie. Hier werden die Nucleolen beim Verblässen durchweg hellrosa bis violett aber niemals grün, es bestehen also zwischen den Nucleolen der etwas jüngeren Eier und den Nucleolen der älteren Eier Unterschiede, die im Kanadabalsam nach Alkoholdifferenzirung nicht hervortreten.

Ganz ähnliche Verhältnisse, d. h. wieder in gleichem Sinne doppelfärbbare Nucleolen, werden wir später noch bei verschiedenen Gewebszellen, besonders wieder in den jüngsten Entwicklungsstadien, vorfinden. Es handelt sich wahrscheinlich in allen diesen Fällen um Übergangsformen zwischen den grünen und rothen Nucleolen, wesshalb ich auch bei den Amphibien einen direkten Übergang der grünen, d. h. primären Nucleolen in die rothen, d. h. sekundären Nucleolen oben angenommen habe (cf. oben p. 592).

Die Alkoholexemplare zeigten weitaus die Mehrzahl der Eier auf etwa dem Entwicklungsstadium, wie es das Ei Fig. 3 *e* von Taf. XXXVII darstellt. Eier von der Größe und Färbung, wie sie das Ei Fig. 3 *d* zeigt, waren eben so wie die allerjüngsten der Figg. 3 *a*, *b*, *c* nur sehr selten. Die Alkoholexemplare enthielten also, wie

schon oben bemerkt, nur dotterlose Eier. In diesen zeigten nun die Nucleolen sehr eigenartige Strukturverhältnisse, sehr verschieden von den beim Frosch geschilderten. In Figg. 5 und 6 der Taf. XXXVII habe ich die Kerne zweier Eier von etwa der Entwicklungsstufe des Eies der Fig. 3 *e* wiedergegeben, in Fig. 5 bei ungefähr gleich starker Vergrößerung wie die Figuren vom Frosch auf Taf. XXXVI und XXXVII, in Fig. 6 stärker vergrößert; Figg. 7 und 8 von Taf. XXXVII stellen einzelne Nucleolen eines dritten gleichalterigen Eies dar, ebenfalls bei stärkerer Vergrößerung. Fig. 5 wurde eben so wie Figg. 3 *a*—3 *e* gezeichnet, lange ehe ich mit CARNOY'S Untersuchung bekannt wurde, Figg. 6—8 dagegen mehr als zwei Jahre später, als ich bereits die Amphibien auf die Angaben CARNOY'S hin untersucht hatte. Alle drei stammen aus demselben Zupfpräparat. Als Figg. 3 *a*—3 *e* und 5 gezeichnet wurden, waren die Farben noch frisch, wenn auch die typische Rothfärbung der Nucleolen in Folge der Einwirkung des Glycerins schon geschwunden war, wesshalb ich die Farben auch hier in die Zeichnung aufgenommen habe. Später verblichen die Präparate aber derartig, dass ich es vorzog Figg. 6—8 einfarbig wiederzugeben. Betonen möchte ich aber hier noch einmal, dass diese lange in Glycerin aufbewahrten Zupfpräparate, wenn sie auch stark verblasst waren, doch den großen Vorzug hatten, dass sie sehr durchsichtig wurden und alle feineren Strukturverhältnisse der Nucleolen außerordentlich scharf hervortreten ließen.

Die Nucleolen erscheinen überall (Figg. 5—8, Taf. XXXVII) stark vacuolisirt. Zwar haben wir auch in den Nucleolen vom Frosch vacuolenartige Räume kennen gelernt, aber nie waren sie so stark ausgebildet, wie hier, und nirgends stach die die Vacuolen begrenzende Nucleolarsubstanz mit solcher Schärfe hervor, wenigstens nicht im ruhenden Nucleolus, nur bei der Theilung der Nucleolen trat sie bisweilen auch beim Frosch gleich deutlich zu Tage (cf. Figg. 1 und 2 von Taf. XXXVII).

Das Verhältnis zwischen den helleren vacuolenartigen und den dunkleren sie begrenzenden Partien ist bei den verschiedenen Nucleolen von *Cobitis* etwas wechselnd: bald sind die ersteren ausgebildeter, bald die letzteren, dem entsprechend stechen entweder jene oder diese deutlicher hervor.

In der Mehrzahl der Fälle (Figg. 6—8 von Taf. XXXVII) erscheinen die dunkleren Partien als ein deutliches und sehr verschieden dichtes Netzwerk, dessen Maschen den hellen vacuolenartigen Räumen entsprechen. Bisweilen sehen die hellen Partien aber nicht

wie mehr oder weniger rundliche vacuolenartige Räume, sondern wie langgestreckte, vielfach mit einander kommunicirende Spalten und in Folge dessen die dunkleren Partien weniger wie ein engmaschiges Netzwerk, sondern theils wie bald längere bald kürzere gesondert ziehende grobe Fäden, theils wie gleich starke Körnchen aus, was die Figg. 7 und 8 zu demonstrieren suchen. Doch muss ich bemerken, dass die Verhältnisse meist so complicirt erscheinen, dass es fast unmöglich ist, sie absolut naturgetreu wiederzugeben.

Im Gegensatz zu dieser Art Nucleolen findet sich in gewissen Eiern ein zweiter Typus, dadurch ausgezeichnet, dass die dunkle Nucleolarsubstanz gegenüber der hellen stark zurücktritt (Fig. 5). Die letztere zeigt dann gleichzeitig stets ein ausgeprägt vacuolenartiges Aussehen, d. h. sie erscheint als allseitig scharf begrenzte kugelige Räume von oft sehr wechselnder Größe, und die dunklen, die Vacuolen begrenzenden Partien sehen nicht fädig aus, sondern man gewinnt den Eindruck, als wenn die Nucleolarsubstanz durch Vacuolen vollständig regel- und formlos zerklüftet wäre. Oft kommt eine Vacuole zu besonders starker Entwicklung und dominirt bisweilen derartig, dass sie den größten Theil des Nucleolus ausmacht (Fig. 5). Entweder liegt diese »Hauptvacuole« central und ist rings von der dunkleren, von feineren Vacuolen durchsetzten Nucleolarsubstanz umgeben, oder sie ist excentrisch gelagert und die dunkle Partie erscheint dann halbmond- bis sichelförmig (Fig. 5). Zwischen beiden Zuständen finden sich alle Übergänge. Oft ist bei excentrischer Lage der Hauptvacuole die verdünnte, d. h. dem Halbmond gegenüber liegende Wandschicht der letzteren noch ziemlich breit, in anderen Fällen erscheint sie nur noch als ganz dünne Linie, schließlich verschwindet sie ganz, mit ihr die Hauptvacuole und es erhalten sich nur die dunklen Nucleolarreste in Form bald eines Hufeisens, bald eines Füllhorns etc. (Fig. 6).

Bei einer dritten Art von Eiern derselben Entwicklungsstufe wie die eben beschriebene, welche zusammen mit den letzteren auf demselben Zupfpräparat vorkommen, erscheinen die Nucleolen nur im Centrum vacuolisirt, während ihre Peripherie homogen aussieht (Fig. 3 e). Je größer die Nucleolen in diesen Eiern sind, desto ausgebildeter tritt die Vacuolisirung auf, je kleiner sie sind, desto mehr tritt diese zurück, desto breiter ist die homogene Randzone, bis schließlich in den kleinsten Nucleolen sich helle Räume gar nicht mehr unterscheiden lassen (Fig. 3 e). So wenigstens erscheinen die Verhältnisse bei mittelstarker Vergrößerung. Untersucht man die größten Nucleolen der Art, wie sie Fig. 3 e bei *x* zeigt, bei sehr starker

Vergrößerung, so gewinnt man oft aber auch hier eher den Eindruck, dass es sich bei den hellen centralen Räumen meist nicht um wirkliche Vacuolen handelt, sondern um die Zwischenräume eines Körnchen- oder Fadensystems (= Fig. 7). Auch die periphere Randzone erscheint dann öfter nicht homogen, sondern undeutlich körnig strukturiert.

CARNOY beschreibt für die Amphibien sehr ähnliche Strukturen, wie ich sie eben für die Eier von *Cobitis* geschildert habe. Die Übereinstimmung vieler seiner Figuren mit den von mir gegebenen Bildern der Nucleolen von *Cobitis* ist theilweise eine ganz frappante, worauf ich gleich noch einmal zurückkommen werde. CARNOY sieht in diesen Strukturen eine Auflösung der Nucleolen in Fäden und deutet die die Vacuolen begrenzenden dunklen Nucleolenpartien als solche, wengleich diese dunklen Partien in den von ihm gezeichneten Nucleolen der Amphibien meist eben so wenig wie z. B. bei den Nucleolen des in Fig. 5 der Taf. XXXVII wiedergegebenen *Cobitis*-Eies wie Fäden aussehen, sondern als sehr verschieden dicke formlose Massen erscheinen. CARNOY betont das Auftreten von großen Vacuolen, durch deren Platzen die Fäden frei werden sollen. Die großen Vacuolen haben wir auch bei *Cobitis* konstatirt, eben so ihr späteres Verschwinden (cf. Figg. 5 und 6). Ein Freiwerden der die Vacuolen begrenzenden Partien als Fäden, wie CARNOY es annimmt, habe ich aber nie beobachten können.

Ich betonte oben, dass in manchen Nucleolen (z. B. Fig. 7) die dunklen Partien deutlicher als Fäden oder Körnchen zu Tage treten. Diese Nucleolen zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit den doppeltheiligen Nucleolen vom Frosch, wie wir sie z. B. in den beiden Figg. 16 und 21 der Taf. XXXVI kennen gelernt haben. Auch hier zeigen die Nucleolen entweder durchweg oder zum größten Theil eine körnige resp. sogar fädige (Fig. 21 von Taf. XXXVI) Struktur, nur mit dem Unterschiede, dass die Körnchen resp. Fäden hier viel dichter liegen, als bei den Nucleolen von *Cobitis* (Fig. 7 von Taf. XXXVII), d. h. die hellen Zwischenräume sehr minimal sind. Die doppeltheiligen Nucleolen des Frosches sahen wir nicht sofort in die sie konstituierenden Körnchen sich auflösen, sondern erst durch Theilung in viele kleine Stücke zerfallen. Ein Gleiches ist möglicherweise auch bei den Nucleolen von *Cobitis* der Fall. Wenigstens trifft man neben den großen Nucleolen im Kern Fig. 6 der Taf. XXXVII sehr oft kleine Nucleolen von sehr mannigfaltiger Gestalt, bei denen es sich zweifelsohne wie beim Frosch um Theil-

stücke der großen Nucleolen handelt. Vielleicht ist auch die merkwürdige Form, die die großen Nucleolen oft zeigen, wie bei den Amphibien zum Theil auf bevorstehenden Zerfall zu beziehen.

Ähnlich stark vacuolisirt aussehende Nucleolen, wie sie bei *Cobitis* so häufig auftreten, sind beim Frosch selten, doch kommen sie bisweilen vor, wie dies der in Fig. 14, Taf. XXXVI, wiedergegebene Kern lehrt. Hier zeigt der Nucleolus *a* fast dasselbe Aussehen wie z. B. die Nucleolen des Eies Fig. 3 *e*, Taf. XXXVII von *Cobitis*. Niemals habe ich aber auch beim Frosch in diesem Falle eine Umwandlung der die Vacuolen begrenzenden dunkelrothen Partien in frei werdende Fäden beobachtet.

Erinnern möchte ich bei dieser Gelegenheit, dass auch beim Froschei Nucleolen mit großen centralen Vacuolen öfter auftreten. Wenigstens haben wir dies für die beiden großen Nucleolen in Fig. 10 und Fig. 11 *B* der Taf. XXXV als sehr wahrscheinlich angenommen (cf. oben p. 572). Das Vorkommen dieser beiden Nucleolenarten beim Frosch spricht dafür, dass auch bei *Cobitis* die auf den Alkoholzupfpräparaten zu beobachtenden gleichen Strukturen nicht künstlich sind.

Als ich die vacuolisirten Nucleolen der *Cobitis*-Eier auf den Zupfpräparaten zuerst sah, d. h. also lange bevor ich von CARNOY's Untersuchungen Kenntnis bekam, hielt ich die Vacuolen für Kunstprodukte, hervorgerufen durch die Alkoholkonservirung. Als ich aber bei genauerer Durchsicht dieser Präparate neben den Eiern mit stark vacuolisirten Nucleolen, oft diesen direkt benachbart, andere sah, von der Art, wie sie uns das Ei der Fig. 3 *e* der Taf. XXXVII zeigt, bei denen nur die größten Nucleolen und meist auch nur central, vacuolisirt waren, die kleineren Nucleolen dagegen ganz vacuolenfrei erschienen, genau wie alle Nucleolen der jüngeren Eier (cf. z. B. Fig. 3 *d*), da ferner auch die Chromsäure wie die Sublimatpräparate Vacuolen in den Nucleolen zeigten, so nahm ich die Nucleolen der Art, wie sie uns das Ei der Fig. 5 Taf. XXXVII zeigt, als präformirt an und zeichnete dieselben, allerdings mit einer ganz anderen Deutung der Strukturen, als CARNOY sie ihnen giebt. Ich glaubte nämlich, dass es sich lediglich um eine starke Vacuolisirung der Nucleolen handelte in dem Sinne, wie HÄCKER und BALBIANI sie aufgefasst hat (cf. oben p. 559 ff.), zumal die gegenseitige Lagerung der Vacuolen, die Vertheilung der großen und kleinen, genau mit den HÄCKER'schen Befunden übereinstimmte. Auch HÄCKER giebt an, dass eine große Hauptvacuole im Inneren des Nucleolus entsteht, welche

von einem Kranz kleinerer Vacuolen umgeben wird, genau wie ich es in Fig. 5 der Taf. XXXVII für *Cobitis* gezeichnet habe. Auch er nimmt ein Ausfließen der großen Vacuole an. BALBIANI giebt sogar einen Ausflussskanal an, ähnlich wie ihn die Hauptvacuole des größten Nucleolus in Fig. 5 zeigt. Wenn auch bei manchen mit hellen Räumen erfüllten Nucleolen die ersteren nicht immer den Eindruck von deutlichen Vacuolen machten, so glaubte ich doch mit Rücksicht auf die große Schärfe, mit welcher diese in vielen Nucleolen wie z. B. in Fig. 5 auftraten, dass wir es überall in den hellen Räumen der Nucleolen mit wirklichen Vacuolen zu thun hätten. Als ich dann später, etwa zwei Jahre nachdem die Figg. 3—5 der Taf. XXXVII gezeichnet waren, CARNOY's Arbeit kennen lernte, war ich andererseits erstaunt über die ungemeine Ähnlichkeit vieler der von ihm gegebenen Nucleolenbilder der Amphibien mit denjenigen der Figuren von *Cobitis*: wiederum dieselbe Lagerung der großen Vacuole, die halbmond bis sichelförmige Anordnung der dunklen von schwachen Vacuolen durchsetzten Nucleolarsubstanz bei excentrischer Lagerung der Hauptvacuole, dieselbe Form der kleinen Vacuolen, welche CARNOY genau so scharf begrenzt und rundlich zeichnet, wie sie Fig. 5 zeigt. Bei nochmaliger Durchsicht meiner Präparate überzeugte ich mich nun, dass in der That in vielen Fällen keine bläschenförmigen Vacuolen, sondern eine fädige resp. netzige Umwandlung der Nucleolen selbst vorliegt und die vermeintlichen Vacuolen in vielen Fällen nur die Zwischenräume dieses Fadens- resp. Netzwerks darstellen (cf. Figg. 7 und 8). Dagegen habe ich auch heute noch nicht die Überzeugung gewonnen, dass es sich beim Sichtbarwerden heller vacuolenartiger Räume stets nur um die Zwischenräume eines Fadensystems handelt, das später frei wird, mit anderen Worten, ich glaube, dass in der That Vacuolen im Sinne HÄCKER's und BALBIANI's in den Nucleolen entstehen können, ohne dass ein Zerfall der Nucleolarsubstanz in Fäden erfolgt. Wir können uns sehr wohl vorstellen, dass bei starker Entwicklung der Vacuolen durch Verschmelzung derselben zu langen Saftkanälen oder Spalten schließlich eine fädige resp. netzige Struktur der Nucleolarsubstanz erzeugt wird. Ich möchte aber bezweifeln, dass bei Nucleolen von der Art, wie sie Fig. 5 von *Cobitis* zeigt, und ähnlich sie CARNOY abbildet, es sich stets lediglich um eine fädige Auflösung der Nucleolen im Sinne CARNOY's handelt.

CARNOY giebt an, dass bei der Auflösung der Nucleolen ein Sekret frei wird, das in den Zelleib diffundirt und bei der Entstehung des Dotters mitwirkt. Nehmen wir an, dass dieses Sekret der in

den vacuolenartigen Räumen enthaltenen Flüssigkeit entspricht, dann lässt sich die HÄCKER-BALBIANI'sche Auffassung mit der CARNOY'schen wenigstens theilweise vereinigen.

Dass thatsächlich Vacuolenbildungen ohne gleichzeitige fädige Auflösung der Nucleolen vorkommen kann, beweisen die Befunde der älteren dotterhaltigen Eier von *Cobitis*, zu denen ich jetzt übergehe.

Sehr interessant nach dieser, wie auch noch nach verschiedenen anderen Richtungen, wie wir gleich sehen werden, ist das in Fig. 9 B der Taf. XXXVII theilweise wiedergegebene, dotterhaltige, in Sublimat gehärtete *Cobitis*-Ei, das einer Schnittserie entnommen ist, die mit Pikrokarmine behandelt war. Das Ei ist zwar schon stark dotterhaltig, befindet sich aber noch nicht auf der Höhe der Dotterbildung, was schon aus den Dotterkugeln selbst ersichtlich ist, die bei den ältesten, am Ende der Dotterbildung befindlichen, Eiern anders gestaltet sind, worauf ich aber hier nicht näher eingehen will. Die Nucleolen befinden sich in sehr verschiedenen Stadien der Vacuolenbildung. Dass es sich bei den die Vacuolen begrenzenden Nucleolarpartien nicht um fädige Strukturen handelt, tritt besonders bei den nur wenig Vacuolen enthaltenden Nucleolen klar zu Tage. Aber auch bei den stärker von Vacuolen durchsetzten Nucleolen sieht die Zwischen substanz derselben ganz formlos aus, ähnlich wie bei den Nucleolen des in Fig. 5 der Taf. XXXVII gezeichneten dotterlosen Eies.

Die Vacuolen selbst erscheinen in Fig. 9 B als scharf begrenzte durchaus kugelige Räume. Gegen die Annahme, dass wir es in ihnen mit Kunstprodukten zu thun haben, sprechen zunächst die vielen ganz vacuolenfreien Nucleolen, die den vacuolisirten theilweise direkt benachbart liegen. Einen interessanten Fingerzeig für die Bedeutung der Vacuolen giebt das Vorkommen derselben nur in bestimmten Nucleolen. Sie finden sich nämlich fast ausschließlich lediglich in den Nucleolen derjenigen Kernseite, welcher das noch dotterfreie und offenbar in der Neubildung von Dotter fortfahrende Zellprotoplasma anliegt. Die Nucleolen der entgegengesetzten Kernseite, auf welcher das Protoplasma des Zelleibes bereits ganz in Dotterbildung aufgegangen ist und sich nur in spärlichen Resten zwischen diesen erhalten hat, sind fast ausnahmslos ganz frei von Vacuolen. CARNOY vertritt, wie schon öfter bemerkt, die Auffassung, dass bei der Auflösung der Nucleolen Stoffwechselprodukte frei werden, die in das Zellprotoplasma diffundiren und bei der Entstehung des Dotters theilhaftig sind. Auch nach HÄCKER (cf. oben p. 559) soll der Inhalt der Vacuolen in den Zelleib übertreten und hier von Bedeutung

werden. Das Auftreten der Vacuolen ausschließlich in den Nucleolen der einen Kernseite, welche an das in der Erzeugung von Dotter noch besonders thätige Zellprotoplasma anstößt, scheint mir stark für einen Zusammenhang von Vacuolen und Dotterbildung zu sprechen in dem Sinne, wie ihn CARNOY von seinem Nucleolensekret annimmt.

Höchst interessant in diesem Ei ist ferner das Auftreten von festen geformten Inhaltskörpern der Vacuolen entsprechend den Nucleololen der Autoren. CARNOY zeichnet in Fig. 29 A seiner Taf. VII von *Triton* Nucleolen, welche in vacuolenartigen kugeligen hellen Räumen je ein grobes Korn enthalten und deutet diese Inhaltskörner als Nucleinkörper, die später frei werden und in das Kernplasma übertreten. Es liegt ja am nächsten in den Inhaltsgebilden der Vacuolen des in Fig. 9 B wiedergegebenen *Cobitis*-Eies ebenfalls solche Nucleinkörper zu vermuthen. Die Nucleololen treten hier bald als mehr oder weniger homogen aussehende Stücke von sehr verschiedener Form und Größe auf, bald erscheinen sie deutlich als Anhäufung von kleineren Körnern. A priori könnte man also wohl annehmen, dass es sich hier um körnig zerfallende Nucleolarsubstanz im Sinne CARNOY's handelt. Dagegen spricht aber die Färbung der Nucleololen. Auf den mit Pikrokarmen gefärbten Schnitten des Eies (Fig. 9 B) sehen nämlich die Nucleinkörper¹ braunroth aus, die Nucleolen ähnlich, aber mit stärkerem Hervortreten des rothen Tones, die Inhaltskörper der Vacuolen, die Nucleololen, haben aber einen ausgesprochen gelblich-grünen Ton, der im Kern sonst nirgends vorkommt. Dieser grünliche Ton der Nucleololen trat sowohl auf den frischen, wie den alten lange in Glycerin aufbewahrten Präparaten stets in gleicher Weise hervor. Die Nucleololen können also unmöglich Nucleinkörper darstellen. Eher erinnern sie durch ihre Farbe an den Zelleib, dessen Protoplasma eine mehr gelblich rothe Farbe zeigt, während die Dotterkugeln selbst ausgesprochen gelb tingirt sind. Ich stehe bezüglich dieser Nucleololen vor einem Räthsel. Sollte es sich bei ihnen vielleicht um ein festes Sekret der Vacuolen handeln, das in den Zelleib ausgestoßen wird und möglicherweise den Anstoß zur Dotterbildung giebt? Hierfür könnte die Thatsache sprechen, dass die Nucleololen ausnahmslos nur in den Vacuolen derjenigen Nucleolen auftreten, welche dem in der Neubildung von Dotterkugeln noch stark thätigem Zellplasma direkt benachbart sind. Übrigens beweist das Vorkommen der Nucleololen nur in bestimmten

¹ Die Kernstruktur ist etwas schematisirt, die Nucleolen sind dagegen bis in die feinsten Details genau wiedergegeben.

Nucleolen desselben Kernes, dass wir sie nicht als Kunstprodukte betrachten dürfen.

Die kleinsten, meist im Inneren des Kernes auftretenden Nucleolen sind auch hier (Fig. 9 B) wieder ähnlich wie bei den dotterlosen Eiern (Fig. 3 e) vacuolenfrei.

Zum Schluss seien noch ein paar Bemerkungen über die äußere Form des in Fig. 9 B dargestellten Eikerns gestattet. Wir sehen ihn allenthalben an seiner Oberfläche in Fortsätze verschiedener Stärke und Länge ausgezogen. Ich glaube in Übereinstimmung mit FICK¹, dass hier keine Kunstprodukte vorliegen, sondern dass der Kern amöboid beweglich ist. Denn das Zellprotoplasma, das, wie eben bemerkt, durch seine Färbung sich scharf von dem Kern unterscheidet, füllt die Räume zwischen den Zacken des Kernes ganz aus und tritt überall bis dicht an den Kern heran. Diese Kernfortsätze würden dann möglicherweise auf eine starke Betheiligung des Kernes bei den im Zelleib sich abspielenden Lebensvorgängen hinweisen, ähnlich wie es KORSCHULTZ für die Drüsenzellkerne beschrieben hat², wenn man nicht mit FICK annehmen will, dass sie der Bewegung des Kernes dienen.

Anm.: Ich will hier am Ende meiner eigenen Beobachtungen noch kurz der wichtigen Arbeit von O. SCHULTZE³ über die Reifung der Amphibieneier und FICK's diesbezüglicher Untersuchungen⁴ gedenken.

SCHULTZE hat die von mir beschriebenen Theilungen der Nucleolen theilweise auch schon gesehen, deutet sie aber nicht im CARNOY'schen Sinne, sondern glaubt, dass sie lediglich der Vermehrung der Nucleolen, resp. der schließlichen Auflösung derselben im Kernsaft dienen, indem er von den Nucleolen p. 195 schreibt: »Dass sie sich durch Theilung vermehren, kann keinem Zweifel unterliegen, denn nicht nur sind dieselben in ganz jungen Eiern größer und weniger zahlreich als in etwas älteren noch durchsichtigen Eiern, sondern die größeren Kernkörper weisen durch Einschnürung und Zerklüftung auf eine Vermehrung durch Theilung hin. Auch kann

¹ FICK, Mittheilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verh. Anat. Ges. Tübingen. Ergänzungsheft zu Bd. XVI d. Anat. Anz.

² KORSCHULTZ, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Bd. IV. 1891.

³ O. SCHULTZE, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

⁴ FICK, l. c.

man Gruppen kleinerer Kernkörperchen manchmal so dicht zusammen gelagert finden, wie Furchungskugeln auf weit vorgeschrittenem Stadium« »Ob die Theilung eine solche ist, deren Theilprodukte von Neuem wachsen, um, sich wieder theilend, neue Generationen zu erzeugen, kann ich zwar nicht entscheiden, doch kaum annehmen. Vielmehr möchte ich die Theilung auch bei diesen jungen Eiern für ein Lösungsphänomen halten, wie das bei der Reifung des Eies thatsächlich eintritt.«

In den älteren reifenden Eiern lässt er die kleinen Nucleinkörper gleich CARNOY und mir aus den Nucleolen hervorgehen und zu Fäden zusammentreten. Er sagt p. 198: »Die unmessbar feinen, die Mitte des centralen Haufens erfüllenden Körperchen, die ich, da man 1) häufig alle Übergänge findet von der Größe der stattlichen Kernkörperchen bis zu den kleinsten, 2) auch die Auflösung der großen Kernkörperchen in viele kleine beobachtet, und da 3) die kleinen Körperchen in dem Maße zunehmen, als die größeren abnehmen, für Zerfallprodukte der großen Kernkörperchen zu halten geneigt bin, findet man auf weiterem Stadium in gewundenen Fäden gruppirt. Man überzeugt sich, dass die Körnchen, die ich jetzt wohl Mikrosomen nennen darf, allmählich zur Erzeugung eines Fadensknäuels zusammentreten, der also nicht aus einem präformirten Kerngerüst entsteht, sondern sich direkt aus den winzigen Kernkörperchen heraus bildet«, er bemerkt aber gleichzeitig unter dem Text Folgendes: »Es könnten allerdings auch die Mikrosomen sich im Kernsaft oder sonst erst bilden; man muss das im Einverständnis mit STRASSBURGER auch für möglich halten. Dann könnte es der Fall sein, dass die wichtigen Substanzen des Kerns vor der Theilung hier den flüssigen Aggregatzustand durchmachen.

Auch die Thatsache, dass die kleineren Nucleolen, welche, wie wir wissen, entweder Theilstücke der Mutternucleolen oder junge heranwachsende Nucleolen darstellen, sich oft anders als die großen »reifen« Nucleolen färben, hat er richtig beobachtet, er deutet sie aber wesentlich anders als ich, in so fern er sie lediglich wieder mit der Auflösung der Nucleolen im Kernsaft in Zusammenhang bringt. Er schreibt diesbezüglich, nachdem er betont hat, dass die Substanz der Nucleolen sich durch Karmin intensiv roth färbt, auf p. 198/199: »jedoch machen von dieser starken Färbung diejenigen kleinen Körperchen eine Ausnahme, welche zwischen den Fadenschlingen eingelagert sind. Diese färben sich auffallend wenig; ich glaube dies aber nicht in der Weise auslegen zu müssen, dass wegen der geringeren

Färbbarkeit dieser Körperchen dieselben als chemisch verschieden zu betrachten seien von den großen Kernkörperchen. Die kleineren können auch als solche, die der Auflösung nahe stehen, weniger kompakt sein als die größeren«.

Die Vacuolen in den Nucleolen hält er für einen »unnatürlichen Zustand«, trotzdem er selbst schreibt: »Selbst in Schnittpräparaten, die mit den besten Fixierungsmitteln gewonnen sind, finden sich in den größten und kleineren Kernkörperchen diese Vacuolen regelmäßig in wechselnder Menge.«

Das Plastingerüst der Amphibieneier hat SCHULTZE nicht erkannt.

FICK¹ beobachtete ebenfalls, dass die von CARNOY beschriebenen Lampenbürsten etc. ähnlichen Chromatinfiguren aus den Nucleolen hervorsprossen, sowie, dass mehrere schubweise entstehende Generationen von Nucleolen und Chromatinfiguren nach einander auftreten, so dass also von einer »Kontinuität der individuellen Chromosomen vom Urei bis zu den Richtungschromosomen« keine Rede sein könnte (cf. aber meine Angaben oben auf p. 590). Auch FICK hält »die gewöhnlichen Nucleolen weder für Auswurfstoffe noch für Behälter von allen möglichen Reservestoffen, sondern für Nucleinspeicher oder Nucleinlaboratorien«.

b. Uninucleoläre Eier.

(Taf. XXXVIII, Fig. 1—12.)

Wesentlich anders, als die eben beschriebenen multinucleolären Eikerne sind die uninucleolären gebaut. Ich habe sie besonders bei den Säugethieren, speciell bei der Katze, näher untersucht und zwar fast ausschließlich nach Sublimathärtung, die hier ganz vorzügliche Dienste leistet. Gefärbt wurden sie theils in Jodgrünfuchsin, theils in Hämatoxylin (DELAFIELD), theils in Pikrokarmmin.

Während bei den multinucleolären Eiern viele große durch Jodgrünfuchsin rothfärbbare Nucleolen auftreten, kommt hier stets nur ein einziger verhältnismäßig sehr großer gleich erythrophiler Nucleolus vor (Fig. 1, Taf. XXXVIII). Zwar enthält auch hier der Kern außer dem großen erythrophilen Nucleolus noch viele andere nucleolenartige Bildungen, diese treten aber in der Größe dem ersteren gegenüber stark zurück und zeigen, was die Hauptsache ist, ein färberisch wesentlich anderes Verhalten, indem sie bei Behandlung mit Jodgrün-

¹ FICK, l. c.

fuchsin meist einen hellvioletten Ton gleich den Nucleinkörpern (cf. oben das zweite Kapitel) annehmen. Sie gleichen also färberisch den zur Auflösung bestimmten Knospen, welche sich in den multinucleolären Eiern des Frosches von den großen rothen Mutternucleolen abschnüren (cf. Taf. XXXVI und XXXVII). Diese kleinen violett färbbaren Nucleolen des Katzeneies entsprechen den von FLEMMING (cf. oben p. 558) als Nebennucleolen bezeichneten Bildungen, der große intensiv roth färbbare Nucleolus dagegen dem Hauptnucleolus FLEMMING's. Was die Erythrophilie des letzteren betrifft, so gilt im Wesentlichen dasselbe für ihn, was ich von den erythrophilen großen Nucleolen der multinucleolären Eikerne gesagt habe, d. h. er gewinnt bei Jodgrünfuchsinfärbung sowohl nach der Glycerin- als Alkoholdifferenzirung (cf. oben p. 499 ff.) ein intensiv rothes Aussehen, verblasst aber bei längerem Liegen in Glycerin, während er dagegen in Kanadabalsam dauernd seine knallrothe Farbe behält. Doch scheint er noch zäher die rothe Farbe zurückzuhalten als die erythrophilen Nucleolen der multinucleolären Eier. Denn während diese bei längerer Einwirkung von absolutem Alkohol sich stets entfärben, so dass man bei der Differenzirung vorsichtig sein muss, habe ich die Eisschnitte von der Katze öfter bis $\frac{1}{2}$ Stunde der Wirkung des absoluten Alkohols aussetzen können, ohne dass der Hauptnucleolus sein Roth abgab, namentlich dann, wenn die Schnitte vorher längere Zeit in Jodgrünfuchsin gelegen hatten. Der Hauptnucleolus verhält sich in dieser Beziehung genau wie die dicke Eimembran, welche im Farberton stets eine auffallende Übereinstimmung mit dem Hauptnucleolus zeigt (Fig. 1, Taf. XXXVIII).

Bei Anwendung von Hämatoxylin zeigen die Nebennucleolen genau wie die Nucleinkörper eine dunkelblaue bis schwarze Farbe, während der Hauptnucleolus bisweilen einen Anflug von Roth aufweist, in Folge dessen er auch hier, ganz abgesehen dass er auch durch sehr bedeutende Größe ausgezeichnet ist, als besonderes Kernelement scharf hervorsteht. Auf den Hämatoxylin Schnitten kommen ferner die dunkel-schwarzen Nucleinkörper zu scharfer Unterscheidung gegenüber dem Platin, das als fast farblose fein granulirte Masse erscheint, wie wir das aus dem dritten Kapitel bereits wissen, während nach Jodgrünfuchsinfärbung beide Kernelemente sich nur schwer von einander trennen lassen. In diesem Punkte stimmen also die uninucleolären Eier genau mit den multinucleolären überein (cf. oben p. 575).

Nach Pikrokarmen nehmen die Hauptnucleolen einen mehr gelblich rothen Ton an, die Nebennucleolen dagegen eine ausgesprochene

rothe Färbung und kommen auch hierin wieder den Nucleinkörpern gleich (cf. auf Taf. XXXIII, Figg. 24, 25 die uninucleolären Ganglienzellen, welche genau dasselbe Verhalten zeigen).

Was die jüngsten Eistadien der primären noch einschichtigen Follikel betrifft, so kehren hier ganz ähnliche Verhältnisse wieder, wie wir sie für die multinucleolären Eier kennen gelernt haben, d. h. die Nucleinkörper sind stark phosphorhaltig und färben sich durch Jodgrünfuchsin nicht violett wie bei den älteren Eiern, sondern deutlich grün (Fig. 2, Taf. XXXVIII). Der Hauptnucleolus dagegen bewahrt auch hier seine intensiv rothe Färbung. Noch jüngere Entwicklungsstadien ohne jede rothe Nucleolarsubstanz, wie ich sie bei den multinucleolären Eiern des Frosches beobachtet habe (cf. oben p. 592), konnte ich hier nicht konstatiren. Sie liegen wahrscheinlich im embryonalen Keimepithel. Selbst in den jüngsten primären Follikeln, d. h. denjenigen mit noch ganz plattem Epithel verhielt sich der Hauptnucleolus des Eies schon ausgesprochen erythrophil.

Ich habe auch die uninucleolären Eier auf die Richtigkeit der CARNOY'schen Auffassung von der Bedeutung der Nucleolen hin geprüft, doch stößt hier die Beantwortung dieser Frage auf ungleich größere Schwierigkeiten als bei den multinucleolären, speciell der Amphibien. Viele Befunde machen es aber sehr wahrscheinlich, dass sich in den uninucleolären Eiern ganz ähnliche Vorgänge abspielen. Es zeigen nämlich die Nebennucleolen nicht nur in den verschiedenen Entwicklungsstadien des Eies, sondern selbst bei Eiern ein und derselben Entwicklungsstufe die denkbar größte Verschiedenheit, sowohl was ihre Zahl, Größe und Lage, als auch ihre feinere Struktur betrifft, wie dies die Figg. 3—12 der Taf. XXXVIII demonstrieren, welche Eikerne von drei verschiedenen Entwicklungsperioden im Querschnitt nach Hämatoxylinfärbung bei gleich starker Vergrößerung darstellen und die Originale bis in die kleinsten Details wiedergeben: Figg. 3 und 4 stammen aus einem GRAAF'schen Follikel, Figg. 5, 6, 7 aus einem jüngeren aber schon mehrschichtigen Follikel, Figg. 9—12 aus primären Follikeln und zwar Fig. 12 aus dem jüngsten. Schon diese Befunde legen die Vermuthung nahe, dass die Nebennucleolen sich ähnlich verhalten, wie die Nucleolen der multinucleolären Eier, d. h. dass sie sich während der Eireife wiederholt, d. h. in den verschiedensten Perioden derselben auflösen und wieder neu bilden. Gleich großen Wechsel wie die Nebennucleolen zeigen die Nucleinkörper, oft in fast gleichalterigen Eiern: bald erscheinen sie als eine mehr gleichmäßige dunkle Körnelung im Kern (Fig. 3 cf. oben p. 537 ff.),

bald treten sie stellenweise zu wolkenartigen Bildungen dichter zusammen, welche dann im Kern durch sehr dunklen Farbenton scharf hervorstechen etc. (cf. Näheres im dritten Kapitel p. 537 ff.). Häufig erinnern diese Nucleinkörperansammlungen durchaus an gewisse Auflösungsfiguren CARNOY's, so an seine Flaschenbürsten, Raupen und an sein Magma, worunter CARNOY ganz formlose Körnermassen versteht (cf. Figg. 4—7). Besonders seine Magmaabbildungen von den Amphibien zeigen oft die größte Ähnlichkeit mit den wolkigen Körnerzügen der Eikerne der Katze.

