Vergleichende Eistudien 1.

Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies.

Von

Paul Buchner, München.

(Hierzu Tafel I—X und 31 Textfiguren).

Inhalt.

	Seite
I. Die bisherigen Beobachtungen über akzessorische Kerne im Insektenei	2
II. Spezieller Teil der eigenen Untersuchungen	10
1. Sphegiden (Solenius)	10
2. Apiden	40
a) Andrena	40
b) Osmia	53
c) Sphecodes und Prosopis	58
d) Bombus	59
3. Vespiden	69
4. Formiciden.	70
a) Camponotus	70
b) Myrmecina	88
5. Ichneumoniden	95
a) Rhyssa	95
b) Trogus	104
6. Tenthrediniden	111
a) Tenthredo mesomelas	111
b) Tenthredo albicornis	120
c) Allantus	124
d) Arge pagana	133
e) Weitere Blattwespen	139
7. Cynipiden und Chalcididen	141
III. Allgemeiner Teil	143
1. Die akzessorischen Kerne, ihre Entstehung, ihr Wesen, ihre Funktion	143

	Seite
a) Ihre Kernnatur	143
b) Ihre Entstehung	151
c) Ihre Degeneration	166
d) Ihre Funktion	167
e) Andere Fälle von Dezentralisation der Zelle	169
f) Chromosom und Chromatin	172
2. Die Chromosomen und Nukleolen während des Eiwachstums	177
3. Die keimbahnbegleitenden Substanzen	184
4. Einige Leitsätze	190

I. Die bisherigen Beobachtungen über die akzessorischen Kerne des Insekteneies.

Die Kenntnis der Strukturen, denen die vorliegende Untersuchung gewidmet ist, geht bis in das Jahr 1884 zurück, in dem Blochmann „Ueber eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen“ berichtete. In dieser vorläufigen Mitteilung spricht er von auffallenden Kernverhältnissen der Ameisen, auf die ihn zuerst Bütschli bei *Camponotus* aufmerksam gemacht hatte. Der Eikern treibe hier schon frühzeitig von knötchenförmigen Verdichtungen der Membran ausgehende Knospen, die allmählich größer werden, sich ablösen und selbst Kernstruktur annehmen. Auf solche Weise entstehe ein ganzer Haufen von Kernen, in dessen Mitte der eigentliche Eikern, mit fortschreitender Knospenabgabe kleiner geworden, sich wohl unterscheiden lasse. Die neuen Kerne besitzen Membran, Kerngerüst und einen oder zwei Nukleolen. Im Verlauf des weiteren Wachstums der Eizelle breiten sich die Kerne bei *Camponotus* über die Oberfläche des Eies aus; bei *Formica fusca*, *Myrmica*, *Vespa*, bei denen sich ganz ähnliche Knospungsvorgänge finden, sollen sie jedoch auf den vordersten Teil des Eies beschränkt bleiben. In alten Eiern läßt sich nur noch der ursprüngliche Eikern nachweisen, der sich gegenüber den übrigen durch ein dichteres, stärker färbbares Gerüst auszeichnet; wie diese schwinden, blieb noch unklar, ein Uebergang in Dotterkörner, die noch während ihres Bestehens auftreten, war nicht zu beobachten.

Eingehender kam dann Blochmann nochmals im Jahre 1886 auf diese Vorgänge zurück; die ersten Entstehungsbilder deutete er nun etwas anders. Die „knötchenförmigen Verdichtungen“

stellen kleinste, anfangs membranlose Vakuolen dar, in denen sekundär ein Chromatinkorn auftritt. An der Deutung als Knospungsvorgang aber hält er fest. Er bezeichnet die neuen Kerne jetzt als Nebenkerne; an Größe erreichen, ja übertreffen sie sogar oft den Mutterkern. Eine Teilung konnte an ihnen nicht beobachtet werden, obwohl sie nach ihrer Ausbreitung unter der Eioberfläche zahlreicher zu sein schienen als vorher während ihrer Ansammlung um den Eikern. Auch die Art ihres Schwindens blieb nach wie vor ungeklärt, eine unregelmäßige Kontur der Kerne in alten Eiern sieht Blochmann als Zeichen der Degeneration an. Eine größere Bedeutung glaubt er ihnen überhaupt nicht zuschreiben zu dürfen.

Zwischen die beiden Mitteilungen Blochmanns fällt die Untersuchung Stuhlmanns über „Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus“ (1886). So erfreulich an dieser Arbeit das Prinzip, viele Objekte zu vergleichen, ist, so verfällt der Verfasser doch in ihr in eine Reihe von Irrtümern, die zu dieser Zeit nicht mehr verzeihlich ist; so leugnet er z. B. noch das Uebergehen des Eikerns in eine Reifespindel. Auch hinsichtlich der „Nebenkerne“ reicht er an die klare Darstellung Blochmanns nicht heran. Er findet bei einer Anzahl Insekten ähnliche bläschenförmige Strukturen um den Eikern, leugnet aber ihre Kernnatur bestimmt, obwohl er sie durch eine Art Teilung aus dem Eikern hervorgehen läßt (!). Tatsächlich hat er die eigentlichen „Blochmannschen Kerne“, die er bei mehreren Objekten unter den Augen hatte, nicht klar geschieden von besonderen Ansammlungen von Vakuolen in der Nähe des Eikernes, z. B. bei Sphinx, die lediglich mit der Dotterbildung zusammenhängen, oder bei Musca, wo sie Korschelt eben beschrieben hatte (1886). Korschelt war durch diese Bläschen an die Blochmannschen Kerne erinnert worden und seitdem geht die Angabe, daß Musca solche besäße, durch die Literatur, ohne daß sie erwiesen wäre.

Die Unklarheit, die hier vorlag, und die vielen irrtümlichen Angaben über den Eikern aus jenen Jahren (Will!), insbesondere auch über Kernknospungen, wie die von Albani, der die Follikelzellen des Geophiluseies aus Eikernknospen entstehen lassen wollte, mögen die Ursache gewesen sein, daß Blochmanns Mitteilungen in der Folge völlig unberücksichtigt blieben. Erst 1903 hören wir wieder von den „Blochmannschen Kernen“ in den Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums von Groß, die aber vor der

eigentlichen Cytologie des Ovars Halt macht. Die auffallenden Kernfiguren konnten jedoch auch einer histologischen Betrachtungsweise nicht entgehen. Bei *Bombus terrestris* und *pratorum*, sowie bei *Vespa vulgaris* werden sie erwähnt, aber ganz anders gedeutet als von Blochmann. Groß erklärt sie für somatische Kerne, die — Follikelzellen angehörend — sich zunächst im zentralen Teil des Nährzellkolbens sammeln, und mit dem Beginn der Nährzellsekretion in das Ei übertreten. Hier umgeben sie anfangs den Eikern und wandern dann an die Peripherie; daraus, daß sie hier noch so lange erhalten bleiben, schließt er auf eine Bedeutung der Kerne und folgt hier einer schon von Korschelt geäußerten Ansicht, daß sie den auffallend kleinen Eikern bei der Dotterbildung unterstützen. Bei *Vespa* treten die Kernchen früher auf als bei *Bombus*, sogar einige schon, bevor eine Nährzellkammer formiert ist, so daß nach der Meinung von Groß der Irrtum Blochmanns wohl begreiflich ist; tatsächlich aber treten hier eben einige Kerne besonders früh in das Ei ein und schmiegen sich dicht an dessen Kern und später folgt ihnen die große Masse der Epithelkerne ganz wie bei *Bombus* nach. Während Groß die Deutung Blochmanns im Hinblick auf die Individualitätslehre der Chromosomen völlig veraltet und unannehmbar erscheinen mußte, konnte er sich bei seiner Darstellung auf einige ähnliche Vorkommnisse stützen (Eindringen der Testazellen in das Ei, Einfließen der degenerierenden Nährzellen in viele Insekteneier).

Bei Besprechung des Ovars von *Vespa media* und einer *Andrena spec.* macht Groß keine Angaben über das Vorhandensein von Blochmannschen Kernen.

Henney berücksichtigt in seinem Insektenwerk (1904) die uns interessierenden Strukturen ebenfalls. Er bringt sie in Zusammenhang mit den zahlreichen Angaben über Chromatinaustritt aus dem Eikern, wobei er die Beobachtungen von Lubbock und Albani für *Geophilus*, Born und Ruckert für *Batrachier* und *Selachier*, Bambecke für *Scorpaena*, Crety für *Distomum* heranzieht und meint, die quantitative Chromatin-Reduktion des Eikerns sei vielleicht viel wichtiger als die numerische bei den Reifeteilungen. Merkwürdig sei nur, daß die Chromatinmenge eine so sehr große sei und daß sie sich sehr lange erhalte, ja sogar vermehren könne. Er selbst beobachtete die Kerne auch bei der Honigbiene, wovon er eine Originalfigur gibt, und meint, daß sie hier nicht wie sonst vom

Eikern stammen, sondern von einem Sekret der Epithelzellen des Follikels. Sie schwinden hier später als bei der Wespe, wo auch er sie dicht an dem Kern vorfindet.

Eine Vorstellung, die gemeinsames mit der Henne gys bezüglich der Biene und der von Groß hat, entwickelt im gleichen Jahr Brunelli. Er meint zwar auch, es handle sich um somatische Kerne, die nichts mit dem Eikern zu tun haben, aber sie sollen nicht durch die polare Oeffnung des Eies bei den Nährzellen eintreten, sondern aus dem Follikel stammen und sich unter einem richtenden chemischen Zwang um den Eikern versammeln.

Die Untersuchung des Ovars von *Polistes pallipes* durch Marshall (1907) bringt nichts Neues. Er findet die den Eikern umgebenden Gebilde sehr kernähnlich, mit nukleolenähnlichen Körpern und einem unregelmäßigen Gerüst, kann sich aber nicht entschließen, sie als echte Kerne anzusprechen. Ueber ihren Ursprung äußert er sich nicht ¹⁾.

Marie Loyez (1908) schließt sich daher ihm an, wenn auch sie in einer kurzen, aber sorgfältigen Studie, die „Die Blochmannschen Kerne“ zum ausschließlichen Gegenstand hat, zu der Ueberzeugung gelangt, daß dieselben keine Kerne darstellen, sondern dem Plasma zuzurechnende Sekrete von flüssiger oder körnchenartiger Beschaffenheit, die etwas Chromatin führen und unter dem Einfluß der Fixierungsflüssigkeiten in einer Kerngerüste vortäuschenden Weise koagulieren. Produziert wird dieses Sekret von den Follikelzellen, dem Eikern und zum geringeren Teil von den Nährzellen. Sie leugnet also ebenso einen Knospungsprozeß am Eikern als auch das Einwandern fertiger somatischer Kerne, sei es aus dem Verband der Nährzellen oder des Follikels.

Als Material dienten ihr *Bombus hortorum*, *terrestris*, *muscorum*, *lapidarius*, *Vespa germanica* und *crabro*, *Xylocopa violacea*. Loyez führt als Beweis gegen die Kernnatur an, daß, wenn auch die größeren

¹⁾ Wenn Marshall angibt, daß Paulke auch die Blochmannschen Kerne bei der Biene beobachtete, so ist das nicht richtig; sie sind ihm merkwürdigerweise entgangen.

Bläschen sehr kernähnlich seien, doch alle Uebergänge von solchen zu kleineren führten, die ganz den Eindruck machten, als ob lediglich der Inhalt einer kleinen Vakuole koaguliert sei. Ferner mache schon die große Zahl der Pseudokerne es unmöglich, daß sie — wie Großwolle — Follikelkerne darstellen oder — gemäß der Blochmannschen Auffassung — alle von dem einen Eikern stammten, den sie noch dazu oft an Größe überträfen. Ferner unterscheiden sie sich strukturell von den Follikelkernen, auch ihre Verschiedenheit vom Eikern sei nicht weniger auffallend, welch letzterer meist eine zentrale verklumpte Chromatinmasse enthalte, die den Pseudokernen fehle.

Die genetischen Beziehungen zum Follikelepithel erhärtet Loyez durch die häufige oberflächliche Lage der Bläschen. Manchmal beobachtet sie auf Schnitten einen direkten Uebertritt geformter Substanzen aus den Follikelzellen in das Ei, ja bei *Bombus* könne man Fäden des „Kerngerüsts“ der Blochmannschen Kerne in Zusammenhang mit den Plasmafäden der Follikelzellen beobachten und wo die Vakuolen noch klein sind, könne man die jeweilige Zugehörigkeit zu je einer Follikelzelle konstatieren.

Hinsichtlich der Beteiligung des Eikernes schreibt sie, daß man zu Beginn des Eiwachstums „leicht einen Chromatinaustritt beobachten kann“. Das Plasma ist dann beladen mit Körnern, die sich ganz wie die Chromatinkörner des Kernes färben. Später umgeben diese sich mit einer Vakuole, in der, wenn sie größer geworden ist, die merkwürdigen Niederschlagsbilder erscheinen. Die Angaben Blochmanns werden bestätigt, daß die Dotterkugeln lange vor der Degeneration der Pseudonuklei auftreten, der sehr späten Degeneration derselben geht eine synapsisähnliche Verklumpung ihres Inhalts voraus, von der alle Uebergänge zu homogenen Dotterkugeln führen.

Verdienstlich an der Untersuchung ist auch, daß Loyez zum erstenmal das färberische Verhalten der Gebilde studiert hat; sie nehmen vor allem die basischen Farbstoffe auf, schwärzen sich sehr stark mit Eisenhämatoxylin, die Pseudonukleolen in ihnen sollen gewisse Plasmafarben festhalten; Beziehungen zu Fetten bestehen keine, ebenso wenig zu Mitochondrien, denn bei Benda-färbung verhalten sie sich wie die echten Kerne. Ueber eine eventuelle Teilungsfähigkeit der Bläschen berichtet Loyez nichts, obwohl

sie solche mit scharf abgesetzten Knospen beschreibt, die den Gedanken an eine solche wohl keimen lassen könnten.

Obwohl durch diese Arbeit der Groß-Brunellischen Auffassung der Boden scheinbar entzogen scheinen mußte, kommt Govaerts 1913 wieder zu dem Schluß, daß doch die zwischen den Nährzellen eingekeilten Follikelzellen in das Ei einwandern. Es ist dies aber offenbar auf eine falsche Deutung der Loyezschen Angaben zurückzuführen, an die er sich völlig anlehnt. Denn er schreibt: „Ce qui est certain, c'est que, comme le signalait déjà Mlle Loyez, dans l'ensemble des noyaux de Blochmann qui occupent la périphérie de l'ovocyte, la grande majorité sont bien des „pseudonoyaux“, mais que probablement quelques-uns sont des noyaux des cellules folliculeuses de la chambre nourricière entraînés par le courant plasmatique. Il est de toute vraisemblance que ces noyaux, dont la colorabilité affaiblie indique déjà une tendance à la dégénérescence au moment où ils pénètrent dans l'ovocyte, n'y jouent plus aucun rôle actif.“ Tatsächlich nimmt Loyez nur eine Entstehung der „Pseudokerne“ aus Nährzellen *sekret* an, nicht eine Einwanderung von Follikelkernen. Auch Govaerts liefert keine Beweise dafür. Mitochondrien beobachtet er in den Nährzellen und im Ei, besonders an dessen Oberfläche, so daß sich hier die Kerne mit ihnen mengen.

Das gleiche Jahr bringt noch eine sehr umfangreiche Untersuchung von Pantel, aus deren Figuren zu entnehmen ist, daß auch bei Dipteren ganz ähnliche Strukturen vorkommen (z. B. bei *Gymnosoma*, *Carcelia*, *Fausta*), während alle sicheren Angaben bisher sich auf Hymenopteren bezogen. Der Autor geht aber auf die Dinge nicht weiter ein.

Dies war der Stand der Literatur, als meine kurze erste Mitteilung über die Blochmannschen Kerne erschien (1913). Eine größere Uneinigkeit der Autoren kann man sich nicht leicht denken. Die einen erklärten die Gebilde für echte Kerne, die anderen für Plasmastrukturen, eine Partei erklärt sich für ein Einwandern somatischer Kerne, eine andere für eine Knospung am Eikern, eine dritte spricht von Sekreten, die mehr oder weniger chromatischer Natur sind. Der eine Autor hält die Dinge für wichtige, den Kern entlastende Strukturen, dem andern scheinen sie sehr nebensächlicher Natur. Mir begegneten die Blochmannschen Kerne zum erstenmal beim Studium der ja auch von Blochmann zum erstenmal beobachteten *Camponotus*-Symbionten schon vor einer Reihe

von Jahren; aber seitdem haben mir die merkwürdigen Bilder, die sich da bieten, nicht mehr los gelassen. Da ich mich bald von ihrer echten Kernnatur ebenso fest überzeugte, wie davon, daß keine Follikelkerne einwandern, schien sich mir hier eine besonders günstige Gelegenheit zu bieten, eine Reihe wichtiger Fragen der Zellenlehre zu beantworten. Meine ersten Eindrücke legte ich in der erwähnten vorläufigen Mitteilung (1913) nieder. Ich betonte damals vor allem die Kernnatur und bezeichnete sie als trophochromatische Karyomeriten, da ich einmal beobachten konnte, daß die Chromosomen jedesmal im Eikern vereinigt blieben und die Blochmannschen Kerne nur funktionelles Chromatin führten und andererseits zu der ursprünglichen Blochmannschen Auffassung einer Kernknospung neigte. Besonders waren es Bilder, die ich bei einer Ichneumonide fand, wo die ersten Kernchen noch im innigsten Verband mit dem Eikern standen, die ich nicht anders deuten konnte. Weiterhin erkannte ich die wohl schon bei Blochmann zwischen den Zeilen zu lesende selbständige Vermehrungsfähigkeit der neuen Kerne durch Teilung und Knospung und sprach mich für einen beträchtlichen funktionellen Anteil derselben bei der Dotterbildung aus. Für die Chromidienlehre in ihrer Anwendung auf die Metazoenzelle schienen mir meine Beobachtungen eine wesentliche Stütze darzustellen.

Seitdem habe ich, wenn auch durch andere Arbeiten oft lange abgehalten, noch ein ansehnliches Beobachtungsmaterial gesammelt, das, wie ich gleich hier betonen will, in manchem meine ursprüngliche Auffassung abänderte, meine Ueberzeugung, daß es sich um echte, aber chromosomenfreie Kerne handle, aber noch festigte. Dadurch, daß ich eine sehr große Anzahl von Objekten heranzog, glaube ich einen festeren Boden für die Schlußfolgerungen gelegt zu haben, als das bei Berücksichtigung einer oder einiger Formen der Fall sein konnte. Eine gründliche vergleichende Forschungsweise allein birgt meiner Meinung nach die Möglichkeit, auf einem Gebiet, das wie das vorliegende eigentlich eine mikrochemische Untersuchungsmethode erheischte, auch mit morphologischer Betrachtungsweise Ersprößliches zu leisten, und der kurz gefaßten Einzeluntersuchungen mit weitgehenden Schlußfolgerungen besitzen wir, glaube ich, schon gerade genug. Darum soll auch dieser ersten vergleichenden Eistudie eine weitere, in Vorbereitung befindliche folgen, die dem vorliegenden verwandte Fragen behandelt.

Nachzutragen ist noch, daß seit 1913 noch eine Arbeit sich

mit den Blochmannschen Kernen befaßt; Hegner beschreibt 1915 dieselben bei *Camponotus*, nachdem meine auf dieses Objekt sich beziehenden Figuren schon einige Jahre gezeichnet waren. Ueber seine Vorgänger kommt er in dieser Untersuchung auch nicht hinaus. Obwohl er hunderte von jungen Stadien beobachtete, konnte er den Ursprung der „secondary nuclei“ nicht genau bestimmen. Er hält sie aber doch für Kerne, denn er meint, man könne die Erscheinung für eine Art frühzeitiger Diminution erklären. „The function and fate of the secondary nuclei cannot be stated with any degree of certainty.“ Interessanter sind seine Beobachtungen am Ei von *Apanteles glomeratus*, das wie das vieler verwandter kleiner parasitischer Formen (Chalcididen) nur eine geringe Größe erreicht; die Kernchen durchsetzen hier ausschließlich die vordere Hälfte des Eies, scheinen Beziehungen zum Eikern zu haben und schwinden rasch wieder. Bei *Ageniaspis*, *Encyrtus* und anderen kleinen Hymenopteren aber fehlen entsprechende Strukturen ganz (Silvestri, Martin (1914), Hegner). Auch in dem kleinen *Rhodites*-Ei (*Rhodites ignota*) fanden sich sekundäre Kerne.

Soweit die Angaben der Literatur über unser Objekt. Wir werden sie, nachdem wir unsere eigenen Beobachtungen dargelegt haben, noch mehrfach heranziehen müssen, um sie mit diesen in Beziehung zu bringen. Zunächst aber sollen dieselben unabhängig von den Anschauungen der früheren Bearbeiter geschildert und geprüft werden. Die Reihenfolge, in der ich die Ovogenese der untersuchten Tiere nun vortragen will, ist keine streng systematische, wenn auch im allgemeinen die einzelnen Gruppen im Zusammenhang bleiben werden, sondern ist durch die verschiedenen Erscheinungs- bzw. Entstehungsformen der akzessorischen Kerne bedingt.

Die Untersuchung wurde im Frühjahr 1916 abgeschlossen und seitdem keine textliche Veränderung mehr vorgenommen. Ihr Druck verzögerte sich durch die kriegswirtschaftlichen Schwierigkeiten der Zeit. Ein Teil derselben wurde beseitigt, indem die Kgl. B. Akademie der Wissenschaften die Güte hatte, die Herstellung der Tafeln durch einen namhaften Zuschuß zu erleichtern. Für ihr Entgegenkommen spreche ich ihr auch an dieser Stelle meinen Dank aus.

II. Eigene Untersuchungen.

1. Sphegiden (Taf. I, II).

Als Vertreter der Sphegiden wählte ich *Solenius vagus* L., eine Form, die einer Untergattung von *Crabro* angehört. Zunächst seien die Verhältnisse der Nährzellen näher geschildert und dann erst auf die Entwicklung der Eizelle eingegangen.

Nährzellen. Die jüngsten, in meinen Präparaten vorhandenen Nährzellen besitzen noch einen einzigen Nukleolus, der mehr oder weniger in der Mitte des Kernes liegt. Das Liningerüst, das durch den Nukleolus etwas zentriert sein kann, enthält nur spärliche kleinste Chromatingranula eingelagert. Im Plasma, das lediglich eine schmale Zone um den Kern darstellt, findet man mit Eisenhämatoxylin sich stark schwärzende basichromatische Einschlüsse. Sie bestehen anfangs aus wenigen runden oder ovalen Tropfen, nicht ganz von der Größe des Nukleolus, und sehr kleinen Körnchen, die beide der Kernmembran anliegen. Die zunächst runde Gestalt des Nukleolus weicht bei weiterem Wachstum rasch einem unregelmäßigen Körper, der bereits die Vermehrung des anfänglichen Nukleolus andeutet. Es entstehen durch Zerfall zwei, drei und mehr Nukleolen, die nach der Peripherie zu rücken (Fig. 1—5, Taf. I). Eine zentrifugale Substanzabgabe in Gestalt kleiner Körnchen wird auch schon zu Zeiten, wo nur ein Nukleolus vorhanden, durch dessen morgensternähnliche Gestalt verdeutlicht. Gleichzeitig mit dem Anwachsen von Zelle, Kern und Nukleolarsubstanz geht eine Anreicherung der Plasmaeinschlüsse. Diese besetzen stets die ganze Oberfläche des Kernes, rücken nun aber auch von dieser weg in das Plasma selbst bis an die Außenschicht der Zelle, wobei charakteristische Abgabebilder auftreten. Der Kernmembran sitzen, oft noch auf einem flachen Sekretsockel, gestielte Tropfen auf, die wieder ihrerseits Tröpfchen bilden können, die dann gerne in einer zur ersten senkrechten Achse stehen. Nicht selten zieht sich die Kernmembran an solchen Stellen zu einem spitzen Zipfel aus, der in die Sekretsubstanz direkt überzugehen scheint, so daß Bilder entstehen, wie sie *Derschau* von den Zusammenhängen pflanzlicher Kerne mit Pyrenoiden gegeben. Fig. 7, Taf. I veranschaulicht einen solchen Zustand. Zu dieser Zeit ist der Durchmesser des Nährzellkernes etwa auf das Fünffache unseres Ausgangsstadiums an-

gewachsen. Deutlich ist von nun an eine Sonderung der Plasmaeinschlüsse dahin zu erkennen, daß die der Membran unmittelbar anliegenden Substanzen bei Flächenansicht ein feines Netzwerk darstellen, das aus feinen Körnchenreihen und Fädchen zusammengesetzt ist, während die abgewanderten Massen zunächst grobe, mannigfach gestaltete Schollen und Brocken darstellen. Die erstere Struktur bleibt auch während des weiteren gewaltigen Wachstums des Kernes ziemlich unverändert, nur hält sie mit diesem Schritt in ihrer Vermehrung und bedeckt ihn allseitig stets in annähernd der gleichen Dichte in ganz geringem Abstand von der Membran. Die letztere ist die veränderlichere. Vor allem ist ihr Verhalten in den einzelnen Zellen nicht ganz das gleiche. Es tritt eine Verschiedenheit in der Funktion und damit dem morphologischen Bild der einzelnen Komponenten des Nährzellkolbens ein, auf die wir bei den verschiedenen Objekten immer wieder gestoßen sind und die sich auch hier in mehreren Punkten deutlich bekundet.

Die Intensität des Wachstums der einzelnen Zellen ist — wie wir später sehen werden, ganz ähnlich anderen Hymenopteren — zeitweise verschieden, indem anfangs die proximalen Zellen einen beträchtlichen Vorsprung besitzen, die Gestaltung der Kerne nicht minder. In einem Nährverband, dessen Ei etwa halb so lang ist wie die Nährzellgruppe, sind die Nährzellkerne, die mehr eiwärts liegen, noch rund oder oval, wie die bisher kennengelernten, in der mehr distal gelegenen Hälfte aber beginnen sie eckig und ausgebuchtet zu werden, wie in Fig. 10. Während des weiteren Wachstums steigert sich dieser Gegensatz noch beträchtlich, indem die erstere Kernsorte ziemlich unverändert bleibt (Fig. 11—13), während die letztere, wenn auch nicht typisch verästelt, so doch hochgradig polymorph sich lebhaft bewegenden Amöben gleicht, ein Zustand, der erst sehr spät, wenn das Ei schon reich mit Dotter gefüllt ist, auch proximal sich noch einstellt. Ferner ist, wie gesagt, der Charakter der Sekretion ein verschiedener. Stets ist das Plasma der vom Ei entfernten Zellen reicher mit Einschlüssen versehen. Fig. 6—10 entstammen dieser Zone, Fig. 11 findet sich im gleichen Kolben weiter hinten. Hier hat die Sekretion nie so heftig eingesetzt, die runden, vom Kern abgewanderten Tröpfchen sind nur spärlich im Plasma zu finden und die Neubildung ist sichtlich eine sehr wenig intensive (vgl. hiezu auch Fig. 2, 4 und 6 auf Taf. II). In der oberen Region aber hat sie sich zu der schon erwähnten Brockenbildung gesteigert. Erst in

alten Eiverbänden schwinden diese auch hier und machen regelmäßig runden Tröpfchen Platz, die aber immer noch von der Rindenschicht um den Kern neu abgegeben werden und stets hier zahlreicher bleiben als in Einähe.

Helle, unscharf begrenzte leere Stellen im Plasma dürfen wir wohl nach Analogie mit anderen Objekten sicher als von einer fettartigen, aber ausgewaschenen Substanz erfüllt gewesene Räume ansehen. Auch in ihrem Auftreten unterscheiden sich beide Zonen, indem sie zuerst eiwärts entstehen und allmählich sich nach oben ausbreiten. Damit ist aber die Schilderung der verschiedenen Plasmaeinschlüsse noch nicht erschöpft. Neben dem basichromatischen Sekret, das am Kern auftritt und in Form runder Tröpfchen sich von diesem weg in das Plasma begibt, sich mit Safranin nach vorausgegangener Fixierung mit Flemmingschem Gemisch intensiv färbt und ebenso vom Eisenhämatoxylin geschwärzt wird, und neben der eben erwähnten fettartigen Substanz finden sich drittens längere und kürzere, zartere und dickere fibrillenähnliche Fädchen, die ebenfalls sehr safraninophil sind (Fig. 12, 13 usw. Taf. I). Gelegentlich kann man sie hier und bei vielen anderen Hymenopteren auch im Innern des Kernes antreffen.

Viertens führen die Nährzellen kleine Körnchen, die in dichten Massen bei Eisenhämatoxylinfärbung als blasse Granulationen erscheinen und so leicht von den intensiv gefärbten, weniger zahlreichen, dafür aber fast durchweg größeren basichromatischen Tröpfchen zu unterscheiden sind. Auch ohne hier spezifische Mitochondrienfärbung angewandt zu haben, dürfen wir auf Grund der Angaben Govaerts (1913) diese Gebilde wohl sicher als Mitochondrien bezeichnen. Bei gewöhnlichen Fixierungsmitteln treten sie nicht gleichmäßig in die Erscheinung, auf unseren Figuren der Nährzellkerne sind sie nicht mit eingetragen. Eine weitere fünfte Sorte von Einschlüssen aber ist auf verschiedenen Zeichnungen zu erkennen, runde, wechselnd große, bald blasse, bald besonders in der Randpartie stärker gefärbte Kugeln, die sich vor allem in den Nährzellen finden, gelegentlich auch im Ei, und über deren Natur ich nichts aussagen kann.

Der interessanteste Zellbestandteil, den wir nun noch zu besprechen haben, ist unstreitig der Nukleolarapparat. Wir haben gesehen, daß der anfänglich in der Einzahl vorhandene Nukleolus

in einige wenige zerfiel. Das Wachstum der Kerne ist weiterhin mit einer außerordentlichen Vermehrung der Nukleolen und der Gerüstsubstanz verbunden, während die der letzteren eingelagerten chromatischen Partikelchen keine große Rolle spielen. Die Nukleolen zerschnüren sich immer aufs neue und die Tochternukleolen rücken auf einen gewissen Abstand auseinander, so daß stets das Liningerüst gleichmäßig von ihnen durchsetzt ist. Man wird das wohl am besten mit ähnlichen Annahmen erklären wie die regelmäßige Einordnung vieler Polstrahlungen in ein Zellgrenzen entbehrendes Plasma. Der Stoffwechsel der einzelnen Nukleoli wird einen gewissen Umkreis im Kern beherrschen, der durch ihre Größe bedingt und bestrebt ist, Kugelgestalt anzunehmen; hiedurch wird aber ein Grad von gegenseitiger Nukleolenabstoßung entstehen, der sie auseinanderhält. Derartige könnten auch die Kräfte sein, die die Teilprodukte eines Nukleolus auseinanderbewegen.

Bei stärkerer Differenzierung offenbart unter Umständen schon der ursprüngliche eine Nukleolus einen komplizierteren Aufbau. Einer blasser färbbaren Grundsubstanz sind mannigfach wechselnde, tief färbbare Granulationen oder, wie wir gleich — die mikrochemische Analyse vorwegnehmend — sagen können, einer oxychromatischen, also wie das Linin sich färbenden Masse sind basichromatische Stoffe vorgelagert. Diese Sonderung wird während des ganzen Lebens der Nukleolen bei geeigneter Färbung aufrecht erhalten, im einzelnen sind die sich bietenden Bilder aber außerordentlich wechselnde Momentaufnahmen aus einer Kette von Stoffwechselvorgängen, die uns zurzeit noch unbekannt sind. In jüngeren Nährzellen (Fig. 8, 9), in denen die Nukleolen auch umfängliche wurst- oder bandförmige, sich zerschnürende Gebilde darstellen können, ist häufig eine diffuse Durchsetzung der achromatischen Substanz mit vielen chromatischen Körnchen zu beobachten; daneben aber weisen die kleineren Nukleolen schon die in der Folge zunächst überwiegende Gestalt auf, indem sie im Zentrum durch ein stark färbbares Korn ausgezeichnet sind und ihrer Oberfläche eine Anzahl Körnchen eingelagert ist (Textfig. 1 a—o). Diese Körnchen liegen mit Vorliebe dort, wo Lininfäden an dem mehr oder weniger runden Nukleolus aufsitzen und ragen gerne über ihn hinaus, so daß zackige Umrisse entstehen. Dieser Zustand ist aber ein sehr variabler. Daneben finden sich Bilder, die die randständigen Körnchen ganz oder stellenweise zu einer Hülle zusammengefloßen zeigen; das Korn

im Inneren kann sehr groß sein (Textfig. 1 f, i); es können mehrere in ihm liegen, die Grundsubstanz kann einmal nahezu homogen erscheinen, ein andermal deutlich wabig gebaut sein (Textfig. 1 l, o), wobei die Granula dann stets die Wabenkanten und -Ecken einnehmen. Gelegentlich trifft man auch nur eine einzige größere Vakuole.

Die Vermehrung, die ja eine außerordentliche ist, geschieht durch Teilung, Knospung und wohl auch simultanen Zerfall in mehrere Nukleolen. Die Teilung kann eine sehr regelmäßige sein,

Fig. 1.

indem die Kugel sich hantelförmig einschnürt, die beiden Tochter-nukleolen in gleicher Weise peripheres Chromatin und je ein oder mehrere zentrale Körner führen (Textfig. 1 l, n; Taf. 1 in Fig. 10 und 12). Zum Schluß tritt eine quere auch chromatinhaltige Brücke auf und die Teile bewegen sich auseinander. Knospung tritt auf, indem sich ein peripheres Korn mit einem kleinen Anteil Grundsubstanz löst (Textfig. 1 g). Die Teilung kann mit Knospung verquickt sein, wenn vor der Trennung der Tochter-nukleolen der eine schon wieder eine Knospe gebildet hat (Textfig. 1 m) und weiter können auch in älteren Kernen sich größere Nukleolen-

verbände zeigen, die an mehreren Stellen Anzeigen eines bevorstehenden Zerfalls aufweisen. Es finden sich aber auch Nukleolenzustände, die sich nur so deuten lassen, daß rundum gelegentlich die peripheren Körner zunächst noch mit einem Fädchen verbundene Tochterkörner abgeben, aus denen dann neue Nukleolen sich entwickeln. Einen sichtbaren Anteil an achromatischer Substanz bekommen sie nicht mit, aber sie tragen die Fähigkeit in sich, solche zu entfalten. Die Entwicklungsgeschichte eines solchen „embryonalen“ Granulums gibt die Figurenreihe a—e (Textfig. 1) wieder, so wie sie eben aus den nebeneinander im Kern vorkommenden Zuständen erschlossen werden muß. Das Granulum wächst und differenziert im Inneren achromatische Substanz, die wir von nun an als Plastin bezeichnen wollen, wobei wir wegen der Rechtfertigung der Bezeichnung auf später verweisen; das Chromatin umhüllt diese anfangs allseitig, mit dem weiteren Wachstum tritt sie aber stellenweise frei zutage. Zentrale Körnchen entstehen im Innern und ein Nukleolus wie Fig. 1 e ist bereits teilungs- oder knospungsfähig. Wir erleben eine Hand in Hand gehende Vermehrung der beiden Substanzen, wobei es den Anschein hat, daß die chromatische die Bildungsmöglichkeit der achromatischen involviert, ein Punkt, auf den wir noch öfters werden zu sprechen kommen.

Auf älteren Stadien neigen die Nukleolen dazu, eine mehr bandförmige Gestalt anzunehmen (Fig. 15 und 16 auf Taf. 1 zeigen sie uns so), eine Form, die ja auch sonst in ähnlichen Kernen, wie zB. in Spinndrüsenkernen der Insekten zur Beobachtung gelangte. Entfärbt man sie genügend, so zeigt sich, daß sie dann mehrwertige Gebilde darstellen; quere Chromatinbrücken trennen die einzelnen eigentlichen Nukleoli mit meist je einem zentralen Korn.

Das Liningerüst der Kerne ist nicht frei von granulären Einlagerungen. Wir haben das schon anfangs erwähnt; sie lassen sich noch weiterhin erkennen; der Eisenhämatoxylinextraktion halten sie jedoch lange nicht so sehr stand, wie die Chromatingranula in den Nukleolen; schon das spricht dagegen, wenn man etwa Stadien wie in Fig. 11, Taf. 1 so deuten wollte, daß hier die Nukleolen das Liningerüst mit Chromatinkörnchen beschicken. Auch unterscheiden sich die jüngsten Nukleolen (Textfig. 1 a) durch das zähere Festhalten der Farbe deutlich von sonstigen Körnchen im Kern.

Die mikrochemische Analyse bestätigt zunächst, daß die Nu-

kleolen aus einer achromatischen Basis und chromatischen Einlagerungen bestehen. In der Differenzierung gelungene Safranin-Lichtgrünpräparate zeigen die bei starkem Eisenhämatoxylin blassen Teile grün, oxychromatisch und die hierbei schwarzen Teile leuchtend rot, wie das safraninophile Sekret; lediglich mit Boraxkarmin gefärbte Schnitte besitzen entsprechend teils blaßrosa, teils rot gefärbte Nukleolen. In Safranin-Lichtgrünpräparaten werden ferner nur Nukleolen basichromatisch gefärbt, das gesamte Kerngerüst, in das die Chromosomen eingegangen sind, wird grün; nur auf ganz jungen Stadien nimmt es noch Safranin an. Da wir die gleiche Erscheinung auch beim Eikern beobachten werden, kommen wir später noch auf diesen Reaktionsumschwung zu sprechen, der nun schon mehrfach beschrieben wurde, nachdem zuerst Jörgensen mit Nachdruck auf ihn hingewiesen hatte.

Auch beim Studium der Nukleolen lernt man eiwärts gelegene Kerne von den distal gelegenen unterscheiden. Sie erreichen früher den definitiven Habitus ihres Aufbaues. Die Nukleolenvermehrung schreitet schneller fort, ihre Gestalt ist mehr eine gleichförmig runde, wenn weiter oben noch plumpe Klumpen sich finden, in der Gesamtmasse stehen sie aber, soweit sich schätzen läßt, wohl diesen gegenüber zurück. Wir erinnern daran, daß ja auch die sekretorische Tätigkeit distal besonders anfangs eine entschieden intensivere ist als proximal dem Ei¹⁾. Später gleicht sich die Zahl und Gestalt der Nukleolen zwar aus, ähnlich wie die Verschiedenheiten in den Umrissen der Kerne, aber in einer Hinsicht unterscheiden sie sich auch weiterhin.

Die interessanten Prozesse, in deren Schilderung wir nun eintreten, und derenwegen wir auch bisher den Nukleolen so viel Aufmerksamkeit geschenkt haben, laufen nur in den dem Ei zunächst liegenden Nährzellen ab. Zu einer Zeit, wo die Eifernen Nährzellkerne schon vielgestaltig, die proximalen aber noch annähernd rundlich sind, findet man in ihnen nicht selten Nukleolen, die in die bisher geschilderte Reihe nicht hineinpassen (Taf. 1, Fig. 11). Sie sind größer als die meisten anderen und haben sichtlich ihre Beziehungen zum Liningerüst geändert. Dies

¹⁾ Eine für sehr viele Hymenopterienovarien sich bestätigende Differenz innerhalb der Nährzellkerne besteht auch in ihrem Verhalten den Fixierungsflüssigkeiten gegenüber. Die proximalen neigen wenigstens zu gewissen Perioden außerordentlich zu Schrumpfungen, hier vor allem, wenn das Ei den halben Längendurchmesser des Nährkolbens besitzt.