In den jüngsten Eiern (Figg. 9—12, Taf. XXXVIII) der primären Follikel konnte ich solche wolkenartige Ansammlungen der Nucleinkörper nie beobachten, dagegen zeigen die Nucleinkörper hier nicht selten wieder eine perlschnurartige Anordnung, wie wir sie bei den multinucleolären Eiern (cf. Taf. XXXV) getroffen haben (cf. das dritte Kapitel).

Auch quantitativ weisen die Nucleinkörper, oft selbst bei Eiern fast gleicher Entwicklungsperiode, die größte Verschiedenheit auf, wie die Figg. 3—12 beweisen.

Ferner treten in den aus den kleinen Nucleinkörpern gebildeten Flaschenbürsten, Raupen resp. Wolkenzügen, besonders in der Achse derselben, sehr häufig verschieden große Nebennucleolen auf (cf. Figg. 4—7, Taf. XXXVIII), genau wie sie auch CARNOY im Inneren seiner gleichgebauten Auflösungsfiguren der multinucleolären Eier beschreibt und ich sie abgebildet habe (cf. Fig. 6, Taf. XXXV, bei *a*). CARNOY deutet dieselben hier als die jungen Nucleolen der neuen Generation, welche je durch Zusammentritt einer größeren Anzahl von kleinen Nucleinkörpern entstehen (cf. oben p. 588). Für eine gleiche Ursprungsweise der Nebennucleolen der uninucleolären Eier könnte die oft zu beobachtende Thatsache sprechen, dass die Nebennucleolen deutlich gekörnt erscheinen (cf. z. B. Fig. 4 der Taf. XXXVIII). Doch wäre ja eben so gut die Annahme möglich, dass es sich in diesem Falle um eine körnige Auflösung der Nebennucleolen, d. h. um einen Zerfall der letzteren in Nucleinkörper handelt, wie ihn CARNOY z. B. bei der Entstehung seines Magmas annimmt und ich ihn, wenn auch in einer etwas modificirten Form, bei den doppeltheiligen Nucleolen (cf. Fig. 16, Taf. XXXVI) beobachtet habe. Die Untersuchung der ohnehin nur kleinen Nebennucleolen wird dadurch sehr erschwert, dass sie meist tief vergraben in den Nucleinkörperanhäufungen liegen, so dass sie nur seltener zur deutlichen Beobachtung kommen. In vielen Fällen sehen die Nebennucleolen aber weniger

gekörnt, sondern eher wie homogen aus. Eine dritte Art von Nebennucleolen zeigt eine deutliche Differenzirung in ein helles Centrum und dunklere Randzone (Figg. 4, 7, Taf. XXXVIII), ähnlich vielen Knospen vom Froschei (cf. Taf. XXXV und p. 568 ff.). Ob sie auch das weitere Schicksal derselben theilen, d. h. in gleicher Weise in kleine Nucleinkörper zerfallen, wie ich es beim Froschei verfolgen konnte (cf. Taf. XXXV), habe ich aus dem eben angeführten Grunde nicht erkennen können, doch halte ich es für wahrscheinlich.

Schließlich habe ich auch Theilungserscheinungen der Nebennucleolen beobachtet (cf. Fig. 4, Taf. XXXVIII).

Während so die eben mitgetheilten Beobachtungen durchaus dafür sprechen, dass die Nebennucleolen und Nucleinkörper der uninnucleolären Eier genetisch eng zusammengehören und in ähnlich innigen Wechselbeziehungen zu einander stehen, wie dies für die Nucleolen und Nucleinkörper der multinucleolären Eier von CARNOY und mir nachgewiesen worden ist, so findet sich dagegen kein Anhaltspunkt, welcher auf einen gleichen Zusammenhang von Hauptnucleolus und Nucleinkörper hinwiese. Trotz der bedeutenden Größe des Hauptnucleolus, trotz der Schärfe, mit der er stets im Kern hervorsticht, und trotzdem ich eine sehr bedeutende Anzahl von Eiern der verschiedensten Entwicklungsstufe darauf hin untersucht habe, konnte ich niemals eine Theilung oder Auflösung desselben beobachten. Nur ein einziges Mal sah ich ihm eine nebennucleolusartige Bildung knospenartig ansitzen. Wenn der Hauptnucleolus sich wirklich wiederholt auflöste, so müsste man doch einmal einen Eikern ohne Hauptnucleolus, oder neben dem Hauptnucleolus einen für den Fall seiner Auflösung als Ersatzkernkörper funktionirenden gleich rothen, wenn auch vielleicht kleineren Nucleolus antreffen. Nichts von alledem habe ich gesehen: alle Eikerne enthielten stets ihren Hauptnucleolus und stets nur den einen rothen Nucleolus. Eine vollständige Auflösung des Hauptnucleolus kann also im Laufe der Eireife auf jeden Fall nur sehr selten sein, möglicherweise erfolgt sie aber überhaupt nicht, sondern vielleicht lösen sich von ihm nur hin und wieder kleinere knospenartige Stücke ab, die zerfallen, während der größere Theil dauernd erhalten bleibt.

Schon für die multinucleolären Eier des Frosches habe ich die Thatsache betont, dass oft nur kleine Theile des Mutternucleolus sich abschnüren, ihre Färbbarkeit verändern und sich in Nucleinkörper auflösen, der Rest des Mutternucleolus aber unverändert, d. h. vor Allem intensiv roth bleibt, und schon oben habe ich die Vermuthung

ausgesprochen, dass bestimmte Abschnitte des Mutternucleolus erst in einer späteren Periode, vielleicht überhaupt nicht, zur Auflösung gelangen (cf. oben p. 590). Diese Auffassung gewinnt durch das Verhalten des Hauptnucleolus der uninucleolären Eier sehr an Wahrscheinlichkeit.

Ich habe oben (p. 605) bemerkt, dass die Nebennucleolen sich färberisch gleich verhalten wie die zur Auflösung bestimmten Knospen des Mutternucleolus der multinucleolären Eier. Bei der großen Menge der Nebennucleolen einerseits, und andererseits bei dem zweifelsohne nur sehr seltenen Vorkommen von Knospen des Hauptnucleolus, wenn überhaupt solche existiren, ist es ausgeschlossen, dass die Nebennucleolen etwa in gleichem Verhältnis zum Hauptnucleolus stünden wie die Knospen der multinucleolären Eier zum Mutternucleolus.

Eben so unwahrscheinlich bei dem großen numerischen Unterschied von Hauptnucleolen und Nebennucleolen ist es, dass die Nebennucleolen nur die Jugendstadien des Hauptnucleolus darstellen, da dann der Hauptnucleolus viel öfter sich auflösen und neben ihm häufig Übergangsformen zwischen beiden Nucleolenarten vorkommen müssten. Jedenfalls könnte eine solche Entstehung des Hauptnucleolus nur äußerst selten sein.

Es liegt daher am nächsten die Nebennucleolen dem Hauptnucleolus gegenüber als Bildungen *sui generis* zu betrachten, die durch ihre Beziehungen zu den Nucleinkörpern den Nucleolen der multinucleolären Eier nahe stehen, während der Hauptnucleolus offenbar eine ganz andere Bestimmung hat, wie wir gleich sehen werden.

Die Hauptnucleolen zeigen nämlich in allen Entwicklungsstadien des Katzeneies stets deutliche Vacuolen, besonders in den ältesten Eiern sind dieselben oft so ausgebildet, dass die sie begrenzenden dunkleren Partien des Nucleolus fadenartig dünn erscheinen (Fig. 1 u. 8, Taf. XXXVIII)¹. Da nun nach dem eben Mitgetheilten eine wiederholte totale Auflösung des Hauptnucleolus ausgeschlossen scheint, so können die Vacuolen auch nicht mit einer solchen in Zusammenhang gebracht werden, wie CARNOY es glaubt, sondern es liegt am nächsten die Vacuolen im Sinne HÄCKER's (cf. oben p. 559) zu deuten, d. h. anzunehmen, dass es sich bei ihnen in erster Linie um die Bildung eines Sekretes handelt, das für die im Kern oder in der Zelle sich abspielenden Lebensprocesse von größter Wichtigkeit ist.

¹ Um die Figg. 3, 4 und 7 nicht noch mehr zu compliciren, sind hier die vacuolenartigen Bildungen in den Hauptnucleolen nur andeutungsweise angegeben.

Bisweilen sah ich bei dem Ei der Katze die peripheren Vacuolen sich am Rande des Nucleolus hervorwölben, so dass sie fast wie Ausbuchtungen des letzteren erschienen. Wahrscheinlich handelt es sich hier um Vacuolen, die im Begriff sind zu platzen (cf. oben p. 560 über die gleichen Beobachtungen von BALBIANI).

Die stark vacuolisirten Nucleolen im Katzei zeigen oft eine große Ähnlichkeit mit den von mir auf Taf. XXXVII wiedergegebenen Nucleolen von *Cobitis* und vielen von CARNOY abgebildeten Nucleolen der Amphibien. Wie ich es oben schon ausgeführt habe, wächst dadurch die Wahrscheinlichkeit, dass es sich auch bei den letzteren nicht immer um eine fädige Auflösung handelt, wie CARNOY es hinstellt, zumal ich weder bei *Cobitis* noch beim Frosch je ein Freiwerden von Fäden beobachten konnte (cf. oben p. 597 ff.), sondern dass auch in vielen dieser Fälle lediglich eine Vacuolenbildung derselben Art vorliegt, wie wir sie für den Hauptnucleolus der uninucleolären Eier annehmen müssen.

c. Uninucleoläre Ganglienzellen.

(Taf. XXXIII und XXXIV.)

Dieselben beiden Typen von Kernen, die wir bei den Eiern unterschieden haben, kommen auch unter den Ganglienzellen vor. Hier sind die Kerne ebenfalls entweder multinucleolär ähnlich den Eikernen der niederen Wirbelthiere, oder uninucleolär wie bei den Eiern der Säuger.

Die letztere, d. h. die uninucleoläre Kernform, ist bei den Ganglienzellen bei Weitem die verbreitetste. Ich beobachtete sie bei Chätopoden, Nematoden, vielen Insekten und allen Wirbelthieren.

Die uninucleolären Ganglienzellkerne zeigen die allergrößte Übereinstimmung mit den uninucleolären Eikernen, so dass das über die letzteren Gesagte auch hier gilt. Während ich mich aber bei meinen Eiuntersuchungen lediglich auf ein Objekt, nämlich die Katze, beschränkte, habe ich die Ganglienzellkerne der verschiedensten Thiere, besonders aus dem Reich der Wirbelthiere, so beim Hund, bei der Katze, beim Frosch, bei *Torpedo*, und zwar sowohl in den Spinalganglien als im Sympathicus untersucht. Ich kann daher bei den Ganglienzellen nach mancher Richtung noch einige wesentliche Ergänzungen über den Bau der uninucleolären Kerne mittheilen.

Figg. 3—8, Taf. XXXIII stellen Spinalganglienzellkerne eines sechswöchentlichen Hundes nach Sublimathärtung, Jodgrünfuchsin-

behandlung und Differenzirung durch Glycerin (cf. oben p. 499) im Querschnitt, 3—6 bei sehr starker Vergrößerung, 7 und 8 bei etwas schwächerer dar. In allen tritt der große Hauptnucleolus durch rothe Färbung scharf hervor. Bei genauerem Zusehen lässt er eine dünne Randzone unterscheiden, welche etwa denselben Farbenton wie die Nucleinkörper zeigt und sich von dem rothen Centrum mehr oder weniger deutlich abhebt¹. Das Roth des Hauptnucleolus ist ein sehr reines und wesentlich verschieden von demjenigen des Zelleibes, das einen violetten Anflug zeigt. Neben diesem einzigen rothen Hauptnucleolus enthält der Kern wieder noch eine Anzahl viel kleinerer, gleichfalls meist mehr oder weniger deutlich kugelig und scharf begrenzter Nebennucleolen, welche im Ton wesentlich vom Hauptnucleolus abweichen, in so fern sie auf den Glycerinschnitten in der Regel grau- bis hellviolett aussehen und vollständig mit den Nucleinkörpern übereinstimmen. Wie im Katzei weisen diese Nebennucleolen, sowohl was ihre Größe als ihre Zahl anbetrifft, die denkbar größte Verschiedenheit in den einzelnen Ganglienzellen auf, selbst bei solchen von fast gleichem Durchmesser, resp. was auch hier dasselbe sagen will, von gleichem Alter².

Es liegt daher die Annahme nahe, dass auch die Nebennucleolen der Ganglienzellen eine stetige Auflösung und Neubildung erfahren. Die Nucleinkörper sind ebenfalls sehr verschieden groß: Neben sehr kleinen, welche meist das Hauptkontingent ausmachen, trifft man oft größere sehr vielgestaltige, entweder drei- bis vieleckige, oder in die Länge gestreckte und bisweilen dann wurstförmige, welche nur unbestimmt begrenzt sind, bei genauerem Zusehen meist gekörnt erscheinen und wahrscheinlich oft wieder Konglomerate der kleineren Nucleinkörper darstellen. Von diesen Nucleinkörperkonglomeraten, d. h. den Makrosomen (cf. Näheres hierüber im dritten Kapitel), bis zu den kugeligen scharf umrissenen Nebennucleolen finden sich sowohl bezüglich der Größe als der Gestalt wie der Begrenzung alle Übergänge, so dass man den Eindruck gewinnt, dass die Nebennucleolen nur eine nucleolenartige Form der Nucleinkörper darstellen. Wahrscheinlich stehen also auch bei den uninucleolären

¹ Eine gleiche Beobachtung liegt bereits von M. HEIDENHAIN vor, wenn auch nicht für die Ganglienzellen. Auch er giebt an, dass die erythrophilen Nucleolen von einer dünnen Schale einer besonderen Substanz, die sich färberisch dem Chromatin ähnlich verhält, umhüllt sind.

² Ich werde über diesen Punkt demnächst in einer besonderen Abhandlung mich eingehender auslassen.

Ganglienzellen die Nebennucleolen gleich wie bei den uninucleolären Eiern in engem genetischen Zusammenhang mit den Nucleinkörpern, entsprechen also auch hier den Nucleolen der multinucleolären Eier. Bemerken will ich noch, dass in vielen Fällen, besonders beim Frosch (Fig. 5, Taf. XXXIV), doch auch öfter beim Hund (z. B. Figg. 7, 8, Taf. XXXIII), in den Kernen der Spinalganglienzellen die Nebennucleolen nicht nur sehr spärlich, sondern auch sehr klein sind, dafür aber die eben beschriebenen Makrosomen stärker überwiegen, ein Moment mehr, das für die eben vertretene Auffassung von dem engen Zusammenhang der Nucleinkörper und Nebennucleolen spricht.

Bei der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinmethode, die ich bei den Ganglienzellen noch zu anderen Zwecken als dem hier vorliegenden vielfach angewandt habe, worüber in einem anderen Aufsatz demnächst berichtet werden wird, behält der Hauptnucleolus bei der Beize noch den dunkelschwarzen Ton, wenn die Nebennucleolen schon stärker verblasst sind und der Ganglienzelleib das Schwarz fast gänzlich abgegeben hat (cf. Figg. 26—28, Taf. XXXIII).

Durch Pikrokarmin färben sich die Hauptnucleolen gelblich rosa, die Nebennucleolen gleich allen übrigen Nucleinkörpern ausgesprochen roth (Figg. 24, 25, Taf. XXXIII), wie wir dies schon oben für das Katzenei konstatirt haben.

Sehr scharf treten schließlich die Hauptnucleolen auch nach Behandlung mit Osmiumsäure im Kerne hervor (Figg. 30, 31, Taf. XXXIII).

In den jüngsten Entwicklungsstadien (Figg. 1—4, Taf. XXXIV) zeigen die Ganglienzellen bezüglich ihrer Nucleolen die größte Übereinstimmung mit den Eiern, wie ich besonders bei den Larven des Frosches und von *Triton*, und zwar sowohl im Rückenmark wie im Spinalganglion verfolgen konnte. Die Epithelzellen des Centralkanal, aus denen die Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen, weisen nach Jodgrünfuchsinbehandlung bei den jungen Larven (Figg. 1—3) noch keine roth färbbare Nucleolarsubstanz auf, wie wir dies auch bei den jüngsten Entwicklungsstadien der multinucleolären Eier vom Frosch konstatirt haben, sondern ihre Kerne sind durchweg erfüllt von intensiv grünen, d. h. stark phosphorhaltigen Nucleinkörpern sehr verschiedener Stärke. Die größeren Nucleinkörper sind entweder formlose Konglomerate von kleineren, d. h. Makrosomen, oder sie zeigen nucleolenartigen Habitus, entsprechend etwa den primären Nucleolen des Froscheies (cf. die Figg. 1, 2 der Taf. XXXVI). Auch die Kerne der jüngsten Ganglienzellformen, welche oft neben dem Epithel auftreten (Fig. 1, Taf. XXXIV), zeigen oft noch dasselbe Bild (cf. oben das

dritte Kapitel). Bisweilen tritt in ihnen aber schon ein größerer Nucleolus hauptnucleolusartig hervor, der aber Anfangs noch durchweg seine grüne Farbe bewahrt (*gz* in Fig. 2). In der weiteren Entwicklung gewinnt er aber eine immer deutlicher werdende Rothfärbung (Fig. 3, Taf. XXXIV), jedoch nur im Inneren, während die Randzone noch lange Zeit grün bleibt, um später in die violette Randpartie überzugehen, die wir auch im ausgebildeten Thiere überall bei dem Hauptnucleolus unterscheiden (cf. oben p. 611 und Fig. 7 von Taf. XXXIII). Eben so nehmen die grünen Nebennucleolen, die schon frühzeitig neben dem Hauptnucleolus zur Ausbildung kommen, erst sehr allmählich die violette Färbung an (cf. Fig. 3, Taf. XXXIV), die sie später auszeichnet. Dieselben Verhältnisse kehren im Spinalganglion wieder (Fig. 4, Taf. XXXIV). Auch hier kommen im Larvenzustand des Frosches noch sehr viel grüne Kerne vor, welche denselben Bau wie die Epithelkerne des Centralkanals besitzen und nur sehr undeutlich einen Protoplasmaleib unterscheiden lassen, und neben diesen sehr verschieden große, d. h. verschieden alte Ganglienzellen, deren Nucleolen bei der weiteren Entwicklung ganz dieselben Verhältnisse durchmachen, wie ich sie eben für das Rückenmark geschildert habe. Auch im ausgebildeten Thiere trifft man in den Spinalganglien, besonders beim Frosch (Fig. 17, Taf. XXXIII), doch auch bisweilen beim Hunde (Fig. 18—20, Taf. XXXIII), neben den großen Ganglienzellen, wie schon im dritten Kapitel betont worden ist, ganz kleine, welche durch das Verhalten ihrer Kerne sich als Jugendstadien dokumentiren, in so fern ihre Nucleinkörper eine ungleich deutlichere Grün- resp. Blaufärbung zeigen als in den großen Ganglienzellformen. In ihnen bewahrt auch der Hauptnucleolus oft wieder eine gleich grüne resp. blaue Randzone, bisweilen tritt selbst in seinem Innern das Roth nur sehr schwach hervor, ja nicht selten kommt in ihnen ein Hauptnucleolus überhaupt noch nicht zur deutlichen Differenzirung (cf. oben das dritte Kapitel).

Länger als im Spinalganglion erhält sich die Cyanophilie der Kerne im Sympathicus des Frosches. Hier trifft man in erwachsenen Thieren auf den Jodgrünfuchsinschnitten gar nicht selten selbst größere Ganglienzellen mit noch ganz deutlich grünen Nucleinkörpern im Kern und dem entsprechend auch öfter den Hauptnucleolus mit ausgesprochen grüner Randzone, ja manchmal fast durchweg grünlich gefärbt (Fig. 16, Taf. XXXIII).

Für den Hauptnucleolus der uninucleolären Eier der Katze habe ich betont, dass ich ihn stets nur in der Einzahl vorgefunden habe.

In dieser Beziehung verhalten sich die uninucleolären Ganglienzellen etwas anders, wie man besonders auf den durch absoluten Alkohol differenzirten, in Kanadabalsam aufbewahrten Jodgrünfuchsinnschnitten deutlich verfolgen kann. Hier (Figg. 9—14, Taf. XXXIII) sind zwar die feineren Strukturverhältnisse des Kerns wie des Zelleibes nicht entfernt so deutlich wie in den Anfangs geschilderten Glycerinschnitten, der Hauptnucleolus nimmt aber noch eine intensivere rothe Farbe an, und behält diese hier dauernd (cf. oben p. 605). Er tritt ferner auch aus dem Grunde noch schärfer hervor, weil auch der Protoplasmaleib der Ganglienzelle hier oft bei der Differenzirung das Roth fast ganz abgiebt und violett wird, so dass der Hauptnucleolus als das einzige rothe Element der Zelle erscheint. Durchmustert man derartige Schnitte eines Spinalganglions vom Hunde, so kann man (Figg. 9—14, Taf. XXXIII) selbst schon bei mittelstarken Vergrößerungen die Thatsache konstatiren, dass neben den Ganglienzellen mit nur einem Hauptnucleolus andere auftreten mit mehreren rothen Nucleolen, niemals aber wird die Zahl drei überschritten. Sieht man genauer zu, so überzeugt man sich, dass es besonders eine bestimmte Art von Ganglienzellen ist, in denen mehrere rothe Nucleolen auftreten. Unter den Ganglienzellen kommen, wie allgemein bekannt, zwei verschiedene Typen vor, nämlich Schollenganglienzellen und schollenlose Ganglienzellen: die einen, und zwar die größeren, enthalten in ihrem Zelleibe eine große Menge stark färbbarer sehr unregelmäßig gestalteter grober Körper, das sind die NISSL'schen Schollen (cf. z. B. Fig. 12, Taf. XXXIII und Fig. 5, Taf. XXXIV), die anderen Ganglienzellen, die kleineren, entbehren der letzteren, ihr Zellkörper erscheint fein granulirt (Fig. 9). Wie ich in einem besonderen Aufsatz dieser Zellstudien noch ausführlicher darlegen werde¹, sind die letzteren die jüngeren, die Schollenganglienzellen, entsprechend den dotterhaltigen Eiern, die älteren Ganglienzellformen. Namentlich die schollenlosen Ganglienzellen sind es nun, die durch mehrere, d. h. zwei bis drei rothe Nucleolen ausgezeichnet sind. Nur selten sind diese rothen Nucleolen von gleichem Durchmesser, meist differiren sie sehr bedeutend in der Größe, so dass die kleinsten oft nur den Umfang der Nebennucleolen haben (Figg. 9—11). Bei den Schollenganglienzellen, d. h. also den älteren Zellformen, begegnet man dagegen neben dem großen rothen Hauptnucleolus nur

¹ Cf. auch meine Arbeit, »die Ganglienzelle«, diese Zeitschr., 1898, in welcher ich mich bereits in ähnlichem Sinne ausgesprochen habe.

seltener noch einem zweiten gleich rothen, meist ist der letztere dann minimal klein¹ (Fig. 13).

Nach CARNOY's und meinen Beobachtungen bei den Amphibien-eiern könnte man a priori annehmen, dass man es in den kleinen rothen Nucleolen entweder mit Übergangsformen zwischen den Neben- und Hauptnucleolen oder mit zur Auflösung in Nucleinkörper bestimmten Knospen des Hauptnucleolus zu thun hätte.

Für die uninucleolären Eier habe ich bereits oben (p. 609) betont, dass abgesehen von noch anderen Gründen allein schon die starke numerische Verschiedenheit von Neben- und Hauptnucleolen es wenig wahrscheinlich macht, die ersteren lediglich als Vorstufen der letzteren anzusehen. Hier bei den gleichgebauten, d. h. ebenfalls uninucleolären Ganglienzellen kommt zur Widerlegung einer solchen Annahme die Thatsache dazu, dass einerseits oft große Neben-nucleolen von fast dem Durchmesser des Hauptnucleolus vorkommen, die ausgesprochen violett sich färben, andererseits die rothen Nucleolen oft minimal klein sind. Denn gingen wirklich die Neben-nucleolen alle in die Hauptnucleolen über, so müssten sie doch, je größer sie werden, desto ausgesprochener roth sich färben, was aber, wie gesagt, nicht der Fall ist. Außerdem wären die ganz kleinen rothen Nucleolen dann wenig verständlich.

Gegen die Auffassung der kleineren rothen Nucleolen als Knospen des Hauptnucleolus, die die Bestimmung hätten in Nucleinkörper zu zerfallen, spricht aber die starke Rothfärbung derselben, besonders aber wieder der kleinen, da wir von dem Amphibienei her wissen, dass diese Knospen nach ihrer Ablösung sich violett färben.

Allerdings habe ich bei den Ganglienzellen öfter als beim Katzei, besonders auf den mit der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinmethode behandelten Schnitten, kleine nucleolusartige Bildungen dem Hauptnucleolus direkt anliegend getroffen, welche dasselbe färberische Verhalten wie der letztere zeigten und ganz den Eindruck von eben abgelösten Knospen machten. Im Vergleich zu der großen Menge von Ganglienzellen, die ich nach dieser Richtung geprüft habe, waren es aber doch nur verschwindend wenige Fälle, so dass

¹ Nur in einem einzigen Falle sah ich in einer Schollenganglienzelle drei große Hauptnucleolen von fast gleichem Durchmesser neben einander, aber nicht auf einem Jodgrünfuchsinschnitt, sondern auf einem HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Beizpräparat. Wenigstens zeigten alle drei das für den Hauptnucleolus charakteristische färberische Verhalten (cf. Ausführlicheres hierüber oben p. 612).

auch bei den Ganglienzellen auf jeden Fall Knospenbildungen des Hauptnucleolus nur sehr selten sein können und es auch aus diesem Grunde hier eben so wie bei den uninucleolären Eiern (cf. oben p. 609), ganz ausgeschlossen ist, die so zahlreich vertretenen violetten Nebennucleolen sämtlich als in Auflösung begriffene Knospungsprodukte des Hauptnucleolus aufzufassen.

Meiner Ansicht nach haben die kleinen rothen Nucleolen mit den Nebennucleolen, resp. den Nucleinkörpern im CARNOY'schen Sinne nichts zu thun, sondern es handelt sich bei ihnen lediglich um eine Vermehrung der rothen Nucleolarsubstanz bedingt durch die größeren Anforderungen, die an die spezifische Thätigkeit dieser rothen Nucleolarsubstanz gerade in diesen jüngeren noch schollenlosen Ganglienzellen gestellt wird, wie ich weiter unten noch näher ausführen werde.

Was die Entstehung der kleineren rothen Nucleolen anlangt, so sind sie entweder durch die eben erwähnte Knospenbildung aus dem rothen Hauptnucleolus hervorgegangen oder sie stellen einen Nachschub von rother Nucleolarsubstanz dar, der sich aus den Nucleinkörpern direkt, d. h. ohne das Zwischenstadium der Nebennucleolen im Sinne des Hauptnucleolus differenzirt.

Theilungserscheinungen anderer Art als die beschriebenen Knospen habe ich beim Hauptnucleolus der Ganglienzellen nie beobachtet. Auch hierin stimmen also uninucleoläre Ganglienzellen und Eier ganz überein.

Feinerer Bau des Hauptnucleolus.

Bei den uninucleolären Eiern der Katze haben wir lediglich das Auftreten von Vacuolen im Inneren des Hauptnucleolus und zwar zu allen Stadien der Entwicklung konstatiren können. Bei den uninucleolären Ganglienzellen treten im Hauptnucleolus oft ungleich complicirtere Strukturen auf, welche bisweilen an die Auflösungsfiguren erinnern, die wir bei den multinucleolären Eiern kennen gelernt haben, die aber mit diesen wohl nichts gemein haben, sondern wahrscheinlich physiologisch in gleichem Sinne wie die Vacuolen, d. h. als der äußere Ausdruck einer eigenartigen Sekretionsthätigkeit der Hauptnucleolen zu deuten sind.

Am nächsten dem Hauptnucleolus der uninucleolären Eier kommt diesbezüglich der Hauptnucleolus der Ganglienzellen des Lobus electricus von *Torpedo*. Auch hier treten fast ausnahmslos in seinem Inneren Vacuolen auf, bisweilen mehrere kleine (Fig. 31, Taf. XXXIII), meist

aber eine einzige große, in der Regel central gelegene, von wechselndem Durchmesser (Fig. 30, Taf. XXXIII). Das Eigenartige dieser Vacuolen besteht aber darin, dass sie meist von feinen Körnchen erfüllt sind. Einen körnigen Inhalt der Vacuolen haben wir schon in den Vacuolen gewisser Eier von *Cobitis* (cf. oben p. 601 und Fig. 9 B, Taf. XXXVII) kennen gelernt. Hier zeigte uns die Behandlung der Schnitte mit Pikrokarmine, dass wir es in den körnigen Einschlüssen auf Grund ihres färberischen Verhaltens auf keinen Fall mit einem Zerfalle der Nucleolen in Nucleinkörper zu thun haben können, sondern die verschiedensten Befunde machten es wahrscheinlich, dass sie Sekretgebilde darstellen, welche möglicherweise mit der Entstehung des Dotters in Zusammenhang gebracht werden müssen. In gleichem Sinne möchte ich auch die Inhaltskörnchen der Vacuolen bei *Torpedo* deuten, zumal hier, ähnlich wie bei *Cobitis*, bisweilen größere Partikelchen im Inneren der Vacuolen auftreten. A priori könnte man annehmen, dass man es hier wieder mit einer Auflösungserscheinung der Nucleolen zu thun hätte, etwa ähnlich derjenigen, wie ich sie für die doppeltheiligen Nucleolen vom Frosch (cf. Fig. 16, Taf. XXXVI) beschrieben habe. Niemals aber habe ich bei *Torpedo* eine Abschnürung der körnig gewordenen Abschnitte oder überhaupt eine Theilung der Nucleolen beobachtet. Eben so wenig kann eine totale Auflösung des Hauptnucleolus erfolgen, da man dann doch öfter Ganglienzellen ohne Hauptnucleolus antreffen müsste, was nie der Fall ist.

Ähnlich gebaute Hauptnucleolen kommen in den Spinalganglienzellen des Frosches vor (Fig. 6 a, b, Figg. 7, 9 von Taf. XXXIV). Nur sind die centralen Körnchen hier durchschnittlich gröber und tritt sehr oft ein Korn nucleololusartig durch Stärke und intensivere Färbung zwischen ihnen auffallend hervor, so dass dann der ganze Nucleolus fast wie eine kleine Zelle aussieht, indem man an ihm (Fig. 7, Taf. XXXIV) drei verschiedene dem Leib, Kern und Nucleolus der Zelle entsprechende Abschnitte unterscheiden kann. Betont sei, dass der Protoplasmaleib und der Kern der zu den eben beschriebenen Nucleolen gehörigen Zellen stets tadellos konservirt war, wie dies nach Sublimathärtung ausnahmslos der Fall ist, so dass die Annahme, es liege hier ein Kunstprodukt vor, ganz ausgeschlossen ist, zumal einerseits oft auf demselben Schnitte, und nicht selten direkt benachbart diesen Zellen, solche mit ganz homogenem Hauptnucleolus vorkommen, und andererseits auch auf den Osmiumsäurepräparaten fast genau dieselben Bilder zu Tage treten (cf. z. B. Fig. 30,

Taf. XXXIII). Auch bei frisch in Methylenblau oder Lymphge untersucht spinalganglienzellen des Frosches treten stets deutlich gleich von vorn herein vacuolenartige Räume verschiedener Ausdehnung und Zahl in vielen Nucleolen auf, die sich mit der Zeit nicht vermehren oder überhaupt verändern, also offenbar keine postmortal auftretenden Kunstprodukte sind. Ferner finden sich und zwar meist wieder auf demselben Schnitt, zwischen den homogenen und den eben beschriebenen im größten Theil ihres Inneren gekörnten Nucleolen alle Übergangsformen und sehr viel Variationen in der Vacuolenbildung, resp. ihrer Einschlüsse: So schwankt der centrale vacuolenartige Abschnitt nicht nur sehr bedeutend im Durchmesser, sondern er enthält in manchen Fällen nur einige wenige grobe, ja bisweilen nur ein einziges Korn (Fig. 6 c, Taf. XXXIV), wieder in anderen Fällen treten an verschiedenen Stellen des Nucleolus vacuolenartige hellere Partien auf, so dass dann die dunklere Zwischensubstanz wie ein Gerüst aussieht (Fig. 6 c und Figg. 5, 8, Taf. XXXIV).

Auch im Sympathicus des Frosches treten oft, besonders deutlich nach Behandlung der Schnitte mit der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Beizmethode, Strukturen in den Hauptnucleolen auf (Figg. 10—18, Taf. XXXIV). Nur bleibt hier selten der vacuolenartige Charakter derselben erhalten. Stets lassen sich aber auch hier hellere (oft granulirte) und dunkler färbare Partien unterscheiden; die letzteren treten aber in sehr wechselnder, theilweise sehr eigenartiger Form (Figg. 10, 11, 18, Taf. XXXIV) auf, nicht selten als verschieden grobe Körner (Figg. 14, 15, 16, 17, Taf. XXXIV), bisweilen ähnlich wie wir sie bei den spinalganglienzellen (Figg. 6 b, 7, 9) getroffen haben. Auch quantitativ zeigt in der Sympathicuszelle die dunklere Nucleolarsubstanz große Schwankungen: bald tritt sie stark zurück oder sie fehlt ganz (Fig. 10), bald erfüllt sie gleichmäßig den ganzen Nucleolus, so dass er dann wie homogen aussieht (Fig. 13)¹.

Da wir nun im Hauptnucleolus der uninucleolären Eier, welcher doch zweifelsohne eine dem Hauptnucleolus der Ganglienzellen gleichwerthige Bildung darstellt, nur Vacuolen getroffen haben, ferner der vacuolenartige Charakter der hellen (körnigen) Nucleolarpartie bei *Torpedo* und im spinalganglion des Frosches in der Regel deutlich zu Tage tritt, und auch im Sympathicus bisweilen noch zum Ausdruck kommt (Figg. 11, 12, Taf. XXXIV), so möchte ich glauben, dass alle diese Strukturen die gleiche Bedeutung haben,

¹ Auch DEHLER giebt eine körnige Struktur der Nucleolen für die Sympathicuszellen des Frosches an. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLVI.

und auf eine sekretorische Thätigkeit des Hauptnucleolus zu beziehen, nicht aber als Auflösungserscheinungen im Sinne CARNOY's zu deuten sind, zumal wir einerseits gesehen haben, dass die oben beschriebenen körnigen Vacuoleneinschlüsse der multinucleolären Eier von *Cobitis* (cf. Fig. 9 B, Taf. XXXVII und ferner p. 601) färberisch sich ganz anders verhalten als die Nucleinkörper, und ich andererseits ein Freiwerden der granulirten Partien, wie es CARNOY von seinen Auflösungsfiguren der Nucleolen annimmt, beim Hauptnucleolus der Ganglienzellen weder des Frosches noch von *Torpedo* je beobachten konnte.

Bei den ähnlich gebauten Nucleolen der *Cobitis*-Eier (Fig. 9 B, Taf. XXXVII) wiesen verschiedene Beobachtungen auf die Möglichkeit hin (cf. oben p. 601), dass die körnigen Einschlüsse der Vacuolen Sekrete darstellten, welche mit der Bildung der Dotterkugeln im Zusammenhang stehen. Auch CARNOY glaubt, wie wir wissen, dass die beim Zerfall der Nucleolen frei werdenden Sekrete von Einfluss auf die Bildung des Dotters sind, eben so schreibt HÄCKER der Vacuolenflüssigkeit Beziehungen zu den Stoffwechselforgängen des Kerns und Zelleibes zu. Sehr instruktiv nach dieser Richtung ist die schon oben betonte Thatsache, dass namentlich in den mittelgroßen noch schollenlosen Ganglienzellen die rothen Nucleolen in der Mehrzahl, bis zu drei, dagegen in den größten Schollenganglienzellen gewöhnlich nur in der Einzahl auftreten. Die schollenlosen Ganglienzellen sind, wie ich oben schon bemerkt habe, die jüngere Zellform. Sie entsprechen den noch dotterlosen Eizellen und gehen allmählich in die Schollenganglienzellen über¹. Da nun Vieles dafür spricht, dass die Nucleolen in den Eiern bei der Bildung der Dotterkugeln mitwirken, so liegt der Schluss schon von vorn herein nahe, dass auch bei den Ganglienzellen die Nucleolen bei der Entstehung der Schollen betheiligt sind. Und diese Annahme findet eine gewisse Stütze in dem Umstande, dass gerade in denjenigen Ganglienzellen, welche noch vor, resp. am Anfange der Schollenbildung stehen, eine Vermehrung der rothen Nucleolarsubstanz erfolgt, d. h. mehrere Nucleolen auftreten, während in den größten Ganglienzellen, d. h. denjenigen, die bereits einen mit Schollen erfüllten Zelleib haben und den reifen am Ende der Dotterbildung stehenden Eizellen verglichen werden können, die Nucleolarsubstanz wieder stärker zurücktritt, d. h.

¹ Auch diese Auffassung werde ich demnächst an anderer Stelle ausführlicher begründen.

meist auf einen rothen Nucleolus reducirt wird. So würde sich wenigstens dieser Befund in einer natürlichen Weise erklären.

Selbstverständlich wird mit dem eben Gesagten die Funktion der Nucleolen noch nicht erschöpft sein. So hat STRASBURGER¹, die Ansicht vertreten, dass die Nucleolen in engen Beziehungen zu der Membranbildung stehen. Für diese Auffassung spricht stark die von mir schon oben angeführte Thatsache, dass die Eimembran stets in ganz auffallender Weise färberisch genau mit dem Hauptnucleolus übereinstimmt (cf. Fig. 1, Taf. XXXVIII).

Der Hauptnucleolus der uninucleolären Zellen stellt offenbar ein dem Zellkörper und Zellkern gleichwerthiges Organ der Zelle von wahrscheinlich vorwiegend sekretorischer Funktion dar. Wie nun der Kern im Zusammenhang mit der wichtigen Rolle, welche er in der Zelle spielt, fast beständig seine Struktur verändert, so kann es uns nicht Wunder nehmen, wenn wir ein Gleiches beim Hauptnucleolus beobachten.

Anm. HOLL² und SOBOTTA³ geben einen Austritt der färbaren Substanz des Nucleolus beim Ei der Maus an. Ersterer schreibt hierüber p. 123: »Das Kernkörperchen lässt in den ersten Entwicklungszuständen eine Struktur mit Sicherheit nicht erkennen; jedenfalls aber ist es keine homogene Masse. Später gewahrt man, dass es einige mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen (SCHROEN'sche Körner) enthält, welche mit zunehmender Größe des Kernkörperchen reichlicher (bis gegen 20) auftreten. Dabei geschieht es, dass einzelne das angewandte Färbmittel derart aufnehmen, dass zuerst ein kleiner Abschnitt des SCHROEN'schen Kerns gefärbt wird, bis endlich das Ganze gleichmäßig gefärbt ist. Im weiteren Verlauf der Entwicklung treten die SCHROEN'schen Körner aus dem Kernkörperchen heraus und gelangen als chromatische Ballen in das Kernnetz, wo sie sich mit den Fäden desselben verbinden.« . . . »Endlich wird das Kernkörperchen von seinem Inhalt ganz frei, es bleibt nur die Kernkörperchenmembran übrig und im Kernraum liegen zerstreut eine größere Anzahl der chromatischen Ballen«, und SOBOTTA p. 67: »Nunmehr beginnt an den

¹ STRASBURGER, Über Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888.

² HOLL, Über Reifung der Eizelle bei Säugethieren. Verhandl. d. anat. Ges. 1893.

³ SOBOTTA, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.

Vorkernen eine allmähliche Vertheilung des in den Nucleolen angehäuftes Chromatins auf den übrigen Kern. Die Nucleolen fangen an sich heller zu färben, während sich auf den achromatischen Gerüststrängen Chromatintheile in feinsten unregelmäßiger Form vertheilen. Es kommt mehr und mehr zur Bildung von Vacuolen in den Kernkörpern und damit zu einer vollständig gleichmäßigen Vertheilung der chromatischen Substanz auf den ganzen Kern. Die Nucleolen sind dann schließlich vollständig mit Kernsaft gefüllt und nur ihre Kontouren sind noch auf dem Querschnitt als etwas unregelmäßige chromatische Ringe übrig geblieben.« Im (Katzen-) Ei habe ich nur für die Nebennucleolen auf Grund ihrer Strukturverhältnisse Beziehungen zu den Nucleinkörpern im CARNOY'schen Sinne angenommen (cf. die Figg. 3—7 auf Taf. XXXVIII und p. 606 ff.). SOBOTTA und HOLL berücksichtigen aber in erster Linie den Hauptnucleolus des (Maus-) Eies. Für diesen kann ich die Angaben von HOLL und SOBOTTA, wenigstens für das Katzei, nicht bestätigen. Wohl aber erinnern ihre Befunde an meine Beobachtungen am Hauptnucleolus der gleichfalls uninucleolär gebauten Ganglienzellen der Wirbelthiere (cf. die Figg. 5—18 auf Taf. XXXIV und p. 616 ff.). Hier hat aber die in sehr verschiedener Gestalt und Menge, bisweilen in der Form von Nucleololen, im Nucleolus auftretende chromatische Substanz eine ganz andere Färbbarkeit als die Nucleinkörper, in so fern diese sich bei Jodgrünfuchsinbehandlung violett, jene aber knallroth tingiren. Wir müssten dann annehmen, dass die austretende chromatische Substanz wieder sehr tiefgehende innere Veränderungen (cf. oben p. 575 ff.) durchmache. Erinnern möchte ich ferner daran, dass auch die in den Vacuolen der *Cobitis*-Eier enthaltenen nucleololenartigen Bildungen nach Pikrokarminfärbung einen wesentlich anderen Farbenton annehmen als die Nucleinkörper (cf. Fig. 9 B auf Taf. XXXVII u. p. 601).

Da ich beim Hauptnucleolus andererseits nie einen Austritt der chromatischen Substanz beobachtete, so kann ich mich nicht entschließen einen solchen anzunehmen, sondern halte vorläufig noch meine oben vertretene Anschauung fest.

d. Multinucleoläre Ganglienzellen.

(Taf. XXXII und XXXIII, Figg. 1, 2.)

Die multinucleolären Ganglienzellen haben, wie schon oben betont, gegenüber den uninucleolären ein sehr beschränktes Vorkommen. Ich habe sie nur bei den Gastropoden getroffen.

Wie die multinucleolären Eier im Vergleich zu den uninucleo-

lären die bei Weitem größere Zellform repräsentiren, so zeigen auch die multinucleolären Ganglienzellen durchschnittlich einen viel bedeutenderen Umfang als die uninucleolären, ja zum Theil erreichen sie ganz bedeutende Dimensionen; da ferner auch die Kerne der multinucleolären Ganglienzellen verhältnismäßig sehr groß sind und oft den weitaus größten Theil der Zelle ausmachen (cf. z. B. Fig. 6, Taf. XXXII), so treffen wir hier im Verhältnis zu den uninucleolären Ganglienzellen ganz riesige Kernformen.

Von vorn herein liegt die Annahme nahe, dass wir bei den multinucleolären Ganglienzellen ganz ähnliche Beziehungen zwischen Nucleinkörpern und Nucleolen wiederfinden werden, wie sie CARNOY und ich bei den multinucleolären Eiern der niederen Wirbelthiere konstatiert haben. So klar aber die Verhältnisse bei letzteren liegen, so verwickelt sind sie hier und zwar zum großen Theil aus demselben Grunde, den ich für die uninucleolären Eier schon angegeben habe. Es sind nämlich die Nucleinkörper wieder so dicht gefügt und die Nucleolen so in dieselben vergraben, dass man die letzteren, besonders die kleineren und mittelgroßen Formen, nur selten zur deutlichen Ansicht bekommt. Ehe ich aber näher auf die Frage eingehe, wie weit die CARNOY'sche Auffassung von den Nucleolen auch für die multinucleolären Ganglienzellen Geltung hat, will ich erst die Befunde selbst schildern.

Zur Untersuchung kamen die Ganglienzellen verschiedener Land- und Süßwasser- wie Meeresgastropoden, von ersteren besonders *Helix*, von letzteren namentlich *Pleurobranchus*. Gehärtet wurde theils durch Sublimat, theils durch Osmiumsäure, gefärbt mit Jodgrünfuchsin, Pikrokarmine, MAYER'schem Karmin und DELAFIELD'schem Hämatoxylin.

Wie wir schon aus dem zweiten und dritten Kapitel wissen, sind die Nucleinkörper der Ganglienzellen der Gastropoden durch starken Phosphorreichtum ausgezeichnet, d. h. sie färben sich nicht violett, wie bei den Eiern und den uninucleolären Ganglienzellen, sondern intensiv grün (Figg. 1—5, Taf. XXXII), wie wir es nur bei den allerfrühesten Entwicklungsstadien der eben angeführten Zellformen kennen gelernt haben.

Wie ferner in dem dritten Kapitel bereits schon angegeben worden ist, kommen die Nucleinkörper in doppelter Form vor, d. h. bald als feine Körnchen, das sind die Mikrosomen, bald als größere, sehr vielgestaltige, in der Regel eckige Gebilde, das sind die Makrosomen. Die letzteren zeigen oft einen körnigen Bau und stellen zum Theil

nur Konglomerate von Mikrosomen dar. Auch bei den uninucleolären Ganglienzellen treten Makrosomen auf, wie wir oben gesehen haben, aber ungleich spärlicher als bei den multinucleolären, bei letzteren stellen sie bei Weitem die häufigere Form der Nucleinkörper dar.

Neben diesen ausgesprochen cyanophilen Nucleinkörpern kommen nun eine große Anzahl deutlich erythrophiler Nucleolen in den Ganglienzellen vor. Nach Differenzirung durch absoluten Alkohol und Einschluss in Kanadabalsam zeigen sie meist wieder die typisch knallrothe Farbe (Figg. 3 und 4, Taf. XXXII), die wir schon für die Nucleolen der multinucleolären Eier wie für den Hauptnucleolus der uninucleolären Eier und Ganglienzellen konstatirt haben. Die kleinsten, d. h. die jüngsten Ganglienzellen enthalten oft nur einen einzigen rothen Nucleolus, je größer die Ganglienzellen werden, desto mehr steigt die Zahl ihrer Nucleolen, bei den größten bis auf 100 und mehr. Doch finden sich unter den letzteren selbst bei gleichem Durchmesser oft sehr bedeutende Schwankungen in der Menge der Nucleolen.

Der Durchmesser der Nucleolen ist meist in einer und derselben Ganglienzelle ein sehr verschiedener, die größten Nucleolen (Fig. 1, Taf. XXXII) kommen im Umfang den reifen Nucleolen der multinucleolären Eizellen der Amphibien gleich und übertreffen weit den Hauptnucleolus der uninucleolären Eier und Ganglienzellen, die kleinsten Nucleolen sind dagegen nur wenig größer als die Makrosomen. Zwischen beiden Extremen finden sich alle Übergänge.

Neben den rothen Nucleolen treten in fast allen Ganglienzellen (Figg. 1—5, Taf. XXXII) auch rein grüne Nucleolen auf. Diese sind aber stets nur klein und meist in geringer Zahl vorhanden.

Zwischen diesen grünen Nucleolen und den gleich grünen Makrosomen kommen oft sowohl in der Größe, wie in der äußeren Gestalt Übergangsformen vor, von denen bisweilen schwer zu sagen ist, ob man es in ihnen mit einem Makrosoma oder mit einem Nucleolus zu thun hat.

Durchmustert man die großen Ganglienzellkerne von *Helix* genauer, so kann man oft verfolgen, dass zwar die größten Nucleolen stets den typisch knallrothen Ton besitzen, die mittelgroßen aber, oft in ein und derselben Zelle, große Schwankungen in der Färbung aufweisen, in so fern manche von ihnen nicht rein roth erscheinen, sondern einen violetten Anflug haben, ferner, dass bei den noch kleineren Nucleolen mit der Größe die Rothfärbung stetig mehr abnimmt, dafür aber immer mehr eine grünliche Farbe Platz greift, bis schließlich die allerkleinsten ausgesprochen grün sind. Sehr deutlich tritt dies

auch öfter bei den Glycerinschnitten (Fig. 1, Taf. XXXII) hervor, bei denen übrigens wieder selbst in den größten Nucleolen nie die Intensität des Roths erreicht wird, wie in den Kanadabalsampräparaten nach Differenzirung in absolutem Alkohol. Betonen will ich aber, dass in den großen Ganglienzellen bisweilen selbst sehr kleine Nucleolen schon die typische knallrothe Färbung zeigen (Fig. 3).

Unter den kleinsten Ganglienzellen weisen manche in ihrem Kern schon einen deutlich knallrothen Nucleolus auf, daneben aber noch meist mehrere grüne, andere lassen dagegen (Fig. 5) jede Spur von rothfärbbarer Nucleolarsubstanz in ihrem Kern vermissen und enthalten nur den Nucleinkörpern gleich grüne Nucleolen.

Die rothen Nucleolen der *Helix*-Ganglienzelle lassen, gleich den Hauptnucleolen der uninucleolären Ganglienzellen, bald mehr bald weniger deutlich eine dünne Randzone unterscheiden, welche sich färberisch gleich den Nucleinkörpern verhält, d. h. auf den Jodgrünfuchsschnitten grün erscheint. Oft häufen sich die Nucleinkörper übrigens kranzförmig um den rothen Nucleolus stärker an und erscheinen dann bisweilen auch als eine Art Randzone. Nach Behandlung mit DELA-FIELD'schem Hämatoxylin nimmt die Randzone der Nucleolen (Fig. 11, Taf. XXXII) denselben dunkelblauen bis schwarzen Ton an, welcher die Nucleinkörper charakterisirt, während das Centrum der Nucleolen einen mehr röthlichen Ton gewinnt. Diese Differenzirung tritt besonders bei den großen Nucleolen hervor. Karmin (MAYER) färbt Nucleolen und Mikrosomen in etwa gleichem Tone, so dass hier die kleinsten Nucleolen besonders bei dichter Lagerung der Nucleinkörper kaum zu erkennen sind.

Dagegen zeigt Osmiumsäure und Nachfärbung mit Pikrokarmine die Nucleolen mit aller nur wünschenswerther Schärfe. Diese sind hier meist von einem hellen Hof umgeben. Auf solchen Osmiumsäurepräparaten tritt dann besonders scharf die schon oben betonte Thatsache zu Tage, dass von den größten Nucleolen bis zu den ganz kleinen alle Übergänge in der Größe vorkommen (Figg. 6—8, Taf. XXXII).

Die Osmiumsäureschnitte zeigen ferner in den Nucleolen, und zwar der verschiedensten Größe, sehr deutliche Vacuolenbildungen; doch kommen solche auch nach Sublimathärtung zur Beobachtung (Fig. 1, Taf. XXXII).

Sehr geeignet zur Darstellung der Nucleolen sind schließlich auch frisch mit Methylenblau gefärbte Zupfpräparate, die man längere Zeit mit 0,5%iger Kochsalzlösung behandelt hat. Hier verschwinden nämlich (cf. Näheres oben im dritten Kapitel p. 524 ff.) die Makrosomen

fast ganz, die Nucleolen bleiben aber vollständig intakt und präsentiren sich dann mit gleicher Deutlichkeit wie nach Osmiumsäurehärtung. Die größeren Ganglienzellkerne dieser alten Zupfpräparate erscheinen dann oft fast genau in dem Bilde der Fig. 6, Taf. XXXII.

Ganz ähnlich wie bei *Helix*, welche ich fast ausschließlich bisher berücksichtigt habe, liegen die Nucleolarverhältnisse bei den Meeresgastropoden, die ich, wie schon im dritten Kapitel betont, aus Mangel an frischem Material leider nicht mit Jodgrünfuchsin behandeln konnte, sondern nur einfachen Färbungen, besonders mit (DELAFIELD'schem) Hämatoxylin, unterworfen habe. Die folgenden Angaben beziehen sich besonders auf *Pleurobranchus*. Die Nucleolen lassen hier meist viel deutlicher als bei *Helix* die den Nucleinkörpern gleich blaue Randzone unterscheiden, da das Centrum der Nucleolen in der Regel eine stärkere Rothfärbung annimmt, wie bei *Helix*. Öfters hatte ich den Eindruck, als wenn die Randzone der größten Nucleolen nicht kontinuierlich, sondern stellenweise unterbrochen wäre. Ja bisweilen schien sie deutlich in kleine Stücke zerfallen. Doch ließen sich diese Verhältnisse nie deutlich erkennen, weil die Nucleolen, wie schon oben betont, zwischen den Nucleinkörpern sehr versteckt liegen. Auch bei *Helix* glaubte ich übrigens einige Male ein ähnliches Verhalten der Randzone beobachten zu können.

Treten wir nun der Frage näher, ob die CARNOY'sche Deutung der Nucleolen sich auch auf die multinucleolären Ganglienzellen ausdehnen lässt, so muss zunächst Folgendes betont werden. Bei den uninucleolären Eiern wie Ganglienzellen kommen, wie wir oben gesehen haben, neben dem einzigen erythrophilen Hauptnucleolus in großer Menge Nebennucleolen vor, welche dasselbe färberische Verhalten wie die Nucleinkörper zeigen und zu diesen in dem gleichen Verhältnis stehen, wie es CARNOY und ich bei den multinucleolären Eiern allgemein für die Nucleolen erkannt haben, d. h. die Nebennucleolen lösen sich wiederholt in Nucleinkörper auf, um aus ihnen wieder neu zu entstehen. Die Nebennucleolen stellen also nur eine größere und besondere Art von Nucleinkörpern dar, gleich den Nucleolen der multinucleolären Eier. Bei den multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden haben wir ebenfalls den Nucleinkörpern gleich färbbare Nucleolen kennen gelernt, das sind die oben beschriebenen kleinen grünen (cf. Fig. 4, Taf. XXXII). Sie finden sich aber verhältnismäßig nur in so geringer Menge, dass sie schon aus diesem Grunde nicht entfernt die Bedeutung für den Kern haben

können wie die Nebennucleolen der uninucleolären Ganglienzellen resp. Eier. Wahrscheinlich stehen sie aber überhaupt nicht zu den Nucleinkörpern in solchem Wechselverhältnis, wie ich es für die Nebennucleolen der uninucleolären Ganglienzellen konstatirt habe, sondern stellen nur den Jugendzustand der rothen Nucleolen dar, wie wir gleich sehen werden. Dafür tritt aber bei den multinucleolären Ganglienzellen eine andere Form von großen Nucleinkörpern auf, das sind die Makrosomen, welche sich durch ihre mehr eckige und sehr wechselnde Gestalt von den stets mehr oder weniger kugeligen Nucleolen unterscheiden. Auch bei den uninucleolären Eiern und Ganglienzellen finden sich neben den Nebennucleolen noch Makrosomen, aber meist nur spärlicher (cf. oben das dritte Kapitel). Die Makrosomen der multinucleolären Ganglienzellen, welche oft auch eine festere Begrenzung zeigen (Figg. 10, 14), stehen nun zu den kleinen Nucleinkörpern, d. h. den Mikrosomen in denselben Beziehungen, wie die Nebennucleolen der uninucleolären Ganglienzellen resp. Eier und die Nucleolen allgemein bei den multinucleolären Eiern. Denn durchmustert man die Ganglienzellen einer Schnittserie, so trifft man unter ihnen, besonders deutlich bei *Pleurobranchus*, die denkbar größte Verschiedenheit bezüglich der Nucleinkörper, d. h. der Mikrosomen und Makrosomen: die eine Zelle (Figg. 11, 14, Taf. XXXII) enthält in ihrem Kern nur Makrosomen, entweder dicht gedrängt, oder lockerer gefügt, in welchem letzterem Falle allenthalben zwischen ihnen, oft auf große Strecken, das Plastingerüst (cf. oben das dritte Kapitel) zu Tage tritt; in anderen Zellen, welche nicht selten einer der eben beschriebenen direkt benachbart liegen, zeigen sich die Makrosomen dagegen (Figg. 1, 2, Taf. XXXIII) nur auf ganz kleine Partien beschränkt und der weitaus größte Theil des Kerns ist erfüllt von den Mikrosomen, welche eng neben einander liegen. Während bei den eben geschilderten Kernformen die Nucleinkörper ganz regellos durch einander gelagert erscheinen, weisen sie bei einer dritten Art von Kernen (Fig. 15, Taf. XXXII) eine ganz ausgesprochen fädige resp. perlschnurartige und oft netzige Anordnung auf etc. (cf. das dritte Kapitel).

Entsprechend den wachsenden Eiern, multi- wie uninucleolären, machen also offenbar auch die multinucleolären Ganglienzellen während ihrer postembryonalen Entwicklung sehr wesentliche Veränderungen in ihrem Kern durch, welche zum großen Theil wahrscheinlich wieder in einer wiederholten (mikrosomalen) Auflösung und Neubildung von größeren Nucleinkörpern besteht, nur mit dem Unterschiede, dass die letzteren bei den Gastropodenganglienzellen Makrosomen,

bei den uninucleolären Eiern und Ganglienzellen dagegen Neben-nucleolen und bei den multinucleolären Eiern schließlich die Nucleolen allgemein sind.

Was die rothen Nucleolen der multinucleolären Ganglienzellen selbst betrifft, so scheint, wenn wir sie im Lichte der CARNOY'schen Theorie betrachten, von ihnen zunächst das Eine festzustehen, dass sie aus den kleinen grünen allmählich sich herausbilden, wie ich dies eben (p. 626) schon bemerkt habe. Auch die rothen Nucleolen der multinucleolären Eier wie der Hauptnucleolus der uninucleolären Eier und Ganglienzellen gehen, wie wir wissen, aus einem grünen Nucleolusstadium hervor. Der Unterschied ist nur der, dass bei den letzteren der Übergang der grünen Nucleolen in die rothen in der Regel nur in den allerersten Entwicklungsstufen der Zellen und sehr schnell sich vollzieht, bei den multinucleolären Ganglienzellen dagegen wahrscheinlich während ihres ganzen Wachthums ununterbrochen und allmählicher erfolgt. Doch tritt bisweilen auch hier die Erythrophilie der Nucleolen schon sehr frühzeitig ein, wie die öfter zu beobachtende Rothfärbung noch ganz kleiner Nucleolen beweist.

Da zweitens in den jüngsten Ganglienzellen der Gastropoden die rothen Nucleolen nur in der Einzahl auftreten, später aber ihre Zahl sich mit dem Wachsthum der Zelle resp. des Kerns stetig vermehrt, ferner die größten Nucleolen sich in der Regel auch in den ältesten, d. h. größten Zellen finden, so wird hierdurch schon wahrscheinlich gemacht, dass sich die roten Nucleolen nicht sobald wieder auflösen, wie dies bei den multinucleolären Eiern der Fall ist.

Dies findet auch dadurch seine Bestätigung, dass ich in den mittelgroßen rothen Nucleolen nie eine Theilung oder Knospung resp. Sprossung beobachten konnte. Nur in den allergrößten Nucleolen glaubte ich bisweilen ein Zerfallen der grünen Randzone in kleine Stücke konstatiren zu können. Da ferner die größten Ganglienzellen, in denen meist auch die größten Nucleolenformen vorkommen, oft auffallende Unterschiede in der Zahl ihrer Nucleolen aufweisen (cf. oben p. 623), so wäre es wohl denkbar, dass bei diesen öfter eine stärkere Auflösung von Nucleolen erfolgte.

Das Auftreten von Vacuolen in den Nucleolen macht es andererseits wahrscheinlich, dass auch die Nucleolen der multinucleolären Ganglienzellen Sekrete absondern, die für den Zellkern (vielleicht auch im Zelleib) von Bedeutung sind.

In diesem Sinne würde sich auch die Thatsache am leichtesten

erklären, dass die großen Kernformen wie diejenigen der Ganglienzellen der Gastropoden multinucleolär, die kleineren dagegen, wie z. B. die der Wirbelthierganglienzellen uninucleolär sind, und die rothe Nucleolarsubstanz bei der Gastropodenganglienzelle mit dem Wachstum des Kerns resp. der Zelle stetig zunimmt.

Betont sei zum Schluss noch Folgendes: Zwischen den kleinen grünen Nucleolen und den Makrosomen finden sich, wie wir gesehen haben, alle Übergangsformen, die Makrosomen stellen also möglicherweise ein sehr frühes Entwicklungsstadium der Nucleolen dar. Da nun die Makrosomen nur Konglomerate von Mikrosomen sind, so würde dieser Befund stark für die von CARNOY bei den multinucleolären Eiern als Regel angenommene, von mir aber hier nicht direkt beobachtete Entstehung der Nucleolen aus sich zusammenballenden kleinsten Nucleinkörpern, das sind die Auflösungskörnchen CARNOY's, sprechen.

e. Uninucleoläre Drüsenkerne.

(Taf. XXXIX, Figg. 10—25.)

Auch unter den Drüsen begegnen wir wieder denselben beiden Kerntypen, die wir schon bei den Eiern und Ganglienzellen unterschieden haben, nämlich uni- und multinucleolären Kernen. Auch hier sind die ersteren die kleineren, die letzteren die größeren Kernformen.

Die Nucleinkörper der Drüsenkerne sind, wie wir aus dem ersten Kapitel wissen, allgemein ausgezeichnet durch starken Phosphorgehalt, sie nehmen durch Jodgrünfuchsin stets einen ausgeprägten grünen Ton an.

Untersuchungsobjekte für die uninucleolären Drüsen waren namentlich die MALPIGHI'schen Gefäße von *Blatta*, die in Sublimat gehärtet und mit Jodgrünfuchsin gefärbt wurden. Wie wir bereits aus dem dritten Kapitel erfahren haben, zeigen die cyanophilen Nucleinkörper hier (cf. Figg. 10—24), in den verschiedenen Kernen ein sehr wechselndes Aussehen. Bald sind sie durchweg makrosomenartige, im Durchmesser aber stark variirende größere Stücke von sehr mannigfaltiger Form, bald kommen neben diesen Makrosomen in größerer oder geringerer Menge mikrosomenförmige feinere Körnchen vor, bald, aber seltener (Fig. 23), enthalten die Kerne fast ausschließlich Mikrosomen, d. h. sie sehen fein granulirt aus. Möglicherweise stehen hier Makrosomen und Mikrosomen in denselben Wechselbeziehungen wie bei den multinucleolären Ganglienzellen (cf. oben p. 626), d. h. die Makrosomen zerfallen vielleicht auch in den Kernen der MAL-

MALPIGHI'schen Gefäße zu gewissen Zeiten in Mikrosomen, um sich aus diesen wieder neu zu bilden. Doch muss ich betonen, dass die Makrosomen hier meist homogen aussehen und nicht gekörnt, wie bei den multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden.

Gegenüber diesen intensiv grünen Nucleinkörpern stechen die Nucleolen, besonders wieder in Kanadabalsam und nach Alkohol-differenzirung, durch knallrothe Farbe scharf im Kern hervor. Sie finden sich meist in der Einzahl, oft aber auch, ähnlich wie bei den uninucleolären Ganglienzellen der Wirbelthiere, zu zweien, entweder in gleicher oder in verschiedener Größe. Selten sind es mehr.

Meist sind die Nucleolen die größten Kernelemente, öfter kommen aber auch Makrosomen von gleichem Durchmesser vor, ja bisweilen stehen die rothen Nucleolen im Umfange hinter den grünen Makrosomen weit zurück (Fig. 13).

Dieser Befund beweist wieder, dass die Rothfärbung der Nucleolen nicht durch ihre Größe, sondern durch ihre stoffliche Zusammensetzung bedingt wird.

Die größten Makrosomen nehmen oft ein nucleolusartiges Aussehen an, d. h. sie werden kugelig und schärfer begrenzt (Figg. 10—24).

Außer diesen grünen und rothen nucleolenförmigen Kugeln trifft man nun ferner nicht selten gleich große nucleolenartige Bildungen, welche weder rein grün noch rein roth aussehen, sondern einen Mischton zwischen beiden Farben in verschiedenen Nuancen zeigen (Figg. 15, 16). Man geht wohl nicht fehl, wenn man diese Nucleolen, wie die gleich gefärbten der multinucleolären Ganglienzellen (cf. oben p. 623 ff. und Fig. 1, Taf. XXXII), als Übergangsstufen zwischen den grünen und rothen ansieht und annimmt, dass die rothen allmählich aus den grünen hervorgehen. Derselbe Übergang besteht auch, wie schon oben betont, bei den multinucleolären Eiern und uninucleolären Ganglienzellen, nur vollzieht er sich bei diesen in den frühesten Entwicklungsstadien, in denen die Nucleinkörper noch gleich grün sich färben wie hier bei den MALPIGHI'schen Gefäßen dauernd.

In manchen Kernen fehlen rothe Nucleolen ganz, statt derselben trifft man dann öfter einen oder mehrere größere grüne Nucleolen (Figg. 17, 20). Bisweilen sind aber auch diese nicht vorhanden, und die Kerne enthalten nur Makrosomen und Mikrosomen. Das gilt besonders von den jüngsten (Fig. 20 links).

Die Kerne theilen sich nicht selten, wie z. B. in Fig. 20 links, wo sie noch dicht neben einander liegen. Aus diesen jungen Kernen

gehen wahrscheinlich die älteren in der Weise hervor, dass zuerst eins der Makrosomen nucleolenartig sich abrundet und dann unter Veränderung seiner Färbbarkeit allmählich in einen rothen Nucleolus sich verwandelt.

Genau dieselben Verhältnisse, wie ich sie eben für die MALPIGHI'schen Verhältnisse geschildert habe, kehren in gewissen Epithelzellen des Darmtractus von *Blatta* (Fig. 25, Taf. XXXIX) wieder, welche eine sekretorische Thätigkeit entfalten.

In beiden Kernarten, d. h. sowohl in den MALPIGHI'schen Schläuchen wie in dem Darmepithel von *Blatta*, begegnet man allenthalben neben den grünen Kernen und den letzteren oft direkt benachbart, solchen, deren Inhaltkörper alle entweder einen rothen oder röthlich violetten Ton zeigen (Figg. 21 25, Taf. XXXIX). Ich glaube, dass wir es hier mit den Kernen untergehender Zellen zu thun haben, wie solche ja in vielen Drüsenzellen vorkommen, und vertrete diese Auffassung besonders auf Grund bestimmter Befunde bei den Ganglienzellen der Wirbelthiere, speciell der Säugethiere. Hier trifft man nämlich häufig im Spinalganglion absterbende Zellen, über welche ich bereits vor Jahren berichtet habe, und über die ich mich in einer besonderen Abhandlung dieser Zellstudien noch einmal eingehender auslassen werde. In den Kernen dieser Zellen färben sich nun die Nucleinkörper nie violett wie in den normalen Zellen, sondern stets fast gleich roth wie der Hauptnucleolus (Fig. 32, Taf. XXXIII).

Bisweilen, aber selten, trifft man den rothen Nucleolus in den MALPIGHI'schen Gefäßen von *Blatta* in deutlicher Theilung begriffen und in viele Stücke zerfallen (Fig. 12, Taf. XXXIX). Dass die letzteren in Beziehung zu den Nucleinkörpern treten war nicht zu erweisen.

Die bisher angeführten Beobachtungen beziehen sich namentlich auf Kanadabalsampräparate, die durch absoluten Alkohol differenzirt worden waren. In Glycerin nehmen die Nucleinkörper der MALPIGHI'schen Gefäße bei der Differenzirung oft einen mehr bläulichen Ton an, die Nucleolen selbst aber entfärben sich meist ziemlich schnell und sind dann oft nur schwer zu unterscheiden. Die röthliche Färbung der Nucleolen erhält sich am längsten in ihrem Inneren, meist aber nur in ganz schwachem Tone, während die Randzone dagegen in der Regel eine blaue Färbung bewahrt. Noch deutlicher erscheint dies bei den Nucleolen des Darmepithels von *Blatta*.

Wir finden hier also eine ganz ähnliche Differenzirung der Nucleolen, wie wir sie in den allerjüngsten multinucleolären Eizellen (cf. Figg. 3a—3c von Taf. XXXVII) und uninucleolären Ganglienzellen

(cf. Fig. 3, Taf. XXXIV) mit noch grün färbbaren Nucleinkörpern angetroffen haben.

Bemerkt sei noch Folgendes über die Glycerinpräparate: Da die Nucleolen der Drüsenzellen von *Blatta* verhältnismäßig nur klein sind, so schimmern die im Schnitt darüber oder darunter befindlichen grünen Nucleinkörper des Kerns öfter durch, in Folge dessen der in seinem Inneren stark verblasste Nucleolus durchweg grünlich erscheint. Dasselbe haben wir schon oben bei den jüngsten multinucleolären Eiern konstatirt (cf. oben p. 594).

f. Multinucleoläre Drüsenkerne.

(Taf. XXXVIII, Figg. 31—35, XXXIX, Figg. 1—9.)

Ich habe sie bei den verschiedensten Drüsen getroffen, aber stets wieder nur in solchen, die durch sehr große Kerne ausgezeichnet waren. Eingehender habe ich sie in den Spinndrüsen der Raupen, speciell bei *Saturnia Pernyi* untersucht, und zwar auf vier verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Raupen, die ich mir selbst gezüchtet hatte, wurden in Sublimat gehärtet, und die Schnitte wieder mit Jodgrünfuchsin behandelt. Die wie bei allen Drüsen intensiv grün sich färbenden Nucleinkörper (Figg. 1—9, Taf. XXXIX) sind meist mikrosomenartig klein, bisweilen (Fig. 1) treten aber neben den Mikrosomen auch größere Makrosomen auf.

Durchmustert man die Schnitte der Spinndrüsen von *Saturnia* bei starker Vergrößerung in Kanadabalsameinschluss, d. h. nach Differenzirung mit absolutem Alkohol, so trifft man sehr verschieden gebaute Kerne meist in demselben Schlauche direkt benachbart: Die einen, mag man sie durch noch so viel Schnitte einer Serie verfolgen, zeigen nie eine Spur von roth färbbarer Nucleolarsubstanz, in anderen trifft man nur einige wenige rothe Nucleolen, auf einem Schnitt oft nur einen einzigen (Fig. 9, Taf. XXXIX), während dagegen eine dritte Art von Kernen einen großen Reichthum an solchen knallrothen Nucleolen aufweist (Figg. 2, 5—8), welche in dem sonst grünen Kerne scharf hervorstechen. Auf dünnen Schnitten entfärben sie sich bei längerer Differenzirung stark, so dass sie oft nur bei genauem Zusehen zu erkennen sind (Fig. 5).

Die rothen Nucleolen sind sehr verschieden groß, manche nur so klein, wie die Mikrosomen unter den Nucleinkörpern, andere dagegen erreichen einen ziemlich ansehnlichen Durchmesser. Zwischen beiden finden sich alle Übergänge. Die kleineren Nucleolen sehen meist kompakt aus, während die größeren sehr oft eine stark

färbbare Randzone und ein helleres Centrum unterscheiden lassen, ja bisweilen direkt ringförmig erscheinen (Figg. 5—8). Einen ähnlichen Bau der Nucleolen haben wir oben schon bei den verschiedensten Arten von Kernen konstatiert. Besonders bei den mittelgroßen Raupen begegnete ich öfter in den Spinnrüsen auffallenden großen Nucleolen mit sehr deutlichen und theilweise sehr eigenartigen Strukturen (Figg. 7, 8). Die größten hatten nur eine sehr dünne dunkelrothe Randzone. Ihr Inneres erschien viel matter roth gerärbt und bisweilen wie fein granulirt. Je kleiner sie wurden, desto entwickelter zeigte sich die dunkelrothe Randzone, bis schließlich die kleinsten, wie bemerkt, durchweg gleichmäßig intensiv roth gefärbt waren (Fig. 7). Die mittelgroßen Nucleolen enthielten nicht selten in ihrem helleren Inneren ein nucleololusartig grobes stark gefärbtes Korn, welches meist der gleich rothen Randzone ansaß und an die Nucleololusbildungen erinnerte, die wir besonders bei den uninucleolären Ganglienzellen im Hauptnucleolus getroffen haben (Fig. 8).