äußert sich in einer sehr regelmäßigen runden Kontur, über die keine Chromatinteilchen hervorragen und darin, daß streckenweise die Lininfäden gar nicht mehr herantreten, sondern in einigem Abstand von ihnen sich durch quere Züge vereinigen, so daß der bisher im Gerüst aufgehängte Nukleolus nun in einer mit Enchylem gefüllten Wabe schwebt (in Fig. 11 nur einer am linken Rand des Kernes). Der wabige Bau der achromatischen Substanz tritt gewöhnlich recht deutlich hervor, das Chromatin ist meist ähnlich wie bei den gewöhnlichen Nukleolen an der Oberfläche in Form von Körnchen oder einer zusammenhängenden Lage zu finden, im Innern in Gestalt eines oder einiger Granula, kann aber auch in kleinen Bläschen recht spärlich vertreten sein (Fig. 16, Taf. 1). In der Folge wird die Aehnlichkeit mit den Nachbarnukleolen aber immer geringer. Vor allem ist daran schuld, daß die Gebilde immer mehr anwachsen. Neben den ersten Entstehungsstadien können sich alle Uebergänge bis zu mächtigen runden Gebilden vorfinden, wie sie Fig. 13 und 14 (Taf. 1) enthalten. Es vermehrt sich hiebei achromatische Grundsubstanz und Chromatin. Durch Flüssigkeitsaufnahme wird der wabige Bau der ersteren immer deutlicher, die Flüssigkeitsräume wesentlich größer, einige besonders angeschwollene Vakuolen treten vielfach auf. Das Chromatin behält seine Neigung zur Oberfläche bei, das Innere bleibt ziemlich arm daran, vereinzelte Körnchen und Tröpfchen finden sich aber auch. Die Isolation der Gebilde vom Liningerüst durch einen Enchylemmantel ist meist sehr deutlich; liegen zwei nahe beisammen, so trennt sie oft nur eine ganz dünne Lininscheidewand (Fig. 14, Taf. 1).

Schon von Anfang an tritt der geschilderte Vorgang besonders in der Nähe der Membran auf, manchmal im ganzen Umfang des Kernes, manchmal nur an der eiwärts gelegenen Seite desselben (letzteres ist in Fig. 16 in hohem Maße der Fall). Diese Zelle ist so zu orientieren, daß die rechte Langseite dem Ei anliegt. Oft kommt es dabei vor, daß das Bläschen der Membran dicht anliegt (Fig. 14, 16 z. B.), was sich dahin steigern kann, daß eine Strecke weit seine Wandung mit dieser zusammenfällt (Fig. 13 bei 2 Bläschen). Es kann dadurch etwa die Form eines Difflogiengehäuses bekommen. Die Tendenz der Ausgangsnukleolen, sich durch Teilung und Knospung zu vermehren, ist diesen Gebilden nicht ganz verloren gegangen. Regelrechte Zweiteilung habe ich allerdings nicht beobachten können, jedoch hin und wieder Knospungen. In Fig. 13 sind

solche wiedergegeben (auch Textfig. 1, r, u). Sie ähneln im Grunde ganz den an den Nukleolen schon beschriebenen. Achromatische Substanz und in diese eingelagerte Chromatinteilchen schnüren sich ab und ganz wie bei diesen kann an der ersten Knospe gleich wieder eine zweite entstehen, wobei es sogar beiderseits sich ereignet, daß die zweite Knospungsachse in einem mehr oder weniger rechten Winkel zur ersten steht (vgl. Textfig. 1, m mit n, g mit r). Die Bilder unterscheiden sich aber vor allem durch die scharfen Begrenzungen bei den letzteren, die auf die Ausbildung einer zarten Membran zurückzuführen sein dürften. Textfig. 1, p—f verdeutlichen den ganzen Entwicklungsgang dieser Gebilde. Was die Zahl der in einem Kern sich derartig umwandelnden Nukleolen anlangt, so schwankt diese gar sehr. Es können sich in einem Kern nur ein, zwei finden oder auch 15—20. Das dürfte aber das Höchste sein, was gleichzeitig wenigstens vorkommt. Bei unseren Bildern sind meist mehrere Schnitte bezüglich der Bläschenbildung kombiniert; auch geht sie nicht in jeder geeignet gelegenen Nährzelle eines bestimmten Alters vor sich, sondern scheint, wenn auch im ganzen häufig, in einem Nährzellverband auch einmal ganz auszubleiben.

In den Zellen nun, deren Kerne sie enthalten, und nur in diesen, finden sich im Plasma neben dem eigentlichen Nährzellkern mehr oder weniger zahlreich weitere verschieden große Kerne. Sie liegen stets dem Nährzellkern ziemlich nahe und zwar immer dort, wo auch im Kern die eben geschilderten Gebilde sich entwickeln. Dies zeigt Fig. 14 und 16 Taf. 1 besonders deutlich. Die kleinsten dieser Kerne sind etwa so groß wie die jüngsten sich abweichend im Kern entwickelnden Nukleolen. Die größten kommen an Umfang den größten im Kern getroffenen Bläschen gleich (vgl. Textfig. 1, v mit y). Die strukturellen Unterschiede sind vielfach äußerst gering. Kleine Kerne im Plasma und Bläschen im Kern können sich völlig gleichen (Fig. 16), größere unterscheiden sich durch erhöhten Flüssigkeitsreichtum und dadurch, daß das Liningerüst meist weitmaschiger, aus größeren Balken zusammengesetzt erscheint. Uebergänge zu engen Liningerüsten fehlen aber auch nicht (Textfig. 1 x); und unter den Bläschen im Nährzellkern sind auch solche mit lockerem Gerüst. Nukleoli finden sich 1—2, randständige Chromatinschollen besitzen die Kerne im Plasma nicht, aber auch die Bläschen im Kern haben sie vielfach teils ganz verloren, teils zu kleinsten Körnchen reduziert.

Die Zahl der im Plasma zu findenden Kerne ist fast immer geringer als die der Bläschen im Kern. In der Zelle der Fig. 16 finden sich sieben, diese sind aber aus mehreren Schnitten in eine Ebene verlegt worden. In keiner Insektennährzelle, die ja schon so vielen Untersuchern vorlag, sind bisher solche Kerne im Plasma und solche merkwürdigen auf Nukleolen zurückführbaren Gebilde im Zellkern beobachtet worden; und auch wenn wir uns sonst in der Metazoenzytologie umsehen, finden wir nichts den letzteren Vergleichbares. Die Kerne im Plasma aber könnten uns an die Blochmannschen Kerne der Eizelle erinnern. Es liegt nahe, an einen genetischen Zusammenhang beider Dinge zu denken und man könnte die Verhältnisse so deuten, daß sich hier im Nährzellkern aus einer kleinen Anzahl Nukleolen echte Kerne entfalten, die in wechselnder Größe denselben verlassen und in das Plasma übertreten können. Die färberischen Reaktionen beider Gebilde sind ganz die gleichen. Das Kerngerüst färbt sich beiderseits plasmatisch, die Nukleolensubstanz der Kerne im Plasma chromatisch, ebenso die dichten Strukturen in den Kernchen im Nährzellkern, deren unmittelbare Herkunft von der primären Nukleolarsubstanz der Zelle wir ja beschreiben konnten. Eine wichtige Konsequenz dieser Annahme wäre weiterhin, daß das Plastin der Nukleolen identisch ist mit dem Linin des Kernes, daß es direkt in dieses übergehen kann und daß nur ein verschiedener Grad der Flüssigkeitsaufnahme ihm den wechselnden Charakter einer homogenen oder nahezu homogenen Substanz und einer wabig (oder fädig?) differenzierten aufprägt. Im Laufe unserer Untersuchung werden wir weitere Belege für eine solche Annahme finden und im allgemeinen Teil zusammenfassend und im Verein mit schon Bekanntem diese zu stützen haben.

Zu denken gibt aber, daß ich einen direkten Austritt der Kerne in das Plasma bis jetzt nicht beobachten konnte. Die Zustände, die die beiden Kernmembranen eine Strecke weit als eine einzige erscheinen lassen (Fig. 13), lassen zusammen mit der Tatsache, daß sich außen und innen die Kerne stets eng benachbart sind, ein derartiges Vorkommen doch als wohl möglich erscheinen. Parallelen aus der Zytologie der Protozoen, auf die wir erst im allgemeinen Teil zu sprechen kommen können, würden sich auch dafür anführen

lassen. Natürlich ist ein solcher Durchtritt durch die Membran nur begleitet von einer lokalen, rasch wieder reparierten Zerreiung derselben zu denken. Auf die prinzipielle Frage nach der Mglichkeit eines Durchtrittes geformter Substanzen durch die Kernmembran werden wir noch spter einzugehen haben.

Lehnen wir die Auswanderung aus dem Kern ab, so bleibt nur die Annahme, da die Kerne im Plasma entstanden sind. Wir werden sehen, da dies die Regel ist fr die Blochmannschen Kerne; wenn wir deren Entstehungsweise im Plasma kennen gelernt haben, werden wir diese zweite Mglichkeit erst errtern knnen.

Wir haben bisher die Drsennatur der Nhrzellen als selbstverstndlich angesprochen und einen Teil ihrer Einschlsse ohne weiteres als Sekrete bezeichnet. Es ist dies so allgemein die Ansicht der Autoren, da sich eine Begrndung fast erbrigt. Die Abgabe geformter Stoffe, die in den Nhrzellen entstanden, an das Ei ist mehrfach unzweideutig beobachtet worden, aber ganz abgesehen davon spricht ja auch schon die Art, wie die beiden Zellsorten verbunden sind, klar fr einen solchen Vorgang. Die Nhrzellplasmen der Hymenopteren wie vieler anderer Insekten (Coleopteren, Blatta usw.) stehen durch besondere Lcken in der Zellgrenze in unmittelbarem Zusammenhang untereinander und mit dem Ei. Wiederholt wurden schon die frhen Entwicklungsstadien der Ei-Nhrzellverbnde beschrieben, aus denen hervorgeht, da jeweils eine Ovogonie ihnen zugrunde liegt, deren Vermehrungsteilungen das Plasma nicht vollstndig zerschnren und so jene Kommunikationen ermglichen (Giardina, Gnthert, Nachtsheim, Maziaski, Govaerts). Die faserigen Bahnen, die bei vielen Formen die Lcken durchziehen und auch von den Nhrzellen in das Ei eindringen, lassen sich hiebei auf vernderte Spindelfaserreste zurckfhren (Dytiscus z. B.). In anderen Fllen sind solche Faserbahnen allerdings Neubildungen (so bei den Aphiden, Buchner); auf solchen Bahnen hat man zu allem Ueberflu Sekretgranula im Leben in das Ei gleiten sehen (Gnthert bei Dytiscus).

Wir knnen also die Nhrzellen geradezu als Drsenzellen bezeichnen, die im Gegensatz zu allen anderen nicht somatisches, sondern abgendertes propagatorisches Zellmaterial darstellen. Damit werden sie aber auch zu einem Prfstein der augenblicklichen Streitfragen auf dem Gebiet der Drsenzytologie, wo sich bekanntlich in schroffem Gegensatz Forscher gegenberstehen, von denen

die einen dem Plasma und seinen Strukturen, besonders den Mitochondrien, die führende Rolle zuerteilen und geradezu von einer merkwürdigen Untätigkeit des Kernes sprechen, die anderen demselben aber große Bedeutung zuschreiben, indem aus ihm bei der Sekretion Chromatin austreten soll, ja in ihm selbst sich Sekrete bilden sollen, die dann den Kern verlassen. Im Laufe unserer Untersuchung werden die dem Ei zugeführten Stoffe eine große Rolle spielen und wir müssen notwendig in dieser Frage, wenigstens für die Nährzellen, Klarheit zu bekommen suchen. Da dies aber nur geschehen kann, wenn wir die Verhältnisse bei verschiedenen Objekten unter Berücksichtigung der Befunde anderer Autoren vergleichen können, so sei diese Frage erst später diskutiert und zunächst — sie offen lassend — lediglich vom Nährzellsekret gesprochen.

Die Eizelle. Die jüngsten Eizellen, die beobachtet wurden, sind schon wesentlich größer als die Nährzellen, die ihnen beigegeben sind. Es scheinen dies 15 an der Zahl zu sein, so daß wir annehmen dürfen, daß eine Ovogonie sich viermal teilt und so eine aus 16 Zellen gebildete Gruppe bildet, unter denen eine sich zur künftigen Eizelle entwickelt. Auf diese frühen Phasen der Eientwicklung einzugehen liegt unserer Aufgabe jedoch ferner. Die Differenzen, die zwischen Ei- und Nährzellen etwa in Fig. 2 Taf. 2 sich herausgebildet haben, sind schon ziemlich weitgehende. Was die vor allem in die Augen fallenden Größenverhältnisse betrifft, so wächst der Plasmaleib der Eizelle viel schneller als der der Nährzellen, während der Eikern sich nicht proportional vergrößert. Wohl wächst er anfangs etwas stärker als die Nährzellkerne, bleibt aber bald hiebei stehen und wird in der Folge von diesen gewaltig überflügelt. Darum wird der Größenunterschied beider Kernsorten sich noch mehr zugunsten des Eikerns steigern als in Fig. 2. Im Gegensatz zu den vielen kleinen färbbaren Partikelchen, die zu dieser Zeit den Nährzellkern besetzen, finden sich in der Eizelle von gleicher färbbarer Beschaffenheit mehrere größere und kleinere rundliche und ovale Schollen weniger innig der Kernmembran angeschmiegt, die rasch sich vermehren, zu großen Kugeln werden, wie sie nie in den Nährzellen auftreten, und sich im ganzen Plasmaleib zerstreuen. Die Fädchen, die wir schon im Nährzellkern und im Nährzellplasma gelegentlich gefunden, treten auch hier schon frühe vereinzelt auf. Es fehlen also zu dieser Zeit wenigstens die Bilder, die für eine Beteiligung des Kernes bei der Bildung des Sekrets

sprechen, ganz oder fast ganz, denn nur verzeinkelte kleinste Körnchen liegen der Kernmembran dicht an. Wie wir sogleich noch sehen werden, ist auch der Zustand des Kernes keineswegs der eines sehr aktiven; vielmehr setzt sicherlich schon zu dieser Zeit die helfende Tätigkeit der Nährzellen ein. Die Kommunikationen derselben mit dem Ei sind bereits wohl entwickelt. Zunächst liegen sie noch ziemlich weit auseinander, anfangs oft an entgegengesetzten Stellen, später bildet das Ei nährzellwärts einen Zapfen, in den dann die Oeffnungen alle einmünden (vgl. hierfür Fig. 2, 4, 6, 7). Die innere Begrenzung des runden Loches wird mittels eines Ringes versteift, das Eiplasma an dieser Stelle besonders differenziert. Ein Stück, das die Form eines abgeschnittenen Kegels hat, erscheint dichter als die Umgebung (Fig. 4). Die basichromatischen Sekrettröpfchen im Nährzellplasma und im Eizellplasma liegen dort in nächster Nachbarschaft ohne trennende Grenzen und die Möglichkeit eines Imports ist jedenfalls bereits gegeben. Nur ist es, da wir an anderen Objekten uns noch überzeugen werden, daß schon außerordentlich frühe sicher endogenes Sekret auch in der Eizelle anzutreffen ist, recht schwer, zu dieser Zeit zu sagen, wieviel von den Körnchen bereits fremder Herkunft ist. Von der rechten Nährzelle in Fig. 4 wird z. B. in diesem Augenblick offenbar unmittelbar in das Ei hineinsezerniert, die großen Kugeln sind jedenfalls im Eiplasma derart herangewachsen, da sie sich nie im Nährzellplasma so groß finden. Da sie später in ihrer Entwicklung einen besonderen Weg einschlagen, könnten wir die Vermutung aufstellen, daß sie endogen entstanden sind und nur die kleineren Granula eingewandert sind. Ähnlich liegen die Dinge bei den Mitochondrien. Analoge Fälle gestatten uns anzunehmen, daß diese in den jungen Nähr- und Eizellen schon vorhanden sind und früher oder später ein Import von solchen in das Ei stattfindet.

Mit dem weiteren Wachstum treten basichromatische Tröpfchen ohne Zweifel in Menge in das Ei über. Schon Fig. 5 zeigt zahlreiche Granulationen und Fig. 6 spricht besonders beredt für eine solche Herkunft. Die Granula sind im Ei ganz charakteristisch angeordnet, sie zeigen nicht etwa Beziehungen zum Follikel, sondern von den Nährzellkommunikationen zieht ein anfangs schmaler Strom derselben in das Eiinnere, der sich nach hinten zu verbreitert und dort den ganzen Durchmesser des Eies einnimmt. Bei genauerem Zusehen unterscheidet man intensiv schwarze und blasse Granula,

die basichromatischen Granula und die Mitochondrien, wie sie nebeneinander auch in den Nährzellen vorkommen. Die groben Schollen aber haben sich nicht mehr vermehrt, sind auch kaum mehr gewachsen und wurden alle nach hinten verlagert. Auch von den erwähnten fibrillären Bildungen finden sich einige im Plasma, darunter eine besonders dicke. Von besonderer Bedeutung aber ist auf dem Stadium, daß etwa von der Eimitte an ein sehr großer Teil der Körnchen von einem scharf begrenzten kleinen hellen Flüssigkeitshof umgeben ist, derart, daß das Korn in der Mitte oder mehr peripher liegt. Es handelt sich dabei stets nur um safraninophile Granula, nicht um Mitochondrien, wie aus späteren Beobachtungen noch erhellen wird. Einige der Bläschen sind größer als die übrigen, in ihnen finden sich dann auch meist zwei Granula, die oft verschieden groß sind und die sich meist verschieden intensiv färben. Da die kleinsten Bläschen stets nur ein Korn führen, müssen wir schließen, daß mit dem Anwachsen des Bläschens auch dieses sich vergrößern und teilen kann. Nie haben die Sekretgranula bereits im Nährzellplasma solche Höfe.

Wenn die Eizelle zwei- bis dreimal so lang geworden ist, hat sich der schon erwähnte Zapfen gegen die Nährzellen zu gebildet. Er ist anfangs im Verhältnis zur Eigröße noch sehr stattlich. Von ihm zieht auch weiterhin der Strom von beiderlei Sekrettröpfchen in das Ei, aber er teilt sich nun derart in ihm, daß eine mittlere Region von annähernd zylindrischer Form und ebenso die Randpartien frei bleiben (Fig. 7). Durch diesen fortgesetzten einseitigen Strom in das Ei hinein müssen die diesem eingelagerten Granula in bestimmt gerichtete Bewegungen geraten, die wir an deren Lageveränderungen bis zu einem gewissen Grade ablesen können. Zunächst ist anzunehmen, daß an dem hinteren Pol des Eies eine Zone der Stauung entsteht, die zu einer Substanzanhäufung führt. Schon die Ansammlung der Bläschen auf jüngeren Stadien in der hinteren Eihälfte und die Tatsache, daß dorthin auch die groben Schollen verlagert wurden (Fig. 6), wies darauf hin, in Fig. 7 wird das noch deutlicher. Die letzteren sind nun allesamt ganz nach hinten verlagert und nehmen — z. T. zu plumpen Balken umgeformt — einen beschränkten queren Raum ein, ebendort sammeln sich aber auch an Zahl beträchtlich zunehmend die kleinen Bläschen; ein Teil von ihnen aber liegt ferne in einer schmalen Zone rund um das Ei, ziemlich dicht unter der Zellgrenze. Man kann sich wohl vorstellen,

daß bei der Stauung am hinteren Pol ein Teil der dort angehäuften Einschlüsse nach den Seiten und längs diesen nach vorne ausweicht, wo man ein wesentlich ruhigeres Plasma erwarten muß. Nährzellenwärts rücken sie dabei bis in die Höhe des Eikernes, der dort, wo das Ei sich zum Zapfen zu verschmälern beginnt, dicht unter der Oberfläche, also wohl auch in einem ruhigen Winkel, liegt, in seiner unmittelbaren Nähe fehlen sie jedoch. Warum ein mittlerer Teil im Plasma sekretfrei bleibt, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden; wir werden das noch öfters in ähnlicher Weise beobachten, z. B. auch bei der Anhäufung des Fettes im Hummelei; da eine dichtere zentrale Region, die den Strom zwingen könnte, sich so zu teilen, fehlt, bleibt das wahrscheinlichste, einen rein zentralen Zufluß von Stoffen, die durchaus flüssig und im Präparat unkenntlich sind, anzunehmen; denn daß es nicht allein die ohne weiteres zu beobachtenden geformten Teile sind, die von den Nährzellen dem Ei zugeführt werden, muß außer Zweifel stehen. Schon als bewegende Kraft für die geformten Teile, denen wir ja kaum aktive Bewegungskraft zuschreiben können, müssen wir einen solchen Zufluß postulieren.

Mit seinem weiteren Wachstum verändert das Ei seine Form zunächst insofern, als es relativ mehr in die Breite als in die Länge wächst und somit der Zapfen notwendig schärfer vom eigentlichen Ei abgesetzt werden muß. Wenn es etwa doppelt so breit geworden ist wie in Fig. 7, ist es nur um die Hälfte länger. Einem derartigen Stadium gehören Fig. 8 und 9 an, die einem Ei entnommen sind. Der Kern liegt nun, nicht mehr rund wie bisher, sondern länglich bohnenförmig an der vorderen queren Begrenzung, näher der Kante als dem Zapfen, von dem nur die Ansatzstelle wiedergegeben ist. Im hintersten Teil ist noch die gleiche starke Ansammlung der Bläschen vorhanden, sie sind jedoch vielfach etwas angewachsen; die seitlichen Randpartien des Eies erfüllen sie nun aber viel zahlreicher, stellenweise liegen sie in vier- und fünffacher Reihe hintereinander, streckweise allerdings auch nur in lockerer, einfacher Schicht. Den vorderen queren Teil aber, der ja auch dem bisher freien Teil entspricht, meiden sie immer noch fast ganz, nur liegen sie jetzt bis dicht an den Kern heran und greifen auch sonst ein wenig am Rand auf die vordere Eiseite über. In dieser vorderen Randzone sind sie besonders zahlreich und z. T. auch etwas größer als anderwärts. Der Zustrom von safraninophilen Tröpfchen, manchmal von ziemlich stattlicher Größe, dauert weiterhin an;

im Zapfen treffen wir sie genau in gleicher Beschaffenheit an wie im Nährplasma und weiter im Eiinnern. Die Mitochondrien zeigen die Tendenz, noch mehr von der Mitte weg nach der Eioberfläche zu rücken. Die groben Schollen am hinteren Eipol schwinden fast ganz, sie machen plumpen, stark färbbaren Balken, stärkeren und schlankeren Fibrillen Platz, die wohl sicher aus ihnen hervorgehen. Nur hin und wieder trifft man wieder einen mehr rundlichen Körper.

Betrachtet man nun zu dieser Zeit die größten unter den Bläschen genauer, so erkennen wir, daß sie in ihrer Entfaltung einen Schritt weiter gegangen sind. Neben den meist, wie schon mitgeteilt, in der Zweizahl vorhandenen safraninophilen Körnchen tritt eine eosinophile Ansammlung auf, häufig als unregelmäßiges Klümpchen einem der Körner an- oder vorgelagert, manchmal aber auch als feines Gerüst den Raum durchziehend. Wir haben also etwas vor uns, was eine nicht geringe Aehnlichkeit mit einem kleinen Kern besitzt, ein Flüssigkeitsbläschen, scharf gegen das Plasma abgegrenzt, ein Liningerüst und in ihm aufgehängt ein oder zwei kleine Chromatinnukleolen. Tatsächlich handelt es sich um die Jugendstadien der „Blochmannschen Kerne“ und ihre Kernähnlichkeit wird nun mit zunehmendem Wachstum eine immer überraschendere. Nehmen wir eine Entstehung der Kerne aus Nährzellsekret an, so ist damit natürlich ohne weiteres auch die Möglichkeit gegeben, daß diese einmal schon verfrüht im Nährzellplasma vor sich geht. Wenn die Kerne, die wir dort gefunden haben, so entstanden sind, fällt die Notwendigkeit einer Auswanderung der gleichzeitig im Hauptkern dort auftretenden kernähnlichen Gebilde natürlich weg. Erste Entstehungsstadien fehlen aber fast ganz im Plasma, nur in Fig. 14 Taf. 1 finden sich zwei ganz kleine Kernchen, die zu einer solchen Vorstellung wohl passen. Andererseits haben wir Gründe, eine wirkliche intranukleäre Kernbildung für möglich zu halten; wir werden sie im Laufe der Untersuchung noch mitzuteilen haben. Gingen beide Prozesse im Kern und Plasma unabhängig voneinander nebeneinander her, so müßte man dann doch auf eine Wesensgleichheit der chromatischen Nukleolarsubstanz und des safraninophilen Sekretes schließen!

Ein Ei, das etwa doppelt so lang ist wie das eben besprochene, bietet ein noch komplizierteres Bild. Die Blochmannschen Kerne sind nicht nur viel zahlreicher geworden, sondern auch gewachsen, besonders an der vorderen queren Begrenzungslinie des Eies, die

sie ja bisher nahezu freigelassen haben, nun aber fast in ihrer ganzen Ausdehnung besetzt halten. Nur die Mitte bleibt noch frei in einem gewissen Umkreis um den Zapfen. Die größten Kerne sind oval geworden und liegen der Eioberfläche der Länge nach an. Fast durchweg liegen sie nun nur in einer einzigen Schicht, unmittelbar unter der Zellgrenze, in der vorderen Hälfte dicht aneinander anschließend, nach hinten zu lockerer gereiht und immer kleiner werdend, bis sie endlich, wo das Ei sich verjüngt, wieder in allerkleinster Form in mehreren Tiefen auftreten und unmerklich in einen polaren Haufen von Sekretgranulis übergehen, denen ein heller Flüssigkeitshof abgeht. Hier scheint also noch ein ständiger Herd der Neubildung zu sein, von dem nach vorne abgeschoben wird, was durch die ständige Oberflächenvergrößerung des Eies zum Schließen der Reihen nötig wird, nachdem schon vorher die tieferliegenden Kerne in die vordere Linie eingerückt sind. Außerdem finden wir aber auch in den vordersten Regionen des Eies zwischen und hinter den größeren Kernchen solche von äußerster Kleinheit, wie sonst eben nur am hinteren Eipol, hier in großer Menge und ausschließlich vorkommen. Es muß also auch an diesen Stellen die Möglichkeit einer Neubildung vorhanden sein. Eines der Mittel hiezu werden wir bald an den etwas größeren Kernen mit aller Deutlichkeit erkennen können.

Die weiteren Plasmaeinschlüsse haben sich aber auch verändert. Die blassen Mitochondrien (wir haben immer Eisenhämatoxylinpräparate im Auge) erfüllen als Granula und kleine gekrümmte Würmchen und Bälkchen eine ziemlich breite Zone gleich hinter und zwischen den Blochmannschen Kernen; letzteres besonders weiter hinten, wo sie zwischen den locker gestellten Kernen bis an die Eioberfläche ragen. Dahinter aber kommt eine Zone, die völlig neu gebildet ist und durch eine Menge intensiv gefärbter Fädchen gekennzeichnet ist, die selten gerade, in der mannigfachsten Weise gekrümmt, achtförmig umeinandergeschlungen oder hackenförmig sind, ja nicht selten sich zu einem Ringe völlig schließen (Textfig. 2); dann folgt die der Einschlüsse entbehrende zentrale Region. Die fadenführenden Schichten öffnen sich nach oben und vereinigen sich hinten kurz vor dem Eipol, stellen also in ihrer Gesamtheit einen offenen Sack dar. Die Eioberfläche erreichen nur wenige Fäden, hier hinten schließt eine Zone an, die die erwähnten Bildungsstadien der Kerne und das noch indifferente basichromatische Sekret führt. In ihr müssen wir aber auch die Reste der plumpen

Brocken suchen; es finden sich auch allerlei Substanzen, die sie offenbar darstellen, weniger die dicken Balken als unregelmäßig verkrümmte Bänder und Schollen, die einen degenerierenden Eindruck machen; nimmt man dazu, daß allerlei Fädchen, Körnchen und Ringchen noch dazwischen eingesprengt sind und daß hier zu dieser Zeit — nach Analogie mit anderen Objekten — wohl auch schon nicht mitfixierte fettartige Substanzen eingesprengt sind, so bekommt man eine Vorstellung von der Komplikation dieser Zone, in der sich offenbar die verschiedenwertigsten Dinge aus rein physikalischen Gründen stauen.

Fig. 2.

Auch auf dem Wege vom Eizapfen zu dieser Zone liegen vereinzelte safranophile Körnchen und die oben erwähnten blassen Kugeln unbekannter Natur in den Nährzellen finden sich jetzt auch vereinzelt in der Mittelzone. Dazu kommt ferner, daß nun auch der Eifollikel sichtlich in lebhafter Tätigkeit ist. Sein Plasma enthält jetzt sich schwärzende Fädchen, besonders an der Basis der Zelle, wie sie in so vielen Drüsenzellen beschrieben wurden. Eine plasmatische Kontinuität mit dem Ei, die sonst bei Insekten beobachtet wurde, fehlt hier; geformte Substanzen treten also sicher nicht in das Ei über, jedenfalls aber werden auf osmotischem Wege spezifische Flüssigkeiten aufgenommen, über die wir wenig aussagen können, außer daß sie, wie sich aus den folgenden Stadien ergibt, für die Dotterbildung im Ei von großer Bedeutung sind. Daß wir auf ihre alleinige Tätigkeit auch schon zu dem eben skizzierten Zeitpunkt vorhandene Strukturen zurückführen müssen, glaube ich aus-

schließen zu können; der Inhalt des Nährzellplasmas macht dies sehr unwahrscheinlich, so daß höchstens noch eine kombinierte Tätigkeit in Frage kommt. Denn in ihm finden sich zu dieser Zeit auch die drei hauptsächlichsten Komponenten des Eiplasmas reichlich vor. Die oberen Nährzellen enthalten sehr reichlich safraninophile Tröpfchen, die mehr eiwärts gelegenen vorwiegend Mitochondrien in Granulaform und besonders zahlreich die zu dieser Zeit im Ei in solchen Mengen auftretenden Fädchen. Da wir bei dem vorliegenden Objekt aus Materialmangel keine der typischen Mitochondrienreaktionen anstellen konnten, bleibt deren Natur offen, aber mit großer Wahrscheinlichkeit haben wir es hier mit einer Abart der Mitochondrien zu tun, bei denen Körnchen- und Fadenform ja vielfach füreinander eintreten.

Das Ei, dem wir die Figur 8 entnommen haben, ist doppelt so lang wie das eben charakterisierte. Der Hauptfortschritt, den es gemacht hat, besteht darin, daß es nun im Anfangsstadium der Dotterbildung steht. Mit Eisenhämatoxylin sich tief schwärzende Kugeln, zunächst nur von bescheidener Größe, finden sich vor allem in den vorderen Seitenteilen des Eies zwischen die Blochmannschen Kerne eingestreut, vorne quer fehlen sie und nach hinten zu schwinden sie auch allmählich; sie sind anfangs streng auf die oberflächlichsten Schichten des Eies beschränkt; nur wenige liegen hinter der Linie der Kernchen in der allein von Mitochondrien erfüllten Zone. Die letzteren nehmen noch ungefähr die gleiche Lage ein wie bisher, d. h. durchsetzen die Blochmannschen Kerne und jetzt auch die jungen Dotterkugeln und nehmen dahinter eine ebenfalls besonders vorne ziemlich breite Zone ein; nach hinten zu wird der Mitochondriensaum schmaler aber dafür dichter, um endlich nur die Kernchenzone in Massen zu durchsetzen. Diese sind auch jetzt noch hier sehr klein und gehen in kaum noch zu identifizierende Bildungsstadien über, die den hintersten Pol vermengt mit zahlreichen, dort zum Teil etwas größere unregelmäßige Formen annehmenden Mitochondrien erfüllen. Dazwischen liegen als Abkömmlinge der schon im jungen Ei vorhanden gewesenen großen Schollen nicht mehr so intensiv färbbare rundliche Brocke in ziemlicher Menge. Die charakteristische innere Fädchenzone ist als solche wieder geschwunden, sie stellt einen ganz vorübergehenden Zustand dar; was an fädigen Strukturen noch vorhanden ist, sind plumpere Fibrillen, die, wenn auch zahlreich, nur noch im hinteren Drittel

des Eies sich finden. Vielleicht sind die anderen körnelig zerfallen und haben sich den Mitochondrien der Eioberfläche zugesellt. Auch in den Nährzellen fehlen jetzt die Fädchen wieder fast völlig, ein deutlicher Hinweis, daß sie nicht der Tätigkeit des Follikels ihre Entstehung verdanken, safraninophiles Sekret aber ist auch in ihnen wie in den mittleren Partien des Eies selbst anzutreffen.

Die Kernchen nehmen jetzt auch die ganze vordere Eibegrenzung ein und lassen nur noch die Stelle, wo der Zapfen aufsitzt, diese aber auch in der Folge, stets frei. Beträchtlich sind sie beson-

Fig. 3.

ders hier vorne gewachsen, ein Hinweis darauf, daß sie nicht hier neu entstanden sind, sondern daß die Ausbreitung durch eine Wanderung der ältesten Kerne und ein ständiges Nachschieben jüngerer Kerne vor sich geht. Diese Gebilde hier Kerne zu nennen, wird man bei unbefangener Betrachtung nicht zögern. Eine deutliche Membran umzieht Retikulum und Enchylem, die Nukleolen haben sich vielfach vermehrt und weisen einen komplizierten Bau auf, der besonders bei stärkerer Differenzierung zutage tritt. Die Textfiguren 3 und 4 illustrieren dies. In der ersteren ist der aufsteigende Ast der Entwicklung eines Kernchens wiedergegeben; wir sehen bei a den einfachsten Zustand, der mit Metazoen-Kernnatur wenig gemein hat, wohl aber einem primitiven Karyosomkern vieler Amöben und niederer Pflanzen vergleichbar ist; ein basichromatisches Korn,

dem Karyosom entsprechend und ein Flüssigkeitsbläschen. Neben diesem taucht nun bei weiterem Wachstum des Bläschens ein zweites kleineres auf und die Flüssigkeit wird von einem zarten achromatischen Netz durchzogen (Textfig. 3, b—e). Stärkere Extraktion lehrt, daß der größere Nukleolus eine ganz ähnliche Zusammensetzung aus Chromatin und Plastin besitzt, wie wir sie schon bei den Nährzellnukleolen kennen gelernt haben; Chromatingranula sind oberflächlich einer Plastinkugel eingelagert, in deren Mitte sich auch ein solches finden kann; und wie die Nährzellnukleolen solche Granula abgeben konnten, die mit Wachstum und mit der Fähigkeit erneuter Differenzierung in Plastin und Chromatin begabt waren, so tun es auch diese; der kleine so früh auftauchende zweite Nukleolus ist auf solche Weise durch Knospung entstanden (Textfig. 4, a—f). Durch wiederholte derartige Abgabe entstehen zahl-

Fig. 4.

reichere Nukleolen von wechselnder Größe und färberischem Verhalten, wenn sie sich auch im wesentlichen stets als chromatisch erweisen; häufig erscheinen sie mit einer zusammenhängenden, ziemlich dicken chromatischen Randschicht ausgestattet und knospen auch schon in diesem Zustand an größeren Nukleolen (z. B. Textfig. 3, q, s, t, u).

Wir haben bereits Gelegenheit gehabt, den Schluß zu ziehen, daß eine Vermehrung der Kerne nicht nur durch Nachschub vom hinteren Eipol, sondern auch zwischen schon vorhandenen Kernen auf andere Weise vor sich gehen kann. Es ist dies zum Teil wenigstens sicher der Fall durch Teilung und Knospung. Besonders zur Zeit der Dotterbildung sind die das beweisenden Bilder zahlreich. Eine gleichmäßige Durchschnürung kommt selten vor, Fig. 3 h gibt eine solche wieder, bei der beide Teile einen kleinen Nukleolus mitbekommen. Fast stets handelt es sich um Knospung; zunächst wird der Kern an einer Seite etwas vorgetrieben (3 i), dann tritt eine einengende Furche an dieser Stelle auf (3, o—r), die zur völligen Abschnürung führt. Nie entbehrt ein solcher Tochterkern eines wenn auch noch so kleinen

Nukleolus und es hat den Anschein, daß die Abgabe zahlreicherer kleiner Chromatinnukleoli vom Mutternukleolus (Textfig. 4, g, h) als die Kernvermehrung einleitend angesehen werden muß, die so heftig sein kann, daß ein ganzes Häufchen zum Teil recht kleiner Kernchen einem großen dicht anliegt, der eben im Begriff ist, eine weitere Knospe abzuschnüren (Textfig. 3 v). Eine andere Folge der raschen Vermehrung ist, daß eine Knospe häufig, bevor sie noch abgeschnürt ist, wieder eine solche bildet und in selteneren Fällen sich auch die Enkelknospe dazu anschickt (Textfig. 3, k, l, m, n). Die künftigen Trennungslinien können hierbei alle zueinander parallel sein (l), spitzwinklig oder senkrecht verlaufen; dann kommen so merkwürdige Bilder zustande wie in Fig. 3 n.

Mußte es bei der Besprechung der Kerne, die sich im Nährzellplasma fanden, auffallen, daß sie gar keine Ähnlichkeit mit dem eigentlichen Zellkern besaßen, so zeigt sich nun eine um so größere mit den Blochmannschen Kernen. Der Habitus des Gerüsts und der feinere Bau der Nukleolen sind vollkommen der gleiche; damit besteht aber auch eine große Ähnlichkeit mit den im Nährzellkern sich findenden Gebilden¹⁾. Die Vermehrungsfähigkeit durch Knospung kommt beiden zu, ja die eben beschriebenen Doppelknospen mit senkrecht zueinander stehenden Teilungsachsen fanden sich im Nährzellkern in ganz identischer Weise (vgl. Textfig. 1, u mit z, k und n!); gewiß ein auffallender Umstand, daß die beiden Dinge, die gleich isoliert dastehen, in dem gleichen Ei-Nährzellverband sich finden!

Mit dem Fortschreiten der Dotterbildung ändert sich nichts Wesentliches im Ei. Fig. 11 (Taf. II) wurde einem Ei entnommen, das zwar noch nicht völlig ausgewachsen, aber doch schon ganz mit Dotter erfüllt ist, der ihm nur in einem vorderen mittleren Bezirk fehlt. Die Kerne sind nun etwas von der Oberfläche zurückgewichen, zwischen dieser und ihnen finden sich ebenfalls zahlreiche Dotterschollen, ihre Reihe ist durch dieselben gelockert worden, sie liegen weiter auseinander und zum Teil ziemlich tief im Ei, allseitig von Dotterkugeln umgeben. Immerhin beschränken sie sich auf die Randpartien. Die Strecke, die sie um den Eizapfen freilassen, ist kleiner geworden; nach hinten nehmen sie immer noch an Größe allmählich ab und gehen in den polar gelegenen

¹⁾ Einige nicht gezeichnete Kerne aus Nährzellen zeigten dies noch viel deutlicher als die wiedergegebenen.

Neubildungsherd über. Seine Umgebung ist nahezu frei von Dotter; nach Befunden an anderen Hymenopteren, auf die wir noch werden zu sprechen kommen, ist es möglich, daß hier an Stelle des Dotters Fett angesammelt war. Die fibrillären Strukturen sind auch in der Zone vor dem Hinterende vereinigt, sie stellen nun meist gerade, an Kristallnadeln erinnernde Gebilde dar, etwa von der Gestalt vieler Diatomeen, an beiden Enden spitz zulaufend. Ob die groben Schollen noch vorhanden, kann bei der Füllung der Region mit Dotter bei den von uns angewandten Färbungen nicht gesagt werden. Auch die Mitochondrien entgehen bei diesen nun der Beobachtung, in den Nährzellen sind sie noch reichlich vorhanden.

Ist das Ei erwachsen und die Nährzellen degeneriert, so ist es ganz mit Dotter erfüllt; rundum aber zieht, im Gegensatz zum vorangeegangenen Zustand, eine dotterfreie Zone. Zuletzt füllt sich die Achse des Eies mit Dotter, bei dem Ei, dem Fig. 11, 12, Taf. 2 entstammen, ist sie noch arm daran. Die Neubildungszone hinten fehlt nun, rundum herrschen die gleichen Größenverhältnisse, die Kerne sind also überall gewachsen, Knospungsstadien trifft man noch sehr häufig, besonders in den hinteren Regionen; einzelne Kerne sind bis in die Mitte des Eies vorgedrungen. Die größten Kerne sind in unmittelbarer Nähe des Eikernes zu finden; sie sind in Fig. 12 wiedergegeben und zeigen zugleich den Höhepunkt an, den das Wachstum derselben bei diesem Tier überhaupt erreichen kann. Hier ist auch die beträchtliche Vermehrung der Kerne besonders augenfällig, die während der zweiten Hälfte der Dotterbildung vor sich geht (zwischen Fig. 11 und 12 liegt noch eine ganz stattliche Wachstumsperiode der Eizelle). Die fädigen Strukturen sind zu dieser Zeit nicht mehr zu finden.

Ohne daß die Zelle nun noch wächst, folgt die Rückbildung der Blochmannschen Kerne. Schwierigkeiten bei deren Studium bietet der Umstand, daß von diesen ältesten Eiern sich in jedem Ovarium nur ein einziges findet und die nächsten in einem großen Abstand folgen. Die Eiablage ist also sicher eine oft wiederholte und betrifft jeweils höchstens zwei Eier. Der Zustand des ältesten Eies in den beiden Ovarien eines Tieres aber ist nie der gleiche, rechts können die Kernchen noch mächtig entwickelt sein, wie bei Fig. 12, links keine Spur mehr von ihnen vorhanden sein. Wie geht nun diese Auflösung vor sich? Zunächst muß mitgeteilt werden, daß schon während der Dotterbildung neben den beschriebenen

typischen Kernbildern solche auftreten, die weit von ihnen abweichen. Das Kerngerüst ist streckenweise stärker chromatisch, es bilden sich besondere dicke Balken aus (Textfig. 5, a, b, c; Textfig. 6, a), die, wenn sie sich weiter kondensieren und schärfer gegen das Linin-

Fig. 5.

gerüst absetzen, ganz den Chromosomen eines zur Teilung sich bereitenden Kernes ähnlich sehen (Textfig. 6, b, c, d), zumal man manchmal in ihnen einen Längsspalt zu entdecken glaubt. Die Nukleolen treten in diesen Kernen stark zurück und verblassen

Fig. 6.

rasch beim Differenzieren. Auf solchen Stadien schwindet dann die Kernmembran, nachdem sie oft noch — nur schwer erkennbar — sich vielpolig ausgezogen und das Linin stellenweise sich diesem Zuge folgend faserig angeordnet hat. Man könnte versucht sein, vielpolige Prophasen, ähnlich wie sie ein Askariskern vor der Reifeteilung durchmacht, in solchen Bildern zu sehen, sie führen aber keinesfalls zu einer Mitose, sondern die mannigfach gestalteten chromatischen Kondensa entschwinden im Dotter den Augen des Beobachters.

Eine Hyperchromasie vor dem Zerfall erleiden die Kernchen aber auch noch auf anderem Wege. Es kann der Nukleolarapparat sich besonders stark entwickeln und das Liningerüst sehr ab-

blassen (Textfig. 5, d—i); mannigfache Nukleolenknospungsbilder, große und kleine Nukleolen füllen dann den Kern; oder auch, es kann der ganze Inhalt zu einem dichten chromatischen Staub werden, der durch Flüssigkeitsvakuolen halbmondförmig an die Wand gedrückt wird (Textfig. 7, d, e, die letzten im Ei von den Kernen noch vorhandenen Spuren sind hier zu sehen). Kerne mit starker Hyperchromasie des gesamten Retikulums werden auf diese Weise auch solchen Dotterkugeln außerordentlich ähnlich, deren Substanz sich nicht homogen fixiert und färbt, sondern eben von einem stark färbbaren Balkenwerk erfüllt ist, so daß man oft nicht entscheiden kann, ob eine Dotterkugel oder ein degenerierender Kern vorliegt und nach Befunden an anderen Objekten die Möglichkeit eines Uebergangs keineswegs ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Es wird also die beträchtliche Masse im Chromatin, Linin und Plastin, die während des Eiwachstums aufgebaut wurde, zum Schluß von der Zelle wieder resorbiert, ein Teil wird vielleicht auf einem abgekürzten Weg in Reservestoffe übergeführt.

Der Eikern. Nachdem wir die Vorgänge im Eiplasma von der jungen Ovocyte bis zum legereifen Ei besprochen haben, müssen wir auch noch die Schicksale des Eikerns nachholen. Wir haben sie mit gutem Grund an den Schluß gerückt, denn bei dem vorliegenden Objekte zeigt sich, daß dessen Entfaltung eine sehr bescheidene ist und daß er weder auf die Dotterbildung noch auf die Entstehung der Blochmannschen Kerne beträchtlichen Einfluß ausübt.

Man hat die Formel aufgestellt (Jörgensen), daß Eier, die sich ohne Hilfe von Nährzellen ernähren, im Verhältnis zum Volumen, der Plasmamasse große Kerne besitzen und solche, die mächtige Hilfszellen besitzen, relativ kleine Kerne besitzen, so daß also die Kernplasmarelation durch außerhalb der Zelle gelegene Faktoren mitbestimmt wird. Wir haben uns dieser Anschauung angeschlossen (Buchner 1915) und sie vielfach bestätigt gefunden, jedoch auch darauf hingewiesen, daß dies stets nur eine in den Extremen gültige Regel darstellt, scheinbare mehr oder weniger große Abweichungen aber durch in ihrem Effekt nicht genau abzugrenzende Faktoren bedingt sein können. Wir können weiterhin erwarten, daß im allgemeinen mit dieser Kleinheit der Eikerne auch eine mäßige Entfaltung ihrer funktionellen Strukturen, also in erster Linie des Chromosomenchromatins und der Nukleolen Hand in Hand geht.

Für das vorliegende Objekt trifft das völlig zu. Vergleichen wir lediglich die Kerngrößen der verschiedenen Stadien auf Taf. 2, so entnehmen wir, daß nur in den jüngsten Eiern ein bescheidenes Anwachsen vorliegt (Fig. 1—5), daß aber dann, während das Ei zu einem zwei Millimeter langen Gebilde heranwächst, sich die Kerngröße kaum mehr ändert, also die Kernplasmarelation sich ganz enorm zu Ungunsten des Kernes verschiebt, auch dann, wenn wir etwa die deutoplasmatischen Substanzen in Abrechnung bringen wollen.

Wir haben schon früher erwähnt, daß die Chromosomen, wenn sie in den Nährzellkernen sich längst völlig aufgelöst haben, sich im Eikern noch als solche erhalten haben. Sie sind auf den jüngsten uns vorliegenden Stadien (Taf. 1, Fig. 1, 2) unregelmäßig zusammengeknäuel, einzelne längere Schleifen ragen aus dem Knäuel hervor und lassen einen Aufbau aus Chromiolen erkennen; deutliche Fadenpaare lassen sich nicht mehr erkennen; es liegt also ein oft als Synapsis bezeichneter Zustand der Verklumpung vor, der auf das Bukettstadium des Kernes folgte. Ein einziger basichromatischer Nukleolus findet sich, wie gewöhnlich zu dieser Zeit, auch hier. Der übrige Teil des Kernes ist von zartem Liningerüst erfüllt. Mit dem Wachstum der Zelle verändern sich die Chromosomen zunächst kaum, die Nukleolarsubstanz aber vermehrt sich, es finden sich bis zu fünf zum Teil auch größere Nukleoli (Fig. 3, 4), neben diesen aber auch äußerst kleine Körnchen von gleicher Beschaffenheit, denen wir den gleichen Namen geben müssen und die die Neigung zeigen, sich an die Kernmembran anzulegen (Fig. 3, 4, 5). Hat der Kern seine Wachstumsperiode annähernd beendet, so verklumpen die Chromosomen noch mehr als bisher, sind aber doch noch als solche zu erkennen (Fig. 5, 6). Während sie jedoch auf den jüngsten Stadien sich noch chromatisch färbten, nimmt dieser Klumpen nun Plasmafarben an, ein Reaktionsumschwung, auf den wir schon eingangs hingewiesen haben. Zugleich wird er der Entstehungsherd weiterer kleinerer Chromatinnukleolen, auch die kleinsten Nukleolen unter der Membran werden durch größere ersetzt (Fig. 6); in der Folge ballen sich die Chromosomen aber so dicht zusammen, daß nur die Entstehungsgeschichte uns über die Natur des nukleolenähnlichen, unregelmäßig geformten Körpers aufklärt, dem nun auch während der ganzen Dotterbildungsphase mehr oder minder große Nukleolen aufsitzen, wie auch in der Peripherie solche nie

zu vermissen sind. Diese zeigen ganz ähnliche Struktur, wie die in den Blochmannschen Kernen schon kennen gelernten, d. h. sie besitzen vielfach ein helles Zentrum und einen chromatischen Mantel, kleinere und größere chromatische Tochnukleolen, manchmal zwei gleichzeitig, können an ihnen knospen. Auch das Liningerüst zeigt die gleiche Dichte wie bei den Blochmannschen Kernchen (manchmal färbt es sich etwas intensiver), so daß der Habitus der beiden Gebilde sich außerordentlich gleicht und nur die Chromosomenklumpen, die Größe und die meist etwas zahlreicheren Nukleolen sie zu unterscheiden gestattet (siehe hiezu Fig. 11).

Was nun die sichtbaren Zeichen einer besonderen Aktivität des Kernes, abgesehen von der beschriebenen Vermehrung der Nukleolarsubstanz betrifft, so sind diese gering. Verwandte Formen besitzen, wie wir sehen werden, auf jungen Stadien eine besonders differenzierte Plasmazone um den Kern, hier fehlt eine solche. Es wäre lediglich zu erwähnen, daß in jüngeren Eiern, vor der Dotterbildung sich, vor allem in dem schmalen Raum zwischen Kern und Eioberfläche, blaß färbbare Granula besonderer Natur zeigen (Fig. 7, Taf. 2), von denen wir annehmen müssen, daß an ihrer Entstehung der Kern irgendwie beteiligt ist. Insbesondere läßt sich ein Nachweis, daß derselbe bei der Bildung der Blochmannschen Kerne beteiligt ist, hier nicht führen, als einzige Möglichkeit käme hiezu nur das Aussenden von basichromatischer Nukleolarsubstanz in das Plasma in Frage, die ja, wie wir an den Nährzellen gelernt haben, im Prinzip befähigt ist, Kerne aus sich heraus zu entwickeln. Da vom Beginn der Dotterbildung bis gegen ihren Abschluß zu die Nukleolarsubstanz in annähernd gleicher Menge vorhanden ist, trotzdem aber vielfach Stadien einer Neubildung sich finden (Knospung), so wäre ein derartiger Vorgang wohl denkbar, zumal ihn Befunde an anderen Objekten sehr nahe legen werden; eine große Rolle aber spielt sicherlich hier diese Quelle der Kernchen nicht; Knospungsbilder am Kern, wie sie Blochmann beschrieben, fehlen völlig.

Schließlich wenn der Eikern sich der Ausbildung der Reifespindel nähert, erschöpft sich der Vorrat an Nukleolen, vielleicht wie gesagt durch Emission. In Textfig. 7 (die auch bei a und b zum Vergleich nochmals Kerne aus einem sehr jungen und mittleren Ei enthält) ist bei c ein solcher dargestellt. Immerhin scheinen am Chromosomenballen noch Nukleolen zu entstehen oder doch vor

kurzem entstanden zu sein. Die nächsten vorhandenen Stadien (d, e) zeigen schon eine, wenn auch noch rein intranukleäre, oder wie ich sie nenne, karyogene Zentralspindel. Das Volumen des Kerns ist, wenn auch die Membran zu dieser Zeit hier nicht ganz so deutlich ist, wie gezeichnet, jedenfalls stark zurückgegangen. Dem Linin sind, soweit es nicht zum Aufbau der Spindel Verwendung fand, stark färbare Granulahaufen eingelagert, vielleicht Zerfallsprodukte der letzten noch vorhanden gewesenen Nukleolen. Die Chromosomen liegen in der Äquatorialplatte, wobei besonders zwei verschieden

Fig. 7.

lange die anderen weit überragen. Ob es sich dabei um Sonderchromosomen handelt? Die Spermatogenese dieser Tiere und aller nicht Parthenogenese treibender Hymenopteren ist ja leider bisher auf die Anwesenheit solcher nicht untersucht worden.

Wir haben schon erwähnt, daß zu dieser Zeit degenerierende Kernchen sich noch in der Nähe des Eikernes finden, aber nur hier, sonst nirgends im Ei; wir können also mit Sicherheit annehmen, daß das abgelegte und sich furchende Ei sie völlig entbehrt und ihre Rolle mit dem Abschluß der Eibildung zu Ende ist.

Zusammenfassung. Fassen wir schließlich die wesentlichen Punkte zusammen, die sich für die Frage nach den Blochmannschen Kernen ergeben haben und sehen wir dann weiter,

wie durch das Studium anderer Objekte das Gewonnene bestätigt und weiter ausgebaut wird.

Die Blochmannschen Kerne haben ganz den Anschein echter Kerne; die an ihnen zu beobachtenden Reaktionen sind die gleichen wie die des Eikernes, nur entbehren sie des Chromosomenchromatins. Im übrigen gleichen sie im Habitus verkleinerten Eikernen. Sie können sich durch Teilung und Knospung vermehren und vermögen lebhaft unter Vermehrung ihrer chromatischen und achromatischen Strukturen zu wachsen. Sie haben lange Zeit eine Neigung, dicht unter der Eioberfläche zu verharren, erst spät dringen sie mit dem Dotter in das Eiinnere. Alles spricht dafür, daß sie aus basichromatischen Granulis entstehen, die in den Nährzellen gebildet, ins Ei einwandern und eine Flüssigkeitsansammlung erregend zum primären Nukleolus werden. Dies geschieht schon in sehr jungen Eiern, anfangs ziemlich diffus, bald vor allem in einem besonderen Bildungsherd am hinteren Pol, von wo die Kerne seitlich nach vorne wandern. Mit dem Ende der Dotterbildung degenerieren die Kerne unter Zeichen einer mehr oder weniger starken Hyperchromasie und werden vom Ei resorbiert, vielleicht, zum Teil auch auf abgekürztem Weg in Dotterkugeln umgewandelt. Mit der Ausbildung der ersten Reifeteilung sind sie verschwunden. Die Möglichkeit, daß ein kleiner Teil der Kernchen auf Kosten der ursprünglich im Eikern vorhandenen Chromatinnukleolen sich entwickelt, besteht. Zu sonstigen Strukturen des Eies, Mitochondrien, merkwürdigen Fibrillen und Schollen bestehen mehr oder minder innige topographische Beziehungen, genetische sind aber nirgends zu erkennen. Auch bei der Anhäufung dieser Strukturen nehmen die Nährzellen, vielleicht mit Ausnahme der besonderen Schollen, sehr tätigen Anteil. Auch im Plasma der Nährzellen, deren Arbeitsleistung eine in verschiedener

Hinsicht geteilte ist, finden sich Kerne. Sie gleichen den Blochmannschen Kernen im Ei in ihrer Struktur völlig; entweder sind sie auch aus Nährzellsekret entstanden oder sie leiten sich von merkwürdigen Kernen ab, die gleichzeitig im Nährzellkern sich aus einzelnen Nukleolen allmählich herausentwickeln. Jedenfalls liegt, wenn auch vielleicht kein direkter genetischer Zusammenhang besteht, doch ein Hinweis vor, daß das als Entstehungsherd in Frage kommende Sekret nahe Verwandtschaft mit den Nukleolen der Nährzellen besitzt. Daß die Kerne in das Ei als solche übertreten, ist nicht sehr wahrscheinlich, sie werden nur in beschränkter Zahl gebildet und alles deutet daraufhin, daß es sich zwar um ein normalerweise vorkommendes Geschehen handelt, aber ihm doch kein Nutzen für die Eibildung zukommt. Die Entstehung des basichromatischen, kernchen-erzeugenden Sekrets außen an der Kernmembran deutet ebenfalls auf eine Beteiligung des Kernes hiebei hin, ein Durchtritt geformter Nukleolarsubstanz, der die Kernbildung im Nährzellkern und die Entstehung Blochmannscher Kerne im Plasma der Eizelle als einen im wesentlichen gleichen Prozeß aufzufassen gestatten würde, läßt sich nicht beobachten.

Die Bedeutung der Erscheinung ist sichtlich eine große. Ueberzeugten wir uns, daß die Blochmannschen Kerne vom morphologischen Standpunkt betrachtet echte Kerne darstellen, so müssen wir ihnen auch die Funktionen, die wir solchen im Stoffwechsel lebhaft wachsender und Reservestoffe aufspeichernder Zellen zuschreiben, zuerkennen, also ganz allgemein in ihnen eine beträchtliche Hilfseinrichtung der Eizelle sehen. Daß aber dann zunächst noch die Schwierigkeit bestehen bleibt, den Satz *omnis nucleus e nucleo* auch auf die Entstehung der Blochmannschen Kerne anzuwenden, sei nochmals

betont. Schon hier sei aber darauf aufmerksam gemacht, daß durch unsere heutigen Kenntnisse von der Fortpflanzungszytologie der Protozoen ja diesem Lehrsatz schon lange seine starre, grob morphologische Fassung genommen worden ist und einer mehr physiologischen Platz gemacht hat, die nicht allein direkte und indirekte *Kernteilung* ins Auge faßt, sondern im Kern einen mit der Umwelt in regen Wechselbeziehungen stehenden Zellbezirk sieht.

Wir haben, um die in Frage stehenden Gebilde zu bezeichnen, bisher den indifferenten Ausdruck „*Blochmannsche Kerne*“ gewählt, oder im Zusammenhang nur der Kürze wegen von „*Kernchen*“ gesprochen. Mit Recht ist man aber heutzutage bestrebt, auch in der Zellanatomie den Dingen nicht die Namen ihrer Entdecker zu geben und wir haben nun die Grundlage gefunden, um uns nach einer anderen charakterisierenden Bezeichnung, die wir in der Folge benützen wollen, umzusehen. Früher habe ich von *Karyomeriten*, speziell von *trophochromatischen Karyomeriten* gesprochen (1903), aber es wird sich in der Folge noch zeigen, daß eine wirkliche Knospung am Eikern nicht auftritt, die uns allein berechtigen würde, den Ausdruck *Karyomeriten* in einer etwas erweiterten Form auf die *Kernchen* anzuwenden. Die Fälle, wo ich eine solche 1913 annehmen zu müssen glaubte, haben sich bei genauerem Studium als anders geartet herausgestellt. Ich möchte vorschlagen, die Kerne als „*Trophonuklei*“ zu bezeichnen, um damit anzudeuten, daß sie kein *Idiochromatin* führen, sondern nur für das spezielle Bedürfnis des Eiwachstums gebildet werden, außerdem werde ich in der Folge den indifferenten Ausdruck „*akzessorische Kerne*“ vielfach gebrauchen; die in der Literatur schon verwendeten Bezeichnungen *Sekundärkerne* (*Hegnér*), *Dotterkerne* oder *Nebenkerne* scheinen mir nicht angängig, weil sie zum Teil bereits für eine ganz bestimmte Sache vergeben sind (*Sekundärkerne*), zum Teil für eine Reihe von Strukturen benützt werden, die schon genug *Heterogenes* umfaßt.

2. *Apiden*.

a) *Andrena spec.* (Taf. 3).

Die Eientwicklung. Der Verlauf der Eientwicklung ist bei *Andrena* in den wesentlichsten Teilen dem vorangehend

beschriebenen von *Solenius vagus* sehr ähnlich. Immerhin finden sich hiebei einige Punkte, die von den bisher kennengelernten bereits abweichen. Wiederum enthalten die jüngsten Eier schon beträchtliche Einlagerungen in ihrem Protoplasma in Gestalt kleiner Körnchen, runder Tröpfchen und einzelner Schollen von recht stattlicher Größe (Taf. 3, Fig. 1). Mit dem weiteren Wachstum setzt sich nun, was bei *Solenius* nicht geschah, eine Zone helleren Protoplasmas um den Kern herum vom übrigen deutlich ab, die abgesehen von einigen wenigen Granulationen, die nahe an der Oberfläche des Kernes liegen, frei von Einlagerungen ist. Wir glauben darin einen Hinweis auf einen spezifischen Aktionsradius der Kerntätigkeit sehen zu dürfen. Später schwindet diese Sonderung im Plasma wieder (Taf. 3, Fig. 2, 3). Im Verhältnis zu *Solenius* bildet das Ei schon recht frühzeitig seinen Zapfen aus (Fig. 3), und die Granulationen, die in Fig. 4 das Eioplasma reichlich erfüllen, sind schon als Nährzellsekret anzusehen. (Die gröberen Einlagerungen fehlen der Figur, sind aber wohl sicher im Ei vorhanden. Obwohl das Ei in der Schnittserie nicht vollständig war, mußte es als einziges im beschränkten Material zu findendes Stadium wiedergegeben werden.) Die Kernchenbildung setzt nun rasch ein. Wiederum werden die groben Einlagerungen, die noch beträchtlich gewachsen sind, ganz an den hinteren Eipol verlagert und zieht zu diesem von den Nährzellen her ein Strom von basichromatischem Sekret (Fig. 5). Fibrilläre Strukturen sind sehr spärlich vorhanden, gelegentlich trifft man eine kristallähnliche Nadel schon im jungen Ei, dann wird sie auch mit an den Pol verlagert, wo in Fig. 5 eine kleine zu sehen ist. Die Trophonuklei haben wieder die Tendenz, von den mehr zentralen Regionen, in denen sie zunächst liegen, nach der Oberfläche aufzusteigen und eine mittlere Straße im Ei freizulassen. Ihre Größe ist bereits eine sehr verschiedene, in der Nähe des Kernes und auf der entsprechenden gegenüberliegenden Seite sind sie am größten; tatsächlich liegt also ein Ring von größeren Kernchen zunächst vorne im Ei, von dem nährzellwärts sich keine solchen mehr zeigen. Nach hinten zu sind sie kleiner, aber es fällt auf, daß kaum ein Uebergang zu bemerken ist. Die oberflächliche Anordnung wird in Fig. 6 schon eine strengere, immerhin liegen, besonders in der hinteren Hälfte des Eies, noch viele kleine akzessorische Kerne nach innen zu, wo sie sich mit dem ja auch geteilten Sekretstrom beiderseits mischen, der kontinuierlich sich vom Zapfen an

bis nach hinten verfolgen läßt. Hier ist auch bei diesem Objekt wieder der Schauplatz nur schwer zu klärender Vorgänge. Vor allem fällt auf, daß sich hier, wie wir sehen werden, nur vorübergehend die Schollen zum Teil in ein merkwürdiges schwammiges Gebilde umformen. Zwischen dickeren Knoten spannen sich anastomosierende Fäden nach mehreren Seiten aus. Offenbar verändert sich zu dieser Zeit die Konsistenz der Substanz und geht in eine etwas flüssigere über. Daneben aber finden sich nicht miteingegangene Brocken, zum Teil auch so in den Verlauf der Sekretbahn eingefügt, daß man schließen möchte, sie werden zu dieser Zeit noch in wesentlicher Menge von den Nährzellen aus neu gebildet. Dazwischen liegen kleinste Sekrettröpfchen, die an Größe denen gleichen, die sich mit einem Flüssigkeitshof umgeben und zu akzessorischen Kernen werden. Es muß darauf hingewiesen werden, daß auch schon am Eingang in das Ei sich Sekretröpfchen finden, die viel größer sind, als die Ausgangsgranula der Kernchen; ob diese vorher zerfallen oder ob sie sich den gröberen Einschlüssen zugesellen, die zunächst wenigstens sicher nicht in akzessorische Kerne übergehen, aber ja vielleicht auch durch Zerfall an ihrem Ursprung beteiligt sind, kann ich nicht entscheiden.

Bei diesem Objekt können wir nun aber die Darstellung der Trophonuklei nicht zu Ende führen, ohne gleichzeitig die Geschichte des Eikerns zu behandeln, denn dieser scheint hier mit ihrer Bildung inniger und deutlicher verknüpft als bei *Solenius*, wo wir nur feststellen konnten, daß einer derartigen Möglichkeit in beschränktem Maße nichts im Wege steht. Günstige Kerne in den jüngsten vorhandenen Eiern zeigen undeutliche voneinander gesonderte Tetraden und einige Nukleolen (2—3) von verschiedener Größe dem Liningerüst eingelagert (Taf. 3, Fig. 13). Dieser Kern gehört einer Eizelle an, die etwas kleiner als die in Fig. 1 gezeichnete ist; letztere zeigt zufällig die Chromosomen nicht gut, dagegen eine vermehrte Zahl von Nukleolen). Beide Kernbestandteile sind nun in der Folge nebeneinander zu verfolgen, wobei ganz wie bei *Solenius* die Chromosomen verklumpen, die Nukleolen aber viel stärker als dort anwachsen. Man vergleiche Taf. 2, Fig. 4, 5, 6 mit Taf. 3, Fig. 2, 3, 4! Schon frühzeitig erscheinen sie hier nicht nur gewachsen, sondern auch vermehrt. Dabei weisen sie komplizierte Strukturen auf, einer ist besonders groß, fein schaumig und nimmt weniger Farbe an, andere sind kleiner, aber ebenso strukturiert

und stark gefärbt; nicht selten trifft man solche, die aus einer dichteren, dunklen Schale und einer helleren Vakuole bestehen, in der wieder ein dichterer Nukleolus eingeschlossen ist; man könnte da von einer inneren Knospungbildung sprechen (Fig. 2). Gleich darauf entstehen durch Knospungsprozesse kleinste Nukleoli, wie solche zu dieser Zeit ja auch bei *Solenius* auftauchten — zwei und mehr können an einem Mutternukleolus entstehen — und rücken dicht unter die Kernmembran (Fig. 3). Hier wachsen sie etwas und liegen bald in dichter Reihe (Fig. 4 und 15). Fig. 15, die einem etwas älteren Ei entstammt, als in Fig. 4 gezeichnet, zeigt uns, daß dann ein dichteres punktförmiges basichromatisches Zentrum und ein hellerer Plastrmantel sich differenziert und die flüssigen Bläschen, wie viele Randnukleolen, sich kappenförmig der Membran anschmiegen. Während dieser Zeit sind stets die Chromosomen zu erkennen, wenn sie auch durch die mächtig anwachsenden Nukleolen öfters verdeckt sein können. Der Kern der Fig. 14, die sie noch isoliert enthält, gehört zu einem Ei, wie es in Fig. 2 oder 3 wiedergegeben ist; Fig. 15, die zwischen Fig. 4 und 5 einzuschalten, enthält sie aber schon verklebt, ziemlich undeutlich einem in der Mitte gelegenen Nukleolus genähert.

In Eiern, in denen nun eben die Kernchen aufgetreten sind, fehlen die Randnukleolen plötzlich (Fig. 5, 6). Der Kern, der bisher völlig rund mehr oder minder in der Eimitte lag, ist nach oben und seitlich verschoben, so daß nur ein geringer Raum zwischen ihm und der Oberfläche der Zelle übrig bleibt. Dabei wird er mehr halbkugelig, ja in der Folge sichel-, bzw. schüsselförmig; statt dessen aber beobachten wir an der nach außen schauenden Seite im Plasma ganz junge Kernchen, bald in sich steigender Anzahl. Die Kernmembran erscheint dann an dieser Stelle vielfach eingebuchtet, oft wie zerfressen und in einem flüssigkeitsreicheren (helleren) Protoplasma liegen zwanzig und mehr sehr kleine Trophonuklei, während sie sonst rundum wesentlich größer sind. Ein solches sich ablösendes Auftreten von kleinen nächst der Kernmembran gelegenen Nukleolen und außen gelegenen akzessorischen Kernmassen ist während des weiteren Wachstums noch öfter zu beobachten. Ein nächst älteres Ei, noch vor der Dotterbildung, zeigt dort wieder nur wenige Kernchen, aber auf neue zahlreiche dicht unter der Membran gelegene Nukleolen (Fig. 7); die Gesamtmasse der Nukleolarsubstanz

aber ist hier schon stark zurückgegangen. Man vergleiche dieses Stadium mit dem auf Fig. 4 oder 15. Die ganz großen Nukleolen fehlen jetzt ganz, schon in Fig. 6 sind sie sehr zusammengeschmolzen, ein einziger etwas größerer findet sich noch, dabei ist die Nukleolarsubstanz aus allen Schnitten kombiniert eingezeichnet; ganz wie bei Solenius stellt nun der Chromosomenklumpen noch eine Zeitlang ein Entstehungszentrum für Nukleolen dar; stärkere Differenzierung als in Fig. 7 macht das noch deutlicher. Dies ist bei Fig. 16, dem Kern eines ungefähr gleichalten Eies, der Fall.

Die Reduktion der Nukleolarsubstanz hat aber noch nicht ihren Höhepunkt erreicht, dies geschieht erst, wenn die Dotterbildung in Gang gekommen ist. Zunächst hört der Nachschub an den Chromosomen auf. Diese werden dadurch nahezu frei von ansitzenden Nukleolen und lassen sich infolgedessen jetzt als ein recht unscheinbares Klümpchen plasmatisch sich färbender Substanz erkennen. Dies ist schon zu Beginn der Dotterbildung der Fall (Fig. 17), dabei kann die Mulde, die der stark deformierte Kern bildet, dicht erfüllt sein von akzessorischen Kernchen. Die erwähnte Figur ließ etwa 50 derselben hier zählen, die stellenweise noch gedrängter liegen als gezeichnet, und dadurch ihre Form gegenseitig beeinflussen. Nie aber liegen an der konvexen Seite des Kernes ähnliche Anfangsstadien, sondern stets nur alte große Trophonuklei. Mit dem Schwund der Nukleolarsubstanz erlahmt auch die Kernchenbildung an dieser Stelle. Ein fast ganz mit Dotter gefülltes Ei, das etwa halb so lang ist als ein legereifes, besitzt im vorderen noch deutoplasmafreien Teil einen nun ovalen Kern, der nahezu nur noch chromosomale Substanz besitzt, wenige kleine Nukleolen haften noch an dieser, in seiner Umgebung finden sich wohl auch noch junge Kernchen, aber ein bisher beschriebenes Nest von solchen fehlt. Hand in Hand mit dem Verlust der Nukleolarsubstanz ist ein allmählicher großer Flüssigkeitsverlust gegangen, das Volumen des Kernes ist gegen früher stark reduziert. Noch ein Schritt weiter, das Ei ist nahezu völlig mit Dotter gefüllt, vielfach treten schon gleich noch zu schildernde Degenerationszustände auf, und der Kern entbehrt jeder Spur von Nukleolarsubstanz (Fig. 11). Der Chromosomenballen aber lockert sich und die einzelnen Elemente, zu Tetraden sich umschlingend, kommen wieder zum Vorschein. Das Liningerüst, das bisher sehr spärlich entfaltet war und den Kernen ein helles Aussehen verlieh, ist etwas dichter gebaut und auch um die Chromosomen zieht ein plas-

matisch sich färbender Saum. Reifeteilungsbilder enthält mein Material nicht.

Überschauen wir den geschilderten Vorgang, so drängt sich uns die Annahme auf, daß das Auftreten und Schwinden von Randnukleolen, die allmähliche völlige Auflösung mächtiger Nukleolarsubstanzen lange vor der Reifeteilung und das zeitlich entsprechende Auftauchen eines isolierten Nestes jüngster Kernchen dicht am Kern in einem kausalen Zusammenhang stehen, daß die chromatische Nukleolarsubstanz irgendwie am Aufbau ebenso reagierender primärer kleiner Nukleoli in den akzessorischen Kernen beteiligt ist. Ob dieser Zusammenhang ein direkter ist, also Nukleolen in geformtem Zustand den Kern verlassen, konnte ich auch hier nicht mit Sicherheit entscheiden. Scheinbare Bilder eines solchen Durchtritts finden sich wohl, aber ich bin mir bewußt, daß diese gar nichts beweisen. Man darf hier nicht, wie man es früher leider oft gemacht hat, ohne weiteres von einem beobachteten Durchtritt reden. Deshalb wollen wir uns auch hier zunächst mit der Wahrscheinlichkeit eines *Zusammenhangs* bescheiden. Nachdem wir gesehen haben, daß in den Nährzellen des *Solenius vagus* tatsächlich Nukleolen direkt in völlig kernähnliche Gebilde übergehen und wir das auch weiterhin beobachten werden, liegen nach dieser Seite ja keine Bedenken vor. Auffallend bleibt jedenfalls auch, daß der nah verwandte *Solenius* geringe Entfaltung der Nukleolen und einen ganz allmählichen Schwund derselben zeigt und Kernchennester am Kern vermissen läßt. Zum mindesten steht fest, was dort nicht zu beweisen war, daß neben dem polaren Entstehungsherd ein zweiter am Kern bestehen *kann*.

Wenn wir das Verhalten der Trophonuklei in den übrigen Regionen des Eies nachholen müssen, so wird sich zeigen, daß allerdings auch hier dieser zweite Entstehungsherd nur eine untergeordnete Rolle gegenüber dem polaren spielt. Wir haben das Ei auf dem Stadium der Fig. 6 verlassen. Die Gruppierung verläuft ganz ähnlich, wie wir es schon anderwärts kennen gelernt haben, die Kernchen schieben sich zunächst weiter nach oben, auch über den Kern hinaus, und lassen nur den Eizapfen und eine kleine angrenzende Zone frei (Fig. 7); vorne quer finden sich dann jetzt und in der Folge die größten Kernchen, sie liegen annähernd einschichtig und zeigen Knospungsbilder, seitlich gibt es keine geschlossene Oberflächenschicht, sondern sie finden sich locker in mehreren

Reihen hintereinander und werden nach hinten zu immer kleiner und zahlreicher. Der hintere Pol ist jetzt von einer enormen Menge kleinster Körnchen eingenommen (Fig. 8). Sie sind in Fig. 8 aus einem Schnitt, nicht etwa kombiniert gezeichnet, in Wirklichkeit aber noch wesentlich dichter gedrängt als in der Abbildung. Zwischen ihnen finden sich vakuolenfreie Granula und besonders etwas nach vorne zu die Derivate des schwammigen Körpers, der sich wieder in einzelne Brocken auflöst, die sich wahrscheinlich auch jetzt noch auf Kosten der Nährzelltätigkeit vermehren. Verblässende Schollen finden sich dazwischen, ähnlich wie auch bei Solenius, über deren Zugehörigkeit die Präparate keinen Aufschluß erteilen. Wie im etwas jüngeren Ei zieht der Sekretstrom nach vorne und enthält in seinem hinteren Teile schon junge Kernchen. Die Verhältnisse liegen offensichtlich wie bei Solenius, nur ist die Intensität der Kernchenbildung hier eine viel größere (vgl. Taf. 2, Fig. 9). Es kann jedoch nicht bewiesen werden, daß alle diese kleinen Granula von den Nährzellen stammen; es bleibt die Möglichkeit, daß ein Teil an Ort und Stelle im Eioplasma entsteht und trotzdem zu akzessorischen Kernen wird, gar wohl bestehen. In der Folge werden wir sogar an anderen Objekten zu einer solchen Annahme notwendig gedrängt werden.

In der Breite nimmt das Ei nach dem eben geschilderten Zustand (Fig. 7) nicht mehr viel zu, in der Länge aber übertrifft es das nahezu dottergefüllte Ei, dem Fig. 9 angehört, um das 5- bis 6 fache. Die kernchenfreie Zone in dieser ist durch den hier in den nächsten Schnitten auftauchenden Zapfen bedingt. Der polare Neubildungsherd ist noch vorhanden, aber etwas weniger in Tätigkeit. Die weiteren hier bisher vorhandenen spezifischen Einschlüsse sind nicht mehr zu erkennen, sie sind entweder aufgelöst oder vom Dotter nicht mehr zu unterscheiden (wie bei Solenius). An den Seiten finden sich nun auch größere Trophonuklei, dicht unter der Oberfläche und nach innen zu in den Dotter eine Strecke weit eindringend an vielen Stellen zahlreiche kleine; im allgemeinen werden sie aber durchweg nach hinten zu kleiner, eine so dichte Ansammlung am Pol liegt jedoch nicht mehr vor. Auch hier muß man unwillkürlich an eine wenigstens teilweise Neuentstehung der Granula und damit der Trophonuklei denken; erwiesen kann sie jedoch kaum werden. Gegen Ende der Dotterbildung fehlen die kleinen Kern-

chen nahezu und stellen sich mannigfache Bilder der Degeneration ein, auf die wir erst eingehen können, wenn wir die Struktur der normalen Kernchen eingehender besprochen haben.

Den aufsteigenden Ast ihrer Entwicklung gibt die Textfig. 8 wieder. Wiederum teilt sich frühzeitig der primäre kleine Nukleolus, bei der Knospung geht ein Teilprodukt in den Tochterkern (f, k, o). Mit dem Anwachsen geht auch eine beträchtliche Vermehrung der Nukleolarsubstanz Hand in Hand, die einzelnen Nukleoli vergrößern sich und teilen sich bzw. geben kleinere Knospen ab, so daß neben recht großen sich sehr kleine Nukleolen finden. In größeren Kernknospen treten auch größere Nukleolen ein (vgl. k mit v). Auffallend ist die spärliche Entfaltung des Liningerüsts, in den kleinen Kern-

Fig. 8.

chen ist es oft gar nicht zu erkennen und auch in größeren nur auf wenige zarte Bälkchen beschränkt. Die größten unter ihnen erreichen nahezu das Volumen der Eikerne nach der Nukleolenauflösung. Ein Blick auf Textfig. 3 zeigt, daß der Bau der Trophonuklei stark von dem bisher kennengelernten abweicht. Die Nukleolarsubstanz ist viel reicher, das Linin viel schwächer als dort entfaltet. Vergleichen wir nun aber auch den Habitus der beiderlei Eikerne, so gelten dieselben Unterschiede, tatsächlich deckt sich der Strukturcharakter der akzessorischen Kerne in ganz auffallender Weise mit dem des dazugehörigen Eikernes, eine Regel, die wir noch sehr oft werden bestätigt finden (vgl. hiezu Taf. 2, Fig. 12 mit Taf. 3, Fig. 7!).