Bezüglich des Baues der Speicheldrüsen der Raupen ist bekanntlich vor Jahren ein Streit zwischen KORSCHOLT¹ und MEVES² resp. FLEMMING³ entbrannt. Ersterer behauptete, dass die Spinnrüsenkerne aus erythrophilen Mikrosomen (im Sinne des HEIDENHAIN'schen Oxychromatin cf. oben p. 514) und cyanophilen Makrosomen beständen, Nucleolen aber nicht unterscheiden ließen, während die letzteren gleich mir (cf. Figg. 2—9 auf Taf. XXXIX) hier cyanophile Mikrosomen und erythrophile kugelige Nucleolen beschrieben und abbildeten.

Wenn ein so erfahrener und sorgfältiger Beobachter wie KORSCHOLT mit solcher Beharrlichkeit⁴ die Richtigkeit seiner Befunde vertritt, so entsprechen sie zweifelsohne auch thatsächlichen Verhältnissen. Zur Erklärung des Gegensatzes zwischen ihm und mir, resp. MEVES und FLEMMING sei Folgendes bemerkt.

Was zunächst die Angabe KORSCHOLT's betrifft, dass die Mikrosomen erythrophil sind, so muss vor Allem daran erinnert werden, dass nach meinen Beobachtungen die rothen Nucleolen einerseits in

¹ KORSCHOLT, a) Über die Struktur der Kerne in den Spinnrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896. — b) Über den Bau der Kerne in den Spinnrüsen der Raupen. Ibid. Bd. XLIX. 1897.

² MEVES, Zur Struktur der Kerne in den Spinnrüsen der Raupen. Ibid. Bd. XLVIII. 1897.

³ MERKEL-BONNET, Ergebnisse der Anat. und Entw. »Zelle«. 1895.

⁴ Cf. die zweite Arbeit KORSCHOLT's, Arch. f. mikr. Anat., 1897, in welcher er die gegentheiligen Angaben von MEVES bekämpft.

manchen Kernen ganz fehlen, in den anderen aber in sehr wechselnder Menge und Größe vorkommen, andererseits oft mikrosomenartig klein sind (cf. die Fig. 2 auf Taf. XXXIX). Wir können uns wohl denken, dass bei manchen Raupen — KORSCHOLT haben zudem ganz andere Untersuchungsobjekte, d. h. ausschließlich die Raupen einheimischer Schmetterlinge vorgelegen als mir — in gewissen Drüsenkernen die mikrosomenartig kleinen rothen von mir als Nucleolen gedeuteten Kügelchen noch bedeutend mehr zunehmen, als ich es beobachtet und in den Figg. 2—9 der Taf. XXXIX abgebildet habe, so dass die grünen Mikrosomen ganz verschwinden.

Es wäre sehr möglich, dass in den verschiedenen physiologischen Zuständen der Drüsen der Phosphorgehalt und im Zusammenhang damit auch die Färbbarkeit (cf. oben p. 502) der Mikrosomen stark sich veränderte. Bemerkenswerth bliebe dann aber, dass die Mikrosomen genau denselben rothen Farbenton zeigen wie die großen unzweifelhaften Nucleolen und mit diesen durch alle Zwischenformen bezüglich der Größe und Struktur verbunden sind.

Was den zweiten Punkt betrifft, in welchem KORSCHOLT von MEVES resp. mir abweicht, so muss ich betonen, dass auch ich neben den Mikrosomen öfter cyanophile Makrosomen beobachtet habe (cf. oben p. 631), und MEVES einen gleichlautenden Befund verzeichnet. Die cyanophilen Makrosomen erreichen oft sogar sehr bedeutende Dimensionen, treten dann allerdings nur in sehr beschränkter Zahl (1 oder 2) im Kern auf, wie ich bei dem zweitältesten Raupenstadium — aber auch nur in diesem, was ich betonen muss — konstatiren konnte (cf. Fig. 3 und 4 auf Taf. XXXIX). Neben diesen großen cyanophilen Makrosomen konnte ich dann einige Mal hier deutlich erythrophile Mikrosomen unterscheiden. Solche Kernbilder kommen dann schon den KORSCHOLT'schen nahe¹.

Auch KORSCHOLT betont, dass in den verschiedenen Kernen Makrosomen und Mikrosomen quantitativ stark wechseln und manche Kerne nur aus letzteren bestehen. Nach seinen Abbildungen treten aber bei den von ihm untersuchten Raupen die Makrosomen numerisch ungleich entwickelter auf, als ich sie bei der von mir benutzten *Saturnia pernyi* je annähernd beobachtet habe.

¹ Ich wurde auf diese riesigen Makrosomen zuerst auf Glycerinpräparaten aufmerksam und habe sie aus solchen in Fig. 3 und 4 der Taf. XXXIX abgebildet. Sie zeigten hier denselben intensiv grünen Farbenton wie die Nucleinkörper. Auch nach Alkoholdifferenzirung und Einschluss in Kanadabalsam färbten sie sich nicht roth, sie können demnach keine Nucleolen sein.

In ähnlicher Weise, wie ich eben, hat schon KORSCHULT versucht den Gegensatz zwischen seinen und MEVES' Beobachtungen zu deuten, indem er schreibt: »Wenn man von einer etwaigen Verschiedenheit der verwendeten Farbstoffe absieht, könnte eine Erklärung des völligen Auseinandergehens unserer Ergebnisse darin gefunden werden, dass man eine Änderung nicht nur in den morphologischen, sondern auch den physikalisch-chemischen Elementen des Kerns in verschiedenen Thätigkeits- (Sekretions-) zuständen der Drüsenzelle annähme. Ich selbst bin jedenfalls geneigt, weitgehende Umänderungen in der Beschaffenheit der Kerne anzunehmen und habe solche auch gerade für die Spinndrüsenkerne beschrieben. Wo solche bedeutende morphologische oder Strukturveränderungen im Kern sich abspielen, wird auch die Möglichkeit des Vollzugs physikalisch-chemischer Umänderungen nichts Unwahrscheinliches an sich haben.«

KORSCHULT konstatierte ferner, dass die Makrosomen oft deutlich gekörnt sind und nimmt zur Erklärung dieses Befundes an, dass die Mikrosomen zu den Makrosomen zusammentreten können; da andererseits nach KORSCHULT in vielen Kernen die Makrosomen sehr entwickelt sind, in anderen aber gegenüber den Mikrosomen stark zurücktreten oder ganz fehlen, so liegen in den von KORSCHULT beobachteten Spinndrüsen die Kernverhältnisse ganz ähnlich, wie ich sie für die multinucleolären Ganglienzellen beschrieben habe, bei denen die Makrosomen auch nur Konglomerate von Mikrosomen darstellen, ferner Makrosomen und Mikrosomen in den verschiedenen Kernen quantitativ stark differiren (cf. oben p. 626), nur mit dem Unterschiede, dass hier Mikrosomen wie Makrosomen stets ausgesprochen cyanophil sind.

Am Schluss seines zweiten Aufsatzes¹ sagt KORSCHULT Folgendes: »Ob man überhaupt achromatische, chromatische Substanz und Nucleolen in allen Kernen so scharf aus einander halten kann, wie dies vielfach geschieht, ist mir höchst zweifelhaft. Wenn man in verschiedenen Zuständen der Kerne Nucleolen auftreten und wieder schwinden sieht, wird man annehmen müssen, dass sie sich aus den sogenannten achromatischen oder chromatischen Substanzen des Kerns, vielleicht aus beiden, herausbilden. So können sich möglicherweise auch die von mir als Makrosomen bezeichneten Theile in Nucleolen umbilden und das von MEVES angegebene Auftreten von Vacuolen in ihnen würde damit seine Erklärung finden.«

¹ KORSCHULT, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIX.

KORSCHOLT vertritt also hier eine der CARNOY'schen sehr ähnliche Auffassung, welche vielleicht auch für die Spinnrüsenkerne nach vielen Seiten das Richtige trifft. Da die Nucleolen der Spinnrüsenkerne oft eine ganz ähnliche Differenzirung aufweisen (cf. Figg. 2 bis 8 auf Taf. XXXIX), wie die zur Auflösung in Nucleinkörper bestimmten Knospen der Mutternucleolen der multinucleolären Eier (cf. Figg. 5 bis 12 auf Taf. XXXV), in so fern sich auch bei ihnen die färbare Substanz sehr oft peripher konzentriert, so dass sie nicht selten ebenfalls ringförmig werden, so sind diese Strukturen möglicherweise auch in gleichem Sinne zu deuten. Doch sei betont, dass ich einen Zerfall der Randzone der Nucleolen in Nucleinkörper bei *Saturnia* nie beobachtet habe, auch bleibt diese Randzone hier meist deutlich roth gefärbt, während sie bei den multinucleolären Eiern die Färbung der Nucleinkörper annimmt. Es ist daher auch nicht ausgeschlossen, dass die mannigfaltigen Strukturen der rothen Nucleolen, die Nucleololen etc. (Fig. 8, Taf. XXXIX) wieder der Ausdruck der verschiedenen Sekretionszustände sind, in denen sich die Nucleolen befinden, in dem Sinne, in welchem ich mich oben (p. 616 ff.) ausgesprochen habe.

Die Thatsache, dass oft direkt benachbarte Kerne eines Spinnrüsenkanales (cf. oben p. 631) bald nur cyanophile Mikrosomen, bald neben diesen rothe Nucleolen in sehr wechselnder Menge und Größe enthalten (cf. die Figg. 2—9 auf Taf. XXXIX), beweist jedenfalls schlagend, dass auch hier die rothen Nucleolen aus den cyanophilen Mikrosomen hervorgehen, wie ich dies oben schon für die verschiedensten Kernarten nachgewiesen habe (cf. auch den Anhang p. 674).

Multinucleoläre Drüsenkerne habe ich ferner noch in dem ein Exkretionsorgan darstellenden Seitengefäß von *Ascaris* und in den Beindrüsen von *Phoronima* getroffen, sie aber hier nicht eingehender untersucht. Im übrigen Bau weichen diese beiden aber sowohl von denjenigen der Spinnrüsen von *Saturnia* als unter einander stark ab (cf. oben drittes Kapitel).

Der große Kern des Seitengefäßes von *Ascaris* (Figg. 31 A und 31 B, Taf. XXXVIII) erinnert an die multinucleolären Ganglienzellkerne der Gastropoden. Gleich wie bei diesen ist er von einer großen Anzahl sehr verschieden dicker Nucleolen erfüllt. Einen Zerfall der Nucleolen habe ich nicht bemerkt, doch waren meine Untersuchungen zu oberflächlich, um ihn bestimmt in Abrede stellen zu können. Die Nucleinkörper sind theils Mikrosomen theils Makrosomen. Möglicherweise stellen die letzteren auch hier den Ausgangspunkt

für die Nucleolenbildung dar, wie wir es bei den multinucleolären Ganglienzellen als wahrscheinlich, bei den MALPIGHI'schen Gefäßen von *Blatta* aber als fast zweifellos erkannt haben.

Bei den **Beindrüsen** von *Phronima* liegen die Nucleolen meist in den Nucleinkörperanhäufungen (cf. oben das dritte Kapitel) so versteckt, dass sie bei Färbung durch Pikrokarmine (Figg. 32—34, Taf. XXXVIII) kaum zur Unterscheidung gelangen. Nach Jodgrünfuchsinbehandlung treten sie dagegen, besonders in Kanadabalsam und nach Differenzierung durch absoluten Alkohol, stets scharf hervor (Fig. 35, Taf. XXXVIII). Eben so heben sie sich auch auf Hämatoxylinpräparaten noch ziemlich deutlich durch röthliche Färbung gegenüber den dunkelblauen Nucleinkörpern ab. Sie finden sich meist in beträchtlicher Zahl und zeigen wieder große Schwankungen im Durchmesser.

g. Muskelkerne.

(Taf. XXXVIII, Figg. 13—21.)

Die Nucleolen der Muskelkerne habe ich bei *Ascaris* näher untersucht und zwar auf Schnitten von Stücken, die mit Osmiumsäure gehärtet und durch Pikrokarmine nachgefärbt waren, eine Behandlung, welche die Nucleolen sehr scharf hervortreten lässt (cf. oben p. 624).

Die Muskelkerne (Figg. 13—21, Taf. XXXVIII) von *Ascaris* kommen im Durchmesser etwa den oben beschriebenen Ganglienzellkernen der Wirbelthiere gleich und gehören wie diese (und überhaupt alle kleineren Kernformen) dem uninucleolären Typus an. Im Vergleich zu dem riesigen Umfang der Muskelzellen von *Ascaris* selbst sind ihre Kerne nur verschwindend klein, ein Beweis, dass die Multinucleolarität nur Hand in Hand mit der Größe der Kerne nicht aber mit derjenigen der Zellen selbst geht (cf. oben p. 561). Wie bei den uninucleolären Ganglienzellen der Wirbelthiere kommen auch in den Muskelzellkernen von *Ascaris* öfter nicht nur ein, sondern zwei bis drei Nucleolen vor. Ja bisweilen enthält der Kern eine noch größere Zahl. Das sind aber Ausnahmestände, welche wahrscheinlich mit einer Auflösung der Nucleolen im Zusammenhang stehen, da die letzteren in diesem Falle Strukturen annehmen, wie wir sie beim Zerfall der Nucleolen der multinucleolären Eier des Frosches getroffen haben.

Ist nur ein Nucleolus vorhanden, so zeigt dieser, abgesehen von einer bald mehr bald weniger entwickelten durch dunklere Färbung

ausgezeichneten Randzone, meist keine weiteren Strukturen in seinem Inneren, sondern ein homogenes Aussehen (Fig. 19).

Treten mehrere Nucleolen auf, so sind diese, wie das die Fig. 21 wahrscheinlich macht, durch Theilung aus dem ersten hervorgegangen.

Diese Theilstücke zeigen oft noch denselben Bau wie der Mutternucleolus, meist aber verändern sie sich in sehr ähnlicher Weise wie wir es an den zur Auflösung bestimmten Knospen der Mutternucleolen bei den multinucleolären Eiern beobachtet haben. So trifft man zunächst oft Nucleolen, welche die dunkle Randzone besonders stark entwickelt zeigen oder direkt ringförmig sind (Figg. 13, 18, Taf. XXXVIII), d. h. es tritt bei ihnen genau wie bei den Knospen der multinucleolären Eier eine periphere Konzentrirung der Nucleolarsubstanz in wachsendem Maße ein. Bei den multinucleolären Eiern des Frosches erfolgt ein Zerfall der Randzone in kleine Nucleinkörper. Auch bei den Muskelkernen von *Ascaris* erscheint die Randzone der Nucleolen bisweilen nicht ganz geschlossen, sondern in bestimmten Fällen wie in Körner aufgelöst.

Sehr interessant ist ferner die Beobachtung, dass die ringförmigen Stücke sich oft knospenartig von den noch kompakten Mutternucleolen abschnüren, wie dies Fig. 18 zeigt. Häufig kommt nicht ein einziger großer, sondern viele kleine Ringe zur Loslösung (Fig. 17).

Nicht selten traf ich solche Ringe in großer Zahl und von sehr verschiedenem Durchmesser peripher einer feinkörnigen Masse aufgelagert, welche durch dunklere Färbung von dem übrigen Kerninhalt abstach und in ihren Umrissen mit der Form und Größe eines großen Mutternucleolus übereinstimmte (Fig. 13). Offenbar haben wir es in derselben mit den Resten eines theilweise in Ringe zerfallenden Mutternucleolus zu thun.

Bisweilen wächst ein Mutternucleolus zu bedeutenderer Größe heran und löst sich dann in feine Körnchen oder Ringe auf. Die Figg. 20, 17, 14 zeigen drei verschiedene Stadien dieser Auflösung eines großen Nucleolus. In Fig. 17 und 14 erscheint dieser Nucleolus nur noch als ein kaum mehr scharf begrenzter rundlicher Haufen feiner Körnchen, der durch stärkere Färbung in dem Kern hervortritt.

Öfter sieht man Nucleolen der gewöhnlichen Größe von einem Schwarm solcher feiner dunkler Körnchen umgeben, welcher möglicherweise auch nur das Auflösungsprodukt eines großen Mutternucleolus darstellt (Fig. 18). In diesem Wolkenschwarm kann man oft bei genauerem Zusehen noch die schwachen Umrisse von Ringen unterscheiden (Fig. 18).

Bisweilen sieht man auch kleinere Nucleolen, resp. Theilstücke gleich feinkörnig zerfallen (Fig. 20). Also alles Anklänge an die oben beschriebenen Auflösungserscheinungen der Nucleolen der multi- und uninucleolären Eier!

Einmal traf ich (Fig. 14) eine lange Perlschnur dicker dunkelrother Stücke, die durch helle Zwischenglieder mit einander verbunden waren. Diese Perlschnur entspricht im Bau also vollständig gewissen Perlschnüren, die ich im Ei des Frosches aus den Mutternucleolen durch fortgesetzte Theilung hervorgehen sah (cf. z. B. Fig. 14, Taf. XXXV). Rechts neben der Perlschnur und oberhalb des großen hellen Nucleolus bei *a* liegt in Fig. 14, Taf. XXXVIII ein kugeliges Stück, das wie ein abgelöstes Glied dieser Perlschnur aussieht und peripher wieder in mehrere kleinere dunkle Stücke zerfallen ist, genau wie ich es auch für den Frosch beschrieben habe (cf. Taf. XXXV z. B. Fig. 2, Fig. 5 bei *a*, *d*, *e* etc.).

Die von CARNOY und von mir bei den multinucleolären Eiern beobachtete Auflösung der Nucleolen ist also offenbar keineswegs auf die Eier beschränkt, sondern hat auch unter den Gewebszellen Verbreitung.

Meine Beobachtung über die Nucleolarverhältnisse der Metazoen will ich mit ein paar kurzen Bemerkungen über die Nucleolen der kleinen im zweiten Kapitel (cf. p. 509) erwähnten cyanophilen Kerne beschließen, bei denen die Grünfärbbarkeit der Nucleinkörper meist Hand in Hand mit starker Theilungsfähigkeit der Zelle geht (cf. oben p. 510 ff.). Ich meine besonders die Neurogliakerne der Wirbelthiere und die Follikelepithelkerne des Säugethiereies. Sie gehören wie alle kleinen Kerne dem uninucleolären Typus an und zeigen nach Jodgrünfuchsinbehandlung und Differenzirung durch absoluten Alkohol auf Kanadabalsamschnitten meist deutlich einen, bisweilen auch zwei, selten mehr, intensiv rothfärbbare Nucleolen. Wahrscheinlich kommen daneben aber ähnlich wie z. B. bei den im Wesentlichen gleich gebauten uninucleolären Drüsenkernen der MALPIGHI'schen Gefäße von *Blatta* auch Jugendzustände ohne rothfärbbare Nucleolen vor. Die Rothfärbbarkeit der Nucleolen ist auch hier wieder besonders im Inneren stärker entwickelt. Wenigstens zeigen Glycerinschnitte, auf denen das Roth schnell vergeht, das Centrum stets heller und noch mit rosa Nuance (cf. p. 594 u. 631), die Randzone aber deutlich grün gefärbt. Bei starker Differenzirung durch absoluten Alkohol zeigen

auch Kanadabalsamschnitte oft das centrale Roth nur noch ganz schwach oder gar nicht mehr (cf. Taf. XXXVIII, Fig. 1 *fepk*).

h. Protozoen.

A. Infusorien.

(Taf. XXXVIII, Fig. 22—26.)

Differenzirt man mit Sublimat gehärtete und durch Jodgrünfuchsin gefärbte Exemplare von *Stylonychia* durch Glycerin, so sieht man (Fig. 26) den Makronucleolus ganz erfüllt von grünen Nucleolen sehr verschiedener Größe, denen gegenüber die gleich grünen Mikrosomen und Makrosomen stark zurücktreten (cf. oben drittes Kapitel, p. 545). Die Nucleolen erscheinen bald kompakt, meist aber differenzirt in eine dunkler grüne Randzone und helleres Centrum. Es findet also auch hier, wie bei vielen Metazoen, eine periphere Anhäufung der Nucleolarsubstanz statt. In derselben Weise behandelte Thiere von *Paramaecium* (Figg. 22, 23) und *Stentor* (Fig. 25) zeigen im Wesentlichen den gleichen Bau, nur treten die Nucleolen in viel geringerer Zahl auf. Bei *Paramaecium*, wo sie noch ziemlich häufig sind, concentriert sich in ihnen besonders oft die Substanz peripher, bisweilen in dem Maße, dass sie direkt ringförmig aussehen (Fig. 23). *Stentor* zeigt in der Fig. 25 nur einige wenige ganz kleine Nucleolen, enthält aber daneben noch etwas größere, welche in der abgebildeten Lage des Kerns nicht deutlich wurden. Lässt man isolirte Kerne von *Stentor* unter dem Deckglas rollen, so beobachtet man oft in ihnen einen sehr großen grünen Nucleolus. Doch habe ich nicht entscheiden können, ob wir es hier mit einem ständigen Gebilde der *Stentor*-Kerne zu thun haben (cf. oben drittes Kapitel).

Die sichere Entscheidung, ob die Kerne der Infusorien roth färbare Nucleolarsubstanz enthalten oder nicht, giebt nur Alkoholdifferenzirung mit nachfolgendem Kanadabalsameinschluss, da, wie schon öfter für die Metazoenkerne bemerkt, durch Glycerin die rothen Nucleolen sehr leicht verblassen und undeutlich werden, während sie in Kanadabalsam und nach Differenzirung durch absoluten Alkohol stets dauernd durch knallrothe Farbe im Kern scharf hervorstechen. Die Alkoholdifferenzirung ist aber bei den Protozoen ungleich schwieriger als die Behandlung mit Glycerin. Ich habe nur von *Stentor* gut differenzirte Kanadabalsampräparate erhalten, aber auf diesen nie eine Rothfärbung der Nucleolen erkennen können. Selbst der große eben erwähnte Nucleolus zeigte sich ausgeprägt cyanophil. Da ferner auf den Glycerinpräparaten der Zelleib der Infusorien stets deutlich

erythrophil im Gegensatz zu dem cyanophilen Kern reagirte (cf. Fig. 26), im Kern sich aber auch bei *Stylonychia* und *Paramaecium* nie auch nur eine Spur von roth färbbarer Nucleolarsubstanz entdecken ließ, so bleiben die Nucleolen der Infusorien höchst wahrscheinlich auf dem grünen Zustande dauernd stehen, den wir bei den Metazoen als Ausgangsstadium der rothen Nucleolen entweder nur in der frühesten Entwicklungsstufe der Zellen (multinucleoläre Eier cf. oben p. 592, uninucleoläre Ganglienzellen cf. oben p. 612 ff.) oder auch noch später (multinucleoläre Ganglienzellen cf. oben p. 627, uninucleoläre Drüsenzellen cf. oben p. 629) kennen gelernt haben. Wie schon bemerkt, finden sich die Nucleolen in allen Größen vor. Wahrscheinlich stellen auch hier wieder die größten die ältesten, die kleinsten die jüngsten Nucleolenformen dar (cf. hierüber auch die multinucleolären Ganglienzellen p. 624, 627 und Figg. 1, 6, Taf. XXXII). Ob die kleinsten Nucleolen aus den Makrosomen hervorgehen (cf. oben p. 628), oder ob die Mikrosomen vielleicht selbständig zu einem Nucleolus heranwachsen, wie dies auch CARNOY bei den multinucleolären Eiern für manche Fälle annimmt (cf. oben p. 562), habe ich nicht entscheiden können. Die Strukturverhältnisse besonders der *Stentor*-Kerne sprechen stark für den letzteren Modus.

Bemerken will ich, dass bei einem Infusor, dessen Identität ich nicht genau feststellen konnte, die Nucleolen durchweg einen ausgeprägt körnigen Bau zeigten und die Körnchen derselben in der Stärke ziemlich genau mit den Mikrosomen übereinstimmten (Fig. 24, Taf. XXXVIII). Möglicherweise haben wir es hier mit Nucleolen zu thun, die sich im CARNOY'schen Sinne neugebildet haben, d. h. durch Zusammenballen einer großen Anzahl von Mikrosomen entstanden sind. Doch könnte eben so gut wieder ein Zerfall der Nucleolen in Mikrosomen vorliegen (cf. z. B. oben p. 582 über die zweitheiligen Nucleolen des Froscheies). Eingehendere Untersuchungen würden hier sehr nothwendig sein und wahrscheinlich diesbezüglich sehr interessante Resultate zu Tage fördern.

B. Actinosphaerium.

(Taf. XXXVIII, Fig. 27—30.)

Nucleolen habe ich hier überhaupt nicht nachweisen können, sondern nur Makrosomen und Mikrosomen. R. HERTWIG¹ giebt an, dass in den encystirten Actinosphärien den rothen Nucleolen der

¹ R. HERTWIG, l. c.

Metazoen entsprechende Bildungen vorkommen, solche den freien Formen aber fehlen. Das letztere kann ich bestätigen. Ich habe nur frei lebende Thiere untersucht, hier aber weder grüne noch rothe Nucleolen getroffen.

Was die Makrosomen anbetrifft, so weisen diese in den einzelnen Kernen eine ganz unglaubliche Verschiedenheit auf, sowohl was die Menge als die Größe und die Form anbelangt (cf. oben das dritte Kapitel p. 547), so dass zweifelsohne eine ununterbrochene Auflösung derselben in Mikrosomen und Neubildung aus letzteren erfolgt, d. h. also ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie wir sie oben bei den multinucleolären Ganglienzellen zwischen Mikrosomen und Makrosomen, bei den uninucleolären Eiern und Ganglienzellen zwischen Mikrosomen und Nebennucleolen und bei den multinucleolären Eiern zwischen Mikrosomen und Nucleolen allgemein gefunden haben.

I. Anhang.

A. Die zweitheiligen Nucleolen der Autoren und ihre Deutung.

Durch meine eingehenden Untersuchungen der Nucleolen bin ich, wie ich glaube, auf den richtigen Weg gewiesen worden, wie die zweitheiligen Nucleolen der Autoren zu deuten sind.

Einer der Ersten, der auf sie aufmerksam machte, war LEYDIG¹, speciell bei den Eiern von *Cyclas cornea*. Genauer untersucht wurde diese Art Nucleolen zuerst von FLEMMING², ebenfalls bei Lamellibranchiaten. Er unterschied hier an den Keimflecken einen kleineren stark lichtbrechenden, intensiv färbbaren Theil und einen größeren blasserem schwächer chromatischen Abschnitt von derselben Lichtbrechung, Quellbarkeit und Tinktionsfähigkeit wie die kleineren Nebennucleolen, die gleichzeitig neben dem großen zweitheiligen Hauptnucleolus auftreten. Entweder hingen die beiden, sich so verschieden verhaltenden Partien des Hauptnucleolus zusammen, oder sie traten nur mit einander in Berührung oder lagen selbst ganz getrennt. Ganz ähnliche Verhältnisse konstatierte O.

¹ LEYDIG, Über *Cyclas cornea*. Arch. f. Anat. u. Phys. 1855.

² FLEMMING, a) Studien zu der Entwicklungsgesch. der Najaden. Sitzungsberichte d. Kais. Akad. zu Wien. Bd. LXXI. Abth. III. — b) Über die ersten Entwicklungerscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874. — c) l. c.

HERTWIG¹ von den Keimflecken und zwar nicht nur bei den Lamelli-branchiaten, sondern bei noch verschiedenen anderen Wirbellosen. Auch HÄCKER² schließt sich in der Deutung der beiden Abschnitte der zweitheiligen Nucleolen FLEMMING an. Nach OBST³, welcher die zweitheiligen Keimflecke zuerst mit rothblauen Farbstoffgemischen untersuchte, setzen sich dieselben bei Pulmonaten, Lamellibranchiaten und Spinnen aus cyanophiler und erythrophiler Substanz zusammen, aber in sehr wechselndem Verhältnis, indem bald die eine, bald die andere überwiegt. LIST⁴ behandelte die zweitheiligen Keimflecke von *Mythilus* und *Pholas* mit gelbem Blutlaugensalz und Salzsäure und konstatarie, dass die Nebennucleolarsubstanz im Sinne FLEMMING's die typische Berliner Blaureaktion zeigte, der von FLEMMING als stark lichtbrechend und stärker färbbar charakterisirte Abschnitt der doppeltheiligen Nucleolen aber farblos blieb. LIST bezeichnet nur den letzteren als Hauptnucleolus, seine Substanz nennt er »Nuclein«, und die Nebennuclearmasse »Paranuclein«. Bei Nachfärbung mit Karmin tingirte sich nur sein »Nuclein« roth. Es entstand so auch eine Doppelfärbung der zweitheiligen Nucleolen, aber in einem anderen Sinne als bei den gewöhnlichen rothblauen Farbstoffgemischen, wie OBST und ich sie angewandt haben, in so fern bei diesen die Rothfärbung gerade die nucleinfreien (resp. sehr nucleinarmen) Theile kennzeichnet⁵.

Was meine eigenen Untersuchungen über diesen Gegenstand betrifft, so liegen die ersten derselben weit zurück und sind schon längst veröffentlicht⁶, aber bisher vollständig übersehen worden. Sie beziehen sich im Gegensatz zu den eben mitgetheilten Befunden nicht auf die

¹ O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis der Bildung und Befruchtung der thierischen Eier. Morphol. Jahrb. Bd. I—IV.

² HÄCKER, l. c.

³ OBST, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. Jahrg. 1899.

⁴ LIST, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. 1896.

⁵ Die Nucleolen der multinucleolären Eier der niederen Wirbelthiere färbten bei der LIST'schen Methode sich auch blau. LIST nennt sie darum gleich HÄCKER ebenfalls Nebennucleolen. Dasselbe trat aber auch ein bei den Nucleolen der Gewebszellen (der Mollusken und der Vertebraten), eben so bei dem Hauptnucleolus der (uninucleolären) Eier der Echinodermen, deren Substanz LIST deshalb im Gegensatz zu HÄCKER, FLEMMING und mir ebenfalls als Nebennucleolarsubstanz betrachtet.

⁶ ROHDE, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. SCHNEIDER's Zool. Beitr. Bd. II.

Keimflecke der Eier, sondern auf die Ganglienzellen, bei denen, so viel ich weiß, von anderer Seite zweitheilige Nucleolen noch nicht konstatiert worden sind, und zwar speciell auf die Ganglienzellen der Polychäten. Hier treten ebenfalls doppeltheilige Nucleolen auf, aber nicht in allen Zellen, sondern nur in den größten, welche auch sonst von den kleineren sich im Bau unterscheiden, wie ich in der eben citirten Arbeit des Weiteren ausgeführt habe. Diese zweitheiligen Nucleolen zeigen genau dasselbe Verhalten, wie es FLEMMING von denen der Eier angegeben hat, d. h. sie zerfallen in einen kleineren stark lichtbrechenden und durch Karmin leicht färbbaren und in einen größeren blasseren, schwächer chromatischen Abschnitt, welche beide in der Regel getrennt von einander liegen¹. Leider hatte ich in den letzten Jahren kein brauchbares Material mehr zur Verfügung, um das Verhalten dieser Doppelnucleolen gegenüber den rothblauen Farbstoffgemischen genügend zu prüfen. Meine diesbezüglichen Schnitte eigneten sich auch nicht mehr für diese Methode, da sie schon jahrelang in Glycerin gelegen hatten. Wohl aber kann ich berechnigte Schlüsse auf die Zusammensetzung der doppeltheiligen Nucleolen der Polychäten aus dem Verhalten der Nucleolen der Oligochäten ziehen. Denn die Ganglienzellen der Oligochäten wie der Polychäten sind genau nach demselben Typus, nämlich wie bei den Wirbelthieren, uninucleolär gebaut. Bei den Oligochäten zeigt nun der Hauptnucleolus die gleiche starke Lichtbrechung und Färbbarkeit, die den kleineren Abschnitt des Doppelnucleolus der Polychäten auszeichnet. Der Hauptnucleolus der Oligochäten erweist sich ferner bei Anwendung von Jodgrünfuchsin wie bei den Wirbelthieren als ausgesprochen erythrophil. Dieselbe Reaktion dürfen wir dann für den kleineren Abschnitt der doppeltheiligen Nucleolen der Polychäten folgern. Demselben fehlt demnach, wie ich LIST gegenüber betonen will, das Nuclein. Dagegen müssen wir von dem größeren Abschnitt der Doppelnucleolen, der nach FLEMMING in seinem Verhalten mit den Nebennucleolen übereinstimmt, annehmen, dass er gleich den letzteren (cf. oben p. 530) Nuclein, wenn auch vielleicht phosphorärmeres enthält. Eine gleiche Auffassung hat schon O. HERTWIG² für die doppeltheiligen Nucleolen der Keimbläschen vertreten, indem er den großen blasseren Abschnitt dem Nuclein, den kleineren stärker tingirbaren dem Paranuclein oder Pyrenin entsprechen lässt, unter

¹ Cf. in meiner eben citirten Abhandlung z. B. Fig. 44—47, Taf. IV.

² O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. III. Theil. Morphol. Jahrb. 1878. IV. Bd. p. 199.

welch letzteren Ausdrücken er die Substanz der erythrophilen Nucleolen versteht.

Da, wie bemerkt, die Zweitheiligkeit des Hauptnucleolus sich nur bei den größten Ganglienzellen der Polychäten findet, die zweifellos auch wieder gleichzeitig die ältesten sind wie bei den Wirbelthieren und Gastropoden (cf. oben), so dürfen wir annehmen, dass die Doppeltheiligkeit des Hauptnucleolus erst eine spätere Differenzirung ist und der Hauptnucleolus stets ursprünglich uniform ist¹.

Zweitheilige Nucleolen habe ich ferner oben theils bei den Eiern vom Frosch theils bei den Muskelkernen von *Ascaris* beschrieben. Durch die hier mitgetheilten Befunde erfahren aber die doppeltheiligen Nucleolen der Autoren eine ganz neue Beleuchtung. Bei den zweitheiligen Nucleolen des Froscheies unterscheiden wir (cf. oben p. 582 ff. und Figg. 16—19 von Taf. XXXVI) genau wie bei den doppeltheiligen Nucleolen der Autoren resp. den von mir bei den Polychäten beschriebenen einen durch Jodgrünfuchsin rothfärbbaren nucleinfreien und einen zweiten gleich den Nucleinkörpern cyanophilen und nucleinhaltigen Abschnitt, welch' letzterer Anfangs mit dem ersteren in Zusammenhang steht, später aber sich von ihm ablöst und selbständig erscheint. Auch beim Frosch gehen die zweitheiligen Nucleolen aus ursprünglich einheitlich gebauten Nucleolen hervor. Dasselbe gilt von den zweitheiligen Nucleolen der Muskelkerne von *Ascaris* und der Ganglienzellen der Polychäten. Bei den ersteren trennt sich ebenfalls oft von dem uniform angelegten Hauptnucleolus ein Theil ab, der größer, dabei in Osmiumsäure gleichzeitig blasser wird und wahrscheinlich nucleinhaltig ist, da Nucleinkörper in Osmiumsäure stark verblassen.

Die nucleinhaltigen Theile der doppeltheiligen Nucleolen des Froscheies wie der Muskelkerne von *Ascaris* lösen sich nun, wie besonders bei ersterem verfolgt werden konnte (cf. Figg. 16—22 auf Taf. XXXVI), allmählich in Nucleinkörper auf. Es liegt daher der Schluss wohl nahe, dass wir es auch bei den doppeltheiligen Nucleolen der Autoren mit einer Auflösungsfigur des Hauptnucleolus im Sinne CARNOY's zu thun haben, um so mehr, als offenbar auch bei ihnen die Doppeltheiligkeit

¹ OBST giebt ebenfalls an, dass die zweitheiligen Nucleolen anfänglich einheitlich gebaut, und zwar durchweg cyanophil sind. Dies stimmt in so fern mit meinen oben mitgetheilten Untersuchungen überein, als wir ja gesehen haben, dass alle erythrophilen Nucleolen ursprünglich cyanophil sind, d. h. aus einem grünen Nucleolenstadium hervorgehen.

erst eine zu bestimmter Zeit eintretende spätere Differenzierung des Hauptnucleolus darstellt.