Die Wege zur Degeneration scheinen nun wieder verschiedene zu sein und entweder durch einen hyper- oder hypochromatischen Zustand hindurchzuführen. Schon auf dem Stadium, dem Fig. 9 angehört, finden sich seitlich Trophonuklei, die nicht zu den geschilderten passen (Taf. 3, Fig. 10). Es sind dies solche, die neben

Nukleolen auch sich intensiv färbende Balken enthalten und von denen alle Uebergänge zu Bläschen führen, die mit einem dichten chromatischen Gerüst durchsetzt werden (siehe auch Textfig. 9); bei anderen ist der Inhalt etwa halbmondförmig an die Membran geflossen (Textfig. 9, d, e, f), und alle diese Zustände finden sich durcheinandergewürfelt mit unzweifelhaften Kernchen und einwandfreien Dotterschollen, deren Inhalt nur nicht homogen fixiert wurde, sondern schaumig oder in Gerüstform geronnen ist. Wo die Grenze zu ziehen ist, kann von Fall zu Fall oft nicht entschieden werden. Textfig. 9 zeigt die Uebergänge, wie sie an einer Stelle sich nebeneinander fanden. Auch in ausgewachsenen Eiern begegnen uns diese Bläschen wieder (Taf. 3, Fig. 12, die dem Ei der Fig. 11

Fig. 9.

entnommen wurde). Daneben aber finden sich hier nun Kernchen, die fast die ganze Nukleolarsubstanz verloren haben und ein etwas dichteres Liningerüst besitzen, also in beiden Punkten dem gleichalten Eikern gleichen (Fig. 11). Auch wo noch die Nukleolen erhalten sind, verblassen sie bei der Differenzierung viel rascher als in einem danebenliegenden jüngeren Ei, scheinen sich also jedenfalls in einem anderen physiologischen Zustand zu befinden. Seitlich findet man dann fortgeschrittene Stadien einer Verklumpung des völlig achromatischen Inhaltes; trotzdem kann man zwischendurch noch mehrfach Kernchenteilung feststellen. Aeltere Eier, in denen die Auflösung noch weiter fortgeschritten wäre, fehlen, wie erwähnt, in den vorliegenden Ovarien.

Die Nährzellen. Im wesentlichen gleichen die Nährzellen denen des vorangehend beschriebenen Tieres. Anfangs enthalten ihre Kerne noch einen ziemlich großen runden Nukleolus, der sich bereits als zusammengesetzt bekundet, das Chromosomenchromatin ist in deutliche plasmatische Linienbalken und eingelagerte

chromatische Granula übergegangen. Das Plasma enthält spärliche färbbare Einschlüsse (Textfig. 10, a; die Zelle gehört zur Eizelle Fig. 15 auf Taf. 3). Auf einem etwas älteren Stadium ist der Nukleolus zerfallen, die Substanzen im Plasma haben sich vermehrt (Textfig. 10,

Fig. 10.

b, c). Im Gegensatz zu den Nährzellen des Solenius bleiben nun die Granulationen im Liningerüst stets stark färbbar und vermehren sich mit dem Wachstum des Kernes lebhaft, so daß die Kerne einen etwas abweichenden Habitus bekommen. Inwieweit die Granula sich selbständig vermehren und von den Nukleolen abgegeben werden, kann ich nicht entscheiden, jedenfalls ist beides denkbar. Bei der

Vermehrung der Nukleolen nehmen diese oft bandförmige und hufeisenähnliche Gestalt an (Textfig. 10, d, auch noch einem sehr jungen Ei angehörig), die Struktur, die bei stärkerer Differenzierung zum Vorschein kommt, gleicht der bei Solenius auch anfangs fast ausschließlich vorhandenen (Taf. 1, Fig. 8, 9), d. h. eine Grundsubstanz, aus Plastin gebildet, ist von stärker färbbaren Granulis allseitig durchsetzt. Während aber dort nun die beschriebenen komplizierten Zustände diese ablösen, bleibt bei *Andrena* der jugendliche Zustand stets erhalten (Textfig. 10, e, an einigen zu erkennen). Die lebhaftete Sekretbildung an der Kernoberfläche stellt sich auch ein; lag dort das Sekret der Kernmembran unmittelbar an, so ist hier fast durchweg eine sekretfreie flüssigkeitsreichere Zone eingeschoben; später wird sie undeutlich (vgl. Textfig. 10, d und e).

Vor allem interessiert natürlich nun, ob sich auch bei *Andrena* im Kern und im Plasma Kerne zeigen. Letzteres ist ohne weiteres zu bejahen; schon in Nährzellen, die zu recht jungen Eiern, die noch lange Zeit bis zur Dotterbildung brauchen, gehören, finden sich vereinzelt kleine Kernchen; wir geben sie von einer älteren Nährzelle wieder (Textfig. 10, e), wieder alle vorhandenen Kernchen in eine Ebene verlegt, der Nukleolarapparat aber dem Inhalt eines Schnittes entsprechend. Die Zelle lag der Länge nach dem Eifollikel unmittelbar an. Auch hier bestätigt sich überhaupt, daß nur die eiwärts gelegenen Nährzellen Trophonuklei entwickeln. Diese werden nie so groß wie bei Solenius, ja zum Teil handelt es sich um sehr kleine Kernchen. Sie liegen alle in Kernnähe, oft recht dicht bei ihm, die Struktur ist sofort als die der im Ei vorhandenen zu erkennen, d. h. das Kerngerüst ist nur dürftig entfaltet, die Nukleolarsubstanz relativ reichlich vorhanden. Während nun bei Solenius gleichzeitig sich im Kern die merkwürdigen, kernartigen, aus Nukleolen entstandenen Gebilde fanden, fehlen sie hier. Nichts im Kern, von einigen recht wenig Farbe annehmenden Nukleolen vielleicht abgesehen, erinnert hier irgendwie daran. Deshalb müssen wir hier unbedingt der Auffassung zuneigen, daß diese Kernchen nach den gleichen Gesetzen wie im Ei aus Sekrettröpfchen sich im Nährzellplasma entwickelten. Bei Solenius haben wir diese Möglichkeit ja ebenfalls eingeräumt, dabei aber doch auch an die andere gedacht, die die Kerne als solche aus dem Mutterkern austreten ließ.

Immerhin kommt auch bei *Andrena* etwas vor, was jener endogenen Kernbildung direkt an die Seite zu stellen ist, allerdings als

eine ausgesprochen pathologische Erscheinung. Während andere Ovarien gar nichts davon zeigten, fand ich in einem die Nukleolen der dem Ei zunächst liegenden Nährzellen zu ähnlichen kernartigen Gebilden aufgequollen. Während es sich aber dort um einen allmählich angebahnten, in völlig geordneten Wegen sich entwickelnden allgemein vorhandenen Prozeß handelte, scheint er hier gar stürmisch abzulaufen. Die Textfig. 11 zeigt einen solchen. Ein großer Teil der Nukleolen ist achromatisch geworden und hat sich durch Wasseraufnahme vergrößert; vorher unregelmäßig ge-

Fig. 11.

staltet, stellen sie jetzt ganz regelmäßige runde Bläschen dar; es ist offenbar eine besondere Membran an der Oberfläche gebildet worden. Auch bei *Andrena* tritt die Tendenz hiezu vor allem nächst der Kernmembran auf, im Inneren liegen noch mehrfach unveränderte Nukleolen; zwischen ihnen und den Kernen, sich von ihnen sondernd, das mit chromatischen Körnchen besetzte Liniengerüst. In das Gerüstwerk der Bläschen sind wie bei *Solenius* vereinzelte chromatische Tröpfchen eingelagert.

Im Plasma liegt nur spärliches Sekret und einige echte akzessorische Kerne. Im wesentlichen handelt es sich natürlich um den gleichen Vorgang wie bei *Solenius*; haben wir schon dort gesagt daß die Erscheinung wohl keinen Effekt hat, „mit dem das Ei

rechnet“, sondern als eine in gewissen prinziellen Fähigkeiten der Nukleolarsubstanz begründete, in diesem Falle nebensächliche anzusehen ist, so gilt dies hier in viel höherem Maße. Hier liegen offenbar pathologisch gestörte Zellen vor, die aber doch wegen der weitgehenden Modifikation, die ihre Nukleolen erleiden, nicht uninteressant sind.

Zusammenfassung. Vergleichen wir nun zum Schlusse die Verhältnisse bei *Andrena* mit denen bei *Solenius*, so gelangen wir zu einigen wichtigen Erweiterungen. Es stellt sich heraus, daß neben dem Bildungsherd der Trophonuklei am hinteren Eipol gleichzeitig einer am Eikern vorhanden sein kann und daß dem Auftreten der Kernchen daselbst ein gleichzeitiges Auftauchen von Randnukleolen und ein allmählicher völliger Schwund der beträchtlich angewachsenen Nukleolarsubstanz parallel geht. Die Annahme, daß die dortigen Trophonuklei in irgend einer Weise als ein Sekretionsprodukt des Eikerns anzusehen sind, wird dadurch äußerst nahegelegt. Die Struktur der Kernchen weicht von Objekt zu Objekt stark ab und ist unabhängig von der wahrscheinlich vorhandenen doppelten Entstehungsweise bei einem Objekt die gleiche. Sie weist hier im Bau des Kerngerüstes (Linin- und Enchylemreichtum) und Entfaltung des Nukleolarapparates jeweils große Aehnlichkeit mit dem Eikern der betreffenden Spezies auf. Inwieweit wir dies verallgemeinern dürfen, wird die Folge zeigen. Die Degeneration der Kernchen läuft entweder unter Hyperchromasie- oder Hypochromasieerscheinungen ab. Resorption und direkter Uebergang in Dotterkugeln scheinen auch hier nebeneinander vorzukommen. Im Nährzellplasma treten Kernchen vom gleichen Bau auf wie im Ei, die auf das chromatische Sekret der Zelle zurückzuführen sind. Eine Entstehung dieser Kerne im Hauptkern ist hier auszuschließen. Zu einer ähnlichen Um-

wandlung der Nährzellnukleolen zu kernartigen Gebilden, wie bei *Solenius*, kommt es nur in ausgesprochen pathologischen Fällen. Die Struktur der Nährzellkerne weicht von der bei *Solenius* insofern ab, als das Linin reicher an Chromatingranulis ist und die Nukleolen, auch deutlich aus Plastin und Chromatin zusammengesetzt, einen etwas einfacheren Bau zeigen. Die Sekretion der safraninophilen Substanz geht ähnlich an der Kernoberfläche der Nährzellen vor sich. Schließlich muß betont werden, daß wenn auch sichtlich der größere Teil der Trophonuklei, die in so enormer Anzahl am hinteren Eipol entstehen, auf ein chromatisches Nährzellsekret zurückzuführen ist, die Möglichkeit doch nicht ausgeschlossen werden kann, daß solche Chromatingranula, die in der Folge in die Nukleolen der Trophonuklei übergehen, an dieser Stelle neu entstehen; das gleiche gilt für die zeitweise an den Seiten des Eies in großer Menge sich findenden Granula und Kernbildungsstadien.

b) *Osmia rufa*.

Mit wenigen Worten sei auf das Schicksal der Kernchen bei *Osmia rufa* eingegangen; es lag mir hievon nur ein beschränktes Material vor¹⁾. Im großen und ganzen liegen die Verhältnisse zudem wie bei den schon beschriebenen Formen. Im jungen Ei (Textfig. 12 a) liegen neben den runden, kleinen Sekretropfen fädige Strukturen, die zum Teil einer blassen Grundsubstanz aufliegen, gegen die Oberfläche des Eies zu; zwischen Kern und Follikel fehlen sie aber und oft kann man sie dort an der Innenseite des Kernes in einigem Abstand vorbeiziehen sehen, ein sicherer Hinweis, daß sie nicht der Tätigkeit des Follikels, an die man denken könnte, ihren Ursprung verdanken, sondern eher den Nährzellen, in deren Plasma sich noch beiderlei Einschlüsse zu dieser Zeit reichlich finden. Später schwindet diese letztere Struktur, zum Teil wird sie vielleicht auch nach hinten zusammengedrängt, denn dort finden sich wieder, wie wir es nun schon gewohnt sind, mannigfache derartige Einschlüsse, die später zum großen Teil zu einer großen plasmatisch sich färbenden Kugel zusammenfließen.

Ein ausgesprochenes polares Entstehungszentrum für die Kernchen fehlt bei *Osmia rufa*, wohl finden sich hier auch lange Zeit

¹⁾ Ich danke es der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Armbruster, Berlin.

sehr kleine Kernchen, aber nie in annähernd solchen Massen wie etwa bei *Andrena*. Sie sind überhaupt nicht sehr mächtig entwickelt und die einwandernden Nährzellsekrete scheinen mehr diffus nach den Seiten ausweichend keinen lokalisierten Neubildungsherd zu veranlassen. Die Kernchen sind wieder streng oberflächlich angeordnet, vielfach nur einschichtig.

Fig. 12.

Auch der Kern scheint an ihrer Bildung beteiligt zu sein. Ähnlich wie bei *Andrena* füllt er sich mit zahlreichen Nukleolen und verliert sie um die Zeit der Dotterbildung wieder. Schon das Ei in Textfig. 12a besitzt zahlreiche Nukleolen; sie sind von schaumiger Struktur, haben gerne in der Mitte eine besonders große Vakuole; vielfach in dieser wieder ein feines chromatisches Korn. Sie sind bereits in lebhafter Knospung begriffen; die Tochnukleoli können sogleich wieder schaumig gebaut oder homogen chromatisch sein. Nicht viel älter ist das Ei, dessen Kern bereits auf solche Weise eine große Anzahl kleiner bis kleinster Nukleoli erhalten hat, die zum Teil noch in Sproßverbänden vereinigt sind. Ein

besonders großer, fein schaumig strukturierter Nukleolus mit zentralem Korn in einer Vakuole fällt besonders auf. Gleich nach dieser Anreicherung der Nukleolarsubstanz setzt die Kernchenbildung ein und damit der Schwund der kleinen Nukleolen (Fig. c), gewiß ein auffälliges Zusammentreffen; wenn man dazunimmt, daß sich dann in nächster Nähe des Kernes Kernchen finden und zwischen ihnen noch des Flüssigkeitshofes entbehrende Granula, die den kleinsten Nukleolis im Eikern gleichen, liegt die Vermutung einer Emission eben so nahe wie bei *Andrena*. Mit dem Schwund der kleinen Nukleolen geht ein Heranwachsen zentralgelegener zu großen Bläschen Hand in Hand; zum Teil bekommen diese ein feines Gerüst, das einem Kerngerüst recht ähnelt. Auch diese erleiden offenbar wieder einen erneuten Zerfall, ein komplizierter Knospungskomplex erfüllt bald darauf statt ihrer den Kern (Textfig. 12, d; auf einem zweiten Schnitt etwa derselbe Anblick), worauf derselbe alsbald wieder etwas leerer wird (Textfig. 12, e). Rund um den Kern liegen gleichzeitig junge Kernchen. Ihre Nukleolen haben eine große Ähnlichkeit mit vielen, die sich im Eikern finden, d. h. sie bestehen aus einer blassen Kugel und zentralem Korn und färbaren Substanzen in der Rindenschicht. Ob diese auf solchem Stadium den Eikern verlassen und sich mit einer Vakuole umgeben, oder ob kleinste Vakuolen austreten und solche außen und im Kern den gleichen Entwicklungsgang durchmachen? Wir können es nicht entscheiden. Bisher gestatteten uns unsere Präparate die Chromosomen nicht zu erkennen; entweder waren sie unter den Nukleolen in verklebtem Zustand verborgen geblieben oder sind sie, sich völlig entfärbend, in das Liningerüst eingegangen. Für letzteres spricht, daß sie später in diesem wieder auftauchen. Zu Beginn der Dotterbildung lassen sich in einem allerdings auch weniger entfärbten Präparat dichtere Züge im Linin erkennen; der Kern ist jetzt auch ärmer an Nukleolarsubstanz (Textfig. 12, f) und in wenig älterem Ei sind die Chromosomen sogar als recht distinkte Gebilde im ganzen Kern verteilt neben spärlichen Nukleolen zu sehen. Ältere Stadien liegen nicht vor.

Die Nukleolenverhältnisse gleichen also sehr denen bei *Andrena*, wo auch eine mehrfache Verminderung und eine Neubildung von zentralen, zeitweise recht großen Nukleolen zu beobachten war. Die Erschöpfung tritt in beiden Fällen recht früh auf, die beträcht-

lichste Entfaltung fällt mit der Entstehungsphase der Kernchen zusammen und keineswegs etwa mit der Dotterbildung, während der die Eikerne schon ihre Nukleolen fast völlig verloren haben.

Was die Struktur der akzessorischen Kerne anlangt, so überrascht es uns schon nicht mehr, wenn wir sie der des Eikernes sehr ähnlich finden. Die charakteristischen Nukleolenformen (Ringchen, Bläschen, Inhaltskörper) stellen sich in ihnen genau so ein; auch die lebhaft Vermehrung durch Knospung, das Auftreten kleinster chromatischer Nukleolen geht an ihnen vor sich. Knospung ist

auch hier häufig zu beobachten (Textfig. 13; Knospung bei f, l, m). Ein Kernchen, wie das in Fig. 13, k gezeichnete, erscheint völlig wie ein verkleinerter Eikern etwa der Fig. 12, d.

Die Nährzellen sezernieren offenbar weniger heftig; die in der Nähe des Eies

Fig. 13.

gelegen sind auf späteren Stadien arm an Sekret, die mehr entfernten und die jüngeren erzeugen das Sekret wieder deutlich in Kernnähe und zwar vor allem in Nischen, die derselbe bildet. Hier liegen anscheinend homogene, blasser färbbare Brocken, deren intensiver färbbares Sekret aufsitzt; diese Basis scheint von Wichtigkeit für dessen Bildung zu sein, manchmal verlängert sie sich etwas und trägt an der Spitze ein Sekrettröpfchen (Textfig. 14, b, rechts). Dem Liningerüst sind neben den Nukleolen wie bei *Andrena* Chromatinkörner reichlich eingelagert.

Die Nukleolen weisen bei stärkerer Extrahierung einen recht merkwürdigen Bau auf. Zum Teil erinnern sie an jene von Solenius, bestehen also aus Plastin- und Chromatineinlagerungen, zum Teil aber befinden sie sich in Knospung und liefern ähnliche Komplexe, wie wir sie im Eikern haben auftreten sehen. Eigentümlich ist dabei vor allem, daß diese dann von einer deutlichen Hülle umzogen sind, die sie vom Gerüst isoliert und in einer Enchylemansammlung schweben läßt. Diese Hülle ist nicht stets rund, sondern entspricht der Form des eingeschlossenen Nukleolus. Mehrfach ist eine konzentrische Schichtung deutlich zu erkennen, bis zu drei Zonen außer der Hülle glaube ich zählen zu können, in deren innersten dann noch

ein Korn liegen kann. In Textfig. 14, b habe ich die Verhältnisse, die sehr klein und schwer scharf zu sehen waren, so, wie sie sich mir darstellten, wiederzugeben versucht.

Fig. 14.

Die Absonderung der Nukleolen von ihrer Umgebung erinnert an die besonderen Wege, die manche Nukleolen bei *Solenius* einschlugen; man könnte auch hier vielleicht die Dinge so deuten,

daß ein Versuch des Nukleolus, sich selbständig als Kern zu entfalten, vorliegt, indem er sich und einen klaren Flüssigkeitshof mit einer Membran abgrenzt und sich innerhalb dieser, ähnlich wie die Eikern- und Kernchennukleolen durch Knospung vermehrt. Kernchen im Plasma der Nährzellen fand ich nie.

Osmia rufa stellt also einen Typus dar, bei dem die Kernchenbildung weniger lebhaft und ohne ausgesprochenes polares Entstehungszentrum vor sich geht. Der Eikern nimmt an ihrer Bildung wahrscheinlich auch lebhaften Anteil. Er entfaltet periodisch zahlreiche Nukleolen, die kurz darauf wieder schwinden. Die charakteristische Form derselben kehrt ganz in der gleichen Weise in den akzessorischen Kernen wieder.

c) *Sphecodes* und *Prosopis*.

Ich habe noch zwei weitere solitäre Bienen untersucht, *Sphecodes gibbus* L. und *Prosopis sinuata* Schenk. Es ist nicht ohne Interesse, die beiden einander gegenüberzustellen. War bei *Andrena* zunächst die Bildung der Trophonuklei inmitten des jungen Eies und etwas später vor allem am hinteren Eipol zu beobachten, sekundär aber auch noch unmittelbar am Eikern, bei *Osmia rufa* dagegen das Fehlen eines polaren Entstehungsherd im Plasma festzustellen, aber auch eine Anteilnahme des Eikerns, wenn auch topographisch weniger ausgesprochen, zu vermuten, so beginnt bei *Sphecodes* die Kernchenbildung zunächst ausschließlich in unmittelbarer Nachbarschaft des Eikernes. Im Gegensatz zu *Andrena*, bei der die Trophonuklei nur an einer Seite, der nach außen schauenden, auftraten, erhält aber der *Sphecodes*eikern einen ganzen Kranz von kleinen Kernen (Textfig. 15 c). Später treten solche auch an den Oberflächen der Eizelle auf, aber auch dann wird die allseitige Ansammlung um den Eikern noch beibehalten. Wir werden diesen Typus noch bei den Ameisen und Wespen eingehender zu behandeln haben und beschränken uns daher hier darauf, sein Vorkommen auch bei den Apiden festgestellt zu haben.

Bei *Prosopis sinuata* dagegen sind keine topographischen Beziehungen der jungen Trophonuklei zum Eikern vorhanden (Text-

fig. 15 a, b). Sie treten später auf als bei *Sphecodes* (vgl. a mit c!) und finden sich zunächst vor allem vorne quer unter der Eioberfläche und seitlich, wo sie nach hinten zu viel spärlicher werden. Die Tetraden werden wieder zu einem dichten Klumpen zusammengeballt, die Nukleolen scheinen während der Bildungsperiode der akzessorischen Kerne nicht wesentlich vermindert zu werden.

Fig. 15.

d) *Bombus*. (Taf. 4.)

Schon bei *Osmia rufa* konnten wir beobachten, daß das polare Entstehungszentrum der akzessorischen Kerne nahezu ganz in Wegfall kam, bei *Sphecodes* war dies noch deutlicher. Bei den Hummeln ist es ebenfalls der Fall. Ich habe eine Anzahl *Bombus*-spezies studiert (*B. silvarum*, *lapidarius*, *terrestris*, *agrorum*). Die Verhältnisse liegen bei allen gleich; ich halte mich hier im speziellen an *Bombus agrorum*. Die Abbildungen, die ich von dessen Ovar

gebe, sind vor allem nach Safranin-Lichtgrünpräparaten gegeben, denen eine Fixierung mit dem B e n d a schen Gemisch zugrunde lag. An ihnen läßt sich ein klarer Einblick in das Nebeneinander der Fettgranula und safraninophilen Körnchen gewinnen. Wir können an ihnen unsre bisher gewonnene Anschauung über die Entstehung der akzessorischen Kerne nur bestätigt finden. Die jüngsten Stadien liegen mir merkwürdigerweise in zwei Typen vor, die sich bei der gleichen Spezies fanden. Fig. 1—9 (Taf. 4) liegen in ein und derselben Eiröhre; an ihrer Hand sei zunächst das Heranwachsen von Ei- und Nährzelle beschrieben. In den jüngsten vorliegenden Ovocyten (Fig. 1) ist schon eine ganz beträchtliche Fettansammlung zu bemerken; große und kleine Tropfen davon erfüllen das Plasma, die Nährzellen, die noch viel kleiner sind, führen nur wenige größere oder kleinere Fetttropfchen; safraninophile Substanz aber findet sich im Plasma beider Zellsorten nicht. Wohl aber färben sich die Nukleolen intensiv mit diesem Farbstoff, wie wir es ja schon gewohnt sind. In den Nährzellkernen ist der ursprünglich in der Einzahl vorhandene Nukleolus schon zerfallen und auch die nun vorliegenden Tochternukleolen künden schon wieder eine weitere baldige Zerklüftung an. Das Liningerüst ist an den Knotenpunkten besonders verdickt. Die Tetraden der Ovocyte sind bei dieser Färbung in ihren feineren Einzelheiten nicht zu studieren, sie färben sich bereits intensiv plasmatisch, sind mehr oder weniger verklebt und reichlich durchsetzt von chromatischen Nukleolen von wechselnder Größe. Die Art, wie sie mit geringen Ausnahmen streng dem chromosomalen Substrat folgen, macht es wahrscheinlich, daß ihre Entstehung von diesem irgendwie abhängt; der gleichzeitige Verlust der Chromosomenchromatizität legt es nahe, an einen direkten Zusammenhang des ursprünglichen Tetradenchromatins und des Nukleolenchromatins zu denken, sie also als Abschmelzungsnukleolen anzusehen. Nötig ist das jedoch keineswegs, denn schon die bisher besprochenen Objekte haben uns gezeigt, daß die oxychromatische Substanz Entstehungsherd für völlig neu in die Erscheinung tretendes Basichromatin in Nukleolenform sein kann. Während nun die Ei- und Nährzelle etwas heranwächst, ändert sich die Sachlage wenig. Lediglich ist zu konstatieren, daß nun (vorher vielleicht nur im Fett verborgene?) ganz vereinzelt rote Granula im Plasma der Eizelle auftauchen, von der Größe der kleineren Nukleoli; das Fett vermehrt sich nicht wesentlich, es tritt vielmehr eine periphere,

fettärmere Plasmazone auf, die Nährzellen führen vielleicht etwas mehr Fett als vordem, obwohl bereits der Fettimport von diesen in die Eizelle einsetzt. In Fig. 2 (Taf. 4) ist eine Kommunikation zwischen beiden Zellen — durch etwas verdichtetes Plasma ausgezeichnet — getroffen, Fetttröpfchen findet man dort in nächster Nähe beider Zellen. Die Oeffnung wird, wie mit *H e i d e n h a i n* schem Hämatoxylin gefärbte Präparate lehren, durch zwei parallel verlaufende Ringe versteift. Ein wie gesagt in der nämlichen Eiröhre nun folgendes Ei enthält das Fett in kleinen Tröpfchen, die ziemlich locker gelagert sind. Wenn tatsächlich die Entwicklung normalerweise so abläuft, mußten also die großen Fettropfen zerfallen sein; während sich im nur wenig gewachsenen Kern nichts geändert hat, finden sich nun im Ovocytenplasma safraninophile Substanzen zahlreicher, zum Teil recht ansehnliche Schollen (Fig. 3). Die Nährzellen aber sind wieder verschieden gestaltet, je nach ihrer Lage zum Ei; in seiner nächsten Nähe sind sie etwas schneller gewachsen (Fig. 4); Fett ist in ihnen nur noch in kleinsten Körnchen vorhanden, der Rest also sicher in die Ovocyte gewandert, vereinzelte safraninophile Granula sind zu finden. Der Nukleolenzerfall ist kaum fortgeschritten; vom Ei entfernt sind die Zellen im Wachstum zurückgeblieben, Fett ist auch in größeren Tröpfchen vorhanden, die Abgabe in das Ei ist hier, wo die Substanzen ja mehrere Zellen zu diesem Zweck durchwandern müssen, offenbar schwieriger, der Nukleolenzerfall aber ist deutlich erkennbar etwas schneller fortgeschritten (Fig. 5). Daß auch safraninophiles Sekret nun in die Ovocyte aus den Nährzellen übertritt, bekunden die folgenden wichtigen Stadien Fig. 6 und Fig 8. Unmittelbar vor dem Eieingang liegt schon in Fig. 6 ein solches Korn. Die Zerstäubung des Fettes in der Ovocyte ist — einige wenige größere Kugeln ausgenommen — weiter fortgeschritten, die Körnchen durchsetzen das Plasma gleichmäßig, nur ein schmaler Rand bleibt frei. Die kurz vorher aber im Plasma autogen entstandenen „roten“ Schollen, die sich noch bedeutend vermehrt, werden alle in die hintere Eiregion verlagert, wo sie nun in wechselnder Größe und Gestalt liegen. Es fällt auf, daß sie sich keineswegs so leuchtend mit Safranin färben, wie die stets runden Granula, die nun in der Folge von den Nährzellen in immer beträchtlicherem Grade produziert und importiert werden, und daß ihre Kontur stets etwas unscharf erscheint. Zwischen ihnen liegen einige sich ebenso färbende Fibrillen, wie wir ihnen auch schon

bei anderen Objekten begegnet sind. Von den Nukleolen des Eikernes sind zwei besonders angewachsen; in den Nährzellen sind die schon genannten Differenzen weiterhin vorhanden, die Fettproduktion steigert sich besonders in vom Ei entfernten Zellen, wenn dies nicht nur durch eine Substanzstauung vorgetäuscht wird (Fig. 7). Die Nukleolarsubstanz wächst und führt besonders hier auch zu den mannigfachsten Zerfallsbildern.

Bisher ist die Eizelle mehr in die Breite als in die Länge gewachsen. Nun wird das Längenwachstum rasch nachgeholt, ohne daß die Zelle viel in die Breite wächst (Fig. 8). Der hintere Pol fällt nun noch mehr als bisher durch seine besonderen Einlagerungen auf. Zu den roten Schollen gesellen sich noch zahlreiche besonders große Fetttropfen, die vereinzelt allerdings auch weiter nach vorne liegen, neben den zierlichen, sich chromatisch färbenden Fädchen liegen derbe, plasmatisch gefärbte Balken, auf deren Herkunft wir noch zu sprechen kommen werden. Fettkörnchen durchsetzen fast die ganze Eizelle; besonders aber ist dieselbe dadurch ausgezeichnet, daß nun die Sekretion der safraninophilen Tröpfchen heftiger einsetzt. Es ist als ein Hinweis auf ihre Herkunft aus den Nährzellen anzusehen, daß sie sich zunächst nur im vorderen Teil des Plasmas zeigen, also zwischen Kern und Nährzellöffnungen. An der in unserer Figur gerade getroffenen Mündung liegen einige besonders große Tröpfchen; entsprechend zahlreicher sind diese Körnchen nun auch im Nährzellplasma und zwar zunächst nur in den mit dem Ei unmittelbar zusammenhängenden Zellen, wo sich zwischen ihnen nur wenig Fett befindet. Die Nukleolen der Kerne, die nun sogar den selbst beträchtlich gewachsenen Eikern an Größe erreichen, sind auch weiter nicht so sehr zerfallen, wie in den vom Ei entfernten Zellen, aber sie sind statt dessen zum Teil etwas mehr herangewachsen. Aber auch diese offenbaren alle deutlich ihren zusammengesetzten Bau und zwischen ihnen finden sich kleinste rote Granula zerstreut, die denen im Plasma völlig gleichen. Fig. 9 gibt die entfernte, kleinere, fettreichere Nährzelle desselben Eies wieder, ihr Plasma ist fast frei von roten Körnchen, die Nukleolen zerfallen zum Teil unter merkwürdiger Fädchenbildung.

Der Eikern hat sich immer noch nicht viel verändert, nur ist er größer geworden und die Nukleolen haben sich allmählich größtenteils von der Chromosomenunterlage gelöst, eine etwas dichtere schmale Plasmazone umgibt ihn.

In anderen Eiröhren liegen die Verhältnisse in den jüngsten Eiern insofern anders, als entsprechend große Ovocyten zunächst viel weniger und feiner verteiltes Fett im Plasma führen, aber zahlreichere rote Tröpfchen (Fig. 10; vgl. sie mit Fig. 11). Auch die Kerne weisen Verschiedenheiten auf. Die Chromosomen sind weniger zusammengeballt, mehr isoliert und die Nukleolarsubstanz ist weniger reichlich; besonders die vielen kleinen Nukleoli fehlen. Dafür aber hat in jedem Kern der eine oder andere Nukleolus innige Beziehungen zur Kernmembran angeknüpft; er liegt ihr nämlich linsenförmig an, fließt oft ganz flach an ihr auseinander und wölbt sich auch mehr oder weniger nach außen vor (Fig. 10 und 11). Man gewinnt hiebei ganz den Eindruck einer völligen Imprägnation der Membran mit der Nukleolarsubstanz. Ob die naheliegende Vorstellung, die man auch an anderweitig beobachtete ähnliche Bilder geknüpft hat, daß es sich hier um eine Stoffabgabe an das Plasma handle, richtig ist, kann auch hier nicht bewiesen werden, wir neigen ihr aber entschieden zu. Jedenfalls hat der Zustand an dieser Stelle gar nichts Zufälliges, sondern ist außerordentlich charakteristisch für das Stadium. Die schon einmal kurz erwähnten plasmatisch sich färbenden dicken Balken können schon hier vorkommen, ja in manchen Präparaten sind sie ganz besonders entfaltet. Gelegentlich stellen sie einen großen um den Kern gelegten Ring dar (Fig. 12). Ihre Struktur ist nicht etwa homogen, sondern scheinbar aus feineren Fibrillen, die einer helleren Grundsubstanz eingelagert sind, aufgebaut.

Auch solche Jugendzustände gehen in Ovocyten über, die ganz denen in Fig. 3 und 6 gleichen. Wenn nicht etwa eine nun nicht mehr festzustellende Vermengung zweier Varietäten bei der Konservierung vorliegt, so sind wohl die jungen Ovocyten mit so beträchtlicher Fettentwicklung und verspäteter Bildung der autogenen safraninophilen Substanzen als atypisch zu betrachten. Es macht den Eindruck, wie wenn diese Fettansammlung einer Depressionsperiode der Zellen entspräche, die vielleicht in einer abnormer Weise in dem betreffenden Ovar eingetretenen Stockung begründet ist.

Wichtig ist für die akzessorischen Kerne, daß sich jedenfalls die primär in der Ovocyte selbst vorhandenen safraninophilen Schollen räumlich und morphologisch streng sondern von den in einer zweiten Phase von den Nährzellen hereinsezernierten Granulis.

Denn alles weist wieder darauf hin, daß aus ihnen die Trophonuklei sich entwickeln. Fig. 13 entstammt einer Eizelle, in deren Plasma die ersten von ihnen sich zeigen. Die Dotterkörner vergrößern sich wieder, sind wohl nach vorne zu etwas spärlicher, finden sich aber sonst im ganzen Ei noch in gleicher Weise. Die besonderen Einlagerungen am hinteren Pol persistieren, nur liegen sie jetzt inmitten reichlicher Fettmassen. Der Kern ist an die Seite gerückt, wie gewöhnlich bei den Hymenopteren, und beginnt sich der Eioberfläche entsprechend abzuplatten. Die Nukleolen sind im allgemeinen klein geblieben, nur einer ist beträchtlich gewachsen und mit Vakuolen, die stark lichtbrechend erscheinen, erfüllt. Die Chromosomen scheinen sich mehr voneinander zu trennen, sie sind jetzt nahezu frei von den kleinen chromatischen Einlagerungen. Die safraninophilen Granula haben sich vermehrt, sie stellen teils kleinste Körnchen, teils, besonders in der Mitte, größere Kugeln dar. Ihre Verteilung ist keine ganz gleichmäßige. Dichter angesammelt haben sie sich in der Nähe der Eioberfläche und besonders auch um den Eikern. Die meisten liegen unmittelbar im Plasma eingelagert, nur einige zeigen helle, kleine, scharfbegrenzte Vakuolen; diese letzteren können wir mit Sicherheit als die jüngsten akzessorischen Kerne bezeichnen; neben solchen mit einem einzigen unversehrten Granulum im Inneren gibt es etwas größere, die bereits zwei Körnchen führen oder besonders charakteristische, in denen eine Plastingrundlage zum Vorschein kommt, der rundum kleinste chromatische Granula eingelagert sind. Diese ersten Stadien sind besonders nächst der Innenseite des Kernes und sonst mehr oberflächenwärts zu finden, womit schon die künftig bevorzugten Lagen angedeutet sind. In dem schmalen Raum zwischen Kern und Oberfläche des Eies, in dem sich neben Fetttröpfchen zahlreiche rote Granula zeigen, kommt es nicht zur Bläschenbildung. Ein Beweis, daß alle diese Granula von den Nährzellen stammen, ist unmöglich zu führen; es bleibt stets noch die Möglichkeit, daß ein Teil derselben im Ei plasma selbst neu entsteht.

Diese kleinsten Kernchen sind nur bei sorgfältigem Studium zu entdecken, die Einzelheiten in ihrem Innern liegen an der Grenze des deutlich Erkennbaren; immerhin läßt sich mehr davon beobachten, als zeichnerisch in dem kleinen Raum wiedergeben. In den Nährzellen steigert sich gleichzeitig die Bildung von Fett und roten Körnchen gewaltig, wobei der Unterschied zwischen ei-nahen und ei-fernen

Zellen verwischt wird. Fig. 14 gehört zu einem Ei, das etwa so alt ist wie das eben besprochene. Die Fetttropfchen neigen noch mehr als bisher dazu, in dichten Häufchen beisammen zu liegen und die Kernnähe zu meiden. Die Vermehrung der Nukleolarsubstanz ist ständig fortgeschritten. Auch die umgebenden Follikelzellen führen Fett.

Was können wir mit Sicherheit einem Ei wie dem in Fig. 13 gezeichneten bezüglich der so wichtigen Frage nach der Entstehung der akzessorischen Kerne entnehmen? Die roten Tropfchen sind in erster Linie ein Produkt der Nährzellen; vor deren Tätigkeit im Ei vorhanden gewesene Substanzen gleicher Reaktion sind untätig nach hinten verlagert worden. Ein Teil von ihnen veranlaßt die Bildung einer Flüssigkeitsansammlung und einer Membran an deren Oberfläche und geht über in die Nukleolarsubstanz des akzessorischen Kernes, es müßten denn, wie gesagt, auch gleichgeartete Körnchen zu dieser Zeit spontan im Eiplasma entstehen, ein Vorgang, den wir bei anderen Objekten in der Folge werden annehmen müssen. Als dritte Quelle bleibt aber auch hier bei *Bombus* vielleicht der Eikern. In seiner Nähe finden sich zahlreicher die kleinen Granula und seine vielen kleinsten Nukleolen gleichen ihnen auf das Haar.

Wir kommen also auch bei diesem Objekt wieder zu den schon für andere Tiere geschilderten Entstehungsmöglichkeiten. Daß die letztere neben der ersten noch besteht, wird auch hier dadurch noch wahrscheinlicher gemacht, daß die gesamte chromatische Nukleolarsubstanz nun sehr rasch aus dem Eikern schwindet. Schon vor der Dotterbildung wird sie außerordentlich verringert. Ein Beweis für einen direkten oder indirekten Uebergang derselben in die Nukleolen der Trophonuklei wird durch diesen Schwund natürlich keineswegs erbracht. Und wir müssen sowohl einen geformten Durchtritt in das Plasma als auch einen Abbau in nicht chromatisch färbbare, austretende Substanzen und deren Verwendung zur Chromatinsynthese im Plasma immer noch lediglich als Möglichkeiten bezeichnen.

Die weitere Geschichte der akzessorischen Kerne zeigt nun, daß besonders bevorzugte Stellen für ihren Nachschub zunächst nicht bestehen. Wie bei *Osmia rufa* rücken die neuen kleinen Kernchen aus dem Innern allmählich alle an die Oberfläche, soweit sie nicht dort schon sich entwickeln und bilden in wenig älteren Eiern

schon eine geschlossene Kette (Fig. 15). Nun sind sie zumeist schon etwas gewachsen und recht deutlich geworden; vereinzelt liegen sie auch jetzt noch mehr in der Tiefe. Eine massenhafte polare Ansammlung aber, wie etwa bei *Andrena*, fehlt ganz; ja anfangs sind sie hier am spärlichsten. Sie entfalten nun in den Enchylembläschen auch zunächst noch bescheidene Lininstrukturen. Etwas später liegen die Kerne rundum, sind aber hinten sehr klein, so daß sie also wohl dort auch immer noch neu aus den Granulis entstehen, die hier, von den Nährzellen einwandernd, zur Ruhe kommen. Vorne quer finden sich, wie gewöhnlich, die größten Kernchen; die Innenseite des Eikerns ist immer besonders dicht besetzt von kleineren (Fig. 16). Möglicherweise ist dies auf einen noch andauernden Uebertritt von Nukleolen zurückzuführen, die nun im Kern schon sehr vermindert wurden; die Chromosomen sind stets deutlich in ihm zu erkennen; einen großen Anteil an der Vermehrung der akzessorischen Kerne aber haben noch die sehr häufigen Knospungsvorgänge, die an ihnen ablaufen. Ihre Struktur ähnelt, wie wir dies ja schon gewohnt sind, wieder sehr der des Eikernes; ein wohlentwickeltes Liningerüst ist mit einigen, nun ziemlich stattlichen, größeren Nukleolen besetzt, die häufig, wie im Eikern, eine dichtere Rinde aufweisen.

Später findet man vielfach wesentlich kleinere Nukleolen in den Trophonuklei. Fig. 17 gehört zu einem Ei, das an den Seiten, besonders nach der Mitte zu, Dotter aufzuspeichern beginnt. Schon fehlen im Eikern die Nukleolen völlig. An den Seiten hat dieses Ei im Gegensatz zu der vorderen Region kleinere akzessorische Kerne mit größeren Nukleolen, die nun nicht mehr streng in einer Reihe liegen, sondern zum Teil hintereinander und durch jüngere Dotterkugeln getrennt, die auch zwischen ihnen und der Eioberfläche sich entwickeln. Erwähnenswerte Besonderheiten weisen die Kernchen in der Folge nicht mehr auf, noch in sehr alten, fast ganz dottergefüllten Eiern teilen sie sich lebhaft, seltener mittels gleichmäßiger Zerschnürung, meist durch Knospung, indem sich um einen kleinen Nukleolus die Membran vorbuchtet. Die Degeneration geht gerne unter Verklumpung des Liningerüsts zu nukleolenähnlichen Ballen vor sich (Fig. 17 enthält, etwas verfrüht, bereits solche Kerne), sehr oft aber habe ich sie auch direkt in Dotterkugeln übergehen sehen. Auf Safranin-Lichtgrünpräparaten sieht man dann, nachdem der ganze Kernraum von einem dichten Gerinnsel an

Stelle des schönen Gerüsts erfüllt wurde, dieses seine Farbe ändern, es nimmt einen gelblichen Ton an, in dem sich die noch roten Nukleolen deutlich abheben. Das Ganze wird immer homogener, die Nukleolen entschwinden allmählich in einer allgemeinen Rotfärbung.

Ueber die Speicherung der Reservestoffe im Ei sei noch einiges nachgetragen. Was zunächst das Fett betrifft, das hiebei anfangs so sehr dominierte, so tritt dies später gegenüber dem Dotter stark in den Hintergrund. Anfangs erfüllte es das Ei annähernd diffus, später aber wird die vordere Eihälfte fettärmer und die größere Masse der Granula ordnet sich etwa halbmondförmig an, indem sie an den Seiten in dichteren Mengen nach vorne greifen. Bei dem weiteren Längenwachstum des Eies behaupten sie immer diese Seitenregionen, hinten aber bleibt nur ein kleiner sichelförmiger Teil dicht erfüllt. Der erste Dotter entsteht dann vor und zum Teil in dieser seitlichen Fettzone. Weiter innen lassen sich nun aber noch weitere relativ fettreichere und -ärmere Zonen unterscheiden, so daß z. B. bei der ersten Dotterbildung man von außen nach innen fortschreitend hinter dem Epithel mit fettartigen Substanzen findet: eine schmale leere Plasmazone, eine Zone der akzessorischen Kerne vermischt mit jungen Eiweißkugeln, eine von akzessorischen Kernen freie Zone, mehr oder weniger dotterreich, die erste Fettzone, in der vereinzelt schon Dotterkugeln und außerdem Vakuolen unbekannter Natur anzutreffen sind, eine fast fettfreie Zone, eine zweite relativ dichte Fettzone, einen zentralen fast fettfreien Teil. Nimmt man die safraninophilen Granula hinzu, die polaren besonderen Einschlüsse, das nicht studierte, aber sicher vorhandene Glykogen, die nicht sicher vorhandenen Mitochondrien und bedenkt, daß wir immer die vier Energiequellen des Eikernes, der Nährzellen und der Follikelzellen und der Trophonuklei im Auge behalten müssen, so ergibt sich ein Bild von der Komplikation der Eientwicklung, die in dieser Richtung mit unseren heutigen Mitteln sich kaum entwirren läßt.

Diese Fragen liegen uns aber ja, soweit sie nicht mit den akzessorischen Kernen verquickt sind, fern. Als Mitochondrien sind vielleicht im Eisenhämatoxylinpräparat einen mehr blaßblauen Ton annehmende, ziemlich große Brocken und Körner anzusprechen, die schon in jungen und noch in sehr alten Eiern eine beschränkte Zone hinter den akzessorischen Kernen einnehmen, ähnlich den als Mitochondrien beschriebenen Strukturen bei Solenius. Auch in den Nährzellen finden sie sich, und zwar an der gleichen Stelle, wo bei

anderer Fixierung Fett angesammelt ist. Auch zwischen dem Eikern und der Zellgrenze können sie besonders angehäuft sein, einer Stelle, die auch besonders fettreich ist. Sonst aber decken sie sich im Ei nicht so streng mit den Fettansammlungen. Mit den akzessorischen Kernen haben sie nichts zu tun. In ganz alten Eiern ist immer noch am hinteren Pol ein kleiner dotterfreier Hof zu finden, der mit Fett gefüllt ist; im übrigen Plasma liegt es dann diffus und locker zwischen den großen Dotterkugeln. Nachzutragen ist auch noch, daß die Struktur der älteren Nährzellkerne eine etwas andere wird. Nachdem sie ziemlich stark verästelt worden sind, wie ich dies an anderer Stelle (1915) abgebildet habe, zerbröckeln die Nukleolen immer mehr, und zwischen den größeren derselben liegen in das Lininwerk eingelagert, allmählich zahlreiche kleinste, punktförmige. Das kann so weit gehen, daß nahezu die ganze chromatische Substanz in dieser Form im Kern vorliegt und nur vereinzelte größere Nukleoli sich finden. Ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte dieser Kerne würde niemand auf den Gedanken kommen, diese Chromatinkörner als Nukleolarapparat zu bezeichnen, gewiß eine interessante Erscheinung, wenn man die Frage nach der Aktivität der Nukleolarsubstanz erörtern will.

Fassen wir die Ergebnisse der Untersuchung des Hummelovars noch einmal zusammen, so ergibt sich für die akzessorischen Kerne, daß sie nicht aus den schon frühzeitig im Ei sich bildenden safraninophilen Substanzen entstehen, sondern aus solchen, die in erster Linie im Nährzellplasma entstehen und von hier in das Ei sezerniert werden. Die erste Entstehungszeit liegt ziemlich spät, die Bildung kann fast überall im Ei einsetzen, wenn sie auch in Kernnähe häufiger erscheint. Die Kerne steigen später alle zur Eioberfläche. In beschränktem Maße werden sie am hinteren Pol, wo sie daher am kleinsten sind, neu gebildet. Der Kern verliert frühzeitig seine Nukleolarsubstanz, vielleicht ist sie ebenfalls Ausgangspunkt für Trophonuklei erzeugende Sekretkörnchen. Wie diese im Nährzellplasma entstehen, ist unbekannt. Morphologisch und färberisch identische Gebilde

liegen im Nährzellkern als Nukleolen. Inwieweit Granula, die zu akzessorischen Kernen im Ei-plasma werden, auch in diesem selbst entstehen, ist nicht festzustellen. Die Struktur der Kernchen gleicht in hohem Grade wiederum der des Eikernes.

3. Vespiden.

Die Verhältnisse bei *Vespa* gehörten, als ich meine Untersuchungen anstellte, zu den am besten bekannten. Die größeren Tatsachen waren von Blochmann und dann vor allem von Marshall schon richtig dargestellt worden; ich konnte sie an *Vespa germanica*, *Vespa silvestris* und *Polistes gallicus* völlig bestätigen. Die akzessorischen Kerne treten recht früh in Kernnähe auf und umgeben diesen bald in einem dichten Haufen allseitig, ähnlich wie wir dies unter den Apiden bei *Prosopis* feststellen konnten. Nur ist hier die Kernchenmenge eine viel geringere. Ich gehe hier nicht näher auf *Vespa* und *Polistes* ein, nicht nur, weil bereits die Angaben von Marshall vorliegen, sondern weil wir alsbald in den Ameisen den gleichen Typus antreffen werden und so unnötige Wiederholungen vermieden werden. Lediglich die Zahl der um den Eikern versammelten Trophonuklei ist eine noch etwas größere, als z. B. bei dem auf den folgenden Seiten beschriebenen *Camponotus*-Ei. Im übrigen gelten bezüglich des ersten Auftretens die dort zu machenden Angaben.

Ich habe auch einen Vertreter der schwierigen Gattung *Odynerus* untersucht, *Ancistrocerus* (*Odynerus*) *parietum* L. Auch dieser schließt sich zellulär völlig an *Vespa* und *Polistes* an. Eine Eigentümlichkeit hat das Tier auch mit anderen Vespiden, so z. B. *Polistes gallicus*, gemeinsam, die wir bisher nicht angetroffen haben, aber sogleich bei *Camponotus* auch beobachten können. Die akzessorischen Kerne bleiben im älteren Ei nicht auf die Oberfläche des Eies beschränkt, sondern sinken auch in großer Anzahl in die Tiefe des Dotters, den sie so allseitig durchsetzen. Es sammelt sich dabei um dieselben ein kleiner Bereich dichter Plasmas, das dotterfrei bleibt und zwischen die angrenzenden Dotterkugeln ausstrahlt. In diesen Plasmainseln degenerieren später auch die Kernchen, indem sie sich unter Auflösung der Membran in unregelmäßige, stark färbbare Brocken umwandeln.

4. Formiciden.

Die Ameisen sind neben den Wespen besonders schöne Objekte, die akzessorischen Kerne zu demonstrieren. Sie unterscheiden sich, wie die Wespen, von den bisher kennengelernten Typen dadurch, daß die Kernchenbildung ungleich früher einsetzt und daß längere Zeit ausgesprochene topographische Beziehungen zum Eikern bestehen.

a) *Camponotus*.

Wir beginnen mit der Schilderung der Verhältnisse bei *Camponotus ligniperda*, dem Objekt, das schon vor langen Jahren auch Blochmann zum Studium der akzessorischen Kerne gedient hat. Die Eientwicklung wird hier noch durch zwei weitere Faktoren kompliziert, die aber andererseits dazu beitragen, das Objekt zu einem besonders interessanten zu machen. *Camponotus* besitzt, wie es auch schon Blochmann beobachtete, im Mitteldarmepithel eine außerordentliche Menge fadenförmiger Pilzschläuche. Wie bei den übrigen Symbionten der Insekten ebenfalls nahezu durchweg — die Darmepithelbewohner der Anobien machen eine Ausnahme — bekundet der Organismus sein Interesse an diesen Gästen dadurch, daß er sie in gesetzmäßiger Weise in seine Eier übertreten läßt. Ich habe die merkwürdigen Vorgänge, die sich hiebei bei den Hemipteren abspielen, eingehend beschrieben (1912, 1918); bei *Camponotus* hatte schon Blochmann die Infektion beobachtet, wobei nach seinen Angaben die Ameisen allerdings erheblich von dem bei Hemipteren Üblichen abweichen. Seine Darstellung hat sich als völlig richtig herausgestellt. Weiterhin treffen wir bei *Camponotus* zum erstenmal eine spezifische polare Substanz ausgebildet, die wir als Keimbahn begleitend erkennen. Wir werden auf solche in der Folge auch bei den Ichneumoniden und Blattwespen stoßen und deshalb in einem allgemeinen Teil ihre Entstehungsweise in einem eigenen Kapitel mit dem hierüber Bekannten in Beziehung bringen. Ich kannte diesen Körper im *Camponotus*-Ei schon eine Reihe von Jahren. Während der Niederschrift dieser Untersuchung entnehme ich der eben erschienenen Arbeit Hegners (1915), daß Tanquary (1913) bereits im abgelegten Ei den gleichen Körper beschrieben, Hegner selbst aber im Ovar des Tieres vergebens nach ihm und seiner Entstehungs-

weise gesucht hat. Das ist mir bei der Sinnfälligkeit des Vorgangs völlig unerklärlich ¹⁾).

Aus diesen drei Gründen möchte ich das Ovar der *Camponotus*-Königin auch als ein besonders glückliches Demonstrationsobjekt empfehlen.

Ich habe hier auch die frühesten Stadien der Ovocytenbildung etwas eingehender untersucht. Die Ovogonien, die am hintersten Ende der Eiröhre gelegen sind, sind ziemlich große Elemente mit ansehnlichem Kern, der ein stark chromatisches Retikulum und eine unregelmäßig bandförmige Masse, wohl dem Nukleolus homolog, enthält. Im Plasma deckt die Benda-Färbung Mitochondrien in feinsten Körnchenform auf, die während der Vermehrungsteilungen persistieren; außer diesen finden sich fast stets ein oder zwei fädige Gebilde, die Beziehungen zum Spindelrestkörper besitzen; sie strahlen von der sich verdichtenden Zentralspindel am Ende der Mitose in beide Tochterzellen aus und bleiben lange in ihnen erhalten. Bei einer erneuten Teilung fehlen sie jedoch (Fig. 1, Taf. 5). Ovogonien gemeinsamer Abstammung teilen sich, wie gewöhnlich, gleichzeitig. Die Chromosomen sind äußerst klein und zahlreich. Eine Mittelplatte tritt zwischen den Tochterplatten auf und gewinnt mit zunehmendem Alter an Schärfe und Färbbarkeit. Zellkoppeln habe ich an sich teilenden Zellen nicht erhalten gefunden, wohl aber ruhende Zellen in ähnlicher Weise verbindend, wie es schon des öfteren bei Hymenopterengeschlechtzellen beschrieben wurde (Maziariski, Nachtsheim u. a.). Nach der letzten Ovogonienmitose setzt unter den Zellen gleicher Herkunft die Differenzierung in Ei- und Nährzellen ein. Wenn in den Kernen die Chromosomen noch wenig gelockert als unregelmäßige Klümpchen vor allem dicht unter der Kernmembran liegen, von denen eines — der Nukleolus? — größer zu sein pflegt, sind bereits ein oder zwei Kerne etwas mehr gewachsen als die übrigen. Zellgrenzen und damit die Plasma-Größen sind zu dieser Zeit nur schwer festzustellen. Ob vielleicht schon durch die letzten Ovogonienteilungen sich der Stammbaum der beiden größeren Zellen durch geringe Unterschiede von den begleitenden Zellen unterscheidet, konnte ich nicht feststellen.

Nun setzt eine Lockerung der Chromosomen zu zarten Fäden

¹⁾ Juli 1914 habe ich in der Morphologischen Gesellschaft München über den Keimbahnkörper bei *Camponotus* und seine Entstehung vorgetragen, 1915 die Verhältnisse in meinem Praktikum der Zellenlehre besprochen.

in beiden Zellsorten ein und diese Fäden orientieren sich nach einem etwas exzentrisch gelegenen Knoten, in dem wohl immer ein kleiner Nukleolus verborgen liegt. In einer der beiden Ovocyten auf Fig. 2 hat diese Umbildung in Fäden gerade begonnen, die zu dem leptotaenen Stadium der Ovocyte führt (Fig. 3). Die zu dieser Zeit überall vorkommende einseitige Orientierung zum Bukett ist auch hier zu finden, nur ist sie ein wenig modifiziert; alle Fäden sind an einem Punkt aufgehängt, biegen an der Kernmembran um und laufen zur gleichen Stelle zurück. In gleicher Weise geschieht das in der größeren Eizelle und den kleineren Nährzellen, deren Dimensionen aber keine einheitlichen sind, sondern ziemlich variieren. Dies hängt offenbar mit den schon wiederholt im Vorangehenden beobachteten und auch hier vorhandenen großen Differenzen der älteren Nährzellen untereinander zusammen. Eine spezifische Substanz, die wie bei *Dytiscus* eben eine Zelle zur Eizelle stempelt, ist nicht vorhanden, alles weist vielmehr darauf hin, daß hier lediglich graduelle Unterschiede zwischen den zwei Zellsorten sich entwickeln. Wenn wir, wie das sonst ja auch stets der Fall zu sein scheint, annehmen, daß aus einer Ovogonienfamilie auch nur ein Ei-Nährverband hervorgeht, dann ist es sogar sicher, daß zu dieser Zeit noch nicht völlig über die künftige Eizelle entschieden ist; denn wie wir schon in Fig. 2 zwei Zellen aus einer Familie haben besonders wachsen sehen, so trifft man auch später, d. h. während des leptotänen und pachytänen Zustandes Zellverbände mit zwei ausgesprochenen Ovocyten, deren Zusammengehörigkeit sich deshalb mit Bestimmtheit behaupten läßt, weil sie stets durch die bekannte Plasmabrücke, die mit einem Ring eingefast ist, verbunden sind. Daß sich so verbundene Zellen noch trennen und mit der Hälfte der Nährzellen einen gesonderten Verband bilden, ist höchst unwahrscheinlich. Zählungen der Nährzellen könnten das natürlich entscheiden, aber die zusammengehörigen Nährzellen sind nicht leicht gegen die benachbarten abzugrenzen, da ja zu solcher Zeit die Ei-Nährverbände noch nicht hintereinander, sondern auch dicht nebeneinander gelagert sind. Eine der beiden Zellen wird also trotz ihres besonders gesteigerten Wachstums noch zur Nährzelle werden, und tatsächlich eilen auch später ein oder zwei dem Ei zunächst liegende Nährzellen ihren Geschwistern noch im Wachstum beträchtlich voraus (Fig. 7!).

Ein pachytänes Stadium gibt Fig. 4 wieder. Die Ovocyte ist

noch mehr gewachsen, die Fäden, die in dem leptotänen Kern noch ziemlich wirr angeordnet waren, sind nun sehr schön klar geworden und haben an Dicke zugenommen; für Konjugationsfragen aber ist das Objekt ungünstig. Die Nährzellen haben in der Mehrzahl im Wachstum nicht Schritt gehalten, wenn auch eine besonders ovocytenähnlich geworden ist; auch die chromosomalen Vorgänge sind sichtlich nicht ganz wie in der bevorzugten Zelle abgelaufen; denn wenn sich auch in den kleinen Nährzellen noch eine deutliche Orientierung nach dem nukleolenähnlichen Zentrum zeigt, so sind doch keine scharf umschriebenen Fäden mehr vorhanden; die Chromosomen neigen vielmehr schon dazu, sich zu lockern, mehr in Form eines Retikulums den Kern zu durchsetzen. Auf einem nächsten Stadium wird das noch viel deutlicher (Fig. 5). Die chromosomalen Strukturen schwinden in den Nährzellen, ihr Kern enthält einen Nukleolus und ein feines mit Chromatin bestäubtes Liningerüst; der Ovocytenkern führt die Tetraden, die nun die fädige Form und damit die polare Orientierung aufgegeben haben. Gleichzeitig überflügelt nun die eine Ovocyte alle Geschwisterzellen definitiv beträchtlich im Wachstum. Damit ist auch die einreihige Hintereinanderlagerung der Verbände erreicht.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß zunächst eine nicht streng fixierte, verschieden große Intensität des Wachstums, und etwas später eine Hemmung in der Tetradenbildung und Auflockerung der schon individualisierten Chromosomen in den kleineren Zellen die künftigen Ei- und Nährzellen unterscheiden.

Deutliche plasmatische Unterschiede finde ich erst, nachdem diese beiden Faktoren sich bekundet haben. In Fig. 5 enthält das Plasma der Eizelle safraninophile Körnchen und Tröpfchen in stark schwankender Größe, sie lassen sich zurückführen bis auf einige wenige kleine Granula in Kernnähe im Pachytänstadium (Fig. 4). Sie sind für uns von besonderer Bedeutung, denn auf sie sind die akzessorischen Kerne zurückzuführen, die nun alsbald auftreten, und die Frage, wo diese ersten Granula herkommen, ist von großem Interesse. Aber bei der Kleinheit der Dinge läßt sich nichts Näheres feststellen. Nur glaube ich mit einiger Wahrscheinlichkeit sagen zu können, daß sie ein Produkt der jungen Ovocyte selbst darstellen

und nicht von den Nährzellen geliefert wurden, denen diese Einschlüsse anfangs ganz abgehen. Auf dem Stadium der Fig. 5 enthalten sie bereits in gleicher Weise sich färbende Granula, aber nie von der Größe, wie sie im Ei zum Teil liegen; jedenfalls sind also die Granula, falls sie importiert wurden, im Ei herangewachsen. Gleich darauf zeigen sich — stets in Kernnähe — einige wenige scharf umschriebene Bläschen mit einem ebensolchen Granulum im Inneren (Fig. 6). Sie wachsen rasch heran, bilden ein Liningerüst aus und stellen zweifellose Trophonuklei dar. Stets behalten sie die Vorliebe für die Kernnähe bei, und es ist für die Ameisen und Wespen äußerst charakteristisch, wie zu dieser Zeit und in der Folge noch lange die akzessorischen Kerne den Eikern dicht umdrängen und das übrige Eiplasma frei lassen.

Die Größenzunahme ist nun eine ganz beträchtliche. Bald erreichen einige akzessorische Kerne den Umfang des Eikernes und später übertreffen sie ihn bei weitem. Die größtmögliche Differenz ist wohl in Fig. 11 wiedergegeben. Die stark färbbaren Tropfen in Kernnähe schwinden ziemlich bald nach dem ersten Auftreten der Kernchen, so daß die Regel gilt, je mehr Trophonuklei, desto weniger Tropfen zwischen diesen. Anfangs liegen die neuen Kerne in einfacher Schicht um den Eikern (Fig. 7, 8, 9), natürlich nicht nur in einer Ebene, wie in den Figuren, sondern allseitig, etwas später liegen an manchen Stellen schon zwei Kerne hintereinander. Dabei ist deutlich zu bemerken, daß die Neubildung der Kerne nicht durch Anlagerung an der Außenseite des ganzen Kernhaufens vor sich geht, sondern von innen nach außen einsetzt. Denn zwischen der ersten Generation und dem Eikern treten kleinere, also jüngere Kernchen zahlreich auf, was auf Schnitten, die den Eikern selbst nicht treffen, natürlich besonders deutlich wird; nie wird man aber kleine Trophonuklei außen finden (Fig. 9, 10, 11). War anfangs der Kernhaufen etwa kugelig, so plattet er sich nun mit zunehmendem Wachstum mehr ab (Fig. 10, 11), so daß seine Ausdehnung auf diese Weise noch eine Zeitlang Schritt hält mit der immer breiter werdenden Vorderseite des Eies.

Hier endet die erste Periode der Kernbildung. Der Eikern entfaltet während dieser Zeit keinen großen Reichtum an Nukleolar-substanzen. Nach Auflösung des pachytänen Buketts fanden sich die Chromosomen im Kern zerstreut, zum Teil Tetradenbau erkennen lassend, zwischen ihnen ein einziger Nukleolus; bald darauf aber

verkleben die Chromosomen wieder zu einem einzigen Ballen, dem auch der Nukleolus anliegt (Fig. 6). Besteht dieser Zustand auch in der Folge weiter, so trifft man doch auch gelegentlich wieder ältere mit isolierten Tetraden. Kleine Nukleoli treten an der Kernmembran auf (Fig. 8, 9), aber auch sie fehlen in der Folge (Fig. 10 und 11), der Kern bleibt dann arm an Nukleolarsubstanz.

Bei seiner sehr unauffälligen Struktur ist es in der Folge oft recht schwer, ihn aus den vielen Kernen herauszufinden. Meine Beobachtungen sind hier lückenhaft geblieben. Aber schon Blochmann hat ihn auch in älteren Eiern weiter verfolgen können. Er hat ja auch schon die Ausbildung der Reifeteilung beschrieben.

Die akzessorischen Kerne sind zunächst ziemlich reich an Nukleolen, die im Bau äußerst mannigfach und kompliziert sind. Stellten die Kerne anfangs kleine Bläschen mit Liningerüst und einem einzigen kleinen homogen erscheinenden Nukleolus dar, so vermehrt sich dieser bald und sondert seine Substanz in intensiver und schwächer färbbare. Dies geschieht durch Knospung; an ein, zwei oder mehr Stellen sitzen dann einem blasserem Körper dunkel gefärbte Tröpfchen auf. Sehr häufig bleibt auch ein chromatischer Ring um einen plastinartigen Kern erhalten, in den wiederum eine Chromatinkugel, oft in einer Vakuole schwimmend, eingeschlossen ist. Aus Taf. 5 sind alle möglichen derartigen Varianten zu entnehmen. Die Zahl der Nukleolen steigt dann bis auf 10 und mehr. Eine Merkwürdigkeit, die mir nur hier begegnet ist, sind ferner fibrillenähnliche Gebilde, die häufig den Raum der akzessorischen Kerne durchsetzen, wohl immer von einer Stelle der Membran zu einer anderen geradewegs oder leicht gekrümmt ziehend. Diese Fibrillen durchbohren nun teilweise die Nukleolen, oder diese liegen ihnen nur oberflächlich an. In Fig. 9, 12, 13 sind solche Zustände abgebildet. Manchmal nehmen Nukleolen, die so durchzogen werden, auch Spindelform an, wie man es von einem flüssigen Tröpfchen und einer festeren Achse erwarten muß (Fig. 11), im allgemeinen aber ist ihre Neigung, daran auszufließen, nicht sehr groß. Einmal habe ich eine ähnliche Fibrillenbildung auch in dem seitenständigen Trophonukleus eines alten Eies ohne jede Beziehung zu Nukleolen getroffen. Aber hier beschrieb der Faden einen fast geschlossenen Kreis, ohne offenbar an der Membran befestigt zu sein (Fig. 14). Ueber die Natur dieser Erscheinung vermag ich mir zurzeit keine sichere Anschauung zu bilden. Im Eikern habe ich sie nie getroffen.

Von den Nährzellen ist bis zu dieser Zeit zu sagen, daß ihr ursprünglich einziger Nukleolus nach Auflösung der Chromosomen alsbald in der gewohnten Weise in mehrere zerfällt (Fig. 6, 7 usw.), die, oft noch durch dünne Brücken zusammenhängend, unregelmäßige raupenähnliche Formen annehmen. Die safraninophilen Sekretkörnchen, die anfangs nur ganz klein waren, nehmen an Größe und Zahl zu, Fig. 6 zeigt schon einige ganz stattliche, und sind bei ihrer Entstehung auf das Gebiet unmittelbar um die Kernmembran beschränkt. Hier bildet das Plasma konzentrische schalenartige Zonen, die durch sehr scharfe, sich intensiv färbende Linien abgegrenzt sind. Zunächst ist nur eine einzige vorhanden und zwischen ihr und der Kernmembran treten die Sekrettröpfchen auf. Später wird dieser Ring breiter, zeigen sich schwächer färbende Zwischenzonen, und das ganze Nährzellplasma ist von dichteren konzentrischen Plasmawänden erfüllt, zwischen denen das Plasma aber ganz den gewohnten Bau beibehält. Stets setzt sich hievon aber der zuerst entstandene Gürtel deutlich ab (Fig. 15, von einem Ei noch vor der Dotterbildung). Solche besondere konzentrische Differenzierungen um den Kern sind nichts sehr Seltenes; vor allem um Eikerne und Nährzellkerne sind sie bei vielen Objekten anzutreffen. Die mächtigste derartige Bildung ist wohl die von mir um das Anobium-Ei beschriebene (in meinem Praktikum 1915), wo eine große Anzahl von Lamellen den Kern umzieht, die zusammen den Durchmesser des Eikernes um ein vielfaches übertreffen. Zwischen ihnen entstehen auch hier allmählich heranwachsende Sekrettröpfchen; gegen das indifferente Eiplasma ist diese Schale scharf abgesetzt. Ein besonderer Ring ist um das Astacus-Ei anzutreffen, L a m s hat einen solchen um das Arion-Ei beschrieben, um nur einige Fälle herauszugreifen. Auch in Nährzellen ist die Erscheinung schon öfters gesehen worden, eingehender beschrieben wurde sie in neuerer Zeit von G ü n t h e r t bei *Dytiscus* und *Colymbetes*, der den Linien um den Kern eine ganz eigentümliche Deutung gibt. Er stellt sich vor und glaubt dies auch durch die Beobachtung zu beweisen, daß diese verdichteten Plasmaschalen um den Kern ehemalige Kernmembranen darstellen, die durch weiter innen gelegene, später gebildete ersetzt werden. Auf solche Weise sollen die Chromatingranula des Kernes, die bei den *Dytisciden* nicht auf zerfallene Nukleolarsubstanz, sondern auf die Chromosomen zurückzuführen sind, aus dem Kern befördert werden. Tatsächlich finden sich chromatische Körnchen

zwischen den Lamellen ganz ähnlich wie bei *Camponotus*, die in der Folge in die Eizelle übertreten. Eine solche Vorstellung muß ich ganz bestimmt zurückweisen. Ich habe viele Fälle von solcher Plasmaschichtung gesehen, nie aber einen Hinweis auf eine solche Entstehung gefunden. Wie sollte man sich die Sache etwa bei *Camponotus* denken, wo scharfe Fibrillen bis an die Zellgrenze in immer größeren Abständen die Nährzelle durchziehen? Es kann kein Zweifel bestehen, daß wir in all diesen Strukturen Hinweise auf Stoffwechselvorgänge in der Zelle sehen müssen, die von einer zentrifugalen Tätigkeit des Kernes beherrscht werden. So sehr ich auch überzeugt bin, daß jene außen am Kern auftretenden Tröpfchen mit dem Kernchromatin verwandt sind, so wenig kann ich die Vorstellung, sie auf solche Weise aus dem Kern austreten zu lassen, gutheißen. *Güntbert* gibt als Beweis vor allem an, daß die Bälkchen des Kerngerüstes sich in die Wabenwände des Plasmas fortsetzen. Etwas derartiges habe ich nie beobachtet, muß es vielmehr im vorliegenden Fall für ausgeschlossen halten. Zudem handelt es sich ja dabei um dem persönlichen Eindruck recht leicht zugängliche äußerst kleine Dinge.

Bevor wir nun zur Schilderung der zweiten Phase in der Geschichte der akzessorischen Kerne übergehen, müssen wir noch der schon erwähnten Pilzinfektion gedenken, denn sie spielt sich in ihren wichtigsten Zügen ebenfalls in der ersten ab. Im allgemeinen haben *Pierantoni*, *Sulç* und ich gefunden, daß erst ziemlich alte Eier bei den Hemipteren infiziert werden. Ziemlich frühe schon geschieht sie nach *Breest* bei einer *Lecanium*-Art, und auch bei *Periplaneta* sah ich die Bakterien schon im Follikel recht junger Eier erscheinen. Nirgends aber geht sie wohl so früh vor sich wie bei *Campanotus*. *Blochmann* hat bereits die wesentlichen Züge der Erscheinung beschrieben, seine Bilder und Angaben erschienen aber wohl zu unwahrscheinlich, als daß man ihnen die gebührende Beachtung geschenkt hätte. Solange nicht zur Infektion geschritten wird, liegen die langen dünnen Pilzschläuche, deren systematische Stellung leider noch gänzlich unbekannt ist, in enormen Mengen im Mitteldarmepithel ¹⁾.

¹⁾ Ich habe mich gelegentlich bemüht, die Verbreitung der Erscheinung etwas genauer kennen zu lernen und hiezu auch eine Anzahl exotischer Formen herangezogen. *Blochmann* gab ihre Existenz für *Camponotus ligniperda* und *Formica fusca* an. Ich fand sie ferner bei *Camponotus*

Wie sich nun auch schon bei den übrigen Pilzwirten gezeigt hat, bestehen ganz streng geregelte taktische Beziehungen zwischen den Wirtszellen und dem Pilz. Die Eiröhren sind, soweit sie Ooogonien und Oocyten des leptotänen und pachytänen Stadiums enthalten, wie sie in Fig. 1—4 abgebildet sind, stets völlig frei von Pilzen. Sobald aber nun die Oocyte zu wachsen beginnt, stellen sich noch bevor die ersten akzessorischen Kerne erzeugt werden, in den Follikelzellen reichlich Pilze ein. Der Kern dieser Zellen bleibt dabei völlig intakt; im Plasma sind aber meist nichts als Pilzfäden zu erkennen. Eine solche große Pilzfestigkeit haben die Zellen auch sonst überall erworben, wo das Zusammenleben ein erblich fixiertes geworden ist. Hier wie anderweitig vermögen sich die Zellen auch trotz der Eindringlinge sehr wohl mitotisch zu teilen. Wächst die Oocyte etwas mehr heran und bildet die ersten Kernchen aus, so dringen die Fäden auch schon aus den Follikelzellen von den Seiten und unten her in das Eioplasma ein. Man sieht sie dann in helleren Kanälen nach allen Richtungen ziehen (Fig. 6—8). Alle Pilze wandern nun allmählich vom Follikel in das immer größer werdende Ei ein (Fig. 8), so daß der erstere immer leerer wird (nur wenige Zellen links oben sind noch pilzhaltig), letzteres aber dicht gefüllt mit den schlanken Fäden. Das Eioplasma bietet nun einen ganz einzig dastehenden Anblick. Während sonst die Symbionten im Verhältnis zur jeweiligen Eigröße nur in geringer Masse eindringen, überwiegen sie hier zunächst so, daß man den Tod der Zelle erwarten möchte. Das Plasma ist auf schmale Scheidewände zwischen den Schläuchen reduziert, diese aber drängen sich im ganzen Umfang des Eies bis unmittelbar an den Kernhaufen. Der Zustand ist zeichnerisch nur schwer wiederzugeben, der Schnitt gleicht oft etwa dem durch ein wirres Fadenknäuel gelegten; manchmal aber erkennt man sehr wohl, daß ein großer Teil der Schläuche dicht gedrängt parallel verläuft, etwa wie wenn eine Haarlocke umeinander geschlungen wäre (dies ist auch bei Blochmanns Abbildungen der Fall).

senex Smith (Mexiko), *Camponotus maculatus* F. ssp. *congolensis* Em. (Mesurado Cap), ssp. *Brutus* (Liberia), ssp. *atramentarius*, *Camponotus rectangularis* Em. ssp. *rubroniger*, so daß man annehmen darf, daß alle *Camponotus*-Arten die Symbionten besitzen. Eine Durchmusterung anderer Ameisengattungen steht leider noch aus, jedenfalls fehlen einer ganzen Anzahl derselben diese eigentümlichen Bewohner des Darmepithels.

Daraus, daß auch das schon erheblich größere Ei (Fig. 9) noch allseitig mit Pilzen gefüllt ist, ohne daß aus den Follikelzellen auf eine fortgesetzte Zufuhr von außen geschlossen werden kann, muß man schließen, daß die Eindringlinge sich nun im Ei lebhaft vermehren oder wenigstens in die Länge auswachsen. Die neuen Bedingungen sind offenbar besonders günstig für sie, nie vorher fanden sie derart fast unbeschränkten Platz vor. Aber es dauert nicht mehr lange, so tritt eine Regulation ein; das Ei gewinnt wieder die Oberhand, bei weiterem Wachstum wird pilzfreies Plasma gebildet und das infizierte immer mehr auf den hinteren Pol des Eies beschränkt, wo wir stets, auch im ältesten Ei, die Organismen zwischen den Dotterschollen, wenn auch jetzt relativ spärlich, wiederfinden. Es ergibt sich also, daß nicht nur ein sehr engbegrenzter Abschnitt der Eiröhre die Pilze anlockt, sondern daß daselbst auch die einzelnen Zellen sich ganz verschieden verhalten. Nie wird man auch nur einen einzigen Pilzfaden in eine Nährzelle eingedrungen finden. Im Vergleich zu den übrigen Weisen der Symbiontenübertragung, auf die näher einzugehen uns hier zu weit entfernen würde, geht die Infektion hier ungleich stürmischer vor sich, so daß man den Zustand phylogenetisch noch näher an den Parasitismus stellen möchte als bei den Hemipteren. Immerhin habe ich nie eine Eizelle auf dem kritischen Stadium degenerieren sehen.

Gehen wir nach dieser Abschweifung von unserem eigentlichen Thema über zur Schilderung der zweiten Phase der Trophonukleibildung. Nachdem der Kernhaufen am animalen Pol des Eies sich etwas abgeplattet hat, treten ziemlich unvermittelt an der übrigen Oberfläche des Eies rundum in einigen Abständen weitere sekundäre Kerne auf, die zunächst viel kleiner sind als die bisher vorhandenen. Da man kein allmähliches Abwandern von Knospungsprodukten der primären Trophonuklei aus den Schnitten erschließen kann, sondern wie gesagt ein allseitiges synchrones Auftreten vorliegt, muß diese Generation wohl ihren Ursprung von anderswo herleiten. Schon auf früheren Stadien treten im Plasma verstreut safraninophile Tröpfchen, wie wir sie vor der ersten Kernchenbildung gefunden und wie sie auf uns ja von anderen Objekten her schon geläufig sind. Diese zeigen alsbald die Neigung, zur Peripherie aufzusteigen, wie wir dies sonst an den Kernchen schon erlebten, die aus ihnen hervorgegangen waren, und liegen hier vor dem Auftauchen der Trophonuklei in ähnlicher

Verteilung. Nach diesem vermissen wir sie unter der Oberfläche und finden sie nur mehr nach innen zu.