B. Wanderung der Nucleolen und von den Nucleolen ausgehende Neuzellbildung.

Ich habe schon vor Jahren¹ über eigenartige Vorgänge ausführlich berichtet, die sich bei den multinucleolären Ganglienzellen der Meeresgastropoden abspielen und zu einer von den Nucleolen ausgehenden Neuzellbildung führen. Es treten nämlich in den größten, d. h. ältesten Ganglienzellen, die ganz riesige Dimensionen erlangen, die Nucleolen zuerst aus dem Kern in den Zelleib über und schließlich auch aus letzterem heraus, während sich gleichzeitig ein Theil der Mutterzelle mit abschnürt, so dass dann der Nucleolus zum Kern einer jungen Zelle wird. Ich habe in meiner eben citirten Arbeit diese Verhältnisse durch Zeichnungen erläutert. Heut will ich nur der Vollständigkeit halber meine einschlägigen Beobachtungen noch einmal kurz berühren und meine Angaben durch ein Paar Photographien zu erhärten suchen. Die Photographien Figg. 1—3 auf Taf. XL stellen drei in kurzer Entfernung hinter einander folgende Schnitte durch eine solche Riesenganglienzelle von *Doris* dar und zwar bei schwächerer Vergrößerung. Fig. 1 zeigt uns nur einen großen Nucleolus im Inneren des Kerns, aber sehr viel Nucleolen außerhalb desselben im Zelleib zerstreut in sehr wechselnder Größe und Lage, theilweise ganz peripher. In Fig. 2 ist rechts unten bei *tz* einer dieser extranucleären Nucleolen aus der Ganglienzelle herausgetreten und umhüllt von einem kleinen Zellkörper, der eine Knospe der großen Mutterzelle darstellt und mit letzterer noch theilweise in Verbindung erscheint. In Fig. 3 liegt ebenfalls rechts, aber noch weiter unten, bei *tz* eine zweite solche Knospe, welche aber bereits vollständig von der Mutterzelle losgelöst ist, jedoch wieder einen durch seine typische dunkle Farbe stark hervorstechenden Nucleolus der Mutterzelle als Kern enthält.

Auch in den Ganglienzellen der Wirbelthiere wandert der Hauptnucleolus, resp. Theilstücke von diesem, wenn auch wahrscheinlich nur sehr selten, worüber ich mich ebenfalls schon an anderem Orte² eingehend ausgelassen habe. Ich gebe diesmal ein paar Abbildungen

¹ ROHDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. Ein Kapitel über Vermehrung und Wachstum von Ganglienzellen. Archiv f. mikr. Anatomie. 1896.

² ROHDE, a) Über das Wesen der Nucleolen und Centrosomen. Sitzung der zoolog. botan. Sektion der Schles. Ges. für Vaterländ. Kultur zu Breslau am 24. Nov. 1898. — b) Die Ganglienzelle. Diese Zeitschr. 1898.

zweier Spinalganglienzellen des Hundes (Figg. 27, 28, Taf. XXXIII), welche sich kaum anders deuten lassen, als dass Stücke des Hauptnucleolus sich loslösen, um in den Zelleib überzutreten.

Ein Gleiches gilt drittens von den Eizellen von *Cobitis*. Auf der frühesten der drei von mir hier untersuchten Entwicklungsstufen des Eies (cf. oben p. 593), auf welcher die größten, d. h. ältesten Eier sich auf dem in Fig. 10, Taf. XXXVII abgebildeten Stadium befanden, d. h. an eine Dotterbildung noch nicht zu denken war, traf ich nämlich zwischen diesen älteren Eiern (Fig. 10) allenthalben viel kleinere, welche (Figg. 11—13, Taf. XXXVII) in ihrem Zelleib sehr verschieden große Kugeln enthielten, die im Bau und Färbungsvermögen bei Alaunkarmin genau mit den im Inneren des Kerns befindlichen Nucleolen übereinstimmten, bald in der Einzahl, bald in der Mehrzahl auftraten und bisweilen der Kernmembran direkt anlagen, ja einige Male den Eindruck machten, als wenn sie mit einem Theil noch im Kern steckten. Ich betone, dass ich diese nucleolenartigen extranucleären Kugeln nur in dem einen Entwicklungsstadium des Ovariums und stets nur in kleinen Eiern ganz bestimmter Größe, hier aber fast ausnahmslos beobachtet habe, auf anderen Entwicklungsstadien des Eies dagegen nie. Wohl aber traf ich in den älteren Eiern dieser Ovarien sehr oft wurstförmige Gebilde, welche färberisch ebenfalls genau mit den Nucleolen übereinstimmten, bei genauerem Zusehen sich oft deutlich als Konglomerate kleinerer Kugeln erkennen ließen und vielleicht den Dotterkernen der Autoren entsprechen (Fig. 10). Nach meinen Beobachtungen bei den Ganglienzellen zweifle ich nicht, dass wir es auch in diesem Falle mit wandernden Nucleolen zu thun haben, die sich außerhalb des Kerns zu dem Dotterkern zusammenballen.

Ähnliche Beobachtungen liegen auch für Ascidieneier¹, für Blutzellen² und Protozoen³ vor⁴.

3. Zusammenfassung.

Bei den Metazoen unterscheiden wir bezüglich der Nucleolen zwei Typen von Kernen: die einen sind multinucleolär, d. h. sie enthalten viele große erythrophile, bei Anwendung rothblauer Farbstoff-

¹ FOL, Journal de Micrograph. 1877. — Compt. rend. de l'Acad. d. sc. 1883. — Recueil zool. Suisse. 1884.

² BREHMER, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.

³ SCHAUDINN, l. c.

⁴ Cf. auch meine Abhandlung: »Die Ganglienzelle«. l. c.

gemische roth färbbare Nucleolen, die anderen sind uninucleolär, d. h. durch einen einzigen großen dominirend auftretenden erythrophilen Nucleolus ausgezeichnet.

Dieser Gegensatz zwischen den Kernen findet sich bei den verschiedensten Arten von Zellen, sowohl Gewebs- als Geschlechtszellen.

Unter den Eiern enthalten diejenigen der niederen Wirbelthiere, d. h. der Knochenfische und Amphibien, multinucleoläre Kerne.

In den **Kernen der Amphibieneier** stehen die Nucleolen im engsten genetischen Zusammenhang mit den Nucleinkörpern, in so fern sie wiederholt, d. h. in den verschiedensten Stadien der Eientwicklung in Nucleinkörper sich auflösen und aus diesen wieder neu entstehen. Die Auflösung der Nucleolen erfolgt in der Mehrzahl der Fälle durch fortgesetzte Theilung, resp. Knospung und Sprossung.

Der reife, d. h. vor dem Zerfall stehende Nucleolus ist stets stark färbbar (durch DELAFIELD'sches Hämatoxylin intensiv schwarz, Taf. XXXV, durch Jodgrünfuchsin knallroth, Taf. XXXVI) und lässt oft in seinem Inneren eine stärker gefärbte gerüstartig gebaute und eine hellere Zwischensubstanz von häufig vacuolenartigem Habitus unterscheiden, Strukturen, die im ruhenden, d. h. noch nicht in Theilung begriffenen Nucleolus sehr verschwommen erscheinen und erst bei gewissen Theilungen deutlicher hervortreten.

Die ersten Theilungen des reifen Nucleolus vollziehen sich (cf. Taf. XXXV) meist genau in der Form der direkten Kerntheilung, d. h. der Nucleolus schnürt sich zuerst semmelartig in der Mitte ein und zerbricht in zwei Stücke, die aus einander weichen, bisweilen aber noch längere Zeit durch einen ganz dünnen Faden in Verbindung bleiben, wie dies bei der direkten Kerntheilung auch öfter vorkommt.

Nicht selten theilen sich die Tochterstücke, ehe sie sich noch vom Mutternucleolus losgelöst haben, abermals, die Enkelstücke unter gleichen Verhältnissen wiederum etc. Erfolgt in diesem Falle die Theilung stets in derselben Richtung, so entstehen dadurch perlschnurartige Bildungen, deren einzelne Glieder dann später wiederum senkrecht zur Längsachse der Perlschnur Seitenstücke, resp. sekundäre Perlschnursprossen bilden können.

Öfter ist das bei der Theilung aus dem Mutternucleolus hervorgehende Tochterstück bedeutend kleiner als ersterer. Es erscheint dann als Knospe.

Häufig treibt der Mutternucleolus gleichzeitig an verschiedenen Stellen seiner Oberfläche Knospen, welche ihm entweder direkt ansitzen oder mit ihm wieder durch einen dünnen bald längeren bald

kürzeren Faden in Zusammenhang stehen, d. h. gestielt sind und gleichfalls wieder bald viel- bald wenig-gliedrige Perlschnursprossen erzeugen können (Taf. XXXV).

Häufig entstehen bei der Theilung zwischen den beiden Tochterstücken breite Verbindungsstücke, in denen das dunkelgefärbte verschwommene Gerüstwerk der Tochterstücke deutlich eine fädig-netzige Struktur und gleichzeitig die Zwischensubstanz ein helleres Aussehen annimmt.

Dadurch gewinnen die Theilungsfiguren der Nucleolen oft eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit bestimmten Bildern der Karyokinese (cf. Taf. XXXVII, Figg. 1, 2).

Bilden die Tochterstücke, ehe sie sich von einander lösen, Enkelstücke etc., so entstehen in diesem Falle Ketten, in denen dunklere undeutlich strukturirte, knotenartig verdickte Stücke (das sind die Tochterstücke, Enkelstücke etc.), mit helleren deutlich fädigen Stücken (das sind die Verbindungsstücke) abwechseln (Taf. XXXVII, Fig. 1).

Bei vielen dieser Ketten kann man die Beobachtung machen, dass die Theilstücke, je jünger, resp. was in der Regel zusammentrifft, je kleiner sie sind, ebenfalls immer deutlicher fädig und dabei gleichzeitig sammt ihrem Verbindungsstücke stetig heller und in ihrer Färbung den Nucleinkörpern immer ähnlicher werden (Taf. XXXVII, Fig. 1).

Die gröberen Theilstücke, resp. Knospen, welche aus den reifen Nucleolen in der eben beschriebenen, theils einfachen, der direkten Kerntheilung gleichenden, theils complicirteren, an die Karyokinese äußerlich erinnernden Weise entstanden sind, lösen sich nun auf sehr verschiedene Art in die Nucleinkörper auf.

Oft zerfallen dieselben, ohne dass sie sich von einander, resp. dem Mutternucleolus lösen, durch fortgesetzte Theilungen in kleinste Stücke von der Größe, Form und Struktur der Nucleinkörper, so dass an Stelle des ursprünglichen großen Mutternucleolus ein Haufen kleiner Nucleinkörper zu liegen kommt (Taf. XXXV, Figg. 2—4).

Meist erfolgt der Zerfall durch Bildung von Knospen, welche allenthalben an der Oberfläche der gröberen Theilstücke entstehen, wieder entweder sitzend oder gestielt sind und oft durch weitere Sprossung kleingliederige Ketten bilden, die erst später in ihre einzelnen Glieder, d. h. die Nucleinkörper sich auflösen (cf. Taf. XXXV).

Besonders bemerkenswerth ist, dass die gröberen Theilstücke, welche in der eben beschriebenen Art zerfallen, in der Regel dem Mutternucleolus gegenüber durch helleres Aussehen charakterisirt sind, nur in der Randzone bleiben sie ebenfalls dunkler gefärbt. Auch die

aus ihnen hervorgehenden kleineren Theilstücke bis zu den kleinsten von der Größe der Nucleinkörper behalten sämmtlich diese Differenzirung und stimmen dadurch genau mit den Nucleinkörpern überein, welche meist deutlich ein helles Centrum und dunkleren Rand erkennen lassen (cf. Taf. XXXV).

In anderen Fällen rücken die gröberen (d. h. die ersten) Theilstücke vom Mutternucleolus weit fort, so dass ihr Entstehungsort oft nicht mehr nachweisbar ist.

Dann modificirt sich nicht selten ihre Auflösung in complicirter Weise (cf. Taf. XXXV, Figg. 5—12):

So concentrirt sich oft die Nucleolarsubstanz der Hauptmasse nach äquatorial und bildet einen Ring, dessen Inneres häufig wie leer erscheint. Dieser Ring zergliedert sich in kleinere Stücke von der Stärke und Struktur der Nucleinkörper und erscheint als Perlring (Fig. 12).

Meist platzt der Ring an einer Stelle und nimmt oft die Gestalt eines Hufeisens an, an dessen freien Enden sich die Theilstücke ablösen, um zu Nucleinkörpern zu werden (Fig. 12).

Bisweilen setzen sich aber die Schenkel des Hufeisens in eine wieder durch Sprossung entstandene Perlschnur fort, welche sich erst später in ihre einzelnen Glieder zerlegt (Fig. 12).

Wieder in anderen Fällen verdickt sich der Ring an zwei benachbarten Stellen zu stärkeren Kugeln, welche an ihrer Berührungsstelle sich von einander lösen. So entsteht eine stark gebogene Hantel, welche sich später oft streckt und schließlich in der Mitte zerbricht. Die beiden Theilstücke zerfallen dann weiter in einer der eben angegebenen Weise in kleine Nucleinkörper (Fig. 12).

In manchen Fällen, und zwar wieder auf den verschiedensten Entwicklungsstufen des Eies, erfolgt die Auflösung der Nucleolen aber in wesentlich anderer Weise, in so fern ein Theil des reifen Nucleolus, und zwar meist der größere, feinkörnig zerfällt und gleichzeitig die Färbbarkeit der Nucleinkörper annimmt, d. h. nach Jodgrünfuchsinbehandlung hellviolett wird, während der andere, kleinere Theil des reifen Nucleolus unverändert bleibt, d. h. durch Jodgrünfuchsin sich knallroth färbt und mehr oder weniger homogen gebaut erscheint (cf. Taf. XXXVI, Figg. 16—19)).

Der körnig violette Abschnitt dieser doppeltheilig gewordenen Nucleolen löst sich ab und zerfällt durch fortgesetzte Theilung schließlich in kleine Nucleinkörper (Fig. 16).

Sehr oft erstreckt sich die Theilung der doppeltheiligen Nucleolen aber nicht nur auf die körnig violette, sondern gleichzeitig auch auf

die dunkelrothe Partie, so dass die Theilstücke in gleichem Sinne doppeltheilig werden, wie der Mutternucleolus es war. Die Doppeltheiligkeit erhält sich oft bis zu den kleinsten Theilstücken (Fig. 19).

In wieder anderen Fällen entstehen doppeltheilige Nucleolen in gleichem Sinne, wie sich es eben beschrieben habe, aber mit dem Unterschiede, dass der hellviolette Abschnitt in grobe mehr oder weniger kugelige meist hinter einander gereihete Stücke zerfällt, so dass dann aus dem Mutternucleolus wieder Perlschnüre hervorgehen, deren dicke Glieder sich später von einander lösen und wahrscheinlich in Nucleinkörper zerfallen (Taf. XXXVI, Fig. 20 bei *a, b, c, d*).

Die eben mitgetheilten Befunde sind im Wesentlichen eine Bestätigung der Resultate, zu denen CARNOY durch äußerst sorgfältige Untersuchung über die Eireife gelangt ist. CARNOY war es, der zuerst die wichtige Thatsache feststellte, dass bei den Amphibien die Nucleolen in den verschiedenen Entwicklungsstadien des Eies in Nucleinkörper sich auflösen und aus ihnen wieder hervorgehen. Die Nucleolen stellen nach CARNOY den höchsten Grad der Nucleinorganisation dar. Im Speciellen stehe ich aber nach verschiedenen Richtungen, so zunächst in dem wichtigen Punkte im Gegensatz zu CARNOY, als nach meinen Studien beim Frosch die Auflösung der Nucleolen sich in der Mehrzahl der Fälle als Theilungs- resp. Knospungs- und Sprossungsprocess darstellt, während nach CARNOY Theilung resp. Knospung etc. nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen und lediglich Ausnahmefälle sind. Nach ihm vollzieht sich die Auflösung in der Weise, dass im Inneren der Nucleolen Auflösungsfiguren, d. h. Perlschnüre, Flaschenbürsten, Fäden etc. entstehen, die durch Platzen der Nucleolenmembran frei werden, d. h. in den Kernraum lancirt werden, um hier im Nucleinkörper zu zerfallen. Beim Frosch habe ich im Nucleolus eingeschlossene Perlschnüre, Flaschenbürsten, Fäden von der Art, wie sie CARNOY abbildet, nie beobachtet, wohl aber haben wir in den doppeltheiligen Nucleolen eine dem Magma CARNOY's verwandte Auflösungsform kennen gelernt, in so fern hier der größte Theil des Nucleolus feinkörnig zerfällt. Auch CARNOY lässt seine Perlschnüre, Flaschenbürsten etc. später sich stets in Körnchen, d. h. in Nucleinkörper auflösen. Die doppeltheiligen Nucleolen unterscheiden sich, abgesehen davon, dass nur ein Theil des Mutternucleolus hier sich auflöst, also lediglich dadurch, dass in ihnen in der Mehrzahl der Fälle keine complicirten Figuren entstehen; bisweilen kommt es aber auch hier zu perlschnurartigen Bildungen, wenn auch etwas anderer Art als CARNOY sie zeichnet.

CARNOY selbst betont die weitgehenden Unterschiede, welche zwischen den Auflösungsfiguren nicht nur bei den verschiedensten Arten der Amphibien, sondern bei demselben Individuum derselben Art, ja selbst in der gleichen Entwicklungsperiode des Eies bestehen. Kein Wunder ist es daher, wenn wir beim Frosch, den CARNOY nicht untersucht hat, eine ganze Anzahl neuer, d. h. von CARNOY nicht beschriebener Auflösungsformen kennen lernen.

Hervorheben möchte ich aber, dass viele der von CARNOY beobachteten und gezeichneten frei, d. h. außerhalb des Nucleolus liegenden, aber noch im Zusammenhang mit diesem befindlichen Flaschenbürsten etc., besonders aber diejenigen, welche von gestielten Knospen des Mutternucleolus ausgehen, sehr wohl als äußere Sprossungsprodukte in dem von mir oben vertretenen Sinne gedeutet werden können und nicht nothwendig die Auslegung zu erfahren brauchen, die CARNOY ihnen giebt, d. h. nicht immer als Gebilde angesehen werden müssen, die im Inneren des Nucleolus entstanden und erst sekundär herausgeschleudert worden sind. CARNOY giebt selbst an, dass gestielte Knospen Kugelsprossen treiben können. Denkt man sich, dass in diesen Perlschnüren die einzelnen Glieder senkrecht zur Längsachse der Perlschnur Seitenknospen treiben, wie ich sie oft beobachtet habe, und die letzteren sekundär perlschnurartige Sprossen erzeugen, so hat man die Flaschenbürsten etc. CARNOY's (cf. Fig. 12 *I f, g, h*, Taf. XXXV).

Was die Neubildung der Nucleolen anlangt, so unterscheidet CARNOY drei verschiedene Arten derselben. In der Mehrzahl der Fälle sollen nach ihm die Nucleolen der neuen Generation aus den Auflösungskügelchen der Nucleolen der vorhergegangenen Generation, d. h. den Nucleinkörpern, in der Weise entstehen, dass eine größere Anzahl der letzteren zusammentritt und so einen jungen Nucleolus aus sich hervorgehen lässt. Ich habe diesen Modus nicht direkt beobachtet, wohl aber machen ihn mehrere meiner Befunde sehr wahrscheinlich. So spricht dafür vor Allem die Thatsache, dass der junge Nucleolus an seiner Oberfläche oft dicht besetzt ist mit kleinen Nucleinkörpern, die sich zweifelsohne mit ihm vereinigen.

In anderen Fällen lässt CARNOY die Nucleolen aus je einem Auflösungskügelchen, d. h. einem mikrosomaartigen Nucleinkörper entstehen, indem dieses selbständig zu einem jungen Nucleolus heranwächst. Auf Schnitten lässt sich dieses natürlich nicht direkt verfolgen, doch hat diese Auffassung viel für sich. Denn nicht nur bei den multinucleolären Eiern der Amphibien und Fische, sondern auch bei den verschiedensten Gewebszellen kann man konstatiren,

dass von den kleinsten Nucleinkörpern bis zu den Nucleolen sich alle Übergänge finden. Ehe ich mit der CARNOY'schen Arbeit bekannt geworden war, hielt ich diese Entstehungsart der Nucleolen für eine sehr verbreitete.

Drittens giebt CARNOY an, dass bisweilen, aber ausnahmsweise, die Knospen eines Mutternucleolus unmittelbar zu einem neuen Nucleolus werden können. Diese Entstehungsweise scheint mir nach meinen Untersuchungen beim Frosch ungleich häufiger zu sein als CARNOY annimmt, d. h. mit anderen Worten, ich glaube, dass in sehr vielen Fällen nur ein Theil des Nucleolus in Nucleinkörper sich auflöst, der andere Theil aber erhalten bleibt und vielleicht zu einem neuen Nucleolus heranwächst, um erst in einer späteren Nucleolengeneration zu zerfallen. Ja in manchen Fällen treten die Knospen quantitativ so stark zurück gegenüber dem Mutternucleolus, dass die Annahme nahe liegt, dass der letztere zu gewissen Perioden nur zum kleineren Theil sich auflöst (Figg. 11—15, Taf. XXXVI).

Die Nucleolen färben sich durch Jodgrünfuchsin knallroth, die Nucleinkörper dagegen hellviolett (cf. Taf. XXXVI). Bei der Auflösung der Nucleolen in Nucleinkörper muss also eine wesentliche stoffliche Veränderung des Nucleolus erfolgen, was CARNOY ganz unberücksichtigt gelassen hat.

Die sich von dem intensiv rothen Mutternucleolus ablösenden zur Auflösung bestimmten Theilstücke resp. Knospen sind Anfangs meist noch schwach roth, werden aber bald hellviolett, ähnlich den Nucleinkörpern. Dass dies nicht etwa lediglich durch eine mangelnde Differenzirung der Präparate hervorgerufen wird, mit anderen Worten, dass es sich bei der Violettfärbung der Theilstücke nicht nur um ein durch ihre geringere Größe bedingtes schnelleres Verblässen des Farbstoffes gegenüber den großen Mutternucleolen handelt, das wird zur Evidenz widerlegt durch das Auftreten von Theilstücken, welche gleich intensiv roth bleiben wie der Mutternucleolus, obwohl sie oft viel kleiner als die violetten Theilstücke sind. Das sind die eben erwähnten Theilstücke, welche nicht zerfallen, sondern erhalten bleiben und wahrscheinlich, entsprechend dem dritten Entstehungsmodus der Nucleolen nach CARNOY, zum großen Theil zu neuen Nucleolen heranwachsen. Nach CARNOY sind es besonders kleine gestielte Knospen, die sich ablösen, um direkt in die neue Nucleolengeneration überzugehen. Diese gestielten CARNOY'schen Knospen habe ich besonders in bestimmten Entwicklungsperioden genau in der von CARNOY beschriebenen und abgebildeten typischen Form sehr zahlreich getroffen

(cf. Taf. XXXVI, Fig. 22 e). Sie sitzen meist je zu mehreren an den Mutternucleolen, so dass diese dann, wie CARNOY ganz richtig vergleicht, wie Basiden mit Sporen aussehen.

Diese gestielten Knospen haben stets, obwohl sie meist sehr klein sind, dieselbe intensiv rothe Färbung wie die Mutternucleolen.

Gleich dunkelrothe Theilstücke resp. Knospen trifft man aber in fast allen Entwicklungsstadien, meist aber ungestielt und in sehr wechselnder Größe. Es liegt nahe sie in gleichem Sinne zu deuten, wie die CARNOY'schen typisch gestielten. Besonders gilt dies von den doppeltheiligen Nucleolen. Diese stellen, wie wir wissen, eine eigenartige, von CARNOY nicht beobachtete Auflösungsform der Nucleolen dar und bestehen aus einem meist größeren, deutlich körnigen und gleich den Nucleinkörpern hellvioletten Abschnitt, der sich später in Nucleinkörper auflöst, und aus einem kleineren Theil, der gleich dem Mutternucleolus intensiv roth und mehr oder weniger homogen aussieht, sich scharf von der violettkörnigen Partie abhebt und dieser gegenüber wie ein selbständiges Gebilde erscheint, ähnlich wie in der Zelle der Kern dem Zelleib gegenüber, zumal er auch bei den Theilungen stets vorangeht (cf. Taf. XXXVI, Figg. 16—19).

Wahrscheinlich haben wir auch in diesen rothen Partien der doppeltheiligen Nucleolen einen Theil des Mutternucleolus vor uns, der unverändert in die neue Nucleolengeneration übergeht, um vielleicht erst hier zu zerfallen, möglicherweise, nachdem er vorher zu einem großen Nucleolus herangewachsen ist¹.

¹ Eine ähnliche Doppeltheiligkeit der Nucleolen haben wir bei dem Theilungsmodus kennen gelernt, den ich oben mit der Karyokinese verglichen habe. Hier lösen sich die Nucleolen theilweise, zuerst im Verbindungsstück, in ein deutliches Faden- resp. Netzwerk auf, das ebenfalls später gleich violett wie die Nucleinkörper wird. Über die Bedeutung dieser Strukturen bin ich nicht ganz ins Klare gekommen. Eine fädige Auflösung der Mutternucleolen entsprechend der Auffassung CARNOY's liegt nicht vor, wenigstens nicht in dem Sinne, dass die einzelnen Fäden frei werden, sondern die fädige Umwandlung der Nucleolen steht im engsten Zusammenhang mit einem Theilungsakt derselben, dessen Complicirtheit wahrscheinlich bedingt ist durch die so wesentlich verschiedene Zusammensetzung von Nucleolus und Nucleinkörper. Ich betonte oben, dass in den Ketten, die hier oft entstehen, die Theilstücke sammt ihrem Verbindungsstücke, je kleiner, d. h. je jünger sie sind, desto heller violett, d. h. den Nucleinkörpern in der Färbung immer ähnlicher und gleichzeitig stetig deutlicher fädig werden. Es vollzieht sich also in den nach einander entstehenden Theilstücken eines Mutternucleolus eine allmähliche Veränderung des Nucleolus, sowohl was seine stoffliche Zusammensetzung als seine Struktur betrifft. Wahrscheinlich zerfallen die jüngsten fädig-netzig gewordenen Theilstücke später feinkörnig, ähnlich, wie wir dies bei den doppeltheiligen Nucleolen kennen

Wenn ich oben die Nucleolen der multinucleolären Eier als erythrophil bezeichnete, so gilt dies nicht für alle Generationen derselben. Die in den allerjüngsten Eistadien auftretenden Nucleolen sind cyanophil und färben sich bei Anwendung von Jodgrünfuchsin gleich intensiv grün wie die Nucleinkörper dieser Entwicklungsperiode, d. h. sie enthalten also sehr viel phosphorreiches Nuclein.

Diese cyanophilen Nucleolen, die meist nur klein sind, entsprechen zweifelsohne den primären Nucleolen CARNOY's, die aus dem Kernfaden entstehen, von dem wir aus dem zweiten Kapitel wissen, dass er in der Regel gleich phosphorreiches Nuclein enthält. CARNOY ist dieser große Unterschied zwischen den primären Nucleolen und allep späteren Nucleolengenerationen vollständig entgangen. Lösen diese primären Nucleolen sich ebenfalls in Nucleinkörper auf, so brauchen sie keine stoffliche Veränderung durchzumachen wie die Nucleolen der späteren Generationen. Wahrscheinlich zerfallen die primären Nucleolen aber nicht, sondern gehen direkt in die sekundären über, ähnlich wie bei den Gewebszellen (Taf. XXXVI, Figg. 1—7).

Ähnliche Verhältnisse, wie wir sie bei den multinucleolären Eikernen eben kennen gelernt haben, kehren noch bei verschiedenen anderen Zellkernen wieder, allerdings mit gewissen Modifikationen, bedingt durch die sehr verschiedenartigen Nucleolen und Nucleinkörper, die hier auftreten. Auch liegen die Dinge nirgends so klar zu Tage, wie bei den Amphibieneiern.

So begegnen wir schon bei den unucleolären Eiern der Säugethiere Komplikationen, die die Beobachtung sehr erschweren (cf. Taf. XXXVIII, Figg. 1—12).

Hier kommt nur ein einziger großer, durch Jodgrünfuchsin rothfärbbarer Nucleolus vor, entsprechend dem Hauptnucleolus

gelernt haben. Nicht ausgeschlossen ist, dass dieser Theilungsmodus eines Mutternucleolus bisweilen zu den doppeltheiligen Nucleolen hinüberleitet in der Weise, dass das Verbindungsstück, in manchen Fällen sammt seinem gleichfalls fädig und violett gewordenen Tochterstück, zu einem großen körnigen Abschnitt sich umwandelt, während das andere Tochterstück als dunkelrother Theil unverändert erhalten bleibt. Als Beweis dafür, dass es sich bei diesen Figuren in der That zunächst um einen Theilungsmodus und nicht bloß um eine endogene Entstehung von Fäden im Mutternucleolus handelt, die durch Platzen desselben frei werden im Sinne CARNOY's, führe ich die Thatsache an, dass in anderen Fällen, in denen es ebenfalls bei der Theilung zu ähnlichen Ketten kommt, das breite Verbindungsstück zwischen den Tochterstücken nur heller als diese, aber fast ohne jede Struktur erscheint.

FLEMMING'S. Neben diesem finden sich aber noch eine sehr große Anzahl kleinerer Nucleolen, welche sich gleich den Nucleinkörpern violett tingiren und im Gegensatz zu dem Hauptnucleolus, der nuclein-frei oder jedenfalls sehr nucleinarm ist, stärker nucleinhaltig sind. Das sind die Nebennucleolen FLEMMING'S.

Diese Nebennucleolen zeigen nun, was die Zahl, Größe und Lagerung betrifft, in den verschiedenen Kernen die denkbar größte Mannigfaltigkeit. Dasselbe gilt von der Menge und Anordnung der Nucleinkörper (Figg. 3—12).

Schon hieraus ergibt sich, dass bei der Eireife auch in den uninucleolären Kernen sehr bedeutende Veränderungen vor sich gehen.

Da nun andererseits die Anordnung der Nucleinkörper oft an die Auflösungsfiguren der Nucleolen der multinucleolären Eier, so an die Perlschnüre, Flaschenbürsten und das Magma CARNOY'S erinnert, ferner die Nebennucleolen in ihrer Struktur und ihrem Lageverhältnisse zu den Nucleinkörpern theils mit den sich in Nucleinkörpern auflösenden, theils mit den aus den Nucleinkörpern sich neu bildenden Nucleolen der multinucleolären Eier große Übereinstimmung aufweisen (cf. Figg. 3—12), so ist es höchstwahrscheinlich, dass bei den uninucleolären Eiern Nucleinkörper und Nebennucleolen genetisch in gleich engen Wechselbeziehungen stehen wie bei den multinucleolären Eiern Nucleinkörper und Nucleolen allgemein, wenn auch im Einzelnen die Auflösung eben so wenig wie die Neubildung mit Sicherheit beobachtet werden konnte, da nicht nur die Nucleinkörper sehr dicht und die Nebennucleolen in ihnen sehr versteckt liegen, sondern die Nebennucleolen auch im Vergleich zu den Nucleolen der multinucleolären Eier sehr klein sind.

Anders liegen die Verhältnisse beim Hauptnucleolus. Ich habe keinen einzigen sichern Anhaltspunkt entdecken können, welcher für eine Beziehung desselben zu den Nucleinkörpern im Sinne CARNOY'S spräche. Bei der Größe des Hauptnucleolus und bei der Schärfe, mit welcher er im Kerne stets hervorsticht, würden Theilungs-, Knospungs- oder Auflösungserscheinungen, wie wir sie bei den Amphibien kennen gelernt haben, nicht zu übersehen sein. Niemals habe ich etwas Derartiges beobachtet (cf. Figg. 1—12). Träte wirklich eine totale Auflösung des Hauptnucleolus ein, so müsste man ferner doch einmal einen Kern ohne Hauptnucleolus oder neben dem Hauptnucleolus einen zweiten gleich gefärbten treffen, der eventuell Ersatz leistete. Ausnahmslos enthalten die Kerne aber ihren Hauptnucleolus und stets nur diesen einen rothen Nucleolus.

Eine Auflösung des Hauptnucleolus ist also sehr unwahrscheinlich oder, wenn wirklich vorhanden, jedenfalls nur sehr selten, so dass sie nicht die Bedeutung haben kann, wie bei den multinucleolären Eiern.

Der Hauptnucleolus ist also offenbar ein von den Nebennucleolen sehr verschiedenes Kernelement.

Wahrscheinlich stellt er, wie wir gleich sehen werden, ein in erster Linie sekretorisch thätiges Organ dar. Denn in allen Entwicklungsstadien des Eies ist er stets erfüllt von Vacuolen sehr verschiedener Zahl und Größe. CARNOY betont für die multinucleolären Eier, dass bei der Auflösung der Nucleolen ein Sekret frei wird, das wahrscheinlich für die Entstehung des Dotters von Bedeutung ist. HÄCKER fasst die Vacuolenflüssigkeit als ein solches Sekret auf und konnte am lebenden Objekt speciell beim Hauptnucleolus des Echinodermeneies konstatiren, dass die Vacuolen desselben gleich den kontraktile Blasen der Protozoen periodisch entstehen und sich entleeren. Auch bei den multinucleolären Eiern von *Cobitis* treten in manchen Nucleolen Vacuolen in großer Menge und wechselnder Größe auf, welche in ihrem ganzen Verhalten oft eine ganz auffallende Übereinstimmung mit den von HÄCKER beschriebenen Vacuolenbildungen zeigen und den Schluss nahelegen, dass sich in den Vacuolen des *Cobitis*-Eies bisweilen ganz ähnliche Vorgänge abspielen, wie im Hauptnucleolus des Echinodermeneies. In bestimmten in der Dotterbildung begriffenen Eiern von *Cobitis* weisen ferner die Vacuolen der Nucleolen Verhältnisse auf, die stark für einen Zusammenhang der Vacuolenbildung mit den im Zelleib sich abspielenden Lebensvorgängen, besonders mit der Dotterbildung, sprechen: die Kerne dieser Eier sind an ihrer Peripherie rings von großen Nucleolen erfüllt; in diesen finden sich aber Vacuolen, und zwar in sehr ausgebildetem Maße, nur an derjenigen Seite des Kerns, an der sich außen im Zelleib noch viel dotterloses Protoplasma erhalten hat, das offenbar in der Erzeugung von Dotterkugeln noch fortfährt; die Vacuolen fehlen dagegen beinahe gänzlich in den Nucleolen der entgegengesetzten Kernseite, welcher die Dotterkugeln schon direkt anliegen, wo sich im Zelleib nur noch spärliche Reste von Protoplasma zwischen dem Zelleib erhalten haben und die Dotterbildung wahrscheinlich schon beinahe beendet ist. Mit Rücksicht auf die oben mitgetheilten Befunde dürfen wir wohl aus dem ständigen Auftreten von Vacuolen in dem Hauptnucleolus der uninucleolären Eier schließen, dass derselbe ein spezifisches Sekretionsorgan geworden ist.

Bei den multinucleolären Eiern sind die Nucleolen sämtlich nucleinhaltig, bei den uninucleolären Eiern hat der Hauptnucleolus, der ursprünglich ebenfalls stark nucleinhaltig ist, sein Nuclein und damit seine Beziehungen zu den Nucleinkörpern fast gänzlich verloren, während gleichzeitig die bei den Nucleolen der multinucleolären Eier in der Regel nur schwächer entwickelte sekretorische Thätigkeit in ihm zu starker Ausbildung gelangt.

Genau in derselben Weise wie die uninucleolären Eikerne sind auch die uninucleolären Ganglienzellkerne der Wirbelthiere gebaut, nur treten hier öfter neben den Mikrosomen und Nebennucleolen, die hier in gleich engen genetischen Beziehungen wie bei den uninucleolären Eiern stehen, größere makrosomenartige Nucleinkörper auf (cf. Taf. XXXIII, Figg. 3—14).

Diese Makrosomen erscheinen oft feingekörnt, sind also offenbar nur Konglomerate von Mikrosomen. Da andererseits die Makrosomen gleich große Mannigfaltigkeit in der Größe, Zahl und Lage bei den verschiedenen Kernen wie die Nebennucleolen zeigen, ferner zwischen Makrosomen und Nebennucleolen alle Übergänge vorkommen, so sind zweifelsohne die Makrosomen bei den Wechselbeziehungen zwischen Mikrosomen und Nebennucleolen betheilig, d. h. sie stellen wahrscheinlich die Anfangsstadien der neu sich bildenden Nebennucleolen dar.

Dieser Befund ist aus dem Grunde von großer Bedeutung, weil er stark für die von CARNOY bezüglich der multinucleolären Eier vertretene Auffassung spricht, dass die Nucleolen durch Zusammenballen von Auflösungskügelchen, d. h. mikrosomenartig kleinen Nucleinkörpern sich bilden, eine Entstehungsweise, welche ich aber, wie oben betont, bei den multinucleolären Eiern nicht direkt beobachten konnte.

Wie bei den uninucleolären Eiern kommen auch bei den uninucleolären Ganglienzellen im Hauptnucleolus vacuolenartige Bildungen vor. Diese enthalten aber meist körnige Einschlüsse, welche theils feiner theils nucleololusartig grob sind (cf. Taf. XXXIII, Fig. 30 und Taf. XXXIV, Figg. 5—9). Hierdurch entstehen oft Strukturen, die an die Auflösungsfiguren bei den multinucleolären Eiern erinnern. Da ich aber auch bei den uninucleolären Ganglienzellen eben so wenig wie bei den uninucleolären Eiern je eine Abschnürung von Theilen des Hauptnucleolus, überhaupt nie eine Theilung desselben beobachtet habe, abgesehen von einigen wenigen kleinen, aber noch fraglichen

knospenartigen Bildungen, da ferner bei den Hauptnucleolen der, wie betont, im Übrigen vollständig gleichgebauten uninucleolären Eikerne nur Vacuolen auftreten und von diesen bis zu den complicirteren durch Nucleololen charakterisirten Strukturen des Hauptnucleolus der uninucleolären Ganglienzellkerne sich alle Übergänge verfolgen lassen, so haben wir es wahrscheinlich auch in den letzteren nicht mit Auflösungserscheinungen der Nucleolen im CARNOY'schen Sinne zu thun, sondern mit Bauverhältnissen, die in Zusammenhang mit der sekretorischen Thätigkeit der Hauptnucleolen zu bringen sind. Diese Annahme findet eine starke Stütze in den Strukturen der oben schon erwähnten stark vacuolenhaltigen Nucleolen gewisser in Dotterbildung begriffener Eier von *Cobitis*. Bei diesen treten ebenfalls sehr häufig in den Vacuolen Einschlüsse auf, welche meist nucleololusartig grob sind. Für die multinucleolären Eier von *Cobitis* lässt sich aber über allen Zweifel deutlich nachweisen, dass die »Nucleololen« eine ganz andere Färbbarkeit besitzen als die Nucleinkörper und demnach nicht als endogen im Nucleolus entstandene und später frei werdende Nucleinkörper im Sinne CARNOY's aufgefasst werden dürfen, sondern etwas von diesen ganz Verschiedenes, möglicherweise feste Sekrete darstellen, die später ausgestoßen werden.

Die multinucleolären Ganglienzeilen, die ich bei den Gastropoden getroffen habe, zeigen selbst bezüglich der Nucleolen nur wenig Gemeinsames mit den multinucleolären Eiern, weichen aber besonders in den Nucleinkörpern sehr bedeutend von diesen ab (cf. Taf. XXXII und XXXIII, Figg. 1, 2).

So behalten zunächst in den multinucleolären Ganglienzellen die Nucleinkörper dauernd den Phosphorreichtum, der bei den bisher besprochenen Kernarten (multi- und uninucleolären Eiern, uninucleolären Ganglienzellen) nur die allerfrühesten Entwicklungsstadien auszeichnet, d. h. auch in der erwachsenen multinucleolären Ganglienzelle färben sich die Nucleinkörper durch Jodgrünfuchsin ausgesprochen grün.

Während ferner bei den Eiern und uninucleolären Ganglienzellen die Makrosomen unter den Nucleinkörpern entweder ganz fehlten oder gegenüber den Mikrosomen stark zurücktraten, überwiegen sie meist in den multinucleolären Ganglienzellen in bedeutendem Maße.

Was die Nucleolen selbst betrifft, so variiren sie in den einzelnen Kernen sehr bedeutend im Durchmesser, und zwar in dem Sinne, dass die kleinsten die jüngsten, die größten die ältesten sind.

Nebennucleolen von der Art, wie sie bei den uninucleolären Ganglienzellkernen und Eikernen vorkommen, fehlen hier.

Zwar kommen ebenfalls zwei Arten von Nucleolen vor, nämlich grüne und rothe, die ersteren stellen aber im Gegensatz zu den Nebennucleolen der uninucleolären Ganglienzellen stets nur die Jugendzustände der rothen dar. Bei den Eiern und uninucleolären Ganglienzellen gehen die rothen Nucleolen ebenfalls von einem grünen Nucleolenstadium aus. Dieses findet sich aber hier nur in den ersten Entwicklungsstufen der Zelle, wenn die Mikrosomen resp. Makrosomen gleichfalls noch grün sind (cf. das zweite und dritte Kapitel). Bei den multinucleolären Ganglienzellen treten dagegen im Zusammenhang mit der hier dauernd erhalten bleibenden Grünfärbung der Mikrosomen und Makrosomen auch während des weiteren Wachstums der Zelle solche grüne Nucleolen auf. Selbst die schon vollständig ausgebildete Zelle enthält sie noch. Stets sind es aber nur die kleinsten Nucleolen, die grün gefärbt erscheinen. Je größer die Nucleolen werden, desto deutlicher zeigen sie die Rothfärbung.

Es findet also bei den multinucleolären Ganglienzellen in der heranwachsenden Zelle eine stetige von den grünen Nucleolen ausgehende Neubildung von rothen Nucleolen statt. Je größer die Zelle ist, desto mehr rothe Nucleolen weist ihr Kern im Allgemeinen auf. Die kleinsten Ganglienzellen enthalten entweder nur einen einzigen rothen neben mehreren grünen, oder nur grüne Nucleolen.

Die grünen Nucleolen gehen wahrscheinlich wieder aus den Makrosomen hervor, wenigstens finden sich zwischen beiden alle Verbindungsformen. Die Makrosomen stellen sich hier noch deutlicher als bei den uninucleolären Ganglienzellen als Konglomerate von Mikrosomen dar, besonders bei den Meeresgastropoden.

Wie ich es oben schon für die uninucleolären Ganglienzellen betont habe, würde dann also auch bei den multinucleolären Ganglienzellen die Neubildung der Nucleolen in derselben Weise erfolgen, wie sie CARNOY als Regel bei den multinucleolären Eiern annimmt, nämlich durch Zusammentritt einer Anzahl von Mikrosomen.

Was die Auflösung der Nucleolen betrifft, so ist sie bei den multinucleolären Ganglienzellen ungleich beschränkter wie bei den multinucleolären Eiern. Schon die ziemlich stetige Zunahme der Nucleolen in der wachsenden Ganglienzelle der Gastropoden sowie das Vorkommen der mächtigsten Nucleolen gerade in den größten, d. h. ältesten Ganglienzellen spricht für die Annahme, dass die Nucleolen lange erhalten bleiben und in der heranwachsenden Zelle,

wenn überhaupt, sich nur verhältnismäßig spärlich auflösen. Dies stimmt auch mit den Befunden an den Nucleolen selbst überein, in so fern ich bei den meisten Nucleolen eine Theilung oder Knospung nicht beobachten konnte. Nur bei den allergrößten sah ich bisweilen die grüne aus Nuclein bestehende Randzone, welche bei den rothen Nucleolen der multinucleolären Ganglienzellen als Rest des ursprünglich grünen Stadiums erhalten bleibt (Taf. XXXII, Figg. 3, 4, 11) und sich meist scharf von dem rothen Centrum der Nucleolen abhebt, wie in Stücke zerbrochen. Möglicherweise erfolgt also hier ein Zerfall der Nucleolen in Nucleinkörper. Diese Annahme findet auch eine gewisse Stütze in der oft zu konstatirenden Thatsache, dass gerade in den größten Ganglienzellen ganz auffallende Unterschiede bezüglich der Zahl der Nucleolen bestehen.

Eine periodische Auflösung der Nucleolen in Nucleinkörper und Neubildung findet also in dem Sinne, wie wir sie bei den multinucleolären Eiern so deutlich getroffen haben, bei den multinucleolären Ganglienzellen nach meinen Beobachtungen nicht statt, oder jedenfalls nur in ganz reducirtem Maße. Mit anderen Worten: die Beziehungen der Nucleolen und Nucleinkörper haben sich also auch hier schon stark gelöst, wenn auch wahrscheinlich noch nicht in dem Grade wie bei dem Hauptnucleolus der uninucleolären Eier und Ganglienzellen.

Gleich dem letzteren enthalten dagegen die Nucleolen der multinucleolären Ganglienzellen öfter unzweifelhafte Vacuolen in verschiedener Ausbildung, ein Beweis, dass bei ihnen die sekretorische Thätigkeit schon stärker entwickelt ist.

Interessant ist nun, dass bei den multinucleolären Ganglienzellen ein anderes Kernelement erscheint, das in ähnlich enge genetische Wechselbeziehungen zu den Mikrosomen tritt, wie bei den multinucleolären Eiern die Nucleolen, bei den uninucleolären Ganglienzellen und Eiern die Nebennucleolen. Das sind die Makrosomen. Wenigstens zeigen Mikrosomen und Makrosomen in den verschiedenen Kernen der multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden bezüglich ihrer Menge und Anordnung eine solche Mannigfaltigkeit, dass man zu ihrer Erklärung nur annehmen kann, dass die Makrosomen sich während des Wachstums der Ganglienzelle wiederholt in Mikrosomen auflösen und dann aus diesen wieder neu entstehen: Manche Kerne lassen fast nur Makrosomen und von den Mikrosomen nur geringe Spuren unterscheiden, die Kerne direkt benachbarter Zellen umgekehrt sind oft überwiegend von Mikrosomen erfüllt

und enthalten nur kleine Partien von Makrosomen. Multinucleoläre Eier, uninucleoläre Ganglienzellen, resp. Eizellen und multinucleoläre Ganglienzellen haben also das Gemeinsame, dass sie in ihren Kernen sich wiederholt, und zwar wahrscheinlich oft periodisch, in Mikrosomen auflösende und aus diesen neu entstehende größere Nucleinkörper enthalten, nur mit dem Unterschiede, dass die letzteren in dem einen Falle (multinucleoläre Ganglienzellen) Makrosomen, im zweiten Falle Nebennucleolen (uninucleoläre Ganglienzellen und Eier), im dritten Falle (multinucleoläre Eier) Nucleolen im Allgemeinen sind.

Die uninucleolären Drüsenkerne der MALPIGHI'schen Gefäße und des Darmkanals von *Blatta* zeigen (cf. Taf. XXXIX, Figg. 10—25), abgesehen von der Zahl der Nucleolen, große Übereinstimmung mit den eben beschriebenen multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden, in so fern sich, wie überhaupt bei allen Drüsen, zunächst die Nucleinkörper stets durch Jodgrünfuchsin ausgesprochen grün färben, ferner unter ihnen ganz bedeutend die Makrosomen überwiegen und schließlich wahrscheinlich auch hier Makrosomen und Mikrosomen in engem genetischen Zusammenhang stehen.

Der große rothe Nucleolus lässt Beziehungen zu den Nucleinkörpern im CARNOY'schen Sinne nicht erkennen. Er geht stets aus einem grünen Nucleolus hervor und dieser aus einem Makrosoma, und zwar vollzieht sich dieser Übergang oft noch in schon weiter im Wachstum vorgeschrittenen Zellen.

Die jüngsten Kerne enthalten entweder nur Mikrosomen, resp. Makrosomen oder neben solchen einen oder wenige grüne Nucleolen.

Auch die Entwicklung der rothen Nucleolen vollzieht sich also bei den uninucleolären Drüsen genau wie bei den multinucleolären Ganglienzellen, nur dass bei letzteren die Umwandlung eines grünen Nucleolus in einen rothen sich sehr oft, bei ersteren dagegen nur einmal oder einige wenige Male vollzieht.

Bisweilen zerfällt der große rothe Nucleolus durch Theilung in kleinere Stücke, welche bis zu dem Durchmesser der Mikrosomen herabgehen können, sich aber von diesen stets durch knallrothes Aussehen scharf unterscheiden (Fig. 12, 13).

Nebennucleolen von der Art, wie sie die uninucleolären Ganglienzellen und Eier enthielten, fehlen eben so wie bei den multinucleo-

lären Ganglienzellen und werden wie bei letzteren durch die Makrosomen ersetzt.

Bei den **multinucleolären Drüsenkernen** der Spinnndrüsen der Raupen treten (cf. Taf. XXXIX, Figg. 1—9) im Gegensatz zu den un-nucleolären Drüsen die Makrosomen gegenüber den Mikrosomen stark zurück.

Die rothen Nucleolen zeigen in den einzelnen Kernen eine sehr wechselnde Größe und sind oft nur mikrosomartig klein, in letzterem Falle erinnern sie dann stark an das Oxychromatin HEIDENHAIN's¹ (Fig. 2).

Das Bemerkenswertheste aber ist, dass die Nucleolen nur in bestimmten Kernen vorkommen. Ich habe vier verschiedene Entwicklungsstufen der Raupen untersucht und wenigstens bei den drei ältesten Stadien in den Drüsenschläuchen stets zwei Arten von Kernen mit Sicherheit unterscheiden können, nämlich nucleolenhaltige und nucleolenfreie, und zwar kommen beide Kernarten meist in einem und demselben Schlauche neben einander, oft direkt benachbart, vor. Bald überwiegt die eine, bald die andere Kernart. Die nucleolenhaltigen Kerne sind entweder sehr reich an Nucleolen oder sie zeigen nur sehr wenige, auf einem Schnitt oft nur einen einzigen. Diese nucleolenarmen Kerne bilden offenbar die Übergänge zwischen den nucleolenfreien und den nucleolenreichen.

Die Nucleolen sind besonders in bestimmten Entwicklungsstadien sehr groß und ähnlich strukturirt wie manche in Auflösung begriffene Nucleolen, resp. deren Knospen in den multinucleolären Eiern. Ein Zerfall in Nucleinkörper ließ sich aber nie nachweisen, das färberische Verhalten der betreffenden Nucleolen spricht sogar entschieden gegen einen solchen, so dass die Möglichkeit offen bleibt, die Strukturen wieder als Ausdruck der sekretorischen Thätigkeit der Nucleolen, d. h. in gleichem Sinne zu deuten wie die Strukturen der Hauptnucleolen der un-nucleolären Ganglienzellen, an die sie ebenfalls erinnern.

Die Thatsache, dass die rothen Nucleolen bei den multi- wie un-nucleolären Drüsen oft mikrosomenartig klein sind, widerlegt aufs schlagendste den Einwurf, dass die Rothfärbung der Nucleolen nur eine durch die Größe bedingte Erscheinung sei und beweist, dass allein in der stofflichen Zusammensetzung der Nucleolen der Grund liegen kann, wie dies uns besonders auch die multinucleolären Eier der Amphibien gezeigt haben².

¹ Cf. Ausführlicheres über diesen Punkt sowie über den Gegensatz von KORSCHULT und MEVES oben p. 551 ff., 632 ff. und unten p. 674 ff.

² Cf. p. 579 Anm. die Bemerkungen HEIDENHAIN's über das Oxychromatin.

Die **Muskelkerne von *Ascaris*** sind uninucleolär und ähnlich den oben beschriebenen uninucleolären Ei- und Ganglienzellkernen gebaut (cf. Taf. XXXVIII, Figg. 13—21), aber darum sehr bemerkenswerth, weil sie Auflösungserscheinungen der Nucleolen zeigen, welche eine frappante Ähnlichkeit mit denjenigen der multinucleolären Eier der Amphibien haben, und zweifelsohne auch im gleichen Sinne zu deuten sind.

Oft theilt sich der Nucleolus in mehrere Stücke, welche lange Zeit im Zusammenhang bleiben und perlschnurartige Form annehmen können, genau wie bei den Amphibieneiern (Fig. 14).

Häufig concentriren die Nucleolen ihre Substanz peripher oder sie bringen ringförmige Knospen in größerer Menge und von sehr wechselnder Größe zur Abschnürung; nicht selten zerfallen sie feinkörnig, indem sie zugleich oft an Umfang stark zunehmen. Die beiden letzten Vorgänge, d. h. Abschnürung von Ringen und feinkörniger Zerfall können sich gleichzeitig abspielen (Figg. 13, 17, 18).

Die körnig zerfallenden Theilstücke verblassen meist stark, so dass im Kern oft zwei sehr verschieden aussehende Nucleolenarten auftreten, nämlich erstens stärker gefärbte, mehr oder weniger homogen aussehende und zweitens helle deutlich gekörnte, welche letzteren oft, aber keineswegs immer, die größeren sind (cf. Fig. 13, 14, 17, 20, Taf. XXXVIII).

Diese Verhältnisse erinnern stark an die zweitheiligen Nucleolen des Froscheies, bei denen wir ebenfalls einen homogenen dunklen, bei Jodgrünfuchsin intensiv roth färbbaren, und einen granulirten helleren den Nucleinkörpern gleich tingirbaren (bei Jodgrünfuchsinbehandlung violett erscheinenden) Abschnitt unterscheiden konnten, welche beide Anfangs zusammenhängen, später sich aber von einander lösen und dann als selbständige Nucleolen erscheinen (cf. Fig. 16, Taf. XXXVI).

Die feingranulirte helle Partie der doppeltheiligen Nucleolen des Froscheies löst sich, wie wir wissen, durch fortgesetzte Theilung in feine Nucleinkörper auf. Es liegt daher nahe ein Gleiches für die vollständig gleich gebauten Nucleolen der *Ascaris*-Zelle anzunehmen. Da durch Osmiumsäure die Nucleinkörper verblassen (cf. oben p. 525 ff.), so sind vielleicht die helleren granulirten Nucleolen von *Ascaris* auch stärker nucleinhaltig, entsprechend den violetten Abschnitten der doppeltheiligen Nucleolen des Froscheies.

In gleicher Weise sind wahrscheinlich alle in der Litteratur als **zweitheilige Nucleolen** beschriebenen Bildungen zu deuten. Sie werden

meist nur für die Eizellen angegeben, sind aber auch bei Gewebszellen sehr verbreitet. Denn außer der Muskelzelle von *Ascaris* traf ich sie auch, und zwar sehr ausgebildet, bei den Ganglienzellen der Chätopoden. Auch hier lassen sie stets einen nucleinhaltigen, meist größeren und einen nucleinarmen oder nucleinfreien kleineren Abschnitt unterscheiden, welche in der Regel getrennt von einander liegen und stets aus einem einfachen Nucleolus hervorgehen, d. h. also Differenzirungen eines uniform gebauten Mutternucleolus darstellten, genau wie im Froschei.

Die zweitheiligen Nucleolen der Autoren würden demnach nur Auflösungsfiguren eines ursprünglich einheitlichen Nucleolus darstellen in dem Sinne, dass bei diesem ein stärker nucleinhaltiger Abschnitt zur Differenzirung kommt, der sich in Nucleinkörper auflöst. Alle zweitheiligen Nucleolen der Autoren gewinnen in diesem Lichte eine große Bedeutung.

Bei den **Protozoen** habe ich rothfärbbare Nucleolarsubstanz nicht beobachtet.

Bei den Infusorien sind Nucleolen sehr häufig (cf. Taf. XXXVIII, Figg. 22—26). Sie zeigen aber auf Jodgrünfuchsinschnitten stets dieselbe Grünfärbung wie die Nucleinkörper.

Die Nucleolen der Infusorien bleiben also dauernd auf dem Stadium stehen, welches die rothfärbbaren Nucleolen der Metazoen vorübergehend entweder nur auf der allerfrühesten Entwicklungsstufe der Zelle (bei den uninucleolären Eiern und Ganglienzellen und multinucleolären Eiern) oder noch später beim Heranwachsen der Zelle (uninucleoläre Drüsen und multinucleoläre Ganglienzellen) durchmachen und von welchem sich ein Rest in der nucleinhaltigen, bald grün bald violett-färbbaren Randzone erhält, die bei den meisten rothen Nucleolen dauernd zu unterscheiden ist.

Bei *Actinosphaerium* (cf. Taf. XXXVIII, Figg. 27—30) kommen in den freilebenden (nicht encystirten) Thieren selbst Nucleolen nicht mehr zur Ausbildung, sondern ihre Kerne enthalten nur Makro- und Mikrosomen, überschreiten also nicht das Makrosomenstadium, das in der Mehrzahl der Fälle den Ausgangspunkt aller Nucleolenbildung bei den Metazoen darstellt, wie wir bei vielen multinucleolären und uninucleolären Kernen nachweisen konnten.

II. Anhang.

A. Was ist als Nucleolus zu bezeichnen?

Auf Grund meiner Nucleolenstudien möchte ich zu der viel umstrittenen Frage, was man Nucleolus zu nennen hat, Stellung nehmen.

AUERBACH¹ nannte, wie wir wissen (cf. oben p. 500) alle körnigen Einschlüsse des Kerns, sowohl die cyanophilen wie die erythrophilen, Nucleolen und fasste als solche also auch alle Nucleinkörper auf, während ROSEN² ihm gegenüber den Satz vertrat, dass nur die erythrophilen, d. h. bei Jodgrünfuchsinbehandlung rein roth reagirenden Kugeln als Nucleolen zu bezeichnen wären, die cyanophilen dagegen nur Produkte des Kerngerüstes darstellten und den Namen Nucleolen nicht verdienten. Dieser ROSEN'sche Standpunkt wird in der Botanik ziemlich allgemein vertreten. Für die cyanophilen Kernkörper wird meist der Name Chromatinkugeln gebraucht. Ich kann mich auf Grund meiner Untersuchungen zu dieser Auffassung nicht ganz bekennen. Überblicken wir das, was ich oben bezüglich der färberischen Differenz der Nucleolen bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische gesagt habe, so kommen wir zu dem Resultat, dass die rein rothen Nucleolen lediglich die höchste Stufe der Nucleolenbildung darstellen, welche ganz allmählich aus dem grünen Vorstadium durch ein gemischtfarbiges Stadium hindurch hervorgeht und bei vielen Thieren, z. B. Infusorien, noch ganz fehlt. Ich halte es nun nicht für gerechtfertigt nur das Endprodukt dieser Entwicklungsreihe, d. h. nur die rothen Inhaltskugeln des Kerns, als Nucleolen zu bezeichnen, ihren grünen oder gemischtfarbigen gleich kugeligen Vorstadien aber diesen Namen zu entziehen, um so weniger als diese letzteren auch in ihrem feineren Bau oft durchaus mit den rothen übereinstimmen, in so fern sie gleich diesen bald eine starke periphere Konzentrirung ihrer Substanz zeigen, bald direkt ringförmig sind etc. (cf. z. B. die Infusorien). Auch bei Osmiumsäurebehandlung, durch welche alle Nucleolenbildungen sehr deutlich werden, treten beide Arten von Nucleolen in gleicher Schärfe hervor, so dass sie sich hier überhaupt nicht von einander unterscheiden lassen. Ich glaube, dass in der kugeligen scharf umrissenen Gestalt ein wichtiges Moment liegt, das die grünen Nucleolen den rothen gleichstellt und sie von den zwar gleich grünen,

¹ AUERBACH, l. c.

² ROSEN, l. c.

aber sehr verschieden gestalteten unsicher begrenzten Makrosomen unterscheidet, resp. einen großen Fortschritt diesen gegenüber bedeutet. Wahrscheinlich geht Hand in Hand mit der Kugelgestalt überall eine sekretorische Thätigkeit, die den Makrosomen noch fehlt. ROSEN¹ ist namentlich auf Grund seiner Beobachtungen an sich theilenden Zellen zu dem Resultat gekommen die rothen und grünen Nucleolen scharf von einander zu trennen, da er letztere in den Kernfaden aufgehen sah, erstere aber nicht. Wenn dies ein ausschlaggebender Faktor wäre, so könnten auch alle Nucleolen der multinucleolären Eier der niederen Wirbelthiere (Amphibien, Knochenfische) den Namen Nucleolen nicht mehr behalten, da sie nach CARNOY² in die Chromosomen der Richtungskörper übergehen³. Aber selbst wenn die rothen Nucleolen sich nicht an der Chromosomenbildung betheiligen, so liegt doch hierin noch kein Grund, sie allein als Nucleolen zu bezeichnen und den grünen diesen Namen zu entziehen, lediglich weil sie Theile des Kerngerüstes sind. Denn in Wirklichkeit gehen auch die rothen Nucleolen in ihrer Entwicklung, wie wir wissen, durch das Zwischenstadium der grünen Nucleolen und Makrosomen auf die Mikrosomen, d. h. den Hauptbestandtheil des Kerngerüstes der Autoren zurück⁴. Ich halte es für das Richtigeste alle kugeligen scharf begrenzten Inhaltskörper des Kernes als Nucleolen zu bezeichnen und diese nach ihrem Nucleingehalt zu unterscheiden 1) in nucleinfreie Nucleolen (besonders die Hauptnucleolen der uninucleolär gebauten Eier und Ganglienzellen); 2) in nucleinhaltige und diese wieder zu trennen je nach dem Phosphorgehalt des Nucleins a) in phosphorreiche (z. B. diejenigen der Infusorien und alle Jugendstadien der rothen Nucleolen der Metazoen) und b) in phosphorärmere (Nebennucleolen der uninucleolären Eier und Ganglienzellen, Nucleolen der multinucleolären Eier⁵). Die letz-

¹ ROSEN, l. c.

² CARNOY, l. c.

³ Cf. auch auf p. 668 ff. die letzte Arbeit von CARNOY.

⁴ Cf. den Anhang zu den Schlussergebnissen p. 674.

⁵ HÄCKER hat richtig die Nucleolen der Eier der niederen Wirbelthiere und die Nebennucleolen der uninucleolären Eier auf eine gleiche Stufe und in Gegensatz zu den Hauptnucleolen der uninucleolären Eier gestellt, den wahren Sachverhalt aber, d. h. die periodische Auflösung der ersteren (d. h. der Nebennucleolen und der Nucleolen der multinucleolären Eier) in Nucleinkörper und ihre Neuentstehung aus letzteren, was beiden Nucleolenarten gemeinsam ist, nicht erkannt. Nicht angebracht ist es aber für die Nucleolen der Eier der niederen Wirbelthiere auch den Namen Nebennucleolen einzurühren, wie HÄCKER es thut (cf. oben p. 558). Dieser Name ist nach meinem Empfinden nur ge-

teren färben sich entweder violett oder roth. Dieser Gegensatz findet wohl seine Erklärung in der MALFATTI'schen Beobachtung, dass phosphorschwache Nucleinkörper sich bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische violett bis roth färben.

Ich stehe also bezüglich der Nucleolen etwa auf dem Standpunkt von RICHARD HERTWIG¹, der ebenfalls zwischen beiden Nucleolenarten keinen scharfen Gegensatz macht, sondern die nucleinfreien direkt aus den nucleinhaltigen durch Verlust des Nucleins hervorgehen lässt.

In der zoologischen Litteratur ist sonst bisher der chemischen Verschiedenheit der Nucleolen, besonders der Gewebszellen, nur wenig Beachtung geschenkt worden², obwohl FLEMMING bereits in seinem großen Werke³ darauf hingewiesen hat, dass unter den Nucleolen stoffliche Differenzen bestehen. Sehr treffend spricht sich auch OSKAR HERTWIG über die Nucleolenfrage aus⁴.

B. Protozoen-Nucleolus, Metazoen-Nucleolus und Keimfleck.

Anknüpfend an das eben Gesagte, möchte ich noch einige irrtümliche Anschauungen über Gegensätze, die bezüglich der Nucleolen zwischen Protozoen, Eiern und Gewebszellen bestehen sollen, berichtigen.

So muss zuerst betont werden, dass zwischen den Keimflecken der Eier und den Nucleolen der Gewebszellen absolut kein durchgreifender Unterschied besteht. Zunächst sind, wie wir gesehen haben, die Keimflecke der verschiedenen Thierklassen nicht einmal unter sich gleich. Denn die Nucleolen der multinucleolären

rechtfertigt in dem Sinne, in welchem ihn FLEMMING angewandt hat, d. h. für die uninucleolären Kerne der Eier und der gleich gebauten Gewebszellen, z. B. der Ganglienzellen der Wirbelthiere, bei denen die Nebennucleolen neben einem Hauptnucleolus vorkommen.

¹ R. HERTWIG, I. c.

² Abgesehen von den oben p. 641 ff. berücksichtigten Arbeiten über die zweitheiligen Nucleolen der Eier.

³ FLEMMING, Zellsubstanz etc. I. c.

⁴ O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. Erstes Buch p. 43. Nur der von HERTWIG betonte Gegensatz zwischen den Keimflecken der Eier und den Nucleolen der Gewebszellen besteht nach meinen Untersuchungen nicht in der Allgemeinheit, wie sie HERTWIG anzunehmen scheint; denn bei den uninucleolären Eiern (z. B. der Säugethiere) und den uninucleolären Ganglienzellen (z. B. der Wirbelthiere) zeigen die Hauptnucleolen vollständig die gleiche Zusammensetzung (cf. p. 667, 668).

Eier der niederen Wirbelthiere sind nucleinhaltig und stehen in engen genetischen Wechselbeziehungen zu den Nucleinkörpern, die Hauptnucleolen der uninucleolären Eier sind dagegen nucleinfrei und in erster Linie sekretorische Organe; die Keimflecke gewisser Wirbellosen färben sich nach OBST aber durch Jodgrünfuchsin sogar ausgesprochen grün, entweder ganz oder theilweise (doppeltheilige Nucleolen), enthalten also sogar sehr phosphorreiches Nuclein.

Auf der anderen Seite zeigen z. B. die uninucleolären Eikerne der Säuger wie im übrigen Bau so auch bezüglich der Nucleolen die allergrößte Übereinstimmung mit den uninucleolären Ganglienzellen.

Eben so irrig ist es die Nucleolen der Protozoen und die Keimflecke der Eier als einheitliche Bildungen aufzufassen, wie dies besonders RHUMBLER¹ gethan hat, der den Nucleolen der Protozoen wie der Eier nicht einmal ihren Namen lässt, sondern sie als Binnenkörper bezeichnet. Denn einerseits kommen unter den Protozoen bei den einen wirkliche kugelige Nucleolen (Infusorien) bei den anderen (Actinosphärium) nur Makrosomen vor; andererseits sind die Nucleolen (resp. Makrosomen) der Protozoen stets intensiv grün färbbar durch Jodgrün, d. h. sie enthalten sehr phosphorreiches Nuclein, dagegen z. B. die Hauptnucleolen der uninucleolären Eier sind eben so ausgesprochen erythrophil und wahrscheinlich ganz nucleinfrei.

Anm.: Nach dem Tode von CARNOY veröffentlichte LEBRUN² eine dritte Abhandlung über die Eireifung der Amphibien, und zwar speciell der Anuren, welche CARNOY nicht mehr ganz abgeschlossen hatte. Ich kenne diese Arbeit nur aus dem SCHWALBE'schen Jahresbericht, welcher Ende Februar dieses Jahres erschien, als das vierte (Nucleolen-) Kapitel meines Manuskripts bereits fertiggestellt war. Ich will daher die neuen CARNOY'schen Untersuchungen hier am Schluss nur ganz kurz berücksichtigen. Sie beziehen sich auf *Alytes obstetricans*, *Bombinator igneus*, *Bufo calamita*, *Bufo vulgaris* und *Rana temporaria*.

Was den Frosch betrifft, so scheint CARNOY zum Theil ähnliche Auflösungsfiguren der Nucleolen beobachtet zu haben, wie ich sie beschrieben habe, so weit ich aus dem FICK'schen Referat erkennen kann: In der zweiten Periode ist die Nucleolenauflösung nur auf die periphere Zone des Keimbläschens beschränkt, wie ich es ebenfalls

¹ RHUMBLER, l. c.

² CARNOY et LEBRUN, La cytodièrese de l'oef. La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens. La Cellule. Tome XVII.

geschildert und abgebildet habe, die Auflösung ist entweder kugelig oder körnig, oder fädig-kugelig-körnig, oder ringförmig-kugelig-körnig oder fädig-raupenförmig-körnig; in der dritten Periode lösen sich die Nucleolen wieder nur in der Mitte auf, und zwar fädig-kugelig-körnig, mit oder ohne Raupenbildung, oder nur kugelig-körnig.

Beachtenswerth ist die Bemerkung LEBRUN's, dass bei der Kröte die Auflösungskügelchen meist dem Nucleolus direkt entströmen und erst im Kernplasma die Feder- und Raupenfiguren hervorrufen. Die von mir oben (p. 564 ff.) vertretene Auffassung, dass viele Auflösungsfiguren CARNOY's nicht endogen im Nucleolus, wie CARNOY es allgemein in seinen ersten beiden Arbeiten annimmt, sondern exogen entstehen, wird also in der dritten Abhandlung auch von CARNOY und LEBRUN getheilt. Es besteht nur der Unterschied, dass ich die Perlschnur-, Feder- und Raupenfiguren auf Grund meiner Beobachtungen für Sprossungsprodukte von Knospen des Mutternucleolus halte.

Besonders interessant ist aber wieder die Beobachtung, dass die letzten Nucleolen des Keimbläschens in die Chromosomen der Richtungsspindel übergehen. FICK referirt im Jahresbericht die diesbezüglichen Befunde CARNOY's in folgenden Worten für die Kröten: »Der Kern verschwindet rasch, am oberen Pol tritt eine schöne Protoplasmastrahlung, der ‚Spindelfleck‘ auf, der die übrig bleibenden Nucleolen enthält; diese verwandeln sich in die Chromosomen der ersten Richtungsspindeln, wie es bei den *Tritonen* beschrieben wurde, und bilden ‚Vierergruppen‘, und für den Frosch: »Um den Spindelflecken, der die Dauernucleolen für die Richtungsspindelchromosomen enthält, herum bildet sich eine Kernplasmastrahlung der ‚Spindelflecken‘ umgiebt sich mit einer Membran und steigt als kleiner Kern im oberen Pol auf. Die in ihm enthaltenen Nucleolen bilden sich zu den Chromosomen der Richtungsspindel um.«

Wie schon oben ausgeführt, kann nach diesen Beobachtungen CARNOY's resp. LEBRUN's die von mir für die Gastropodenganglienzellen beschriebene, von den Nucleolen ausgehende Neuzellbildung kaum mehr als etwas sehr Auffälliges und Außergewöhnliches betrachtet werden, da auch in diesem Falle die Nucleolen nucleinhaltig sind.

V. Schlussergebnisse.

1) Alle Kerne bestehen aus einem netzförmigen Plastingertist, aus einem von diesem umschlossenen strukturlosen mehr oder weniger

flüssigen Enchylema und aus dem Plastingerüst aufgelagerten Nucleinkörpern und Nucleolen.

2) Die Nucleinkörper färben sich bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische entweder intensiv grün oder mehr oder weniger violett bis violettrosa, d. h. sie sind bald sehr reich an Phosphor, bald phosphorärmer.

3) In allen jungen Kernen sind die Nucleinkörper stark phosphorhaltig, also durch Jodgrünfuchsin ausgesprochen grün färbbar. In den älteren Zellen bleibt dieser Phosphorgehalt in vielen Fällen (z. B. in allen Drüsenzellen, den multinucleolären Ganglienzellen) erhalten, in anderen Fällen (uninucleoläre Eizellen und Ganglienzellen, multinucleoläre Eizellen) verliert sich der Phosphorgehalt der Nucleinkörper stark.

4) Die Nucleinkörper sind entweder Mikrosomen oder Makrosomen, d. h. im ersteren Falle granulaartig klein, in letzterem Fall bedeutend größer.

5) Die Makrosomen sind meist mehr oder weniger eckig, vielgestaltig, unsicher umrissen und entweder mehr oder weniger homogen oder deutlich gekörnt. In letzterem Falle lassen sie sich oft leicht als Konglomerate von Mikrosomen nachweisen.

6) Das netzförmige Plastingerüst tritt in doppelter Modifikation auf. Entweder ist es im ganzen Kern sehr gleichmäßig und sehr eng, meist so eng, dass es auf Schnitten nur als Körnchenmasse erscheint; in diesem Falle liegen die Nucleinkörper, welche dann oft makrosomenartig groß sind, dem Plastingerüst genau wie die Nucleolen regellos eingestreut. Oder das Plastingerüst ist sehr unregelmäßig und weitmaschiger; in diesem Falle treten 1) die Fäden des Netzes meist deutlicher auf lange Strecken hervor, sind 2) die Nucleinkörper meist kleiner und diese 3) auf den Plastinfäden reihenweise hinter einander geordnet. Mit anderen Worten: diese zweite Kernart zeigt dann deutlich chromatische Netze im Sinne FLEMMING's und seiner Anhänger.

7) Das Enchylema ist färbbar und zwar durch Jodgrünfuchsin grün wie die Nucleinkörper. Es enthält demnach ebenfalls Nuclein, entweder gelöst oder in diffuser Form.