Nichts ist nach alledem wahrscheinlicher als anzunehmen, daß eine zweite Generation von Kernchen für die Seiten und die hintere Begrenzung des Eies bei *Camponotus* durch etwas später auftauchende Granula gebildet wird. Ob die beiden Granulagenerationen gleicher Herkunft sind, ist schwer zu sagen. Für die letztere möchten wir mit ziemlicher Sicherheit nach allem, was wir kennen gelernt haben, eine Einwanderung von den Nährzellen her annehmen, in denen eine völlig gleiche Substanz zu dieser Zeit an der Kernmembran reichlich produziert wird. Bezüglich der ersten läßt sich aber, wie wir zum Teil schon oben erörtert, manches für eine Entstehung in der Eizelle selbst anführen. Die Nährzellen sind zur Zeit der Anhäufung derselben in der Ovocyte recht arm an solcher Substanz und ferner gibt vor allem die große Anhänglichkeit, wenn man so sagen darf, an den Eikern zu denken, ferner die Neuentstehung an seiner unmittelbaren Oberfläche. Bei den bisher studierten Formen war es ja eher umgekehrt. Die zunächst auftretenden Trophonuklei hatten gar keine topographischen Beziehungen zum Eikern und erst später kam unter Umständen auch dieser als Bildungsherd in Frage.

Wir möchten also die Vermutung aufstellen, daß bei *Camponotus* eine erste Generation von Kernchen unter dem Einfluß des Eikernes entsteht, eine zweite auf gleiche Substanzen zurückzuführen ist, die unter lebhafter Anteilnahme der Nährzellkerne entsteht.

Damit nähern wir uns zum Teil der alten Darstellung, die Blochmann bei seiner ja heute nur ungenügenden Untersuchung gegeben hat, wenn er beschreibt, daß der junge Ovocytenkern kleine Kernknospen abgibt. Tatsächlich gesehen hat er aber nur ein Stadium etwas vor dem der Fig. 6, ohne die noch nicht zu Kernen umgebildeten Granula zu erkennen. Eine wirkliche Knospung am Eikern, d. h. einen zeitweisen partiellen Zusammenhang der zwei Kernsorten hat er aber nicht beobachtet, seine Darstellung ist also auch nur eine Deutung der Befunde. Die weitere Entwicklung hat er etwa ebenso gesehen, nur geht er natürlich weniger auf Einzelheiten ein, auch liegt ihm der Gedanke an eine wenigstens teilweise Entstehung mit Hilfe der Nährzellen völlig fern.

Für diese liefern uns aber auch hier die Nährzellen der etwas älteren Eier selbst Beweise. Wir haben bereits wiederholt Tropho-

nuklei in ihrem Plasma gefunden, auch hier ist dies, wenn auch äußerst selten, der Fall. Fig. 17 belehrt uns darüber, daß sich offenbar gelegentlich eine Sekretkugel innerhalb der spezifischen Plasmazone zum Kern entfalten kann, der, ziemlich stattlich, Kernmembran und Plasmahaut an dieser Stelle auseinanderdrängt. Er ist von einem regelrechten Gerüst durchsetzt, in seiner Nachbarschaft liegt normales Sekret. Viel öfters kann man die Umformung von Nukleolen im Kern zu ganz ähnlichen Gebilden beobachten. Fig. 16 gibt einen kleineren und größeren derartigen Kern wieder. Wir werden sofort an unsere Befunde bei *Solenius* und bei *Andrena* erinnert. Ein Austritt dieser Gebilde aus dem Kern kommt aber scheinbar nicht vor, man müßte sie sonst viel öfter im Plasma antreffen. Vielmehr entwickeln sie sich in älteren Zellen dann im Kern zu merkwürdigen Gebilden weiter, die an Kernähnlichkeit wieder verlieren. Das Gerüst wird gleichförmig, sehr feinmaschig, ist ziemlich stark färbbar und um ein Zentrum, das sich mehrfach als eine dichtere Kugel absetzt, bilden sich teils konzentrische, teils schleifenförmig vorbuchtende Linien, die tatsächlich Lamellen entsprechen; manchmal scheinen besondere so umhüllte Bläschen abgestoßen zu sein, aber das kann ja auch nur durch die Schnittführung vorgetäuscht werden. Ich möchte sie als Degenerationsformen der unter Umständen gleichzeitig im Kern noch vorhandenen kleineren typischen „Nukleolenkerne“ ansehen. Die an Schlieren erinnernden Figuren denke ich mir auf eine mangelhafte Mischbarkeit der plötzlich reichlich aus dem Enchylem des Mutterkernes aufgesogenen Flüssigkeit mit der bereits vorhandenen zurückführbar, sehe sie also als Niederschlagsmembranen an, wie solche von Jørgensen (1913) für das *Piscicola* in ziemlich ähnlicher Weise beschrieben wurden. Gemahnt wird man bei diesen Figuren auch an die oben für die *Osmia*-Nährzellnukleolen beschriebene Schalenbildung, die vielleicht ähnlichen Vorgängen ihre Entstehung dankt. Die Nährzellen, in denen bei *Camponotus* die eben dargestellten Vorgänge ablaufen, erscheinen im übrigen völlig normal; keineswegs handelt es sich um eine Absterbeerscheinung der oft noch jungen Zelle.

Nachzutragen habe ich noch, daß auch die Nukleolen der *Camponotus*-Nährzellen bei geeigneter Färbung eine Platingrundlage mit dicht eingelagerten chromatischen Granulis aufweisen.

Ueber die weitere Entwicklung des Eies ist nicht sehr viel zu sagen. Die isolierte Stellung der anfangs entstandenen akzessori-

schen Kerne wird allmählich verwischt, wenn auch stets vorne quer, wie bei anderen Tieren, sich die größten finden. Sie sind hier häufig abgeplattet und immer noch dicht gedrängt. Die Stelle des Eizapfens lassen sie frei, wie die Fig. 12 und 13, die einem einzigen Ei entstammen, deutlich zeigen. Auffallend sind die Beziehungen zur Dotterbildung, die sich aus diesen Bildern entnehmen lassen. Es handelt sich um Eier, die erst mit der Aufspeicherung ihres deutoplasmatischen Materials beginnen. Dieses tritt, wie gewöhnlich, zunächst unter der Oberfläche auf, und liegt nun hier vor den akzessorischen Kernen besonders dicht gehäuft. Es läßt sich schwer sagen, ob dies nur eine rein mechanische Stauung der unter dem Einfluß des Follikels entstandenen Substanzen darstellt, die an anderen Stellen ungehindert in die tieferen Regionen treten können oder ob man eine besondere Anteilnahme der Kerne bei dem Aufbau derselben daraus ableiten darf. Ich möchte eher zu der letzteren Anschauung neigen, für die schon die so regelmäßigen Lagebeziehungen der akzessorischen Kerne zum Entstehungsherd des Dotters sprechen. Textfig. 16 gibt seitliche Ausschnitte aus älteren Eiern wieder. Auch hier sieht man deutlich, wie die ersten Dotterkugeln vor den anfangs kleinen, in annähernd einer Reihe liegenden akzessorischen Kernen auftreten (bei a); später wird die Zahl der Kerne dort auch größer, es stellen sich daher häufig Knospungsbilder ein, sie wachsen und sinken mehr in die mit Dotter sich füllende Tiefe. Von einem alten Ei stammt Fig. c. Eine ganze Menge kleiner Kernchen liegt hier einem größerem Kern dicht angeschmiegt. Sie sind entweder durch Austritt von Chromatin oder wahrscheinlicher durch Knospung gebildet worden. Jedenfalls wird man sehr an die frühen Stadien erinnert, in denen die erst entstandenen Trophonuklei den Eikern ebenso dicht umdrängen. Der Reichtum an Nukleolen, der sich anfangs in den akzessorischen Kernen fand, ist stark zurückgegangen, sie sind jetzt meist mit einem sich intensiv färbenden Retikulum erfüllt, das in sehr alten Eiern gerne in chromatische Schollen und Brocken übergeht. Dies bedeutet dann einen Schritt zur Degeneration des Kernes. Die Kerne nehmen bald auch unregelmäßige Konturen an, ihr Enchylem scheint einer chemischen Aenderung zu unterliegen, denn es färbt sich immer homogener und dunkler mit den Plasmafärbungen. Nicht selten trifft man dann ganz zusammengeschrumpfte Kerne mit unregelmäßig geblutetem chromatischen Inhalt. Auch Bloch-

Fig. 16.

man hat schon die Degeneration und den völligen Schwund der akzessorischen Kerne vor der ersten Reifeteilung erkannt.

Erwähnen muß ich noch Bilder, die ich in sehr alten Eiern mehrfach zu Gesicht bekommen habe und die eine weitere Form der Degeneration darstellen. Sie gleichen sehr den eben für *Ancistrocerus* beschriebenen. Im Eiplasma fanden sich dann dichtere Zonen, unregelmäßig oder annähernd kugelig begrenzt, von denen das Wabenwerk nach allen Seiten ausstrahlte, oft sehr einem Monaster ähnlich. Im Zentrum dieser Strahlung lagen unregelmäßige Chromatinbrocken. Textfig. 17 gibt ein ganzes Ei mit diesen dichten Stellen im Plasma bei schwacher Vergrößerung wieder, in Textfig. 16 finden sich bei d und e solche stark vergrößert; sie erreichen aber meist einen beträchtlicheren Umfang. Höchstwahrscheinlich leiten diese Zustände sich von zerfallenden Trophonuklei ab, deren Inhalt ja vielfach derart Brockenform angenommen. Manchmal macht dabei die merkwürdige Plasmafigur den Eindruck einer echten Strahlungserscheinung. Bei der Ungewöhnlichkeit der Erscheinung halte ich es aber nicht für sehr wahrscheinlich, daß man wirklich von einem unvollständigen Versuch, eine Teilungsfigur zu bilden, sprechen kann.

Mit einigen Worten sei noch auf die Fettbildung des *Camponotus*-Eies eingegangen. Sie verläuft ganz anders als wir es bei der Hummel beschrieben haben. Die jungen Eier sind ganz frei von Fett, auch solche, denen z. B. Fig. 12 entnommen ist. Wenn es aufzutreten beginnt, trifft man unter der Oberfläche, allmählich in die Tiefe reichend, kleine Granula, die sich erst allmählich intensiver bei Flemming- oder Benda-Fixierung schwärzen. Zu dieser Zeit ist dann in den Nährzellen noch fast nichts von einer fettähnlichen Substanz zu bemerken, nur einige wenige Granula, die neben dem chromatischen Sekret in der spezifischen Plasmazone liegen. Es ist also ganz sicher, daß das geformte Fett hier nicht in das Ei übertritt, wie es bei *Bombus* sehr wahrscheinlich der Fall ist, sondern das Ei entwickelt selbständig, zum Teil wenigstens sicher mit Hilfe von durch den Follikel aufgenommenen Stoffen seinen Fettgehalt. Finden sich auch ja besonders in älteren Follikeln Fetttröpfchen. Dabei ist dieses Fett nicht etwa bestimmt, in das Ei einzutreten, sondern ich glaube eher, daß die Follikelzellen, ohne biologischen Vorteil, eben einiges von dem zum größten Teil durch sie hindurch in das Ei eintretenden Säftestrom hiezu verwenden. Wohl reichert sich das Fett in

älteren Nährzellen auch etwas an, aber nie wird es so in Mengen gebildet wie bei *Bombus*; es findet sich dann auch außerhalb der spezifischen Zone um den Kern. Das alte Ei besitzt mächtige Fettkugeln, die auch die großen Vakuolen in den Abbildungen der Textfig. 16 verursachten.

Keimbahnkörper. Endlich wird noch ein ganz besonderer Körper im *Camponotus*-Ei aufgebaut, der bestimmt ist, bei der Embryonalentwicklung in die Geschlechtszellen zu gelangen (Textfig. 17). Noch vor der Dotterbildung, wenn an den Seiten des Eies kleine Kernchen auftauchen, bemerkt man schon mit schwacher Vergrößerung im hinteren Viertel des Eies median gelegen einen dunklen Fleck, der nach dem vegetativen Pol zu scharf konturiert und abgerundet, nach vorne unregelmäßig begrenzt, wie zerfasert aussieht (a). Vergrößert man ihn stärker, so zeigt sich, daß eine besondere Region im Eiplasma von Körnchen, die sich chromatisch färben, stark durchsetzt ist (b). Sie sind den Wabenwänden eingelagert und lassen die Flüssigkeitsräume dazwischen frei. Während diese Waben nach hinten zu und an den Seiten nicht mehr deutlich in die gewöhnlichen angrenzenden übergehen, setzen sie sich nach vorn in sie fort. Im benachbarten Plasma sieht man vielfach die nach dieser Region bereits verdrängten Pilzfäden angeschnitten. Auf späteren Stadien löst der Körper auch vorn seine Verbindung mit dem umgebenden Wabenwerk, die Körnchen drängen sich dicht zusammen und sind nicht mehr einzeln zu erkennen, die Flüssigkeitsräume erscheinen dann eher wie Vakuolen in einem dichten Körper (c, d), gleichzeitig wird dieser noch mehr nach hinten geschoben und abgeplattet, so daß er eher linsenförmig wird.

Die Genese ist so vorzustellen, daß ein besonderes Nährzellsekret an dieser Stelle sich niederschlägt und ansammelt und daß der damit getränkte Plasmaausschnitt isoliert wird. Die charakteristische Fig. b ist kaum anders zu deuten. Zudem werden wir Gelegenheit haben, bei den Ichneumoniden ebenfalls die Entstehung eines Keimbahnkörpers zu beobachten und dort einen Fall kennen zu lernen, wo während des Aufbaues desselben eine kontinuierliche Sekretstraße von dem Körper zur Eingangspforte des Eies zieht. Im allgemeinen Teil soll in einem gesonderten Kapitel diese Entstehungsweise in Zusammenhang gebracht werden mit dem, was wir bisher über die der Keimbahnkörper wissen. Mit der Bildung der akzessorischen Kerne hat die Erscheinung gar nichts zu tun;

Fig. 17.

die Tätigkeit der Nährzellen ist eben eine äußerst vielseitige und komplizierte.

Fassen wir wiederum kurz zusammen, was uns *Camponotus* für unser spezielles Thema, die akzessorischen Kerne, gelehrt hat. Die akzessorischen Kerne erscheinen hier viel früher als in allen bisher beschriebenen Fällen. Sie lösen vorher an ihrer Stelle gelegene chromatische Körnchen und Tropfen ab, die, wenn nicht ausschließlich, so doch zum großen Teil von der Eizelle selbst gebildet erscheinen. Ihre Lage um den Eikern und die chemische Verwandtschaft der Nukleolarsubstanz legen eine wesentliche Beteiligung des Kernes bei ihrem Aufbau nahe. Hiefür spricht auch, daß weiterhin noch lange Zeit die akzessorischen Kerne ausschließlich dicht um den Eikern liegen und an dessen Oberfläche neue kleine Trophonuklei auftauchen. Eine zweite wandständige Generation ist dagegen auf keinen Fall in irgend einer Form vom Eikern abzuleiten. Ihr gehen wiederum safraninophile Tröpfchen voraus, deren Bildung auf die Nährzellen zurückgeht. Hier entstehen diese in einer spezifischen Plasmazone dicht an der Kernmembran. Ein Austritt, wie ihn sich Günthert angesichts ähnlicher Plasmazonen durch mehrfache Neubildung der Kernmembran vorgestellt hat, ist ausgeschlossen. Daß diese Substanz im Ei Trophonuklei erzeugt, wird dadurch bewiesen, daß sie bereits innerhalb dieser Plasmazone, also in der Nährzelle zur Kernbildung führt, daß sie weiterhin große Verwandtschaft zur Nukleolarsubstanz besitzt, dadurch, daß auch diese, wie wir es ähnlich schon mehrfach beobachtet, innerhalb des Kernes durch eine Art Quellungs Vorgang völlig kernähnliche Gebilde erzeugt, die nicht ins Plasma auswandern, sondern

innerhalb des Kerns unter gesteigertem Wachstum entarten.

Die Trophonuklei sind anfangs reich an komplizierten Nukleolen, diese werden jedoch allmählich weniger und schwinden meist bis auf einen; das anfangs reich entfaltete, feine Liningerüst weicht vielfach einem derberen, reicher chromatischen, wobei sichtlich das Nukleolenchromatin Verwendung findet. In alten Eiern erfüllen unregelmäßige chromatische Brocken den akzessorischen Kern, was zur Degeneration überleitet, die unter gleichzeitiger Veränderung des Enchyblems vor sich geht. An Größe übertreffen hier zum erstenmal die Trophonuklei zeitweise den Eikern ganz beträchtlich. In diesem werden die Chromosomen frühzeitig zusammengeballt und chromatinfrei. Spärliche Nukleolarsubstanzen werden in jüngeren Eiern dicht unter der Kernmembran entfaltet.

Ich habe auch die Ovarien von Arbeiterinnen studiert, die hier ziemlich weit entwickelt werden. In ihnen läuft die Bildung der Trophonuklei (erste Phase) genau so ab, zur zweiten Phase gelangen sie nicht. Auch die Pilzinfektion, wie man erwarten muß, geschieht in gleicher Weise, aber die Entwicklung des Eies bleibt auf einem Stadium stehen, in dem das ganze Ei voll der Eindringlinge ist. Es ist interessant, daß die Zelle diesen Zustand so lange Zeit erträgt. Zur Bildung eines Keimbahnkörpers kann es nicht kommen. Bei der erwiesenen Tatsache, daß auch Arbeiterinnen bei den Ameisen unter Umständen zur Eiablage schreiten können, darf dieser Befund keineswegs verwundern. In ganz gleicher Weise entwickeln die Hummelarbeiterinnen die entsprechenden Eibildungsstadien völlig normal.

2. *Myrmecina latreillei* Curt. (Taf. 6.)

Eingehend untersucht habe ich neben *Camponotus* von den Ameisen noch *Myrmecina latreillei* Curt. Diese und andere nur vergleichsweise herangezogene Objekte sind gerade wegen ihrer Kleinheit günstig, da sie auch ältere Eier in relativ wenigen Schnitten

überschauen lassen und dabei doch die akzessorischen Kerne wohl entwickelt sind. Vereinfacht liegen die Dinge bei dieser Form insofern, als Symbiose nicht vorkommt und auch keine spezifische keimbahnbegleitende Substanz in dem Ei angelegt wird. Im Prinzip laufen die Vorgänge an den akzessorischen Kernen wie bei *Camponotus* ab, einige Punkte aber sind etwas eindeutiger, darum möchte ich doch meine Beobachtungen an diesem Objekt nicht unterdrücken.

Die Art der Differenzierung von Ei- und Nährzellen finde ich wie bei *Camponotus*. Leptotäne Stadien und pachytäne werden von allen Zellen durchlaufen, die künftige Eizelle aber ist zu dieser Zeit bereits wesentlich größer als die Nährzellen. Während aber nun die Tetraden der ersteren individualisiert bleiben, lösen sie sich in diesen auf (Taf. 6, Fig. 1). Die Eizelle besitzt dann einen runden Nukleolus von der gewohnten Reaktion, die Nährzellen häufig bereits zwei, die unregelmäßiger gestaltet sind und gerne der Kernmembran anliegen. Im Plasma der Nährzellen hat sich bereits etwas Fett gebildet, safraninophile Körnchen fehlen aber bestimmt noch gänzlich, während sie vereinzelt in der definitiven Ovocyte schon im leptotänen Stadium nachzuweisen sind. Wir dürfen also mit Sicherheit schließen, daß hier die in der Folge so wichtige Substanz anfangs von der Eizelle selbständig produziert wird, was ja bei *Camponotus* offen bleiben mußte. In dem Fall, der in unserer Fig. 1 wiedergegeben ist, liegt sie sogar in einer besonderen dichteren Plasmazone, wie wir sie sonst in den Nährzellen um den Kern als Entstehungsort schon kennen gelernt haben. Nimmt die Eizelle an Größe zu, so häuft auch sie Fett an, daneben aber steigt auch — immer in Nachbarschaft des Kernes — die Zahl der safraninophilen Körnchen. Parallel geht eine Vermehrung der Nukleolarsubstanz (Fig. 2). Der primäre Nukleolus ist herangewachsen und mehrere kleinere finden sich sonst noch im Inneren des Kernes und besonders dicht an der Membran. Schon zu dieser Zeit umgeben sich die ersten chromatischen Granula im Plasma mit einem Flüssigkeitshof und einer deutlichen Membran.

Wachstum des Eies, Vermehrung der Nukleolarsubstanz und Zunahme und Wachstum der akzessorischen Kerne sowie Fettanreicherung gehen nun lange Zeit parallel. Der Kern aber nimmt an Größe nach dem Stadium der Fig. 2 und 3 überhaupt an Volumen nicht mehr zu! Fett zeigt sich überall im Plasma zerstreut, die einzelnen Partikelchen sind recht verschieden groß und unregel-

mäßig gestaltet. Bald haben sich alle vorher vorhandenen chromatischen Körner in Trophonuklei gewandelt, in Fig. 3 findet sich kein solches mehr, das nicht mit einer Membran umgeben wäre. Die Nukleolen sind kaum zahlreicher, aber größer geworden, insbesondere gilt dies für den Primärnukleolus, der sich hier infolge einer Art Knospung in drei Teile gegliedert hat und an zwei Stellen mit der Membran verklebt ist. Immer geschlossener wird der Kranz von akzessorischen Kernen, der einschichtig den Eikern nach allen Seiten umgibt, wie wir dies auch bei *Camponotus* zunächst gesehen haben. Wie nun dort auf einem entsprechenden Stadium die nächsten Trophonuklei zwischen dem Eikern und den älteren Kernchen auftauchten, so auch hier (Fig. 5). In den letzteren nimmt, während sie anwachsen, die Nukleolarsubstanz beträchtlich zu, überall zeigen sich in den größeren Knospungsbilder am Nukleolus, ganz ähnlich denen, die man zu dieser Zeit am Primärnukleolus des Eikerns beobachtet. Auf einem solchen Stadium sind die akzessorischen Kerne aber schon nicht mehr auf die unmittelbare Nachbarschaft des Eikerns beschränkt, sondern liegen in einem Gürtel, dessen Breite dem Durchmesser des ursprünglichen Kernhaufens entspricht, dicht unter der Oberfläche um das Ei. Der vordere und mittlere Teil des Eies bleibt dann frei von Fett. Hatten wir schon bei *Camponotus* den Eindruck gewonnen, daß die erste Generation der akzessorischen Kerne vom Ei selbständig gebildet wurde, so gilt dies für das vorliegende Objekt in gesteigertem Maße; die Schilderung der Nährzellwandlungen wird es weiter zu erhärten haben. Die zweite, wandständige Generation aber entstand bei *Camponotus* scharf abgeschnitten von der ersten und alles sprach dafür, daß sie sich lediglich aus Nährzellchromatin entwickelten. Hier scheint die zweite Generation gemischten Ursprungs zu sein, da die eben beschriebene ringförmige Zone sich offenbar direkt von den primären Trophonuklei durch Abwanderung herzuleiten scheint. Späterhin aber kommt sicher auch diese Entstehungsquelle in Betracht, wenn auch in ziemlich bescheidenem Maße. Aeltere Eier zeigen immer noch neue kleinste Kernchen in Entstehung um den Eikern, der in einer vorderen Ecke liegt. Sehr weit nach hinten reichen die Trophonuklei auch jetzt noch nicht. Die letzten sind sehr klein, zum Teil erst Granula ohne Nukleolen, entstehen also an dieser Stelle (Fig. 8). Für sie kommt der Eikern nicht mehr als Ausgangspunkt in Frage, den Weg weisen uns vielmehr vereinzelte safranino-

phile Granula, die hier in der Tiefe des Eies und auf der Straße zum Eizapfen, gelegentlich selbst in diesem liegen, also aus den Nährzellen stammen. Die Nukleolen der akzessorischen Kerne zeigen jetzt kaum mehr Kospen, fast immer finden sich je zwei, meist von verschiedener Größe. Die Nukleolarsubstanz des Eikerns ist stark reduziert worden. Zunächst schwanden die peripheren Nukleoli (Fig. 5), dann setzte unter gleichzeitigem starkem Aufquellen des primären Nukleolus erneut eine Knospungsphase an diesem ein (Fig. 6), auch diese kleineren Nukleoli aber schwinden (Fig. 7), der primäre Nukleolus aber scheint alsbald zu platzen, wie wir das nach einem so plötzlichen Anwachsen noch an anderen Nukleolen sehen werden, um durch einen kleineren aber kompakten ersetzt zu werden (Fig. 8).

Die Chromosomen zeigen hier nicht die Neigung zu verklumpen, wie wir ihr schon mehrmals (bei *Bombus*, *Andrena*, *Osmia*, *Solenius* und in abgeschwächtem Maße bei *Camponotus* begegneten), sondern bleiben stets isoliert im Kernraum zerstreut. Sie halten anfangs, wie aus unseren Figuren hervorgeht, die chromatische Farbe zäher als gewöhnlich fest, später aber färben sie sich auch stets plasmatisch. Das Liningergüst ist zwischen ihnen meist deutlich erkennbar, ebenso in den Trophonuklei, manchmal aber hat es sich in meinen Präparaten kaum gefärbt, so daß ein Eindruck hervorgerufen wird wie in Fig. 5.

Ueber die weitere Entwicklung ist wenig zu sagen. Die Kerne breiten sich rundum aus, dringen aber im Gegensatz zu *Camponotus* nie in die tieferen Regionen des Eiplasmas. Den Eikern in älteren Eiern zu finden stößt auch hier auf ziemliche Schwierigkeiten, da er immer unscheinbarer und den Trophonuklei ähnlicher wird. Nach seiner Lage inmitten einer Ansammlung von solchen, die sich nur an dieser Stelle im Ei findet, muß er auf Fig. 9 wiedergegeben sein. Er ist dann kleiner geworden und noch ärmer an Nukleolarsubstanz. Die Figur zeigt zugleich, wie im dottergefüllten, hier aber noch nicht ausgewachsenen Ei die Trophonuklei wenig Platz zur Entfaltung haben und eng an die Oberfläche gedrängt sind. Die Fetttropfen sind sehr gewachsen, sie durchsetzen das ganze Ei gleichmäßig, zwischen ihnen liegen die mit Safranin sich färbenden Dotterkugeln.

Die Degeneration der Kernchen wurde nicht studiert. Es bleibt uns noch die Schilderung der Nährzellverhältnisse übrig, die von denen bei *Camponotus* recht sehr abweichen. Ein oder zwei Nukleolen

wachsen stark heran, ohne, wie gewöhnlich, in viele kleine zu zerfallen; statt dessen nehmen sie aber eine sehr wechselnde Gestalt an, sind unregelmäßig band- oder birnförmig und haben, wie wir es auch gelegentlich am Primärnukleolus des Eikernes gesehen haben, lange Zeit die Neigung, mit einem oder beiden Enden der Kernmembran anzuliegen, nie aber mit der Längsseite (Fig. 10, 11). Diese Beziehung wird erst in alten Nährzellkernen aufgegeben, indem sie sich dann mehr abrunden, in der Kernmitte liegen und allmählich tiefgreifende Strukturveränderungen zeigen (Fig. 12—15). Der bis jetzt scheinbar, von Flüssigkeitsvakuolen abgesehen, einheitlich zusammengesetzte Nukleolus sondert sich in eine mit sauren Farben zu färbende Grundsubstanz (Plastin) und in einige verschieden große safraninophile, hier also chromatische Tropfen. Diese werden immer zahlreicher und kleiner (in der Figurenfolge 14, 15, 13).

In dem feinmaschigen Liningerüst fehlten anfangs weitere chromatische Einschlüsse völlig. Auf einem mittleren Stadium (Fig. 11) treten aber schon teils in Nukleolennähe, teils in der der Kernmembran solche in Kernchenform auf; die häufige Lage dicht am Nukleolus spricht dafür, daß sie von ihm abstammen. Die gleiche Substanz durchsetzt zu dieser Zeit die Kernmembran in einer Weise, die es oft nicht sicher sagen läßt, ob sie noch dem Kern oder dem Plasma zuzuschreiben ist. Wir können diese Körnchen als die Anlage einer sekundären Nukleolengeneration ansehen, denn sie vermehren sich und wachsen in älteren Kernen zu wesentlich größeren, scharf umrissenen runden Tröpfchen aus, die diesen Namen unzweifelhaft verdienen (Fig. 13). So erhalten sie Größe und Gestalt der gleichzeitig im Primärnukleolus sich differenzierenden Tropfen, und die Möglichkeit, daß ihre Zahl durch die Auswanderung solcher vermehrt wird, ist gegeben.

Ist also die Entfaltung der chromatischen Strukturen der Kerne hier eine viel geringere als wir es bisher gewohnt sind (man vergleiche etwa mit Taf. 4, Fig. 14), so gilt dies entsprechend für die Vorgänge im Plasma. Wir berichteten schon oben, daß zuerst in den Nährzellen nur einige wenige Tröpfchen sich finden und keine safraninophilen Substanzen. Auch weiterhin ist es zunächst nur das Fett, das langsam zunimmt; in feineren Körnchen als im Ei liegt es im Plasma zerstreut. Nach einiger Zeit bildet sich eine schmale spezifische Plasmazone um den Kern, ähnlich wie bei *Camponotus*. Dann zeigt das Fett rasch eine besondere Vorliebe für diesen Bereich

und bald finden wir es nahezu ausschließlich hier angehäuft (Fig. 12). Es wird hier in der Hauptsache eine Zeit lang angestaut, um in etwas älteren Nährverbänden in das übrige Plasma und von da in das Ei überzutreten. Die Verbindungsbrücke zu diesem ist dann ebenfalls davon durchsetzt.

Der Plasmaring um den Kern ist ebenfalls faserig differenziert, nur schwächer als bei *Camponotus*, und das übrige Plasma nur äußerst selten von der einen oder anderen konzentrischen Lamelle durchzogen. Daß von einer Entstehung der Zone im Sinne G ü n t h e r t s als aus ehemaligen Kernbezirken nicht die Rede sein kann, wird hier noch deutlicher als bei *Camponotus* zu erkennen sein. Die Struktur beider Teile ist eine völlig verschiedene, an ein Hineinverfolgen der Lininbälkchen in den Ring nicht zu denken; dazu kommt die Art, wie sich das Fett dort anhäuft.

Eine Bevorzugung dieser Stelle für die Fettbildung haben wir auch schon den Präparaten vom *Camponotus*ovar entnehmen können; aber dort spielte daneben vor allem die Ausbildung der safraninophilen Tropfen eine große Rolle (Taf. 5, Fig. 16). Hier fällt diese fast ganz weg. Nur selten kann man, wie schon gesagt, mit Sicherheit solche Substanz außerhalb des Kernes feststellen, am ehesten noch in den älteren Zellen. Von der Sinnfälligkeit wie in den bisherigen Objekten ist die Sekretion derselben hier nicht. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich dies in direkten Zusammenhang einmal mit der bescheidenen Entfaltung der Nukleolarsubstanz im Nährzellkern und dann mit der Art der Entstehung der akzessorischen Kerne im Ei bringe. Wir haben ja gesehen, daß diese lange Zeit auf die Eizelle selbst und als Chromatinquelle auf den Kern derselben hinweist, daß auf Kosten der Nährzellen erst spät Trophonuklei auftreten und daß diese auf äußerst kleine Granula zurückgehen (Fig. 8). Groß ist endlich bei der Kleinheit des Eies die Zahl derselben, die hiezu benötigt wird, auch nicht. Was uns also zunächst bei *Myrmecina* ungewohnt erscheint, erklärt sich durch die begleitenden Umstände sehr wohl und wird zu einer indirekten Bestätigung der Richtigkeit unserer Auffassung der Kernentstehung.

Für die Entstehungsfrage des Fettes ist von Bedeutung, daß auch in älteren Follikelzellen Fett auftritt (Fig. 16). Das ist auch bei anderen Objekten vielfach der Fall und gibt uns einen wichtigen Hinweis für die Wege der Fettzufuhr für das Ei. Die Tätigkeit

der Nährzellen scheint mir dabei eine recht untergeordnete Rolle zu spielen. Oft bildet das Ei schon frühzeitig selbständig Fett; die bei *Bombus* gefundenen Massen in sehr jungen Ovocyten (Taf. 4, Fig. 1, 2) kann man nicht als von den Nährzellen eingewandert ansehen und ebensowenig hier in den jungen Eiern der Fig. 2—5 (Taf. 6). Man muß sich vielmehr vorstellen, daß die ganze Eiröhre, soweit sie noch wachstumsfähig ist, gelöste Stoffe aus der Umgebung aufnimmt, die durch gewisse Zellen, die Follikelzellen, in der Regel durchgehen und erst in den Ei- bzw. Nährzellen zur Dotterbildung verwandt werden. Beide Zellsorten tun dies in verschieden starkem Maße und die Tätigkeit der Nährzelle bleibt entweder eine mehr passive, geringe Fettmengen aufspeichernde oder sie bildet viel Fett und gibt es jeweils rasch an die Eizelle ab (so etwa bei *Bombus*). Gelegentlich aber kommt es auch schon in den Follikelzellen, sowohl denen, die um und zwischen den Nährzellen liegen, als auch denen um das Ei, zu einer „unbeabsichtigten“ Fettbildung auf Kosten des durchziehenden Säftestroms. Dieses Fett kann aber dann natürlich nicht als solches an das Ei weitergegeben werden.

Myrmecina latreillei hat uns also *Camponotus* sehr ähnliche Zustände vorgeführt, nur geschieht alles, der Kleinheit der Tiere und damit der Eier entsprechend, in reduziertem Maße. Sehr früh entstehen um den Ovocytenkern die akzessorischen Kerne aus chromatischen Tröpfchen, die sicher von der Zelle selbst gebildet wurden; sie treten in ihr vereinzelt schon im Leptotänstadium auf. Rasch bilden sie einen dichten Kranz um den Eikern. Lagebeziehungen, der Ort, der hierauf neu entstehenden Kernchen, und die Vorgänge im Ovocytenkern sprechen neben der chemischen Beschaffenheit der Nukleoli in den akzessorischen Kernen dafür, daß sie ein Produkt des Eikernes sind; dessen Nukleolarapparat vermehrt sich gleichzeitig erheblich, periphere sekundäre Nukleoli treten auf, schwinden und werden durch Knospung ersetzt, um wieder zu schwinden. Schließlich ist die Nukleolarsubstanz bis auf einen kleinen Rest erschöpft. Gleichzeitig aber treten ebenso reagierende

Sekretkörnchen aus den Nährzellen herein, um die zur Besetzung der Eioberfläche noch nötigen Trophonuklei zu bilden, von der ein Teil bereits von dem ursprünglichen primären Kernchenhaufen aus versorgt wurde. Damit stimmt überein, daß solche Substanzen sich im Nährzellplasma nur sehr spärlich finden und die Entfaltung des Nukleolarapparates in diesen Zellen auch eine ungewöhnlich bescheidene ist. Die akzessorischen Kerne bleiben im Gegensatz zu *Camponotus* stets rein oberflächlich liegen.

Ichneumoniden. (Taf. 7).

a) *Rhyssa*.

Die Schlupfwespen stellen sich, soweit ich sie untersuchte, als recht interessante Objekte für die akzessorischen Kerne heraus. Näher eingegangen sei hier vor allem auf zwei Formen, *Rhyssa persuasoria* L. und *Trogus exaltatorius*, welch letztere ich aus *Sphinx ligustri*-Puppen gezogen hatte. Soweit die Dinge uns schon gewohnt sind, seien sie kürzer abgetan. In einem völlig typischen Bukettstadium enthält das Plasma bereits reichliche stark färbbare Einschlüsse. Wird die Orientierung der Chromosomen aufgegeben, so daß sie unregelmäßig im Kern durcheinander liegen, so haben sie sich bereits weiter vermehrt und liegen besonders zahlreich in Kernnähe (Taf. 7, Fig. 1). Im Kern sind einige verschieden große Nukleolen anzutreffen. Die zunächst noch recht scharf umschriebenen, vielfach gerade verlaufenden Chromosomen krümmen sich regelmäßig und neigen dazu, sich zusammenzulegen, die Nukleolen zeigen dann die deutlich erkennbare Neigung, den Chromosomen aufzusitzen (Fig. 2). Schon zu dieser Zeit setzt nun der Prozeß ein, der die Form besonders interessant macht. An der einen oder anderen Stelle scheint die Kernmembran auf den ersten Blick eine Strecke weit doppelt zu sein (Fig. 2), der dazwischen eingeschlossene Raum ist flüssigkeitsreich, daher von einem nur lockeren Retikulum durchsetzt und gleicht dadurch vielmehr dem Kern als dem Plasma. Bei genauem Zusehen aber erkennt man, daß das Gerüstwerk des Kernes etwas lockerer gebaut ist als in der fraglichen Zone, was z. B. deutlich aus Fig. 3 hervorgeht. Durch verschiedene Einstellung läßt

sich leicht feststellen, daß sie, nach dem Rand zu allmählich niedriger werdend, kappenförmig dem Kern aufliegt. In etwas älteren Zellen nun tauchen in dieser schmalen Zone anfangs vereinzelt, später zahlreicher, stark färbbare Körner auf, die um sich eine Vakuole erregen und ziemlich stark heranzuwachsen befähigt sind. Die Vakuolen sind anfangs nur unscharf begrenzt, in der Folge aber kommt es zur Ausbildung einer Membran. Entsprechend dem Inhaltskörper wächst auch die Vakuole, so daß die fein gerinnselige Masse, in der sie aufgetreten sind, immer mehr schwindet und ein Bläschen sich an das andere drängt. Die Form derselben bleibt aber dabei in der Aufsicht gesehen meist eine runde; Profilbilder jedoch zeigen, daß die anfangs allein vorhandene äußere Membran diesem Wachstum der Vakuolen wenig oder gar nicht nachgibt und sie zwingt, sich in dem einmal gegebenen Raum stark abzuplatten. Von Wichtigkeit ist weiterhin, daß in den größeren Bläschen ein regelrechtes lockeres Retikulum ausgebildet wird und an Stelle des einen stark färbbaren Tröpfchens mehrere auftreten. Dies ist der Prozeß, den die Fig. 3, 4, 5 a, b, 6, 7 a, b, c, 8 a, b darstellen sollen. In drei Fällen sind dabei mehrere Schnitte durch den Kern gezeichnet, um aus der Aufsicht und der Profilansicht ein klares Bild von der Form der Gebilde erstehen zu lassen und zugleich einen Ueberblick über die Weiterentwicklung des Nukleolarapparates zu geben.

An der Hand der Bilder seien noch einige ergänzende Bemerkungen gemacht. Die Eizelle wächst während des beschriebenen Vorganges stetig heran. In Fig. 4 ist noch das ganze Plasma mit eingezeichnet, die Eier, denen die übrigen Kerne entnommen sind, sind schon beträchtlich größer, zum Teil doppelt so lang und länger. Die Plasmaeinschlüsse vermehren sich anfangs noch (Fig. 4), halten aber dann nicht mehr Schritt mit dem Eiwachstum; zuerst mehr rundlich, werden sie rasch unregelmäßig gestaltet und bekommen die Neigung, unregelmäßig fädchenförmig zu werden; dazwischen tauchen größere rundliche Einschlüsse auf, die an degenerierende Kerne erinnern, ohne jedoch solche zu sein (die Figur 4 enthält zwei von ihnen); sie werden aber bei weiterem Wachstum an den hinteren Eipol abgedrängt, wo sie lange in gesteigerter Zahl sich finden. Auch die Fädchen entschwinden allmählich, um den Kern vor allem ist in der Folge das Plasma völlig rein. Wie die dem Kern aufliegenden Vakuolen allmählich wachsen, ist aus Fig. 5 a und 6 zu erkennen; beides sind ganz oberflächliche Ansichten, bei Fig. 5 a ist der darunter-

liegende Kern etwas angeschnitten. Daß die Bildung nicht allseitig den Kern umhüllt, geht aus den Querschnitten durch denselben hervor. Da die gezeichneten Stellen wegen dieser und nicht der Chromosomengeschichte ausgewählt sind, zeigen sie nicht viel von ihr. Die Chromosomen behalten die Tendenz, beisammen zu bleiben, bei (Fig. 4). Die heranwachsenden und zahlreicher werdenden Nukleolen finden sich immer noch mit Vorliebe in ihrer Nähe. Sie bleiben, wenn auch nicht immer sehr deutlich, doch stets auffindbar. In den älteren Eiern neigt das Kerngerüst meist jetzt schon dazu, das Eisenhämatoxylin zäher festzuhalten.

Die äußere Membran bleibt im allgemeinen gleich der Kernmembran glatt gestreckt, nicht selten zeigen sie jedoch kleine Buckel, wie in Fig. 8 b, oder besonders deutlich in Fig. 4 auf der einen Seite.

Wie haben wir nun die Erscheinung zu deuten? Auf den ersten Blick läßt sich eine Aehnlichkeit konstatieren mit den Fällen, in denen um den Ovocytenkern frühzeitig ein Kranz von akzessorischen Kernen auftritt, also mit den Verhältnissen, wie wir sie im Voranstehenden von Ameisen und Wespen beschrieben haben. Wie dort tauchen dicht außerhalb des Kernes stark färbbare, wir dürfen wohl sicher, obwohl mir infolge beschränkten Materials nur Eisenhämatoxylinpräparate von dem Objekt vorliegen, sagen, chromatische runde Körper auf, um die sich Vakuolen und Membranen bilden, die heranwachsen und ein Liningerüst entfalten. Der Unterschied besteht lediglich in den Modifikationen, die durch die vorher einsetzende teilweise Hüllbildung um den Kern bedingt sind, d. h. darin, daß die Kernchen sich nicht vom Kern wegbewegen können und nicht ihr Bestreben, allseitig zur Kugel heranzuwachsen, verwirklichen können, sondern in einer Richtung hochgradig abgeplattet bleiben.

Diese Hülle aber erinnert sogleich an die spezifischen Plasmazonen, die wir schon mehrfach kennengelernt haben (Taf. 5, Fig. 10, 16, 18; Taf. 6, Fig. 11, 12, 13), sie unterscheidet sich nur durch untergeordnete Faktoren. Dort ist sie allseitig, und die Struktur des Plasmas innerhalb der spezifischen Zone gleicht nicht so sehr der des Kernes, wie hier besonders anfangs. Später wird sie aber genau so bei dem vorliegenden Objekt entschieden viel dichter als das Liningerüst (z. B. in Fig. 5 a, Taf. 7). Weiterhin bleibt es hier stets bei der Bildung nur einer solchen Membran, während die Nährzellen von *Myrmecina* und *Camponotus* deren mit der Zeit mehrere hintereinander ausbildeten; anfangs aber wird auch dort

nur eine einzige angelegt (Fig. 10, Taf. 5) und bei der ersteren Form ist die Entwicklung zeitlebens eine sehr beschränkte (Fig. 13, Taf. 6, die den Höhepunkt der Entfaltung darstellt).

Dazu kommen noch Gründe, die wir in der Folge erst eingehender bringen können, die Art, wie eine homologe Bildung bei einer anderen Ichneumonide in die Erscheinung tritt und die Tatsache, daß entsprechende Strukturen auch in den Nährzellen des gleichen Objektes vorkommen. Wir denken uns alle diese Dinge auf gleiche Weise entstanden, und sehen in ihnen den Ausdruck einer unter Umständen rhythmisch sich wiederholenden Kernsekretion, die zu einer Art Plasmabildung führt. Dieses neue Plasma mischt sich aber nicht mit dem bisher vorhandenen, so daß es zu einer Membranbildung an der Grenze beider Regionen kommt, die mit der den Kern selbst umgebenden offenbar große, nicht nur äußerliche Ähnlichkeit besitzt. Diese Substanzen verändern sich hierauf soweit, daß eine erneut einsetzende, der ursprünglichen gleichgeartete Tätigkeit abermals zu einer besonderen, durch eine Grenzlamelle abgegliederten Zone führt, ein Prozeß, der sich dann noch sehr oft wiederholen kann und Zellen hervorbringt, deren ganzes Plasma derart geschichtet ist (siehe im Folgenden).

In dieser Zone nun treten die ersten Anlagen der Trophonuklei auf. Wir erinnern uns, daß wir bereits mehrfach es in hohem Grade wahrscheinlich machen konnten, daß diese wenigstens indirekt als ein Produkt des Kernes anzusehen sind; insbesondere galt dies auch für die erste um den Kern auftretende Generation derselben bei den Ameisen. Färberische Ähnlichkeit derselben mit den Nukleolen, Ausschalten der sekretorischen Tätigkeit der Nährzellen zu dem betreffenden Zeitpunkt, topographische Beziehungen waren die Gründe, immer abgesehen natürlich von dem gewichtigen Moment, daß eben regelrechte Kerne es sind, die hier entstehen. Dazu kam weiterhin, daß das chromatische — in der Folge akzessorische Kerne ergebende — Sekret in den Nährzellen, wo spezifische Plasmazonen um den Kern vorhanden waren, allemal zunächst in diesen entstand (Taf. 5, Fig. 16). Schon damals haben wir daraus den Schluß gezogen, daß auch dieses wohl unter besonderer Anteilnahme des Kernes entstehe.

Das gleiche gilt nun auch in dem vorliegenden Fall für den Eikern und mir scheint, daß hier diese Anteilnahme sogar in besonders sinnfälliger Weise zutage tritt und sehr gut geeignet ist, die ent-

sprechende Hypothese bezüglich der Entstehung der Trophonuklei bei den Ameisen (und damit des chromatischen Sekretes in den Nährzellen) zu stützen. Die ganze Bildung gehört hier so sinnfällig in den Wirkungskreis des Kernes, wie man es sich nur wünschen könnte.

Ich bin aber auch hier vorsichtig und spreche wie bisher nur von einer „Anteilnahme des Kernes“, seinem „Wirkungskreis“ und ähnlich; ein direkter Chromatinaustritt durch die Membran oder ein Loch derselben kann nicht mit Sicherheit erschlossen werden. Es ist möglich, daß die chromatischen Tropfen zwischen den zwei Membranen direkt ausgetretene Nukleolen sind, aber es läßt sich ebensogut an die Möglichkeit denken, daß sie aus Substanzen, die, färberisch nicht faßbar, dem Kern entstammen, unter Zutritt von solchen im Plasma sich aufbauen. Obwohl diese Unsicherheit bestehen bleibt, stellt der beschriebene Vorgang doch eine wesentliche Stütze für die Richtigkeit unserer bisher in dieser Untersuchung vertretenen Auffassung dar.

Eine Parallelerscheinung haben wir, darauf muß noch hingewiesen werden, übrigens schon in den Nährzellen von *Camponotus* angetroffen. Dort wandelte sich das chromatische Sekret gelegentlich schon verfrüht, d. h. in der Nährzelle selbst und zwar auch dann stets zwischen Kernmembran und der zunächstliegenden Kernhülle zu einem regelrechten Trophonukleus um (Fig. 18) und wurde durch die mit der Lage verknüpfte Einengung zu einer mehr abgeplatteten Form gezwungen.

Eine weitere Merkwürdigkeit des Objektes ist nun weiterhin, daß die Trophonuklei, deren Entstehung wir soeben beschrieben haben, sich nicht weiter entwickeln, wie wir es gewohnt sind, sondern wieder rückgebildet werden, um von einer zweiten Generation von Kernchen abgelöst zu werden, die aus Nährzellchromatin ohne Lagebeziehung zum Kern entsteht. Auf solche Weise liefert das Objekt auch einen besonders eindeutigen Beleg für die ebenfalls schon von anderen Objekten abgeleitete Annahme, daß hier die akzessorischen Kerne gemischten Ursprungs sind, d. h. von der Eizelle selbst und von den Nährzellen stammen. Der Rückbildungsprozeß ist nicht ganz leicht zu beobachten. Eier, die wenig älter sind als jene, die die erste Trophonukleigeneration auf dem Höhepunkt erkennen lassen, wie in Fig. 8, zeigen sie schon stark reduziert (Fig. 9 a, b). Der Raum zwischen den beiden Membranen schwindet

nahezu ganz, so daß die Kernchen noch mehr eingeengt werden, was offenbar ein wesentlicher Faktor bei der Degeneration ist und die Substanz zwischen ihnen scheint zu verklumpen, denn im Gegensatz zu früher treten jetzt den Kernchen außen angelagert stark färbbare Substanzen auf (Fig. 9 a), die sich sogar zu einem dichten Ring um dasselbe verdichten, während in diesem noch der Nukleolus des Trophonukleus erkennbar ist (Fig. 9 b, links ist hier die Membranduplikatur noch erkennbar!). Der Kern fängt zu dieser Zeit an, weiter zu wachsen, was bei den bisher studierten Hymenopteren-eiern auf einem entsprechenden Stadium nie mehr der Fall war, und einer von seinen Nukleolen beginnt sich beträchtlich zu vergrößern (Fig. 10, 11). Eine Zeitlang liegen noch einzelne Ringe der Kernoberfläche dicht an, die wir nach dem Vorangehenden als letzte Reste der ersten Trophonukleigeneration ansehen dürfen, aber auch sie schwinden rasch. Sicher ist also jedenfalls, daß die Kernchen nicht dem üblichen Bestreben folgen, vom Kern abzuwandern und sich einen größeren Bezirk des Eies zu erobern, (hieran hindert sie zweifellos die sie umziehende Membran), sondern dicht an der Oberfläche des Kernes sich auflösen. Grund der Degeneration ist möglicherweise, daß dieser zu wachsen beginnt, ohne daß die äußere Membran sich entsprechend vergrößert, und so die Kernchen gewissermaßen „erdrückt“ werden.

Jedenfalls wird dadurch sehr deutlich gemacht, daß die in der Folge überall an der Eioberfläche auftretenden Trophonuklei anderen Ursprungs sind. Sie entstammen auch hier, wie wir es bisher dargestellt haben, den Nährzellen, indem diese in großer Menge sehr kleine Granula safraninophiler Natur in das Ei senden. Ihre Tendenz, zur Eioberfläche zu steigen, ist uns schon eine gewohnte; immer aber finden sich, zumal in der Periode heftigster Kernchenbildung, im Innern Granula gleicher Natur; allein die oberflächlich gelegenen bilden Vakuolen und Membranen um sich. Hier liegen sie dann in großer Zahl beisammen (Fig. 13). Vor der Vakuolenbildung zeigt die Granula, soweit sie in Kernnähe liegen, Fig. 11; einem Ei, in dem die ersten Bläschen sich bilden, entstammt Fig. 12. Die Möglichkeit, daß ein Teil der chromatischen Granula nicht im Nährzellplasma, sondern im Ei-plasma selbst entsteht, bleibt natürlich wieder bestehen.

In den Nährzellen findet sich das Sekret in entsprechender Form reichlich vor (Textfig. 18). Anfangs liegen nur stark färbbare

Kappen der Kernmembran dicht auf, die sich scharf abheben und weit ins Plasma ragen; später verflachen sie sich, kriechen amöben-ähnlich auseinander und verlieren allmählich damit ihre intensive Färbbarkeit. Sie erinnern in alledem völlig an die Nukleolenwandlungen, die ich am heranwachsenden Sagittenei beschrieben (1910)

Fig. 18.

und die Jörgensen bestätigte. Ich habe mich später (in meinem Praktikum) der Jörgensenschen Auffassung angeschlossen, wonach sie ausschließlich dem Kern angehören und mit dem Keimbahnkörper nichts zu tun haben. Dann muß es sehr auffallen, wie ähnlich sich hier eine rein nukleäre und eine sekretorische Struktur im Plasma verhält, für die wir ja schon mehrfach eine große Ver-

wandtschaft mit dem Nukleolarapparat vermuteten. Daneben aber tauchen bald anfangs einige wenige, bald zahlreichere frei im Plasma liegende Granula auf, wie sie dann in das Ei einwandern. Gleichzeitig damit setzt aber die schon oben kurz erwähnte Lamellenbildung ein. Zunächst wird eine einzige zusammenhängende Hülle etwa in der Mitte zwischen Kernmembran und Zelloberfläche gebildet, entsprechend dem Wachstum aber steigt deren Zahl ganz beträchtlich und das Plasma älterer Zellen ist wie mit Jahresringen bis an den Rand gefüllt (Textfig. 18, c). Auch dann läßt sich oft noch konstatieren, daß die eine oder andere Kugelschale den Kern ohne Unterbrechung umzieht. Sekretgranula finden sich dann auch in den äußeren Ringen.

Es kann kein Zweifel sein, daß diese Zonen — ein eindringlicher Ausdruck der sekretorischen Tätigkeit des Kernes — analog sind der einzigen und nur teilweisen Hülle, die wir um den Eikern auftreten sehen. Beides sind ja Schwesterzellen und suchen hier ein Stück weit noch gleichen Schritt zu halten; in der Eizelle handelt es sich aber offenbar um einen unzweckmäßigen Prozeß, der wieder rückgängig gemacht wird und damit den Untergang der schon gebildeten Trophonuklei nach sich zieht.

Eine Kernbildung innerhalb der Nährzellen habe ich nicht beobachtet. Dagegen ist zu vermuten, daß es wohl nicht allein Fixierungssache ist, wenn man vielfach kleine Flüssigkeitsansammlungen um die Sekretkörner antrifft und daß ältere Granula anschwellen und ihre Struktur lockern können.

Doch kehren wir nun zum weiteren Schicksal der wandständigen jungen Trophonuklei im Ei zurück. Sie wachsen sehr langsam heran. In recht stattlichen Eiern, die schon Dotter zu bilden beginnen, sind sie noch ungewöhnlich klein. War anfangs nur das Auftreten eines zweiten kleinen Kernes (Nukleolus) in ihnen zu entdecken (Fig. 13), so erfüllt den gewachsenen Kern ein feines sich wohl färbendes Gerüst (Fig. 14, 15), in dem sich stellenweise die Tendenz, auf einzelne Schollen zurückzuziehen, sich bemerkbar läßt. Sie zerschnüren sich, wie immer, amitotisch und treiben Knospen. Einige Nukleolen heben sich ab. In älteren Eiern, die lebhaft in Dotterbildung begriffen sind, bleiben sie aber nicht, wie es sonst fast immer der Fall ist, auf die unmittelbare Oberfläche oder doch wenigstens eine oberflächliche Zone beschränkt, sondern dringen tief ins Plasma, bis in die Eimitte ein! Fig. 14 zeigt, wie mehr seit-

lich im Ei überall zwischen große Dotterkugeln die Kerne eingestreut sind und Fig. 15, daß sie im gleichen Ei in der Mittellinie, die noch nicht völlig mit Dotter gefüllt ist, sich in besonders großer Zahl anhäufen, ja stellenweise dicht drängen. Die Trophonuklei nehmen hier also einen so beträchtlichen Teil des Eivolumens ein, wie bei keinem der bisher beschriebenen Objekte.

Aber auch der Kern hat offenbar seine Rolle nach der ersten wieder unterbundenen Periode der Tätigkeit nicht aufgegeben. Vergleichen wir an den bisher dargelegten Ovogenesen den Zeitpunkt der Erschöpfung des Eikerns an Chromatinnukleolen mit dem der heftigsten Anteilnahme an der Trophonukleibildung, so zeigt sich jedes Mal ein deutliches Abhängigkeitsverhältnis. Bei *Solenius* ist die Beteiligung des Eikernes jedenfalls eine bescheidene. Die Nukleolen werden sehr allmählich weniger, der Kern bleibt frühzeitig im Wachstum stehen; bei *Andrena* eine ziemlich spät einsetzende aber energische Beteiligung. Der Kern wächst bis dahin und nimmt dann rapide an Größe und Nukleolarreichtum ab; bei *Camponotus* setzt die Beteiligung sehr frühe ein: Der Kern wächst von diesem Moment an nicht mehr, die geringe Nukleolarsubstanz schwindet dabei schnell; ebenso bei *Myrmecina*. Hier nun wird die Kernchenbildung am Eikern unterbrochen, die Folge ist ein ungewöhnliches Weiterwachsen und Anreichern des Kernes mit Nukleolarsubstanzen. Die Dinge harmonieren also aufs beste und die Ausnahme erhärtet die Regel.

Dieser im älteren Ei ungewöhnlicherweise noch eine große Energiequelle darstellende Kern tritt nun aber sichtlich nochmals in den Dienst der Bildung akzessorischer Kerne. Dafür spricht eindeutig Fig. 14, die den Kern enthält, der zu dem Ei gehört, dem auch Fig. 15 und Fig. 16 entnommen sind. Nachdem die Nukleolen sich außerordentlich vermehrt haben und viele sehr kleine dem stark färbbaren Kerngerüst eingelagert wurden, entstand ein Kranz von kleinen Kernen um den Mutterkern. Sie möchte ich als eine dritte gesonderte Gruppe von Trophonuklei ansehen, die die erste zugrunde gegangene ersetzt. Die enge genetische Beziehung zum Eikern wird hier jedoch nicht durch zwangsweise Anschmiegung an diesen verdeutlicht. Leider enthält mein Material keine Eier, die geeignet wären, das weitere Schicksal des Eikernes zu erkennen. Wir dürfen vermuten, daß, wenn der Kernbildungsprozeß um ihn so lebhaft weitergeht, er doch noch einer zwar späten aber

weitgehenden Erschöpfung anheimfällt (die Chromosomen sind zum Teil links an der Kernmembran in Fig. 14 eingetragen).

Auf das eben beschriebene Objekt bin ich schon in meiner ersten Mitteilung in Kürze eingegangen; ich hatte aber damals die Verhältnisse nicht ganz richtig erkannt und die erste Phase der Bildung akzessorischer Kerne als eine regelrechte Knospung am Eikern gedeutet. Es war mir entgangen, daß diese zwischen zwei Membranen liegen und die äußere, beobachtete, schien mir die Kernmembran, die die „Karyomeriten“ noch eine Zeitlang im Kern zurückhält.

b) Trogus.

Daß eine solche Auffassung nicht richtig war, wird zur völligen Sicherheit, wenn man diese Periode der Eibildung bei Trogus exaltatorius Panz. aus *Sphinx ligustri* vergleicht, auf die noch in Kürze eingegangen sei. Denn hier entsteht um den Eikern auf einem etwas späteren Stadium genau so an einem Teil seiner Oberfläche eine Membran, wie wir sie eben kennen gelernt haben, nur kommt es in dem so entstehenden Zwischenraum nicht zur Ausbildung kleiner Kerne oder auch nur chromatischer Granulationen. Plasmagerinnsel erfüllt die Zone, das hier auch viel deutlicher in seiner Struktur vom Kerngerüst zu unterscheiden ist, da es sehr dicht, dichter als das Gefüge des übrigen Plasmas sogar ist (Fig. 17, 18). In gleicher Weise wird bei beiden Tieren diese Differenzierung wieder rückgebildet.

Auch sonst sind die Ähnlichkeiten weitgehende. In gleicher Weise folgt nach einiger Zeit auf den eben beschriebenen Vorgang das Einströmen feinkörnigen Sekretes von den Nährzellen her, das den Ausgangspunkt für die zahlreichen Trophonuklei abgibt, die hier nun sich vor allem am hinteren Pol in großen Mengen anhäufen, ähnlich, wie wir es z. B. von *Andrena* (Taf. 3, Fig. 8) abgebildet haben. Von hier zieht dann ein Strom von jungen Trophonuklei an den Seiten nach vorne. Wie wir aber bei *Rhyssa* schon eine weitere Beteiligung des Eikerns an der Vermehrung der Kernchen annehmen durften, so auch hier. Sie setzt aber schon etwas früher ein. Die jungen Kernchen erscheinen nämlich dann wieder besonders zahlreich in Kernnähe, und zwar nur an der Innenseite des wandständigen, anfangs runden, nun aber abgeplatteten Kernes (Fig. 19, 20).

Was ihre Struktur anbetrifft, so ist sie aber eine ganz andere.

Das Liningerüst ist äußerst schwach färbbar und in ihm sind, wenn das Kernchen heranwächst, zahlreiche, scharf hiervon abgesetzte runde, in lebhafter Knospung befindliche Nukleolen vorhanden. Dieser Unterschied wird interessant, wenn wir einen Blick auf die Verschiedenheit der Eikernstruktur in beiden Objekten werfen. War bei der eben besprochenen Rhyssa, wenigstens in den älteren Eikernen, ein stark färbbares Gerüst vorhanden, so treffen wir hier ebenfalls nur ein äußerst blasses Liningerüst und zahlreiche, sich scharf abhebende Nukleolen, also die gleichen Unterschiede wie bei den akzessorischen Kernen. Es ist ganz überraschend, wie sehr hier diese letzteren jeweils das verkleinerte Abbild des Eikernes sind; wenn wir Fig. 14 und 20 vergleichen, leuchtet dies wohl jedem ein, und angesichts einer solchen Ähnlichkeit ist es ganz unmöglich, sich der Ueberzeugung zu entziehen, daß die akzessorischen Kerne wirklich den morphologischen Wert von Kernen besitzen.

Es ist merkwürdig, daß in der Struktur der akzessorischen Kerne sich nicht erkennen läßt, ob sie allein in der Eizelle entstanden, oder in einer Nährzelle ihre Entwicklung begonnen hat, obwohl die Kerne beider Zellen so völlig verschiedenen Bau haben. Stets gleichen sie dem der Eizelle. Wir werden auf diese Erscheinung, wenn wir unsere gesamten Resultate vergleichen, noch zurückzukommen haben. Wir können aber schon jetzt den wichtigen Schluß ziehen, daß nicht genetische Beziehungen, sondern allein der Charakter des umgebenden Plasmas, mit dem der Kern in Stoffaustausch steht, dessen Struktur bedingt.

Genauer die Anteilnahme des Eikernes an der Kernchenbildung zu präzisieren, ist auch hier wieder mit Sicherheit nicht möglich. Es liegen in nächster Nähe der Kernmembran schon ziemlich große Brocken chromatischer Substanz, vielfach in Knospung begriffen, um die teils eine deutliche Vakuole mit Membran, teils nur erstere vorhanden ist, oder die auch gelegentlich unmittelbar dem Plasma eingelagert erscheinen. Man ist beim Anblick solcher Bilder verführt, sie direkt von ausgetretenen Nukleolen abzuleiten, aber das ist nicht zu beweisen und die Möglichkeit, daß sie erst im Plasma aus kleinen Partikeln ohne Vakuolenbildung heranwachsen, besteht natürlich auch (Fig. 19).

Die Chromosomenverhältnisse habe ich nicht genauer untersucht. Anfangs sind die Tetraden so deutlich, wie bei der erst be-

schriebenen Ichneumonide, später sind sie ohne weiteres nicht aufzufinden; ich halte es nach Befunden an anderen Objekten, über die noch berichtet werden wird, für möglich, daß sie in den großen „Nukleolus“ eingehen, der von sehr wechselnder Gestalt, bald rundlich und frei im Kern schwebend, bald mehr kappenartig der Membran anliegend unter den kleineren hervorragt. Er gibt vielfach kleinere Nukleoli ab.

Auch hier dringen in älteren Eiern die akzessorischen Kerne bis in die Mitte des Plasmas ein, stets die typische Struktur aufweisend (Fig. 21). Von besonderem Interesse ist, daß es in der Weise geschieht, daß sie während des allmählichen Vorrückens des Dotters in das Ei sich zunächst stets an der inneren Grenze des Dotters halten und so schließlich in das Zentrum gelangen. Die auf solche Weise zeitweise kernchenarmen Randpartien füllen sich aber später auch wieder mit solchen. Die Degeneration verläuft teils unter Schrumpfung der allmählich hyperchromatischen Kernchen, teils aber, scheinbar mit Vorliebe mehr oberflächenwärts, in einer uns bisher nicht begegneten Weise, indem im Innern des Kernchens eine mächtige Dotterkugel auftritt. Der Prozeß scheint recht spontan vor sich zu gehen. Es vergrößert sich nicht etwa ein anfangs kleines Deutoplasmatröpfchen, sondern aus den beobachteten Zuständen muß man schließen, daß der gesamte flüssige Inhalt des Kernes eine gleichmäßige Aenderung erleidet, indem er viel stärker von Plasmafarben gefärbt wird; er scheint in einen festeren Zustand überzugehen und sein Volumen dabei etwas zu verringern, denn den Körper trennt, wenn er noch stärker färbbar ist, ein heller Spalt rund um oder teilweise von der Kernmembran. Auch an ihr kann sich noch eine dichtere schmale Zone niederschlagen. Das Liningerüst bleibt in der Kugel erhalten, die in ihrem färberischen Verhalten und ihrer Struktur völlig den umgebenden Kugeln im Plasma gleicht.

Die Nukleolen nehmen an dem Vorgang keinen Anteil. Ähnliches konnten wir schon bei *Bombus* beobachten. Ob sie manchmal in die Dotterkugel mit eingeschlossen werden, bin ich nicht sicher, in der Regel jedenfalls nicht; die deutoplasmatische Substanz bildet, wenn der wandständige Nukleolus groß ist, an dieser Stelle eine deutliche Grube.

Es ist keine vereinzelte Erscheinung, daß hier Stoffwechselprodukte, die normalerweise unter Anteilnahme des Kernes im

Plasma entstehen, in ihm auftreten; wir wissen dies von Glykogen, Fett und Pigment und kommen noch auf die Bedeutung dieser Vorkommnisse zurück.

Wie das Rhyssa-Ei, so enthält auch das von Trogus in jüngeren Zuständen äußerst zahlreiche, stark färbbare Einschlüsse, deren Bedeutung mir unklar geblieben ist, mit denen ich mich allerdings auch nur wenig beschäftigte, nachdem es mir wahrscheinlich wurde, daß sie für die Entstehung der akzessorischen Kerne nicht in Betracht kommen. Es ist möglich, daß an ihrem Aufbau auch die Follikelzellen Anteil haben. Diese treten bei beiden Formen schon frühzeitig in lebhafte Tätigkeit, wie basale fädige Strukturen in ihnen und zu einer gewissen Zeit reichliche gekörnelt Substanz zwischen ihnen und der Eioberfläche beweisen. Natürlich müssen wir, nachdem wir die Trophonuklei teilweise als aus einem chromatischen Sekret der Nährzellen haben hervorgehen sehen, angesichts der bei den einzelnen Objekten mehr oder weniger lebhaften sekretorischen Tätigkeit des Follikels auch stets die Möglichkeit im Auge behalten, daß sich dieser in ähnlicher Weise betätigt. Einen zwingenden Hinweis darauf haben wir bis jetzt nirgends gefunden. Die bevorzugte Lage an der Eioberfläche könnte ja zu einer solchen Vermutung allein schon verlocken, aber wir haben sie stets als eine sekundäre erkannt und die jüngeren Stadien führten uns immer mehr in das Eiinnere hinein. Zudem habe ich basichromatisches Sekret in den Follikelzellen nie gefunden oder höchstens hie und da Spuren in Form kleinster Körnchen, nie aber irgendwie in einer Weise, die sie den Nährzellen vergleichen ließe. Ob ein Uebertritt geformter Substanz aus den Follikelzellen in das Ei in ähnlicher Weise möglich ist, wie es für die Wirbeltiere erwiesen ist (R u s s o, R e t z i u s), ist nicht bekannt; eine der Zona radiata vergleichbare Struktur findet sich ja mehrfach. Der Vorgang scheint mir aber wenig wahrscheinlich, jedenfalls dominierten hier diosmotische Prozesse. Es bleibt dann nur die Möglichkeit eines spontanen Auftretens von Chromatingranulis an Ort und Stelle unter dem Einfluß und der Beteiligung eines morphologisch nicht kontrollierbaren Follikelsekretes, und es gibt Objekte, bei denen etwas derartiges nahegelegt wird.

Die Ichneumoniden besitzen Keimbahnkörper, von einigen sind sie unter der irrigen Bezeichnung „Dotterkern“ schon von Stuhlmann beschrieben worden. Sie entstehen ganz wie bei Cam-

ponotus, d. h. als Körnchenansammlung im relativ jungen Ei in einem hinteren Bezirk, der sich, allmählich reichlich durchsetzt, vom übrigen Plasma scharf abgrenzt. Zuletzt geschieht dies vorne. Hierauf verdichtet er sich noch etwas und wird ein grobvakuolierter nahezu runder Körper.

Fig. 19.

Bei einer anderen kleinen Ichneumonide, die ich aus *Callimorpha dominula* L. erhielt, aber nicht bestimmt wurde, entsteht der Keimbahnkörper ganz ähnlich (Textfig. 19). Aber dadurch, daß eine kontinuierliche Sekretstraße von den Nährzellen zu dem sich bildenden Körper führt, wird dessen Abhängigkeit von der Funktion derselben besonders deutlich. Eine solche Bahn finde ich zwar auch bei den übrigen Ichneumoniden, aber nicht so stark färbbar. Der Körper taucht also gewissermaßen am Boden eines Sackes auf. Bei diesem zuletzt herangezogenen Objekt wird er länglich wurst-

förmig und liegt in dem hier sich zapfenförmig verjüngenden hinteren Teil des kleinen Eies. Die akzessorischen Kerne bleiben hier auf eine lockere oberflächliche Schicht beschränkt; sie sind in Textfig. 19 b eingezeichnet.

Fassen wir wiederum kurz zusammen, was die Ichneumoniden uns bezüglich der akzessorischen Kerne gelehrt haben. Frühzeitig entsteht infolge einer sekretorischen Tätigkeit des Eikernes an einem Teil seiner Oberfläche eine spezifische Plasmazone, die vom übrigen Plasma durch eine distinkte, der Kernmembran sehr ähnliche Membran geschieden ist. Ihre Struktur unterscheidet sich von der des Kerngerüstes und des übrigen Plasmas, und ist bei *Rhyssa* der ersteren, bei *Trogus* der letzteren ähnlicher. Bei *Trogus* schwindet diese Zone ohne besondere Merkmale nach einiger Zeit wieder, bei *Rhyssa* aber treten in ihr chromatische Granula auf, die sich mit Vakuole und Membran umgeben und so zur Bildung junger akzessorischer Kerne führen. Diese wachsen heran, erhalten ein Kerngerüst und verdrängen die zwischen ihnen liegende Substanz nahezu. Die äußere Membran aber zwingt sie, flach zu bleiben. Diese Generation der akzessorischen Kerne ist der ersten um den Eikern auftretenden bei Ameisen und Wespen gleichzusetzen, nur daß hier die Anteilnahme des Eikerns an ihrer Bildung außer Zweifel steht. Ein direkter Austritt der Chromatinkörner aus diesem ist nicht zu beweisen. Merkwürdigerweise wird diese Generation, die bei *Trogus* überhaupt fehlt, wieder völlig rückgebildet. Vielleicht hängt dies mit der hemmenden Hülle zusammen und damit, daß — bei beiden Formen — entgegen allen Gewohnheiten der Eikern viel länger die Fähigkeit, zu wachsen, beibehält. Eine zweite Generation akzessorischer Kerne entsteht sicher zum mindesten in der Haupt-

sache aus chromatischem Nährzellsekret, bildet sich zunächst oberflächlich, durchsetzt aber später das gesamte Eiplasma. Im älteren Ei beteiligt sich auch der Eikern wieder (bei Trogus zum erstenmal) an der Kernchenbildung, er kommt also unter Umständen zu drei gesonderten Generationen; da er durch eine erste Generation in beiden Objekten nicht erschöpft wurde, sondern gewachsen ist und reichlich Nukleolenchromatin angesammelt hat, ist er hiezu im Gegensatz zu den bisher behandelten Objekten wohl befähigt.

Die Struktur der Eikerne ist in beiden Tieren eine sehr verschiedene. Die akzessorischen Kerne wiederholen diese im Kleinen jeweils überraschend getreu und bekunden sich so deutlich als wesensgleich mit dem Eikern. Bei Trogus besteht ein Weg zur Degeneration der Trophonuklei darin, daß durch Umwandlung des Kernsaftes und Kerngerüsts in ihrem Inneren ohne sichtliche Beteiligung der Nukleolen eine große Dotterkugel entsteht. Der Follikel ist bei den beiden Formen in lebhafter sekretorischer Funktion, ein direkter Anteil an dem Aufbau der akzessorischen Kerne läßt sich für ihn jedoch nicht erweisen.

Die bisher oft beobachtete Neigung der Tetraden, sich zusammenzuballen, ist bei Rhyssa nur in sehr beschränktem Maße wahrzunehmen. Bei Trogus dagegen sind sie vielleicht in einen großen nukleolenartigen Körper vereint. Das letztere ist bestimmt der Fall bei einer weiteren untersuchten Form, bei *Alexeter inconspicuus* Schmiedekn. Hier kommt es zu einer so extremen Verklumpung aller Tetraden zu einem scharf abgesetzten, relativ kleinen Körper, wie wir sie später noch bei einigen Blattwespen beobachten werden.

6. Tenthrediniden.

a) *Tenthredo mesomelas* L. (Taf. 8).

Die zuletzt beschriebenen Ichneumoniden stellen ein interessantes Zwischenglied dar zwischen dem Typus der Ameisen und dem nun zu behandelnden der Blattwespen, der wiederum innerhalb der Gruppe im hohen Maße einheitlich gestaltet ist. War bei den Ameisen die erste Generation der akzessorischen Kerne eine eng an den Eikern selbst angeschlossene und die zweite eine aus den Nährzellen stammende, so sahen wir, wie bei den Ichneumoniden diese erste wechselnd weitgehend unterdrückt wurde und die zweite von fremdem Ursprung zur ersten wurde. Die dem Eikern auf solche Weise bewahrte Energie konnte aus einem sonst fehlenden beträchtlichen Wachstum desselben erschlossen werden und sie wurde im älteren Ei sichtlich noch zur Erzeugung von akzessorischen Kernen verwendet. Bei den Blattwespen wird nun, soweit sie mir bekannt geworden sind, eine solche mehr oder weniger direkte Anteilnahme des Eikernes sehr verwischt, wenn auch durch manches wahrscheinlich gemacht. Die Trophonuklei entstehen in der schon so oft beobachteten Weise in erster Linie aus einem Nährzellsekret. Es fehlen also ganz die Bilder, in denen sich die kleinen Kernchen dicht um den Eikern drängen, es fehlt bei manchen Formen eine so auffällige Erschöpfung des Eikernes, dieser wächst vielmehr außerordentlich heran und entfaltet ansehnliche Nukleolarapparate.

Beginnen wir mit der Schilderung von *Tenthredo mesomelas* L. Von einem jungen Einährverband gibt Textfig. 20 eine Vorstellung. In den Nährzellen finden wir die gewohnten stark färbbaren Massen, die aber diesmal nicht als zahlreiche Tröpfchen dem Kern aufsitzen, wie wir es von

Fig. 20.

Ichneumoniden, z. B. in Textfig. 18, abgebildet haben, sondern auf einen oder einige wenige größere rundliche oder ovale Körper vereinigt sind, die sich weniger der Kernmembran anschließen, sondern meist ganz frei liegen. Daß es sich aber um die gleichen Stoffe handelt, beweisen die darauf folgenden Stadien, auf denen

sie zahlreicher werden, sich dicht um den Kern gruppieren, um bald darauf auf seiner Oberfläche ganz ähnlich auseinanderzufließen, wie wir es schon früher gesehen haben (Textfig. 21). Es entsteht so ein Gitterkörbchen auf der Kernmembran mit dichten Knotenpunkten. Parallel geht die Vermehrung und Zerklüftung der Nukleolen.

Im Ei selbst treffen wir ähnliche Substanzen mehr in Kernnähe und sonst im Plasma, wie bei anderen Objekten; der Eikern führt einen stattlichen Nukleolus, zu dem sich in wenig älteren Eiern bald mehrere kleine Nukleolen gesellen. Die Tetraden sind lange Zeit deutlich erkennbar.

Mit dem weiteren Wachstum des Eies hält nun der Eikern noch lange Zeit Schritt, das Ei in Fig. 1, Taf. 8 ist bei gleicher Vergrößerung gezeichnet, wie das der Textfig. 20. Der Unterschied in den Größenverhältnissen bei Ameisen, Bienen, Wespen, Hummeln und dem hier vorliegenden Objekt ist also ein ganz enormer. Die

Fig. 21.

Vermehrung der Nukleolen an Zahl und Größe hält aber mit dem Kernwachstum Schritt. Das Schicksal der Chromosomen stellt sich an den wenigen vorhandenen Präparaten nicht recht klar dar, die im Nachstehenden beschriebenen Objekte werden diese Lücke aber ausfüllen. Die kleineren Nukleolen sind viel zahlreicher geworden und haben sich vor allem unter der Kernmembran angesammelt, sie sind aber auch gewachsen; ihre Struktur ist eine sehr wechselnde, indem sie bald schaumig gebaut sind, bald innen schwach färbbar und mit einer stark färbbaren Rinde überzogen sind, bald, besonders soweit sie kleiner sind, sich einheitlich intensiv färben. Mehrfach erkennt man, daß sie die Fähigkeit besitzen, kleine Nukleolenknospen abzugeben. Der zentrale Nukleolus ist ebenfalls gewachsen, hat im Inneren viele Vakuolen getrieben und schnürt auf mannigfache Weise Tochternukleoli an seiner Oberfläche ab.

Im Plasma treten erst zu dieser Zeit die ersten Anzeichen der akzessorischen Kerne auf; man vergleiche damit ein junges Ameisen-ei! Sie bestehen in safraninophilen Tröpfchen und Körnchen, die besonders zahlreich vorne quer im Ei auftreten, vereinzelt auch seitlich und mehr in der Mitte des Eies. Sie zögern lange, sich in der gewohnten Weise mit Vakuolen zu umgeben, können vielmehr

ohne diese beträchtlich heranwachsen. Dabei lassen sie aber durch ihren Bau ihre wahre Natur unschwer erkennen. Sie treten nämlich

Fig. 22.

frühe schon nicht als homogene Gebilde auf, wie stets bisher, sondern stellen vielfach kleinste Ringchen dar, d. h. sind im Zentrum schwächer färbbar und bekommen kleine Knospen. In Textfig. 22 und 23 finden sich die mannigfachen Zustände der akzessorischen Kerne

dieses Tieres wiedergegeben. Das gewöhnliche Verhalten stellt Fig. 22 a—e dar, wie aber die Vakuolen- und Membranbildung hinausgeschoben werden kann, lehrt Fig. 23 a—i. An mehreren Stellen können an dem ursprünglichen heranwachsenden Korn gleichzeitig recht stattliche Knospen getrieben werden. Tritt dann die Vakuole auf, so ist sie nicht gleich entsprechend größer, sondern liegt dem Körper, den wir nun als Nukleolus bezeichnen können, recht eng an. Auch in der Membran geht der Knospungsvorgang lebhaft weiter und führt ebenfalls zur Vermehrung der Nukleoli; auch die Knospen sind wie oft im Innern schwach färbbar. Da noch ein beträchtliches Anwachsen des Nukleolarapparates dazu kommt und ein sehr gleichmäßig gebautes rein plasmatisch sich färbendes Liningerüst sich einstellt, wird die Aehnlichkeit der akzessorischen Kerne mit dem Eikern wiederum eine ganz erstaunliche. Man

Fig. 23.

vergleiche etwa, um sich hievon zu überzeugen, Textfig. 22 o mit Fig. 3 auf Taf. 8!