8) Mikrosomen und Makrosomen stehen oft in engem genetischen Zusammenhang, indem letztere wiederholt aus ersteren entstehen, um sich in diese dann wieder aufzulösen. (In gleiche Wechselbeziehungen zu den Mikrosomen treten bei vielen Zellen, so den uninucleolären Eiern und Ganglienzellen, die Nebennucleolen, bei anderen Zellen, so

den multinucleolären Eiern der niederen Wirbelthiere, sämtliche Nucleolen, cf. unter Nr. 13.)

9) Im Gegensatz zu den cyanophilen, d. h. grün oder violett färbaren Nucleinkörpern sind die Nucleolen der Metazoen erythrophil, d. h. sie färben sich bei Anwendung von rothblauen Farbstoffgemischen ausgesprochen roth.

10) Alle durch Jodgrünfuchsin rothfärbbaren Nucleolen der Metazoen gehen aus intensiv grün sich tingirenden, d. h. durch stark phosphorhaltiges Nuclein ausgezeichnete Nucleolen hervor. Der Übergang des grünen Nucleolenstadiums in das rothe vollzieht sich entweder nur in der frühesten Entwicklungsperiode der Zelle (uninucleoläre Eier und Ganglienzellen, multinucleoläre Eier) oder noch später in der heranwachsenden Zelle resp. während des ganzen Wachstums der Zelle (uninucleoläre Drüsen, multinucleoläre Ganglienzellen). Ein Rest des ursprünglich grünen Nucleolenstadiums bleibt bei den erwachsenen rothen Nucleolen als Randzone erhalten, die bald grün, bald violett färbbar ist, d. h. in dem einen Fall phosphorreicherer, in dem anderen Falle phosphorärmeres Nuclein enthält und sich scharf von dem rothen Centrum der Nucleolen abhebt.

11) Die grünen, den Ausgangspunkt der Entwicklung der rothen Nucleolen darstellenden Nucleolen entstehen, wie sowohl bei multiwie uninucleolären Kernen in vielen Fällen nachgewiesen werden konnte, aus Makrosomen, die ihrerseits wieder nur Konglomerate von Mikrosomen sind; in manchen Fällen wachsen die Mikrosomen wahrscheinlich auch selbständig je zu einem Nucleolus heran: alle Nucleolenbildungen gehen also in ihrer Entwicklung auf die Mikrosomen zurück.

12) Bei den Protozoen kommt es nicht zur Ausbildung rothfärbbarer Nucleolarsubstanz: bei den Infusorien finden sich wohl Nucleolen, oft sogar in großer Menge, sie bleiben aber stets auf dem grünen Stadium stehen; bei *Actinosphaerium* (frei lebende Thiere) vermisste ich Nucleolen überhaupt, ihre Kerne enthalten außer den Mikrosomen nur noch Makrosomen, überschreiten also nicht das Makrosomen-Stadium der Entwicklung der rothen Nucleolen der Metazoen. Also auch für die Histologie hat das biogenetische Grundgesetz seine Gültigkeit, in so fern die rothen Nucleolen der Metazoen vorübergehend in ihrer Entwicklung Stadien durchmachen, die Dauerzuständen der Protozoen entsprechen.

13) In vielen Kernen behalten die Nucleolen dauernd das Nuclein, nur in phosphorärmerer Form, so die Nebennucleolen der uni-

nucleolären Eier und Ganglienzellen, ferner sämtliche Nucleolen der multinucleolären Eier. In diesem Falle bleiben die Nucleolen in engen genetischen Wechselbeziehungen zu den Nucleinkörpern, speciell den Mikrosomen, indem sie, oft periodisch, in Mikrosomen zerfallen und aus diesen wieder neu entstehen.

14) In vielen Nucleolen geht das Nuclein aber ganz oder beinahe vollständig verloren. Dies gilt besonders von den Hauptnucleolen der uninucleolären Eier und Ganglienzellen. Dann verlieren sich einerseits die engen Beziehungen zu den Nucleinkörpern, wie sie bei den nucleinhaltigen Nucleolen (cf. Nr. 13), bestehen, andererseits kommt in den Nucleolen die sekretorische Thätigkeit, die bei den nucleinhaltigen Nucleolen, z. B. der multinucleolären Eier nur schwächer entwickelt ist, zu stärkerer Ausbildung und kennzeichnet sich meist durch das Auftreten vieler Vacuolen von der Art, wie sie HÄCKER und BALBIANI in den lebenden Eiern der Echinodermen beobachtet hat, bei denen die Vacuolen in den Nucleolen (Keimflecken) periodisch entstehen und nach Entleerung ihres Sekretes, d. h. ihres Inhaltes, wieder verschwinden. Fast überall, wo in der botanischen wie zoologischen Litteratur Nucleolen beschrieben werden, wird auch das Vorkommen von Vacuolen in ihnen betont. Die Entstehung von Sekreten ist also offenbar bei den Nucleolen eine sehr allgemeine Erscheinung.

15) Die Nucleolen, besonders die sekretorisch stark thätigen Hauptnucleolen der uninucleolären Kerne, stellen ein dem Kern und dem Leib der Zelle gleichwerthiges Organ der Zelle dar, welches wahrscheinlich in erster Linie auf den Kern einwirkt und zu diesem in ähnlichem Verhältnis steht wie der Kern selbst zum Zellkörper. Wenigstens spricht dafür stark die Thatsache, dass alle kleineren Kerne uninucleolär, alle größeren multinucleolär sind. Dass nur der Kern und nicht der Zelleib der ausschlaggebende Faktor ist, beweisen einerseits die Muskelzellen von *Ascaris*, deren kleiner Kern trotz des Riesenumfangs der Zelle selbst uninucleolär ist, andererseits die multinucleolären Spinndrüsen von *Saturnia* und die Ganglienzellen der Gastropoden, bei denen der Protoplasmaleib verhältnismäßig kleiner, der Kern aber sehr groß ist und dementsprechend eine Unmenge von Nucleolen enthält. Dass ferner diese Vermehrung der Nucleolen nicht immer in den Wechselbeziehungen derselben zu den Nucleinkörpern ihren Grund hat (cf. Nr. 13), sondern dass es sich dabei vor Allem um eine (wahrscheinlich durch ihr Sekret bewirkte) Beeinflussung des ganzen Kerns handelt, zeigen die multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden, bei welchen mit dem

Wachstum des Kerns eine stetige Vermehrung der Nucleolen, nicht aber gleichzeitig eine Auflösung derselben in Nucleinkörper im Sinne der multinucleolären Eier erfolgt.

16) In vielen Fällen wirken die Nucleolen wahrscheinlich auch auf den Zelleib ein, entweder indirekt durch den Kern oder direkt.

17) Eben so wie der Kern sich fast beständig in seinem feineren Bau verändert, kann es nicht Wunder nehmen, wenn auch in den Nucleolen im Zusammenhang mit ihrer sekretorischen Thätigkeit sehr wechselnde und theilweise complicirtere Strukturen (Nucleololen etc.) zur Entstehung kommen. Wie ferner der Kern im Zelleib einen sehr verschiedenen Einfluss ausübt, so wahrscheinlich auch der Nucleolus. So steht er unter Anderem offenbar auch mit der Membranbildung der Zelle in Zusammenhang, wie dies schon STRASSBURGER angenommen hat. Denn Zellmembran und Hauptnucleolus zeigen oft, so besonders in den Eiern der Säugethiere, eine ganz frappante Übereinstimmung in der Färbbarkeit, namentlich bei Jodgrünfuchsinbehandlung.

18) In gewissen Fällen werden die Nucleolen der Ausgangspunkt einer Neuzellbildung, d. h. sie wandern erst aus dem Kern und schließlich aus dem Zelleib, während gleichzeitig ein Stück des Mutterzellkörpers sich um sie als Tochterzelle abschnürt. Diese von mir bei den Ganglienzellen der Gastropoden beobachtete Erscheinung hat nach den Beobachtungen von CARNOY und mir bei den multinucleolären Eiern nichts Wunderbares mehr an sich, da hier die Nucleolen nicht nur während der Entwicklung wiederholt in Nucleinkörper zerfallen und aus diesen neu entstehen, sondern auch am Ende der Eireife die Chromosomen der Richtungsspindel aus sich hervorgehen lassen. Der nothwendigste Faktor bei jeder Theilung ist wahrscheinlich das Nuclein. Die in Frage kommenden Nucleolen der Gastropodenganglienzellen sind aber nucleinhaltig; denn sie haben eine durch Jodgrünfuchsin grün färbbare Randzone, die also ebenfalls durch phosphorreiches Nuclein ausgezeichnet ist¹.

19) Die Nucleolen können sich theilen, Knospen und Sprossen treiben, oft in ganz ähnlicher Weise wie viele niedere Organismen, so dass sie oft z. B. wie Basiden mit Sporen aussehen. Eben so wie bei letzteren die Knospungs- resp. Sprossungsprodukte selbständige Einzelwesen darstellen, so repräsentiren zweifelsohne auch die durch

¹ Auf diese Verhältnisse komme ich in einer anderen Abhandlung dieser Zellstudien noch eingehender zurück.

Theilung resp. Knospung und Sprossung aus den Nucleolen hervorgehenden Nucleinkörper kleinste Elementarorgane im Sinne der Plastiden CRATO's (cf. über diesen Punkt im dritten Kapitel p. 555—557 Ausführlicheres).

Anhang.

Oxychromatin und erythrophile Nucleolarsubstanz.

Beim nochmaligen Prüfen der citirten Litteratur wurde ich während des Druckes vorliegender Arbeit auf eine kurze Anmerkung in HEIDENHAIN's oft citirter Abhandlung: Neue Untersuchungen über die Centalkörper etc. Arch. f. mikr. Anat. 1894 auf p. 548 aufmerksam, welche von mir bis dahin übersehen worden war, aber nach verschiedenen Richtungen bemerkenswerth ist. HEIDENHAIN schreibt hier: »Als charakteristisches Faktum möchte ich hier erwähnen, dass solche Zellenkerne, welche der Regel nach sich nicht mehr mitotisch theilen, wie die Kerne der Ganglienzellen und die Kerne des Darmepithels auf der Höhe der Schleimhautfalten (Salamander) viel mehr Oxychromatin enthalten als Basichromatin. Diese Kerne würden mithin phosphorarm sein. Kerne, welche sich lebhaft theilen, enthalten umgekehrt relativ viel Basichromatin.«

Diese Anmerkung hat mir überhaupt erst deutlich gezeigt, welches der von mir beobachteten Kernelemente dem Oxychromatin HEIDENHAIN's entspricht, worüber ich mir lange Zeit nicht klar war, wie meine Auslassungen oben p. 551 ff. beweisen. Ich habe es vorgezogen nicht eine diesbezügliche Änderung im Text vorzunehmen, sondern in diesem Nachtrag zusammenfassend meine Stellungnahme gegenüber der Oxychromatinfrage darzulegen.

HEIDENHAIN betont, dass sein Oxychromatin sich in BIONDI'scher Lösung rein rubinroth färbt und dadurch scharf gegen das sich rein smaragdgrün tingirende Basichromatin absticht (cf. oben p. 551). Ich habe bei dem von mir verwendeten Jodgrünfuchsin nur in einer einzigen Kernart, nämlich den Spinndrüsenkernen der Raupen, das Oxychromatin in der von HEIDENHAIN angegebenen Färbung neben dem Basichromatin getroffen (cf. die Figg. 2—9 auf Taf. XXXIX).

HEIDENHAIN bezeichnet das Oxychromatin mit Bezug auf die MALFATTI'schen Beobachtungen, dass nur sehr phosphorreiche Nucleine in grün (resp. blau)-rothen Farbstoffgemischen rein grün, phosphorärmere aber violett, sehr phosphorarme sogar rein roth sich färben

(cf. oben p. 502), als ein phosphorärmeres Nuclein. Auch ich habe für die verschiedensten Kernarten, so besonders die Ganglienzellen der Wirbelthiere, die uni- und multinucleolären Eier (cf. das zweite und dritte Kapitel) phosphorarme Nucleinkörper beschrieben, diese aber in der Regel nicht wie bei den eben erwähnten Spindrüsenkernen der Raupen rein roth, sondern violett (nur bisweilen mit schwach rosa oder röthlichem Anflug) beobachtet (cf. z. B. die Figg. 3—8 auf Taf. XXXIII). Die Angabe HEIDENHAIN's in obiger Anmerkung, dass die Ganglienzellen der Wirbelthiere besonders viel Oxychromatin enthalten, beweist mir nun, dass wir das HEIDENHAIN'sche Oxychromatin auch in meinen violett-färbbaren phosphorärmeren Nucleinkörpern zu suchen haben.

Vergleiche ich jetzt unsere beiderseitigen Beobachtungen, so stimme ich also darin mit HEIDENHAIN überein, dass in den thierischen Kernen phosphorreiche und phosphorarme Nucleinkörper vorkommen, stehe aber in folgenden Punkten zu ihm im Gegensatz:

1) färben sich nach meinen Untersuchungen mit Jodgrünfuchsin die phosphorarmen Nucleinkörper nicht immer rein roth, d. h. in der Farbe des sauren Anilinfarbstoffes, sondern weitaus in der Mehrzahl der Fälle violett (oder rosaviolett)¹,

2) ist die Doppeltheiligkeit des Chromatins nicht eine allen Kernen zukommende Erscheinung, sondern es giebt Kerne

a) welche nur aus Basichromatin bestehen. Hierher gehören z. B. die multinucleolären Ganglienzellkerne der Gastropoden (cf. die Figg. 1—5 auf Taf. XXXII), ferner viele Spindrüsenkerne der Raupen, welche gleichzeitig mit den oben erwähnten durch Oxy- und Basichromatin ausgezeichneten Kernen und oft direkt diesen benachbart in einem und demselben Schlauche vorkommen (cf. oben p. 631 ff.),

b) welche überhaupt kein Basichromatin besitzen, sondern nur phosphorarme, aber größtentheils violett färbbare Nucleine enthalten, wie z. B. die Ganglienzellkerne der Wirbelthiere (cf. die Fig. 3—14 auf Taf. XXXIII) und die uni- wie multinucleolären Eikerne (cf. die Fig. 1 auf Taf. XXXVIII und die Figg. 10, 14, 16, 20, Taf. XXXVI).

¹ Nur bei absterbenden Zellen, wie ich sie öfter bei den uninucleolären Ganglienzellen des Hundes fand (cf. meinen Aufsatz »Die Ganglienzelle«, l. c.), nehmen alle Nucleinkörper im Kern eine gleich rothe Farbe an wie der Nucleolus (cf. Fig. 32 auf Taf. XXXIII), worauf ich, wie schon oben bemerkt, in einem anderen Aufsätze dieser Zellstudien noch ausführlicher zurückkommen werde.

Alle Zellen, welche im ausgebildeten Zustande solche phosphorarme Kerne b besitzen, enthalten in der frühesten Jugend aber gleich phosphorreiche Kerne, wie die Gruppe a sind (cf. die Figg. 1—7 auf Taf. XXXVI und Figg. 1—4, Taf. XXXIV).

In der oben citirten Arbeit schreibt HEIDENHAIN an anderer Stelle mit Bezug auf die MALFATTI'schen Untersuchungen: »Da hier die nämlichen Farbstoffe verwendet wurden, welche auch in der BIONDI'schen Lösung und dem EHRlich'schen Triacid enthalten sind, so hätten wir demnach in dem Basichromatin oder dem Chromatin der Autoren phosphorreiche, in dem Oxychromatin oder Lanthanin phosphorarme Nucleine vor uns. Demnach sind ferner das Basichromatin und Oxychromatin durchaus nicht als für die Dauer unveränderliche Körper aufzufassen, sondern durch Aufnahme und Abgabe von P könnte eventuell die Färbung sich ändern. Meine heutige Meinung geht also dahin, dass die Affinitäten der chromatophilen Mikrosomen des Kerngerüsts gegenüber den basischen und sauren Anilinfarbstoffen sich nach gewissen physiologischen Zuständen des Kerns oder der Zelle reguliren, in Betreff deren wir bisher eine genauere Einsicht noch nicht haben.« In gleichem Sinne hat sich auch KORSCHOLT¹ (cf. oben das Citat auf p. 634) ausgesprochen. Nach dieser Richtung pflichte ich HEIDENHAIN und KORSCHOLT, wie schon oben (p. 633) betont, vollständig bei. Besonders glaube ich, dass bei den Drüsenkernen in den verschiedenen physiologischen Zuständen Oxy- und Basichromatin in einander übergehen können, eben so wie ja auch bei den phosphorarmen Kernen z. B. der Ganglienzellen der Wirbeltiere und der Eier die violetten Nucleinkörper aus den rein grünen basichromatischen Nucleinkörpern der Jugendstadien dieser Zellen sich entwickeln (cf. oben das zweite und dritte Kapitel und die Figg. 1—10 der Taf. XXXVI). Sehr beweisend in dieser Beziehung ist die schon öfter hervorgehobene Thatsache, dass bei den Spinnrüsen der Raupen oft die doppelchromatischen und die rein basichromatischen Kerne in demselben Schlauche direkt neben einander vorkommen (cf. oben p. 631 ff.).

In den Spinnrüsen der Raupen sind andererseits die in der für das HEIDENHAIN'sche Oxychromatin typisch knallrothen Farbe auftretenden Mikrosomen durch alle Zwischenformen bezüglich der Größe mit den gleich intensiv roth gefärbten großen Nucleolen verbunden (cf. die Figg. 2—9 auf Taf. XXXIX und oben p. 633); da ferner, wie

¹ KORSCHOLT, l. c.

ich oben für die verschiedensten Kerne nachgewiesen habe (cf. bes. das vierte Kapitel), die rothen Nucleolen stets aus dem grünen Basichromatin hervorgehen, entweder schon in den allerfrühesten Jugendstadien der Zellen (z. B. bei den Ganglienzellen der Wirbelthiere und den Eiern) oder noch später während des Wachstums der Zelle (z. B. bei den multinucleolären Ganglienzellen der Schnecken und den MALPIGH'schen Gefäßen von *Blatta*), so glaube ich in Übereinstimmung mit KORSCHOLT¹ (cf. das 2. Citat auf p. 634), dass das HEIDENHAIN'sche Oxychromatin den rothen Nucleolen näher steht als HEIDENHAIN anzunehmen geneigt scheint. AUERBACH² hat diese nahen Beziehungen auch schon erkannt, wenn es auch sicherlich verfehlt ist alle Chromatinkugeln ohne Weiteres als Nucleolen zu bezeichnen, wie AUERBACH es gethan hat, da die Nucleolen (oft sehr complicirt gebaute) Differenzirungsprodukte der Nucleinkörper darstellen, welche ein Recht haben besonders benannt zu werden.

Die am Anfang dieses Anhanges citirte Anmerkung HEIDENHAIN's, welche den Ausgangspunkt vorstehender Erörterungen gegeben hat, ist andererseits auch darum interessant, weil sie beweist, dass die von ROSEN³ für die Pflanzen, von mir für die thierischen Zellen konstatarirte Thatsache, dass oft sich theilende Kerne viel phosphorreiches Nuclein enthalten, von HEIDENHAIN schon früher erkannt worden ist.

Breslau, im November 1902.

Anm.: Während des Druckes meiner Arbeit erschien ein Aufsatz von R. WOLFG. HOFFMANN: »Über die Ernährung der Embryonen von *Nassa mutabiles* Lam. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus (diese Zeitschr. Bd. LXXII, 4. Hft. 1902), welcher für das von mir behandelte Thema in so fern interessant ist, als auch HOFFMANN zu dem Resultat kommt, dass die im Hauptnucleolus auftretenden Vacuolen eine normale Erscheinung darstellen, und die Nucleolen ein Sekret absondern, welches für die im Kern (resp. im Zelleib) sich abspielenden Lebensvorgänge von Wichtigkeit ist.

¹ KORSCHOLT, l. c.

² AUERBACH, l. c.

³ ROSEN, l. c.

Erklärung der Abbildungen.

A. Buchstabenerklärung:

<i>ck</i> , Centralkanal des Rückenmarks;	<i>ng</i> , Neurogliakern;
<i>fepk</i> , Follikel epithelkern;	<i>nl</i> , Nucleolus;
<i>gz</i> , Ganglienzelle;	<i>pl</i> , Platingerüst;
<i>K</i> , Kern;	<i>tx</i> , Tochterzelle;
<i>mi</i> , Mikronucleus;	<i>zl</i> , Zelleib;
<i>mx</i> , Mutterzelle;	<i>zm</i> , Zellmembran.
<i>nck</i> , Nucleinkörper;	

B. Figurenerklärung:

Alle Figuren sind bei starker und, so weit nicht das Gegentheil bemerkt ist, durchweg bei etwa gleicher Vergrößerung wiedergegeben.

Tafel XXXII.

Multinucleoläre Ganglienzellen aus Schnittserien, ausgenommen Fig. 9.

Fig. 1—10. *Helix*.

Fig. 11—15. *Pleurobranchus*.

Fig. 1—5, 10—15. Sublimathärtung.

Fig. 6—8. Osmiumsäurehärtung und Nachbehandlung durch Pikrokarmine.

Fig. 9. Ganglienzelle aus einem frisch im Blut untersuchten Zupfpräparat.

Fig. 1—5. Jodgrünfuchsinfärbung.

Fig. 1, 2. Glycerindifferenzirung und Einschluss in Glycerin.

Fig. 3—5. Differenzirung durch absoluten Alkohol und Einschluss in Kanada-balsam.

Fig. 10—17. Färbung durch DELAFIELD'sches Hämatoxylin.

Fig. 14 u. 15. Kerne, nur theilweise wiedergegeben.

Fig. 12 u. 13. Kleine Partien von Kernen.

Tafel XXXIII.

Fig. 1 u. 2. Multinucleoläre Ganglienzellen. Fig. 3—31. Uninucleoläre Ganglienzellen. Aus Schnittserien. Sublimathärtung mit Ausnahme von Fig. 30 und 31, bei denen Osmiumsäurehärtung und Nachbehandlung mit Pikrokarmine vorliegt.

Fig. 1 u. 2. Auf einander folgende Schnitte durch eine Ganglienzelle von *Pleurobranchus*. Fig. 2. Der Kern ist nur theilweise ausgeführt. Färbung durch DELAFIELD'sches Hämatoxylin.

Fig. 3—14, 18—21, 24—28, 32. Spinalganglienzellen eines (8 Wochen alten) Hundes.

Fig. 3—6. Kerne, sehr stark vergrößert.

Fig. 18—20. Junge Ganglienzellformen.

Fig. 21. Große schollenhaltige Ganglienzelle.

Fig. 32. Zu Grunde gehende Ganglienzellen.

Fig. 15, 22, 23, 29. Aus dem Spinalganglion einer jungen (4 Tage alten) Katze.

Fig. 15, 22, 23. Ganglienzellen.

Fig. 29. Neurogliakerne.

Fig. 16 und 17. Frosch.

Fig. 16. Sympathicuszelle.

Fig. 17. Junge Ganglienzellform aus dem Spinalganglion.

Fig. 30 u. 31. Lobus electricus von *Torpedo*.

Fig. 31 giebt nur den Nucleolus genauer wieder und vom Kern die Umrisse.

Fig. 3—8, 15, 16—23. Jodgrünfuchsin, Glycerindifferenzirung und Einschluss in Glycerin.

Fig. 9—14 u. 32. Jodgrünfuchsin, Kanadabalsam, Einschluss nach Differenzirung durch absoluten Alkohol.

Fig. 24 u. 25. Pikrokarminfärbung.

Fig. 26—28. HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinbeizmethode.

Tafel XXXIV.

Uninucleoläre Ganglienzellen (Fortsetzung), Entwicklung der Ganglienzellen und feinerer Bau der Nucleolen, Sublimathärtung, aus Schnittserien.

Fig. 1—6. Jodgrünfuchsinfärbung. Glycerindifferenzirung und Einschluss in Glycerin.

Fig. 7—9. Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin.

Fig. 10—18. HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinbeizmethode.

Fig. 1. *Triton*-Larve, Rückenmark, nur zum Theil ausgeführt.

Fig. 2 u. 3. Froschlarve, Rückenmark, nur zum Theil ausgeführt.

Fig. 4. Froschlarve, Spinalganglion, nur zum Theil wiedergegeben.

Fig. 5—9. Frosch, erwachsen. Spinalganglienzellen.

In Fig. 6, 8, 9 sind nur die Nucleolen genau wiedergegeben, in Fig. 8 und 9 mit den Umrissen des Kerns.

Fig. 10—18. Frosch, Sympathicus.

Fig. 14—18 geben nur die Kerne wieder.

Tafel XXXV.

Multinucleoläre Eier (Amphibien), Froschei. Sublimat, DELAFIELD'sche Hämatoxylinfärbung.

Fig. 1—11. Erwachsenes dotterhaltiges Ei.

Fig. 1 B. Theil eines Kerns.

Fig. 1 A der ganze zu Fig. 1 B gehörige Kern; der innerhalb der punktierten Linie befindliche Theil entspricht der Fig. 1 B.

Fig. 2—10. Kernpartien.

Fig. 2—4, 11. In Auflösung begriffene Nucleolen.

Fig. 12. Etwas schematisirte Darstellung der Auflösung der Nucleolen in Nucleinkörper.

Fig. 13 u. 14. Mittelgroßes dotterloses Ei.

Fig. 13, Kern vollständig.

Fig. 14, Auflösungsfigur eines Nucleolus.

Tafel XXXVI.

Multinucleoläre Eier (Amphibien), Fortsetzung. Froschei. Sublimat, Jodgrünfuchsin, Kanadabalsameinschluss nach Differenzirung durch absoluten Alkohol.

Alle Figuren stellen lediglich Kerne oder Kernpartien dar, nur in Fig. 10 und 14 sind die Umrisse des zugehörigen Eies angegeben.

In Fig. 11, 12, 13, 15, 21 sind die Kerne umrissen, aber nur theilweise ausgeführt.

Fig. 17—19 und 22 stellen kleine Stücke des Kerns, meist nur Auflösungsfiguren von Nucleolen dar.

Fig. 1—7. Allerjüngste Eistadien, noch grünkernig (Jodgrünfuchsin).

Fig. 8 u. 9. Übergangsformen zwischen den jüngsten grünkernigen (Jodgrünfuchsin) und den älteren violettkernigen (Jodgrünfuchsin) Eiern.

Fig. 10—16, 20 u. 21. Verschiedene Entwicklungsstadien von noch dotterlosen, aber schon violettkernigen (Jodgrünfuchsin) Eiern: je größer die Kerne sind, desto älter waren die zugehörigen Eier.

Fig. 22. Aus einem im Anfang der Dotterbildung stehenden Ei.

Fig. 8—16. Die Nucleolen liegen in hellen Höfen, welche außen von den kleinen Nucleinkörpern begrenzt werden. In Fig. 11, 12 und 15 ist die äußere Begrenzung dieser Höfe meist nur durch eine Linie angedeutet.

Tafel XXXVII.

Multinucleoläre Eier, Fortsetzung.

Fig. 1 u. 2. Dotterhaltiges großes Froschei. Sublimat, Jodgrünfuchsin, Einschluss in Kanadabalsam nach Differenzirung durch absoluten Alkohol.

Fig. 1. Kern. Die Nucleolen sind sämmtlich gezeichnet, aber nur zum Theil in den feineren Details ausgeführt, zum anderen Theil lediglich in den Umrissen angegeben. Die kleinen violetten Nucleolen in der Mitte des Kerns (bei *m*) stellen Knospen der großen dunkelrothen Nucleolen dar.

Fig. 2*a*—2*c*. In Auflösung begriffene Nucleolen aus demselben Eikern, dem der Schnitt Fig. 1 entnommen ist.

Fig. 3—13. Cobitis-Ei.

Fig. 3—8. Alkoholhärtung, Jodgrünfuchsinfärbung, Glycerineinschluss und Differenzirung durch Glycerin.

Fig. 9*B*. Sublimat, Pikrokarmmin.

Fig. 10—13. Chromsäure, Alaunkarmmin.

Fig. 3*a*—3*e*. Junge dotterlose Eier von verschiedener Entwicklungsstufe. Fig. 3*a* das jüngste. Aus einem Zupfpräparat.

Fig. 4. Sehr junges Ei (gleich Fig. 3*a*) aus einer Schnittserie.

Fig. 5—8. Kerne, resp. Nucleolen von dotterlosen Eiern etwa gleicher Entwicklungsstufe.

Fig. 6—8 stärker vergrößert.

Fig. 7 und 8 Nucleolen.

Fig. 6 Kern.

Fig. 5 Kern mit den Umrissen des Zelleibes.

Fig. 9*B*. Großes dotterhaltiges Ei. Der Zelleib ist nur theilweise wiedergegeben. Das ganze Ei ist in Fig. 9*A* sehr schwach vergrößert dargestellt. Die entsprechenden Abschnitte beider Figuren zeigen den gleichen Farbenton.

Fig. 10—13. Dotterlose Eier.

Fig. 11—13. Junge Eier von etwa gleicher Entwicklungsstufe.

Fig. 10. Etwas älteres Ei.

Tafel XXXVIII.

Fig. 1—12. *A*, uninucleoläre Eier. Fig. 13—21. *B*, Muskelkerne. Fig. 22 bis 30. *C*, Protozoen. *D*, multinucleoläre Drüsen.

Fig. 1—12 Katzeier. Sublimat.

Fig. 1 und 2. Jodgrünfuchsin, Kanadabalsameinschluss nach Differenzierung durch absoluten Alkohol.

Fig. 3—12. Färbung durch DELAFIELD'sches Hämatoxylin.

Fig. 1. Etwas älteres Ei aus einem mehrschichtigen Follikel, mehrere Follikel epithelkerne sind gezeichnet.

Fig. 2. Junges Ei aus einem primären Follikel.

Fig. 3—12. Eikerne.

In Fig. 9—11 sind die Umrisse des zugehörigen Eies angegeben.

Fig. 3 und 4, ältere Eier aus GRAFF'schen Follikeln.

Fig. 5—8, etwas jüngere Eier.

Fig. 8, Nucleolus.

Fig. 9—12, ganz junge Eier aus primären Follikeln.

Fig. 12, allerjüngster Eikern.

Fig. 13—21. Muskelzellkerne von *Ascaris*. Osmiumsäure-Pikrokarmin.

Fig. 22—30. Protozoen. Sublimat, Jodgrünfuchsin.

Fig. 25. Kanadabalsameinschluss nach Differenzierung durch absoluten Alkohol, alle übrigen Figuren Einschluss in Glycerin und Differenzierung durch Glycerin.

Fig. 22—26. Infusorien.

Fig. 22. *Paramecium*.

Fig. 23. Verschiedene Nucleolen von *Paramecium*.

Fig. 24. Infusor?

Fig. 25. *Stentor*-Kern.

Fig. 26. *Stylonychia*-Kern mit einem Theil des Zelleibes.

Fig. 27—30. Kerne von frei lebenden Actinosphären nebst Theilen des umhüllenden Protoplasmales.

Fig. 31 *A* u. 31 *B*. Kern des Seitengefäßes von *Ascaris*. Sublimat, Hämatoxylin.

Fig. 31 *A*. Schwächer vergrößert.

Fig. 31 *B*. Kleiner Theil des Kerns.

Fig. 32—35. Beindrüsenkerne von *Phronima*. Alkoholhärtung.

Fig. 32—34. Karminfärbung.

Fig. 35. Jodgrünfuchsin, Kanadabalsameinschluss nach Differenzierung durch absoluten Alkohol.

Tafel XXXIX.

Multinucleoläre und uninucleoläre Drüsen.

Fig. 1—9. Multinucleoläre Drüsenkerne.

Fig. 10—25. Uninucleoläre Drüsenkerne.

Fig. 1—9. Spinndrüsen der Raupen von *Saturnia Pernyi* von drei verschiedenen Entwicklungsstadien der Raupen. Sublimat, Jodgrünfuchsinfärbung.

Fig. 1, 3, 4. Glycerindifferenzierung und Einschluss in Glycerin.

Fig. 2, 5—9. Differenzierung durch absoluten Alkohol, Einschluss in Kanadabalsam.

Fig. 1, 2, 5, 9. Kerne der ältesten Raupen.

Fig. 3, 4, 7, 8. Kerne etwas jüngerer Raupen.

Fig. 6. Kern einer noch jüngeren Raupe.

Fig. 1. Theil eines Kerns und des begrenzenden Protoplasmaleibes.

Fig. 3 u. 4. Kern nebst einem Theil des einhüllenden Zelleibes.

Fig. 3. Schwach vergrößert.

Fig. 2, 5—9. Kerne.

Fig. 5. Aus einem sehr dünnen Schnitt und nach starker Alkoholdifferenzirung.

Fig. 10—24. Kerne der MALPIGHI'schen Geräße von *Blatta*. Jodgrünfuchsin.

Fig. 25. Darmepithelkerne von *Blatta*. Jodgrünfuchsin.

Fig. 10—21 u. 25. Differenzirung durch absoluten Alkohol und Einschluss in Kanadabalsam.

Fig. 22—24. Differenzirung durch Glycerin und Einschluss in Glycerin.

Tafel XL.

Auswanderung von Nucleolen aus dem Zelleib und von ihnen ausgehende Neuzellbildung. Multinucleoläre Ganglienzellen (von Gastropoden).

Fig. 1—3. *Doris*. Sublimat, MAYER'sches Karmin, Photographien, schwächer vergrößert.

Fig. 1.



Fig. 2.

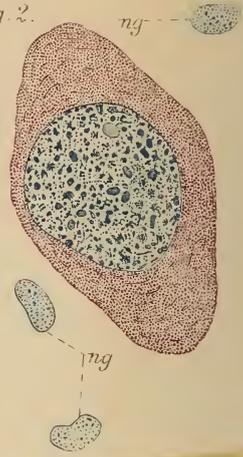


Fig. 3.



Fig. 7.



Fig. 6.

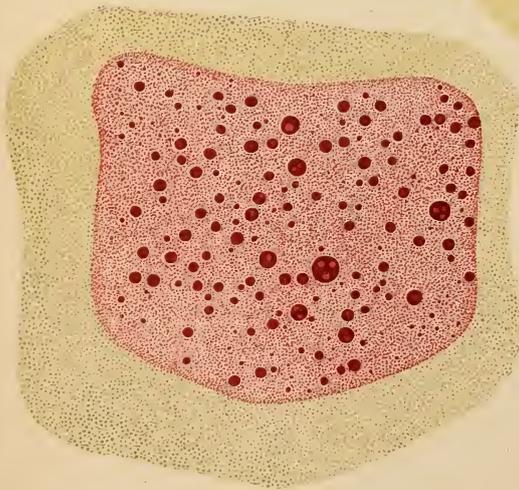


Fig. 9.

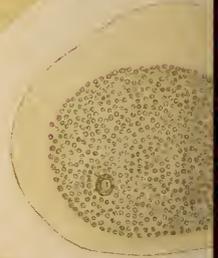


Fig. 8.

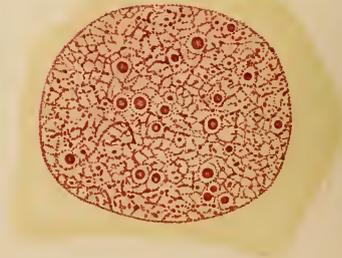


Fig. 15.



ng

Fig. 4.

Fig. 5.

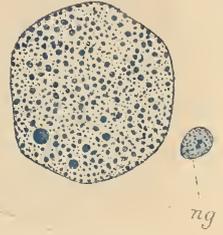
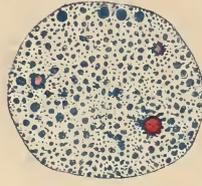
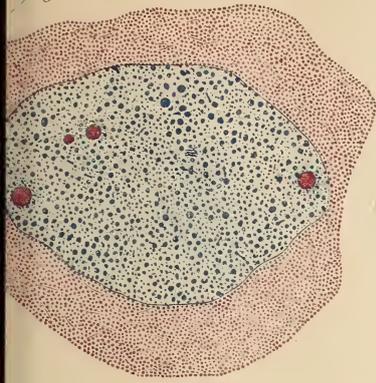


Fig. 12.

Fig. 11.

Fig. 10.



Fig. 13.

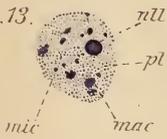


Fig. 14.





Fig. 1



Fig. 2.

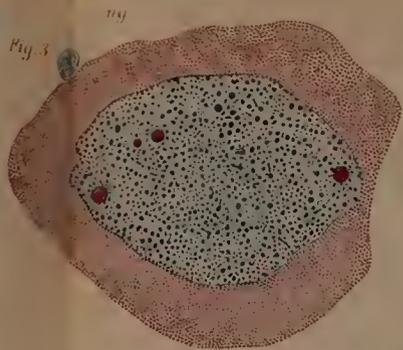


Fig. 3



Fig. 4

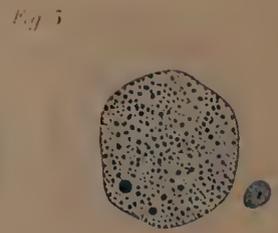


Fig. 5

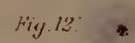


Fig. 12



Fig. 11



Fig. 10.

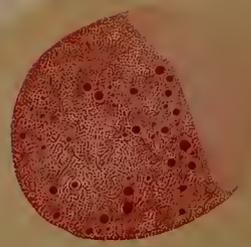


Fig. 7.

Fig. 6.

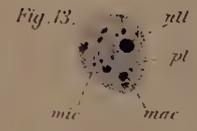


Fig. 13.



Fig. 9.



Fig. 14.



Fig. 8.



Fig. 15

Fig. 8.

Fig. 30.

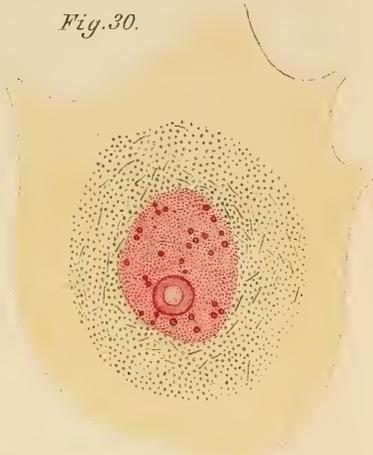
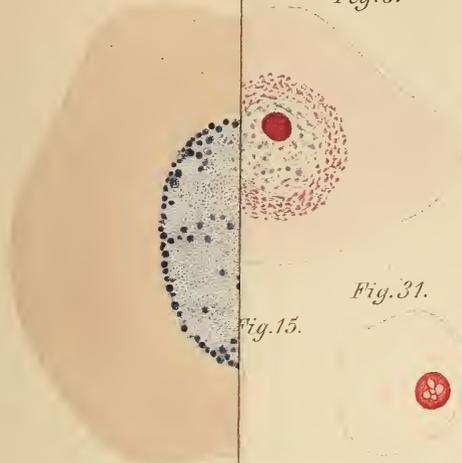


Fig. 31.



Fig. 15.

Fig. 32.



Fig. 2.

Fig. 16.

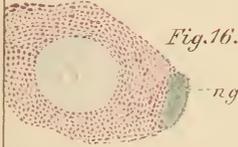


Fig. 17.

Fig. 18.



Fig. 19.

Fig. 22.

Fig. 23.

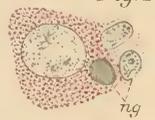


Fig. 20.

Fig. 21.

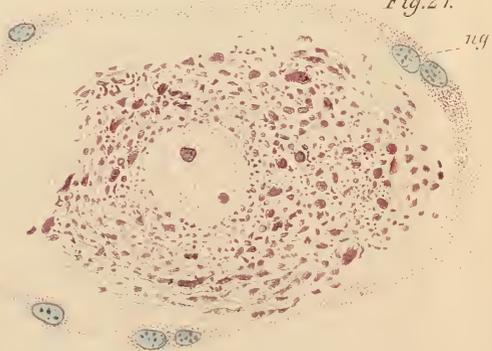
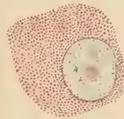


Fig. 24.

Fig. 29.

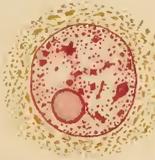




Fig. 1.

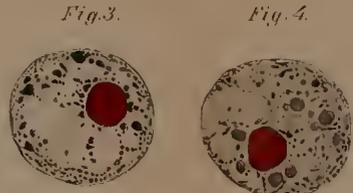


Fig. 3.



Fig. 4.

Fig. 7.



Fig. 8.

Fig. 30.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 10.

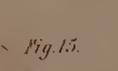


Fig. 15.

Fig. 31.



Fig. 2.



Fig. 9.



Fig. 11.



Fig. 16.

Fig. 32.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 17.

Fig. 18.



Fig. 23.



Fig. 19.

Fig. 22.



Fig. 20.

Fig. 21.

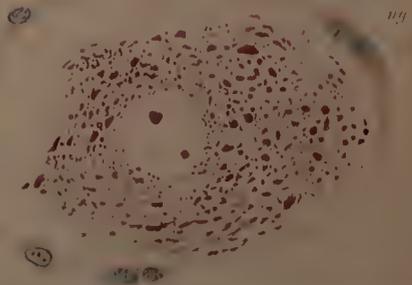


Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 29.



Fig. 24.



Fig. 25.



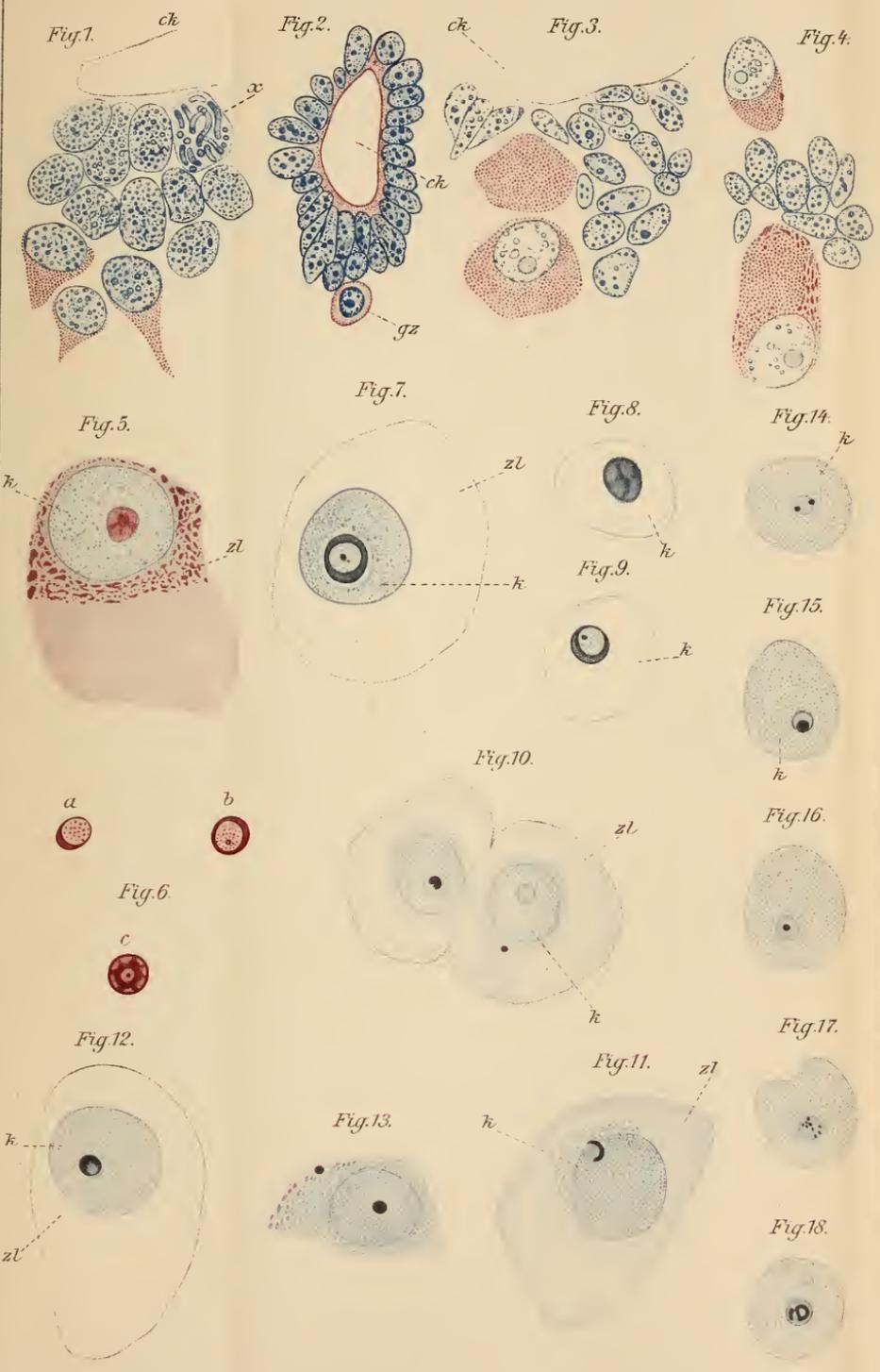


Fig. 2.



Fig. 3.

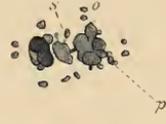


Fig. 4.



Fig. 5.

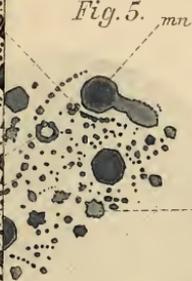


Fig. 6.

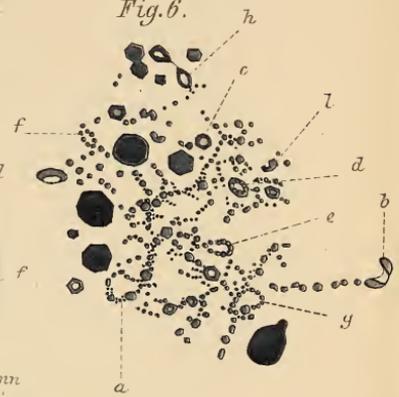


Fig. 9.



Fig. 10.

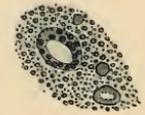


Fig. 14.



Fig. 11.



Fig. 12.

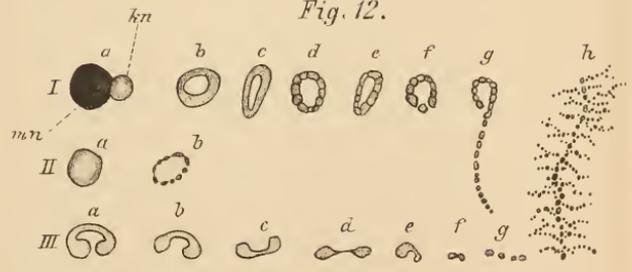


Fig. 1.B.

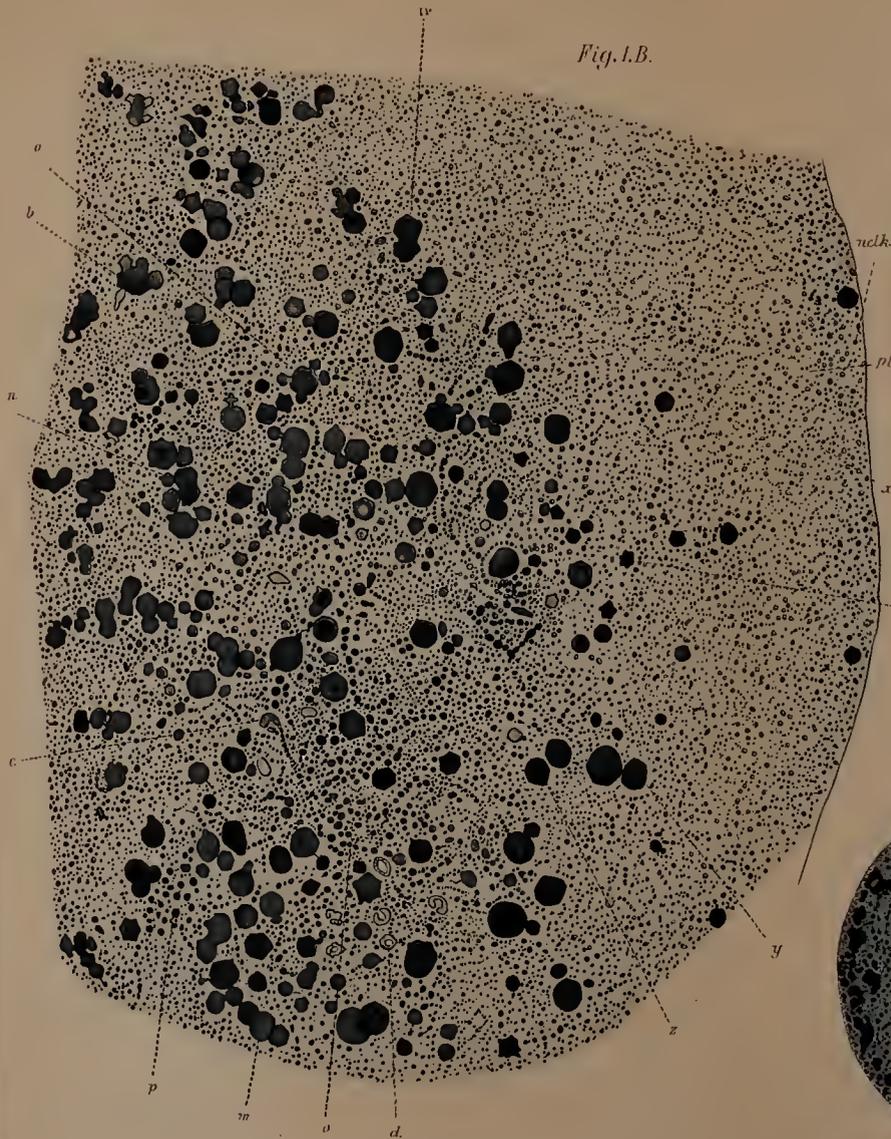


Fig. 1.A.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5. mn

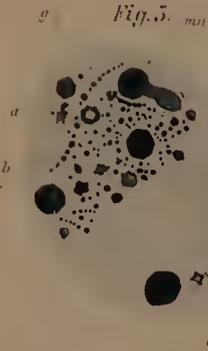


Fig. 6.

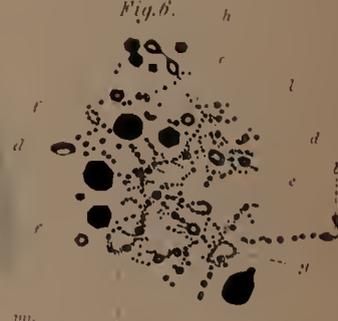


Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 7.



Fig. 13.

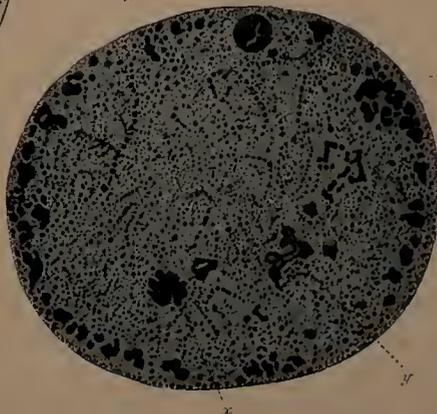


Fig. 14.



Fig. 11.



Fig. 12.

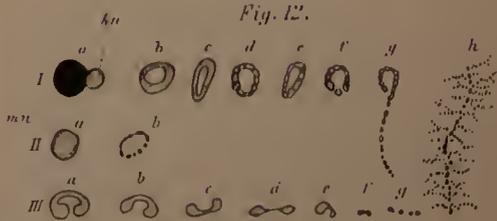


Fig. 1. Fig. 2.



Fig. 12.



Fig. 10.

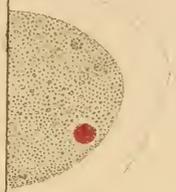


Fig. 11.

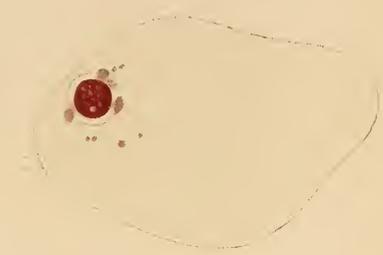


Fig. 15.

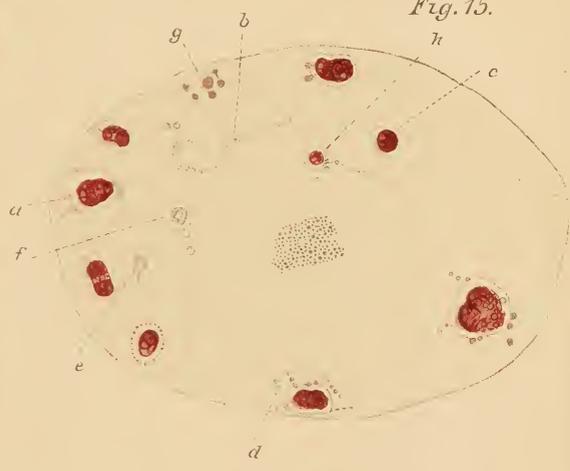


Fig. 21.



Fig. 18.



Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10. Fig. 11.



Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14. Fig. 15.



Fig. 16.

Fig. 17.



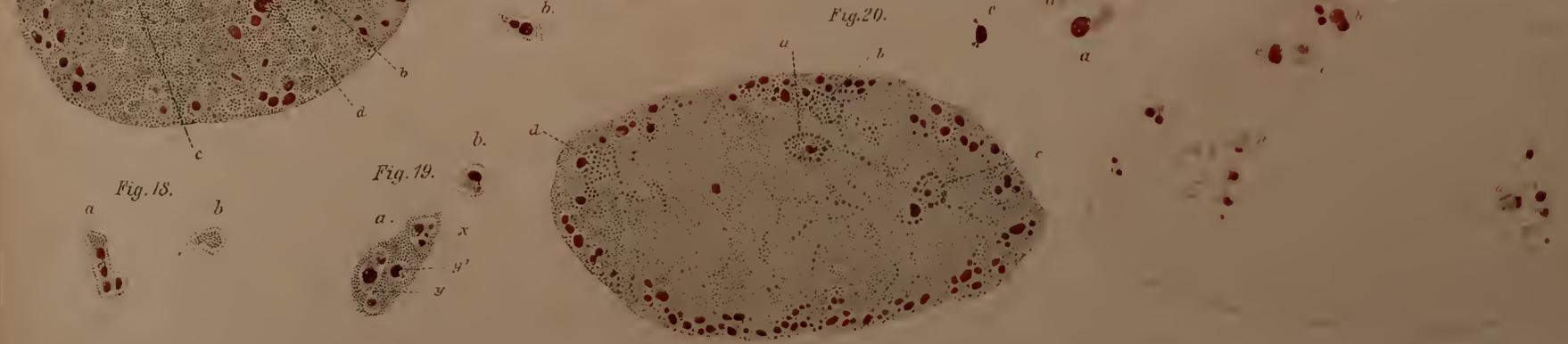
Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 22.

Fig. 21.







Faxl Haschke et E Rohde del.

Wilhelm Egelmaun

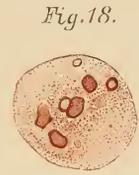
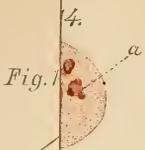


Fig. 31. A.

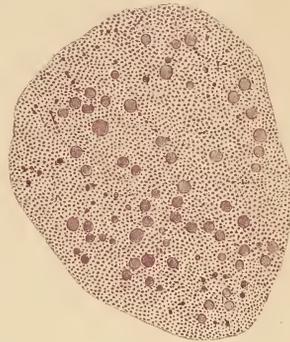


Fig. 31. B.



Fig. 32.

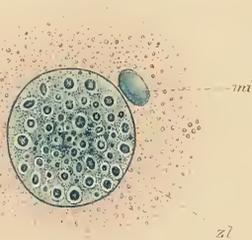
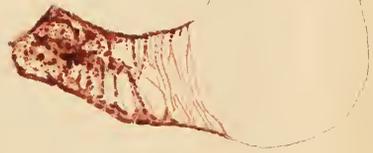


Fig. 24.



Fig. 33.



Fig. 34.

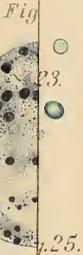


Fig. 4.



Fig. 30.

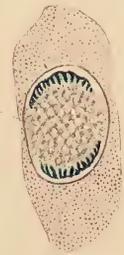


Fig. 29.



Fig. 35.



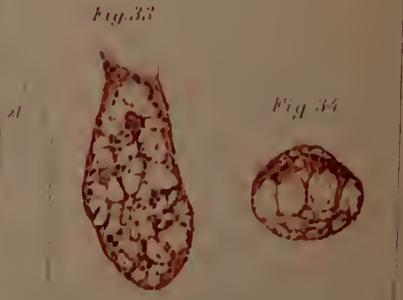
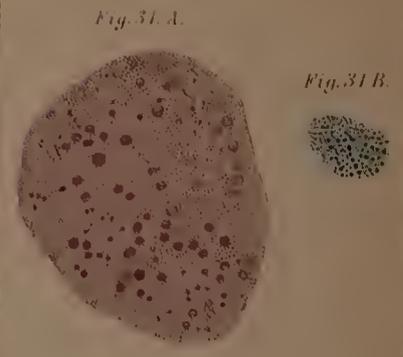
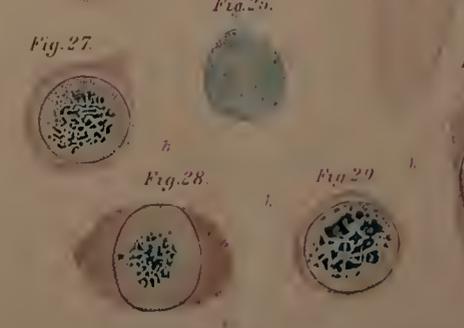
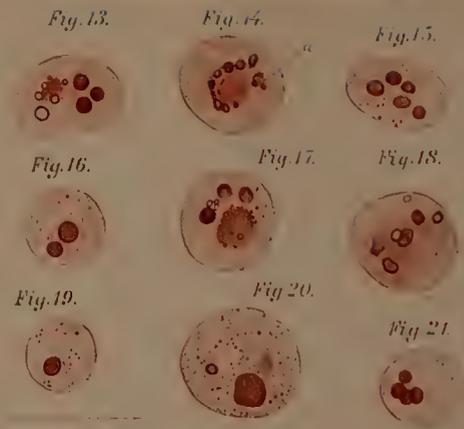
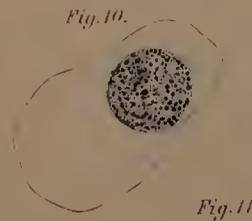
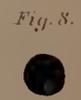


Fig. 1.

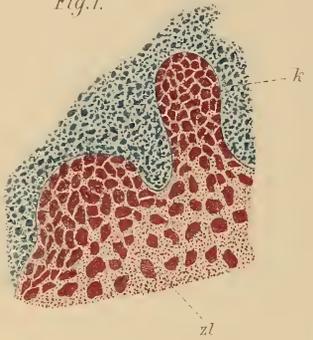


Fig. 3.

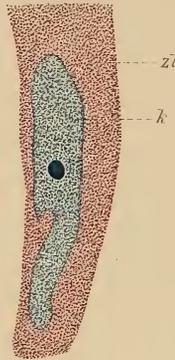


Fig. 4.

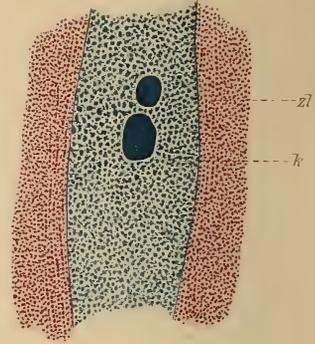


Fig. 2.

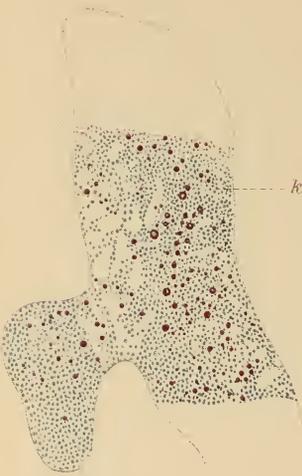


Fig. 5.



Fig. 6.

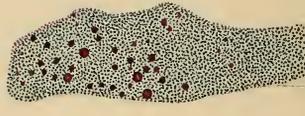


Fig. 8.



Fig. 9.

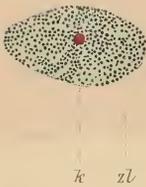
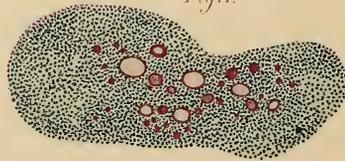
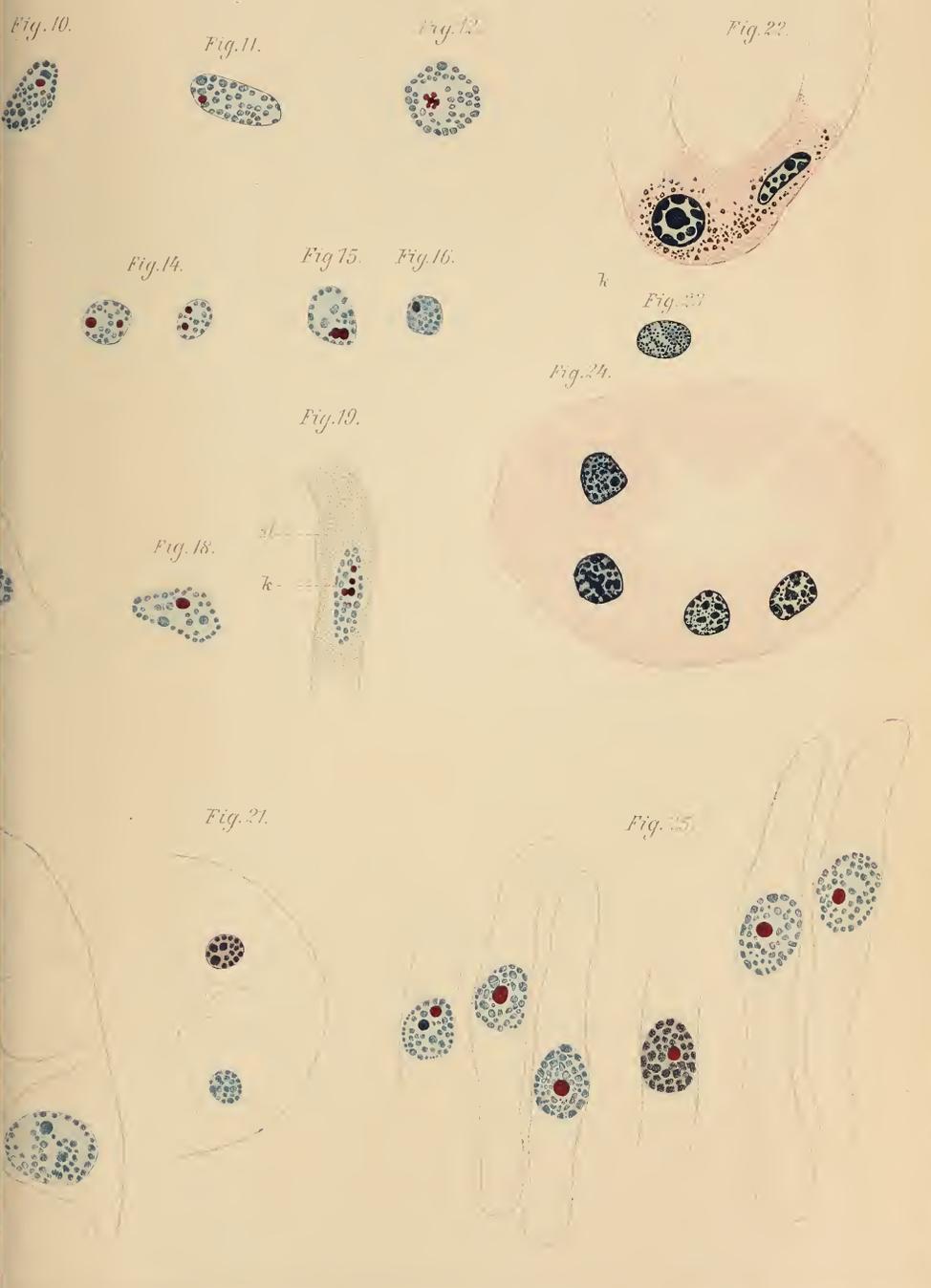


Fig. 7.





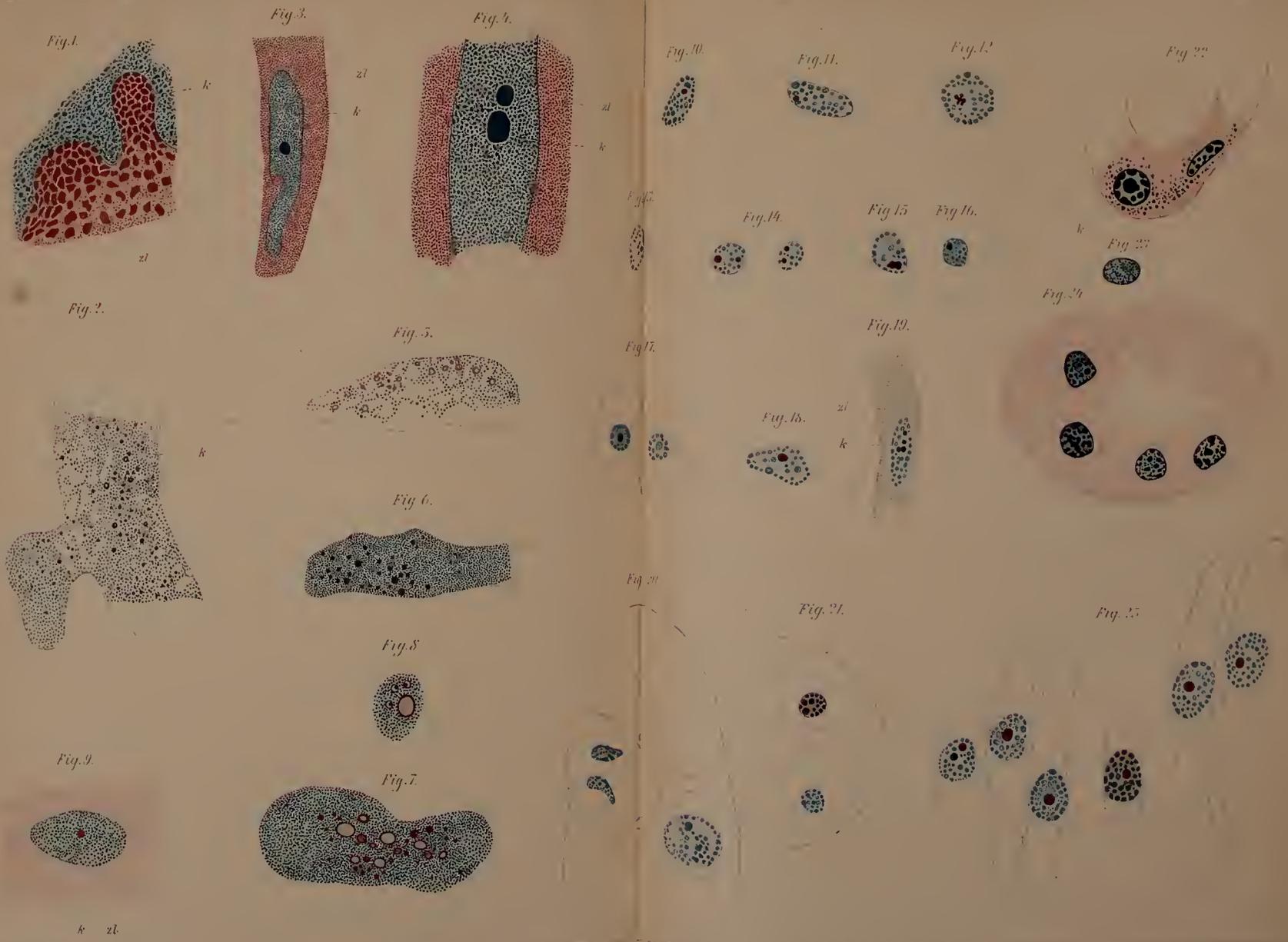


Fig. 1.

Fig. 1.

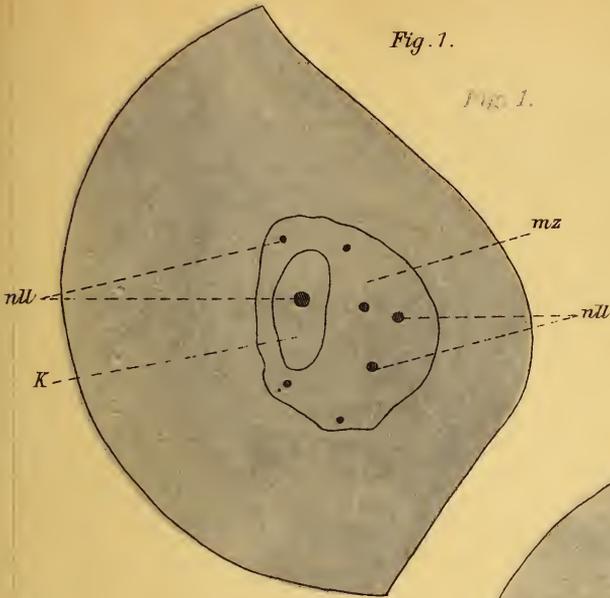


Fig. 2.

Fig. 2.

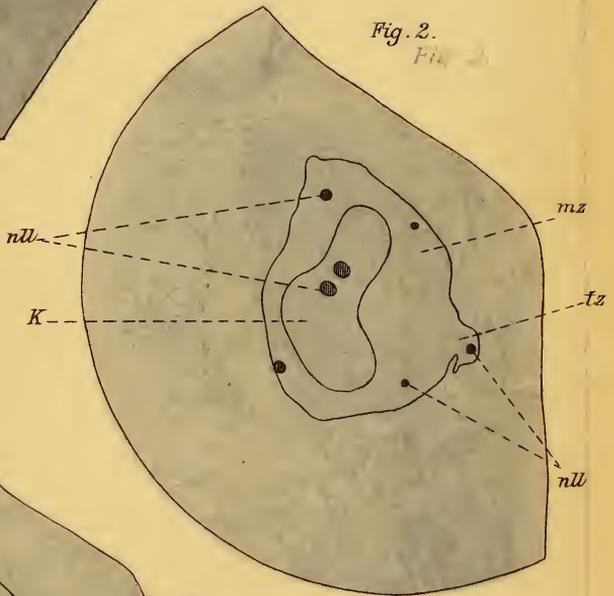
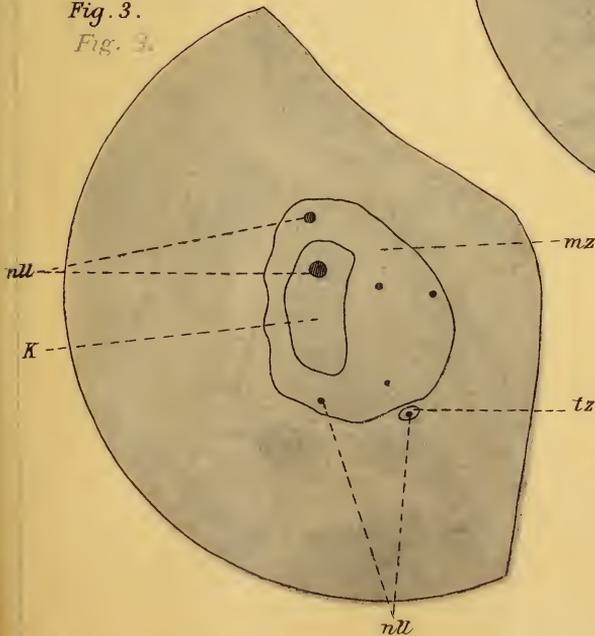


Fig. 3.

Fig. 3.



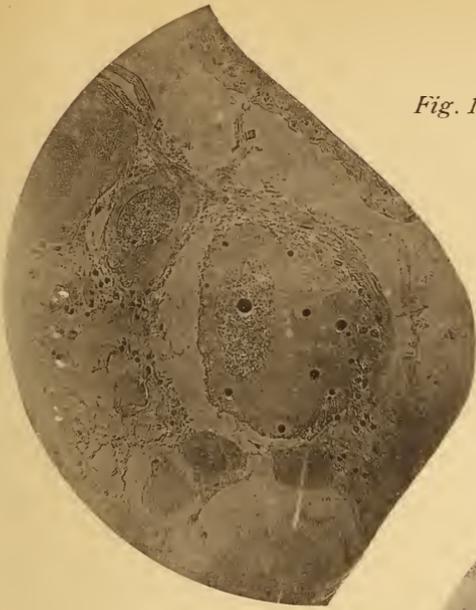


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.