Weiterhin erhellt hier wieder mit aller Deutlichkeit, daß jene safraninophilen Granula, die zunächst nackt im Plasma liegen, unmittelbar zu den Nukleolen der akzessorischen Kerne werden und nicht etwa, was ja auch möglich wäre, aufquellen und im Inneren einen Nukleolus entfalten, so daß ihre ursprüngliche äußere Kontur der Kernmembran entspräche.

Die Frage, wo nun diese chromatischen Ausgangsmaterialien herkommen, scheint mir wieder dahin beantwortet werden zu können, daß sie durch den Nährzapfen in das Ei aus den Nährzellen einwandern; dort finden sie sich in gleicher Größe, ebenfalls nicht selten in der typischen Ringchenform, und auch in dem Verbindungsplasma beider Zellsorten sind sie leicht anzutreffen. Ein Zusammenhang mit den auch hier ursprünglich im Eiplasma vorhandenen Granulis ist nicht erkennbar, eine Abgabe von peripheren Eikernukleolen aber, besonders in der Folge noch, recht wohl möglich, da diese, wie wir sehen werden, allmählich fast ganz schwinden; den direkten Nachweis hiefür kann ich jedoch nicht erbringen.

Fig. 24.

Ein wesentliches Moment wird weiterhin die frühzeitige Vermehrungsfähigkeit der Granula noch vor der Membranbildung innerhalb des Eies darstellen. Ob auf sie allein das Vorhandensein so vieler

sehr kleiner Kernanlagen z. B. in Fig. 5 zurückzuführen ist oder auch eine Neubildung an dieser Stelle anzunehmen ist, wie bei anderen Tenthrediniden, bleibt eine nicht entscheidbare Frage.

Aus Fig. 1 in Taf. 8 ist weiterhin noch das Vorhandensein einer weiteren spezifischen Substanz im Plasma zu entnehmen. Am hinteren Pol treffen wir, fast die ganze Breitseite einnehmend, eine Wolke von feinen Granulis. Wir können sie durch die ganze weitere Eibildung hindurch verfolgen, wie Textfig. 24 ergibt. Auf dieser Figur sind bei schwächerer Vergrößerung die weiteren Entwicklungsphasen des Eies dargestellt, um neben dieser polaren Bildung die ungefähren topographischen Beziehungen der Trophonuklei zu zeigen und über das Alter der Eier zu orientieren, denen die Ausschnitte der Taf. 8 entnommen sind. Ich dachte ursprünglich, den Detailbildern solche Uebersichtsbilder beizugeben, die die Orientierung zweifellos würden erleichtert haben, habe aber dann ob der damit verbundenen größeren Belastung der Untersuchung mit Figuren davon abgesehen. Diese Granula drängen sich später dichter zusammen und infiltrieren das Eioplasma derart, daß eine Art Schwammstruktur entsteht, ein kegelförmiges Gebilde erhebt sich dann mit der Spitze gegen das Eiinnere.

Wir gehen in der Deutung kaum fehl, wenn wir in ihm ein Analogon zu dem Körper sehen, den wir an gleicher Stelle im Camponotus- und Ichneumoniden gefunden haben, also die Substanz als die Keimbahn begleitend ansehen. Entwicklungsgeschichtliche Stützen stehen allerdings zunächst für diese Deutung noch aus. Wir werden in der Folge noch zu zeigen haben, daß auch andere Blattwespen ihn besitzen; bisher ist er für diese Insektengruppe unbekannt geblieben. Die Entstehungsweise zeigt ja auch große Ähnlichkeit mit der bei Camponotus und Ichneumoniden. Wir haben sie dort für einen streng in seiner Wirkung lokal und zeitlich fixierten Sekretionsvorgang der Nährzellen erklärt, hier liegt offenbar das gleiche vor; die Granula stauen sich dort, wo wir schon oft Nährzell-derivate, auch Fett bei Bombus, haben sich ansammeln sehen und fallen so aus rein mechanischen Gründen örtlich zusammen mit dem mehrfach hier beschriebenen Entstehungsherd der Trophonuklei. Nur tritt die schwammige Struktur bei Camponotus und Ichneumoniden sogleich auf, während sie hier die Folge einer sekundären Lagerung dieser Granula ist.

Die bevorzugte Lage der Trophonuklei ist auch weiterhin die

oberflächliche. Anfangs liegen sie hier dichter beisammen und oft mehrere hintereinander, später immer lockerer, bis in alten Eiern nur hin und wieder ein Kernchen an der Oberfläche liegt, einige wenige allerdings auch in die Tiefe des Dotters eingesunken sind. Die Vermehrung der Kernchen hält hier also sichtlich nicht Schritt mit dem Wachstum des Eies. Der Vergleich der Figuren auf Textfig. 23 wird das bereits lehren, einige Einzelheiten fügen die Bilder Taf. 8, Fig. 2—9 noch hinzu. Aus ihnen ist zunächst noch die auffällige Tatsache zu entnehmen, daß noch ziemlich alte Eier viele Trophonukleianlagen ohne Vakuolen haben. Sehr zahlreich sind sie zunächst noch auf dem der Fig. 1 folgenden Stadium (Fig. 2 und 3, die entsprechen Textfig. 24 b und c). Da zu dieser Zeit die Zahl der Randnukleolen im Eikern bereits nachläßt und die jungen, Vakuolen entbehrenden Nukleoli der akzessorischen Kerne sichtlich besonders in der Umgebung des Eikernes sich finden, wird dieser Entstehungsherd besonders nahegelegt. Auch die typisch entwickelten Körnchen findet man zu dieser Zeit bereits nicht selten in Knospung (Fig. 3).

Aber auch auf einer noch älteren Stufe (Textfig. 24, Fig. d) ist das gleiche zu beobachten, Fig. 4 und 5 gehören ihr an (wobei Fig. 5 rechts an Fig. 4 unmittelbar anschließend zu denken ist.) Man erkennt, wie enorm jetzt die Nukleolen in den Trophonuklei heranwachsen. Zu dieser Zeit entsteht vorne und an den Seiten bereits Dotter im Ei, hinten, wo die Keimbahnsubstanz liegt, jedoch nicht. Auch die Trophonuklei meiden diesen letzteren Bereich, über demselben aber findet man einige ohne Membran, ebenso im Innern zerstreut, klein an Gestalt, aber hie und da in Knospung. Das Vorhandensein so junger Zustände im Eiinnern, das in jüngeren Eiern übrigens auch schon angebahnt wurde, spricht wiederum gegen die Vermutung, es möchte der Follikel bei ihrer Entstehung eine Rolle spielen.

Später werden die Kernchen besonders nach hinten zu spärlicher (Textfig. 24 e und f). Fig. 6 und 7 gehören zu einem Ei (dem der Textfig. 24 e), Fig. 7 ist einer vorderen Seitenregion entnommen, wo die Kernchen stellenweise noch etwas zahlreicher sind. Auch jetzt sind, wie aus der Fig. 7 hervorgeht, noch zahlreiche junge Trophonuklei ohne Vakuolen besonders vorne quer vorhanden. Die Trophonuklei im Eiinnern sind meist nur klein. Zum Teil schon jetzt, vor allem aber in noch älteren Eiern, ist nun zu beobachten, daß

die großen Nukleolen der Kernchen sich rascher entfärben als bisher, sie verlieren, soweit aus den allein vorliegenden Heidenhain-Präparaten geschlossen werden darf, offenbar ihren Gehalt an Chromatin und werden zu Plastinnukleolen, denen nur einige größere oder auch sehr kleine Chromatingranula aufsitzen oder eingelagert sind. Fig. 8 zeigt solche aus dem Ei, das in der Textfig. 24 f wiedergegeben ist, und die Textfig. 22 führt noch als Ergänzung eine ganze Reihe von Varianten dieses Zustandes vor. Der ursprünglich einzige Nukleolus der Kernchen hat sich in vielen Fällen so vermehrt, daß zwei, drei, vier und mehr immer noch recht ansehnliche Nukleolen sich in einem Trophonukleus finden (r, u, v, w, bb, cc). Diese entfärben sich dann in älteren Eiern gleichzeitig (ll) oder verschieden schnell (dd). Die im allgemeinen rundliche Gestalt kann unter dem Zwang der dicht gedrängten Dotterkugeln einer eckigen weichen (bb, pp); bezüglich sonstiger kleiner Abweichungen verweise ich auf die Textfig. 22; sie ließe sich unschwer noch erweitern.

Interessanterweise erleidet der Nukleolarapparat des Eikernes zur gleichen Zeit ganz analoge Veränderungen. Er hatte sich während der ganzen Dotterbildungsperiode wenig verändert, auch das Wachstum des Kernes ist ja schon etwa vom Stadium der Fig. 1 an (Taf. 8) nahezu ganz eingestellt worden. Die Gestalt des primären Nukleolus hat sich allmählich soweit vereinfacht, als die größeren Knospenkomplexe sich von ihm lösten und er so wieder zu einem im großen und ganzen runden Gebilde wurde, das allerdings immer noch viele Blasen an seiner Oberfläche treibt und im Inneren große Vakuolen führt. Die Randnukleolen werden, wie schon erwähnt, allmählich weniger, dafür treten aber in den Kernen älterer Eier neben dem Primärnukleolus noch einige, zwar kleinere, aber immer noch recht beträchtliche Knospungsherde auf (Fig. 4, 6). Dies und die daneben gehende langsame Erschöpfung des Primärnukleolus führt endlich zu wesentlich anders aussehenden Kernbildern in den alten Eiern (Fig. 8, 9). Mehrere große Nukleolen verblassen allmählich, zahlreiche wechselnd große chromatische Kappen sitzen ihnen aber noch auf. Die Randnukleolen sind dann ganz geschwunden. Der so beträchtlich gewachsene Kern tritt so ebenfalls schließlich, wenn auch recht spät, in einen Erschöpfungszustand ein, der dem bei Ameisen usw. so früh eintretenden zu vergleichen ist. Dort haben wir dies mit dem Auftreten der Trophonuklei um den Eikern in Zusammenhang gebracht und zeitlich stimmte dies auch mit dem

Schwund der Nukleolarsubstanz aufs beste überein. Hier finden sich zwar keine solchen ausgesprochenen Ansammlungen um den Eikern, hegen wir aber aus vergleichenden Gründen die Vermutung, daß die Nukleolen zu dem nämlichen Zweck verbraucht werden, so stimmt hiezu das noch so lange in diesen Eiern zu konstatierende Auftreten junger, Vakuolen entbehrender Trophonuklei in Eikernnähe.

Vergleichen wir aber jetzt das Schicksal der Trophonuklei mit dem des Eikerns, so muß die große Aehnlichkeit auffallen. Auf die der Größenverhältnisse von Nukleolen und Kernchen, auf die gleichen Nukleolenvermehrungsbilder, die Struktur des Linins haben wir schon aufmerksam gemacht. Dazu kommt nun noch, daß später vielfach mehrere ziemlich gleich große Nukleolen den Kernraum erfüllen und daß die Nukleolarsubstanz die Färbbarkeit ganz in gleicher Weise bis auf oberflächlich aufsitzende Chromatinreste verliert. Man vergleiche nochmals Textfig. 22 o mit Fig. 3, Taf. 8; Fig. w mit Fig. 8; Fig. dd, kk, ll mit Fig. 9.

Die endliche Degeneration der Trophonuklei geht unter völligem Schwund der Nukleolarsubstanz vor sich (Textfig. 22, mm—pp). Die Plastinnukleolen lösen sich auf, die chromatischen Partikelchen sind dabei widerstandsfähiger und bleiben unter Umständen allein übrig. Ob die Membran zum Schluß gelöst wird und das Linin resorbiert wird, oder ob der gesamte Körper in ein Dotterbläschen übergeht, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls darf das Bild eines Trophonukleus mit verblaßtem großem Nukleolus nicht verwechselt werden mit solchen Kernchen, in denen neben den Nukleolen infolge einer Veränderung von Linin und Enchylem eine große Dotterkugel entsteht, wie ich es bei *Trogus* beschrieben habe (Taf. 7, 22—25).

Auch in diesem Punkt gleichen also die Trophonuklei dem eigentlichen Eikern, dessen Nukleolen natürlich bei Ausbildung der Reifespindel auch der völligen Auflösung verfallen müssen.

Zusammenfassend können wir feststellen: *Tenthredo mesomelas* L. besitzt ein beträchtlich gesteigertes Kernwachstum und stapelt große Mengen an Nukleolenchromatin auf. Im Laufe der Eibildung erschöpfen sich diese jedoch auch hier in hohem Grade, wobei große achromatische Restnukleolen zum Vorschein kommen. Eine scharfgeschiedene Generation von Tropho-

nuklei, die dicht um den Eikern gedrängt ist, fehlt hier, die erste Entstehung derselben ist in erster Linie auf Nährzellchromatin zurückzuführen. Daß daneben eine Beteiligung des Kernes ständig hergeht, ist angesichts seiner Nukleolenverhältnisse recht wahrscheinlich. Die Struktur und die Schicksale der Trophonuklei gleichen außerordentlich denen des Eikernes.

b) *Tenthredo albicornis* F. (Taf. 9, Fig. 9—29).

Da wir bei der im Vorangehenden beschriebenen *Tenthredo*-Art keine genauen Angaben über das Verhalten der Chromosomen machen konnten, sei dies hier an einer verwandten Form (*Tenthredo albicornis* F.) nachgeholt. Es folgt zunächst eine Beschreibung der wechselnden Eikernstruktur, losgelöst von den Verhältnissen im Plasma. Wenn auch im ganzen die Entfaltung der nukleolären Strukturen eine bescheidenere ist als bei *Tenthredo mesomelas* L., so dürfen wir doch annehmen, daß die Verhältnisse im wesentlichen gleich liegen. Der jugendliche Eikern enthält die Tetraden nach Aufgabe der polaren Orientierung wirr verteilt, nur die Kernmembran wird offenbar von ihnen gemieden, einen größeren, undeutlich schaumig gebauten Primärnukleolus und einen kleineren Nukleolus (auf diesem Stadium ist das Ei etwa dreimal so breit und zweimal so lang wie der Eikern). Gleich darauf beginnen die Tetraden kleine Abschnelzungsnukleolen zu bilden, die ihnen an vielen Stellen aufsitzen (Fig. 10. Die Figur enthält nur einen Teil der im Kern vorhandenen Chromosomen). Diese kleinen Nukleoli werden langsam größer, ohne daß sie den Primärnukleolus zunächst erreichen. Dann aber folgt ein Stadium, auf dem er — bei Eisenhämatoxylinpräparaten wenigstens — vorübergehend nicht von den später entstandenen Nukleolen zu unterscheiden ist, denn einige von diesen erreichen eine beträchtliche Größe (Fig. 12, 13). Daneben aber sind noch eine Menge kleiner und kleinster Nukleoli im Kern zerstreut, längst nicht mehr alle den Chromosomen anliegend; sie entstehen und wachsen wohl auch selbständig, denn Safranin-Lichtgrünpräparate zeigen, daß sie sich chromatisch färben, während die Chromosomen schon lange eine Affinität zu den sauren Plasmafarben bekommen haben (Fig. 22, 23). In solchen Präparaten kann man auch den Primärnukleolus

stets erkennen, da er sich vorwiegend ebenfalls plasmatisch färbt, und ihm nur kleinere chromatische Kugeln eingelagert sind, während die sekundären Nukleolen rein chromatisch sind.

Allmählich wird er aber auch bei Eisenhämatoxylinfärbung wieder faßbar, da er noch mehr aufquillt, nun im Innern eine flüssigkeitsreiche wabige Struktur zeigt, die die Farbe nicht mehr festhält, und so die randständigen verschieden großen Chromatinnukleolen in ihm deutlich werden (Fig. 14).

Während dieser ganzen Zeit sind die Chromosomen immer leicht aufzufinden. Sie haben aber ihre Lage geändert; immer mehr neigten sie dazu, nach dem Kerninneren zu drängen und sich innig zu verflechten. Die Fig. 11, 12, 13, 14 geben einige Etappen auf diesem Wege wieder; in der letzteren ist schon ein recht dichter, im Inneren etwas lockerer, aber noch unregelmäßiger Knäuel vorhanden. Auf diesen folgt rasch — die Eier, denen Fig. 13, 14, 15 entnommen sind, sind fast gleich groß — ein Zustand noch stärkerer Kontraktion, bei dem die Chromosomen sichtlich ihren Festigkeitsgrad verändern, denn sie fließen nun so zusammen, daß von isolierten, nur verwirrten Tetraden nicht mehr gesprochen werden kann, sondern von einem schaumig oder fädig aufgebauten, ziemlich runden „Nukleolus“. Entsprechend der Reaktion der Chromosomen färbt er sich plasmatisch (Fig. 24). Oft ist er durch einen feinen Faden, der von einem der chromatischen Komponenten des Primärnukleolus ausgeht, mit diesem verbunden (Fig. 14, 15). Er wird aus einer früheren Verklebung einer Tetrade mit demselben zu erklären sein. Später reißt er stets. Die Chromosomen stellen sich oft als deutliche Körnchenkette dar.

Wir müssen also jetzt in das schon von Anfang an vorhandene Liningerüst eingelagert unterscheiden: den einen „Chromosomennukleolus“, den großen Primärnukleolus und viele sekundäre Nukleolen. Da diese immer noch eine gewisse Vorliebe für die Nähe der Tetraden hatten (vgl. Fig. 14), so werden bei der endgültigen Verklumpung derselben einige von ihnen in die Maschen des Klumpens eingeschlossen, während die meisten eine Tendenz erhalten, sich von dem neuen Körper weg in den Raum des Kernes zu bewegen (Fig. 15 zeigt dies sehr schön). Auch diese einbezogenen werden aber während des weiteren Kernwachstums größtenteils frei; wenigstens enthalten ältere „Chromosomennukleoli“ nur spärliche Reste (Fig. 24, 16, 17, 18, 19, 20), die häufig keine ausgesprochen chroma-

tische Reaktion aufwiesen, sondern eine Mischfärbung oder gar Plasmafärbung annahmen. Die Chromatinnukleolen verteilen sich nun also im Kern gleichmäßig; da anfänglich vertretene Größen jetzt fehlen, müssen wir annehmen, daß sie zum Teil in kleinere zerfallen sind. „Chromosomennukleolus“ und Primärnukleolus liegen zunächst mit Vorliebe noch nahe beisammen, später rücken sie mehr voneinander.

Fig. 17 gehört einem Ei an, das etwa viermal so lang ist als der Kern im Durchmesser mißt. Aus ihr ergibt sich, daß der Primärnukleolus noch zu wachsen imstande ist und daß die Chromatineinlagerungen dabei Schritt halten, eine solche Kugel überragt alle anderen. Das Gleiche gilt für die sekundären Chromatinnukleoli. Vergleicht man ein älteres Ei, so deckt sich der Anblick schlecht mit diesem. Wohl ist unverändert der „Chromosomennukleolus“ vorhanden und eine Anzahl sekundärer Chromatinnukleolen, aber an Stelle des kompliziert gebauten Primärnukleolus treffen wir eine kleinere, fein wabig gebaute Chromatinkugel (Fig. 19). Die Erklärung besteht darin, daß plötzlich der Primärnukleolus platzt, nachdem eine kurz vorhergehende energische Flüssigkeitsaufnahme durch das Auftreten größerer Vakuolen sich bekundet hat, und der plasmatisch reagierende Teil in dem Linin des Kernes völlig aufgeht. Nur vorübergehend grenzt er sich gegen dasselbe undeutlich ab (Fig. 17, die nach einem Delafield-Präparat gezeichnet ist und so wiederum die Chromatinnatur der Nukleolen erhärtet; der „Chromosomennukleolus“ hat hier keine reine Färbung ergeben, der Kern mußte aber doch gezeichnet werden, da naturgemäß dieses rasch vorübergehende Stadium sehr schwer aufzufinden ist). Die chromatischen Teile aber werden so frei, die kleineren lassen sich von den schon ursprünglich freien Nukleolen nicht mehr unterscheiden, der größte aber ist durch sein beträchtliches Volumen noch erkennbar.

Das Kernbild ist so um einen Grad vereinfacht worden und wird es in der Folge — im dotterreichen Ei — noch mehr. Denn der deutliche Größenunterschied unter den Chromatinnukleolen schwindet allmählich, sie nehmen, nachdem sie zum Teil erst noch etwas gewachsen sind — an Größe und Zahl ab und die Struktur des Chromosomennukleolus wird noch unscheinbarer. Es erwacht aufs neue die Tendenz, sich zu kondensieren, der Teil, in den wir die Chromosomen hineinverlegen müssen, wird noch kleiner und dichter, wenn auch immer noch Vakuolen zu erkennen sind, und wird

von einer ziemlich breiten, homogenen, auch plasmatisch färbaren Rinde umgeben, so daß das ganze Gebilde seine ursprüngliche Größe behält (Fig. 21). Würde man die Geschichte des Körpers nicht kennen, so käme man sicher nicht auf den Gedanken, in ihm nach den Erbträgern des Tieres zu suchen, sondern würde glauben, es mit einem vielleicht nur teilweise entfärbten Nukleolus zu tun zu haben. Aber auch Uebergänge zwischen Fig. 20 und 21 mit allmählich sich verbreiternder Ringschicht sind vielfach vorhanden.

Diese enorme Ballung der Tetraden zu einer kleinen Kugel darf uns nicht sehr überraschen. Mehr oder weniger weitgehend sind wir ihr schon öfters begegnet, besonders stark war sie auch bei *Aléxeter*. Ähnliche Angaben bestehen bereits mehrfach in der Literatur, zum Teil müssen wir sie allerdings als irrig ausschalten, da sie auf Verwechslungen mit Einukleolen beruhen, andere wieder beschreiben zwar auch eine weitgehende Verklebung und Isolation der Chromosomen im Eikern, aber sie bleibt doch auf

Fig. 25.

einem früheren Zustand stehen. Im allgemeinen Teil werden wir im Abschnitt über Chromosomen und Nukleolen während des Eiwachstums auf diese Angaben zurückkommen und sie vergleichen. Leider besitze ich keine Stadien der ersten Spindelanlage in diesem Kern. Es wäre interessant, genauer verfolgen zu können, wie nun aus diesem völlig chromatinfreien kleinen Körper die Tetraden sich wieder entfalten. Daß sie dies tun, kann kein Zweifel sein, für *Andrena* haben wir ja unter ähnlichen Umständen einige Bilder geben können. Man darf vermuten, daß die Kugel sich lockert, gegen das Plasma nur unscharf sich abgrenzt und in dieser Basis die Tetradenzüge wieder chromatisch zum Vorschein kommen.

Ueber die akzessorischen Kerne des Objekts, die stets oberflächlich bleiben, ist nicht viel zu sagen. Sie entstehen auch hier ziemlich spät, ohne sichtbare Beteiligung des Kernes. Ihr Bau wiederholt wieder recht genau die Struktur des Eikernes, indem eine größere Zahl Chromatinukleoli einem blassen Gerüst eingelagert ist. Wie aber dies im Eikern, besonders in älteren Eiern, meist mit feinen Granulis

bestreut wird, erscheinen auch im akzessorischen Kern der betreffenden Zelle zahlreiche kleine Granula (Textfig. 25 a, b, c). Einer der Nukleolen pflegt, dem Primärnukleolus im Eikern vergleichbar, besonders aufzuquellen und dann im Innern einen chromatischen Tropfen zu führen (a). Knospung ist häufig; sie beginnt mit einer breiten lappigen Vorstülpung des Kernes, die dann an der Basis scharf eingeschnürt wird. Textfig. 25 c stellt also ein Endstadium dar. Stets gelangen in die Knospe Nukleoli. Bei ihrer ersten Entstehung hat es den Anschein, wie wenn das beträchtliche Chromatinkorn, das mit einer Vakuole umgeben wird, zunächst wächst und sich derart lockert, daß zwei kleinere Nukleoli auftauchen, die von einer blasserer Masse zusammengehalten werden, die dann weiter verquillt und am Aufbau des Liningerüsts Anteil nimmt (d, e, f, g).

Ein Keimbahnkörper ist ähnlich wie bei *Tenthredo mesomelas* L. vorhanden, nur entsteht er viel später.

c) *Allantus* (Taf. 9, Fig. 1—8).

Die *Allantus*-Arten, die ich untersuchte, zeigten im Verhalten ihrer Chromosomen während des Eiwachstums im Prinzip das gleiche, in den Einzelheiten erscheinen sie jedoch komplizierter. Ich habe mehrere Arten untersucht, darunter *Allantus scrophulariae* L. und *Allantus arcuatus* Forst. Der letzteren gehören wahrscheinlich die Kerne an, die Taf. 9 (Fig. 1—8) wiedergibt, ich bin dessen jedoch nicht ganz sicher, da sich unter meinen so bezeichneten Ovarien einige finden, deren Nukleolarapparat etwas abweicht, so daß es möglich wäre, daß aus Versehen zwei nahestehende Arten bei der Konservierung vereinigt worden sind. Diesen Bildern ist zu entnehmen, daß ganz ähnlich wie bei *Tenthredo albicornis* L. sich die Tetraden frühzeitig in der Mitte zusammenballen und — als solche nicht mehr erkennbar — an vielen Stellen gerüstartig miteinander verschmelzen (Fig. 1—4). Dabei grenzen sie sich immer schärfer gegen das umgebende Kerngerüst ab und der von ihnen eingeschlossene Teil verändert seine Beschaffenheit, indem er dichter gebaut und etwas stärker färbbar erscheint. Zunächst haben wir, wie bei *Tenthredo albicornis* L., einen einzigen Nukleolus, dem bald mehrere verschieden große an die Seite treten. Auch hier sind zunächst topographische Beziehungen zu den Chromosomen vorhanden. Bald aber tritt eine reinliche Scheidung zwischen beiden Kernbestand-

teilen ein; sobald die Chromosomen sich mehr zusammenballen, erscheint ein großer etwa nierenförmiger Körper neben ihnen (Fig. 3 und 4), während sich im Chromosomenklumpen anfangs noch mehrere, bald aber nur wenige und sehr kleine Nukleoli finden. Dieser Zustand ist völlig vergleichbar mit dem für *T. albicornis* in Fig. 14 und 15 auf der gleichen Tafel wiedergegebenen. Auch bei jenem Tier haben wir beobachten können, daß nach und nach die mit den Chromosomen eingeschlossenen Nukleoli austreten, einige kleine aber noch sehr lange sich bei ihnen finden. Auch bei *Allantus spec.* nimmt das Chromosomengitter nur die Oberfläche des merkwürdigen Körpers ein; während aber bei *T. albicornis* L. dieser nun keine wesentliche Tätigkeit mehr entfaltet, sondern immer mehr zusammenschrumpfte, stellt er hier, bevor er einem gleichen Schicksal anheimfällt, noch einen Bildungsherd für mindestens zweierlei Kernbestandteile dar. Denn einmal treten nun, anfangs spärlich, dann sehr zahlreich, intensiv färbbare Kappen auf dem Chromosomenballen auf, derart, daß sie untereinander durch ebenso färbbare Fäden, die Chromosomenreste, verknüpft werden, und ferner findet man jetzt kleine, sehr an Kernchen erinnernde Bläschen von den Chromosomenmaschen rundum eingeschlossen oder auch im feinschaumigen Innern liegend.

Das erste Auftauchen beider Dinge geben Fig. 5 a und 5 b wieder, zwei Schnitte durch ein und denselben Kern. Das Ei, dem dieser entstammt, ist noch vor der Dotterbildung, die akzessorischen Kerne aber sind bereits rundum im Ei vorhanden. Wie diese Bläschen dann anschwellen können, zeigt Fig. 6 a und b an Kernen, die nicht viel älter sind. Sie erscheinen grobschaumig mit einem oder die größeren mit einigen stark färbbaren Körnchen. Wir glauben nicht fehl zu gehen, wenn wir diese Bläschen auf die kleinen Nukleoli zurückführen, die sich vorher als allein besonders geformte Substanz im Innern des Chromosomenkonglomerats fanden. Wir müssen sie dann als plötzlich unter Flüssigkeitsaufnahme gewaltig angeschwollene, ursprünglich rein chromatistische Nukleoli ansehen; weil hierbei einige kleine chromatistische Nukleoli im Innern beibehalten werden, steigert sich noch der kernchenähnliche Habitus und wir werden sogleich an ähnliche Vorgänge in Nährzellkernen erinnert, die wir früher kennen gelernt haben und bei denen wir nicht zögerten, von einer Bildung trophischer Kerne im Kern zu sprechen. Die vorliegende Erscheinung möchten wir ähnlich deuten.

Die Gebilde bleiben aber nicht im Chromosomenkonglomerat eingeschlossen, sondern treten aus diesem in das Liningerüst über. Schon die Fig. 5 a legt diesen Vorgang für das eine nur noch in einer Nische liegende Bläschen nahe; gleich darauf aber findet man sie vielfach völlig ausgewandert. Einige kleinste Nukleolen, die von Anfang an noch im Liningerüst zerstreut waren und gerne unter der Kernmembran lagen, finden sich auch jetzt noch neben diesen Bläschen vor. Während dieser Periode der Aussendung schwillt der Chromosomenkörper etwas an, die Chromosomenfäden sind meist sehr deutlich zu erkennen, nie eine Andeutung von einer Längsspaltung verratend (Fig. 6 b).

Kurz vor der Dotterbildung hat der Eikern das in den drei Schnitten Fig. 7 a, b, c wiedergegebene Aussehen. Der Chromosomenkörper ist noch immer reich mit den rundlichen und ovalen Schollen oberflächlich besetzt; im Inneren finden sich immer noch zwei kernähnliche Bläschen. Während der nun aber einsetzenden Dotterbildung gehen diese hier ganz verloren und der Körper schrumpft überhaupt so sehr zusammen, daß man über dem großen schaumigen Nukleolus das unscheinbare Gebilde, das aus ihm hervorgeht, leicht übersehen kann (Fig. 8). Nur einige von den erwähnten Schollen kleben noch an dem Klümpchen, in das wir die Erbsubstanzen verlegen müssen. Dieser Zustand entspricht dann ungefähr dem für *Tenthredo albicornis* F. in Fig. 21 wiedergegebenen. Auch im Liningerüst ist die Zahl der Bläschen sehr zurückgegangen, es finden sich nur noch einige wenige, von denen das in der Fig. 8 eingezeichnete uns darüber belehrt, daß sich dieselben durch eine Art Knospung vermehren können, die an die Vermehrung der in Nährzellkernen auftretenden Kernchen und an die der akzessorischen Kerne überhaupt erinnert.

Nun haben wir aber noch das Schicksal der großen Nukleolar-masse nachzutragen, die sich neben dem Chromosomenkonglomerat und seinen Derivaten noch im Kern befindet. Der Anblick dieses bohnenförmigen Körpers ist anfangs ein sehr wechselnder. Vergleichen wir Fig. 5 mit der Fig. 14 oder 17 von *T. albicornis*, so wird offenbar, daß diese Masse dem allmählich heranwachsenden, aus oxy- und basichromatischen Bestandteilen aufgebauten Nukleolus des letzteren Tieres entspricht. Auch sie besteht aus zweierlei Substanzen von sehr verschiedener färberischer Beschaffenheit, nur ist sie größer und nicht rund, sondern unregelmäßig bohnen- oder

nierenförmig gestaltet. Bei *T. albicornis* ging mit großer Wahrscheinlichkeit aus den Bildern hervor, daß ein ursprünglich allein vorhandener Nukleolus den Ausgangspunkt darstellt; bei *Allantus spec.* halte ich es aber eher für möglich, daß die vorher in der Mehrzahl vorhandenen Nukleolen plötzlich zusammenfließen; denn in Eiern, die keine wesentlichen Größenunterschiede zeigen, findet man, ohne eigentliche Uebergänge, mehrere nicht gerade kleine Nukleolen oder den allerdings schon voluminöseren Körper (Fig. 2 und 3). Sogleich bei seinem ersten Auftreten enthält er in der Mitte eine große Kugel von schwankendem färberischem Verhalten (in Fig. 3 erscheint sie im allgemeinen schwachgefärbt, mit einigen Vakuolen, in Fig. 4 dagegen stark geschwärzt). Der übrige Teil ist auch schaumig gebaut und schließt basichromatische Schollen in eine oxychromatische Grundsubstanz ein. Manchmal erhält man den Eindruck, als ob von der zentralen Kugel Substanz in diese Region abgegeben würde (Fig. 5).

Anfangs nur dicht neben dem Chromosomenkonglomerat gelegen, verklebt der Körper alsbald mit diesem, wobei er ihn wie in eine Nische aufnehmen kann (Fig. 15 a, b). Diese Fig. zeigt uns ferner, daß die Vakuolen noch größer geworden sind, ebenso vor allem die chromatischen Einschlüsse, die eine Vorliebe zur Oberfläche bekommen haben und sich zum Teil sogar über diese vorwölben und endlich, daß der schon erwähnte zentrale Teil an Selbständigkeit gegenüber seinem Mantel gewinnt; er liegt jetzt nicht mehr so völlig eingeschlossen, sondern mehr peripher und stets in unmittelbarer Nachbarschaft des Chromosomenkomplexes. Er ist jetzt stellenweise durch einen deutlichen Spalt von dem übrigen Nukleolenapparat getrennt (Fig. 5 a), fein wabig gebaut und stets chromatisch gefärbt. Mit dieser Isolation wird bereits angebahnt, daß nun die beiden Teile ganz verschiedene Wege einschlagen; der große chromatische Körper persistiert, der Rest wird aufgelöst. Ersteren finden wir unverändert in Fig. 6 a, 7 b und 8 wieder. Zunächst noch mit den Chromosomen verklebt, löst er sich später von ihnen (Fig. 8). Der große schaumige Körper aber fehlt in Fig. 7 a, 6 c und Fig. 8 völlig. Ein Uebergangsstadium (Fig. 6 a, b) zeigt ihn kleiner und gänzlich vom Chromatinnukleolus getrennt; seine chromatischen Einschlüsse sind auch geringer geworden, ob sie ganz aufgelöst werden oder zum Teil in den um diese Zeit und etwas später vor allem auftretenden kleinen Chromatinnukleolen, die im ganzen Kern sich zerstreuen, fort-

bestehen, läßt sich nicht entscheiden. Auch wäre denkbar, daß Teile des Körpers (mit beiderlei Bestandteilen) in den gleichzeitig so zahlreichen und großen Nukleolenkernchen zu suchen sind, die im Bau eine weitgehende Uebereinstimmung zeigen. Aber angesichts des Umstandes, daß diese ohne Zweifel in erster Linie im Chromosomenkomplex auftreten, erscheint dies sehr unwahrscheinlich. Da aber ja auch diese bald aufgelöst werden, so wäre auch in diesem Fall das Schicksal nur ein um wenig verzögertes.

Auf den ersten Blick erscheint der ganze Prozeß ungeheuer kompliziert und er ist es auch zweifellos für unsere heutigen Kenntnisse. Durch den Vergleich mit den um einen Grad einfacher erscheinenden Vorgängen bei *T. albicornis* gewinnen die Verhältnisse aber doch an Klarheit. In beiden Fällen kommt es zu einer Tetradenballung. Bei *T. albicornis* aber ist das hieraus entstehende Gebilde wenig aktiv, es verkleinert sich alsbald und sendet auch alsbald keine geformten Stoffe mehr aus. Bei *Allantus spec.* aber erhält es sich lange in seiner ursprünglichen Größe und produziert zweierlei geformtes Material, basichromatische Brocken und kernähnliche Nukleolen, bevor es sich erschöpft und wie bei *T. albicornis* kleiner wird. Der übrige Nukleolarapparat ist bei beiden Tieren geprägt in später an Zahl und Volumen anwachsende kleine Chromatinnukleoli und einen zusammengesetzten Körper. Letzterer wird bei *Allantus* wieder viel größer und erscheint tätiger, im übrigen aber haben sie bei genauem Zusehen sehr viel Gemeinsames, zunächst, wie schon erwähnt, die Sonderung in zwei Substanzen, ferner die Tatsache, daß unter den chromatischen Einlagerungen eine besonders heranwächst, die kleineren aber zahlreicher werden und die Oberfläche aufsuchen (vgl. hiezu Fig. 5a, b und 17, die sich genau entsprechen), und endlich, daß diese chromatischen Substanzen, insbesondere der erstere große Körper plötzlich frei werden und der sich plasmatisch fär-

bende Teil aufgelöst wird (Fig. 8 deckt sich also sehr genau mit Fig. 19).

Die kleinen chromatischen Nukleoli beider Figuren sind aber wahrscheinlich nicht völlig identisch. In beiden Teilen werden sie allerdings teilweise auf solche zurückzuführen sein, die von Anfang an neben dem Chromosomenklumpen und dem großen zusammengesetzten Nukleolus vorhanden waren (bei *T. albicornis* mehr, bei *Allantus spec.* weniger). Im übrigen aber ist bei *T. albicornis* sicher ein Teil hinzugekommen, der vorher im zusammengesetzten Nukleolus eingeschlossen war (vgl. Fig. 17 und 18), bei *Allantus* aber geht aus den mir vorliegenden Bildern etwas Ähnliches kaum oder in sehr beschränktem Maße hervor. Denn in Fig. 6 ist ja der zusammengesetzte Nukleolus schon größtenteils geschwunden, insbesondere auch sein basichromatischer Anteil, im Kerngerüst fehlen aber größere Chromatinnukleoli fast ganz. Dafür treten die chromatischen Brocken am Chromosomengitter auf; ob zwischen dieser Erscheinung und dem Schwund der Substanz im Nukleolus ein Zusammenhang besteht, kann nicht angegeben werden. Dem Verbräuche fallen ja endlich in beiden Tieren die chromatischen Nukleolen fast ganz anheim, wie immer sie auch entstanden sind, auch jene Substanzen, die an den Chromosomen auftraten.

Die akzessorischen Kerne der *Allantus*-Arten bieten im allgemeinen mit dem verglichen, was wir bisher über dieselben beobachten konnten, nichts besonderes. Textfig. 26 stellt sie von einer Spezies, die vielleicht nicht mit der im Voranstehenden identisch ist, in einer Reihe von Stadien ihres Wachstums und der Teilung dar. Wie es nach unserer vielfachen Erfahrung zu erwarten war, treffen wir in ihnen, entsprechend der Struktur des Eikernes, auf einen mächtigen Hauptnukleolus und eine Anzahl kleinerer Nukleolen (Textfig. a—q). Der erstere ist vielfach reich vakuolisiert, häufig aus einer Summe kleinerer Nukleolen zusammengesetzt (m, n). Die Vermehrung der Kernchen geschieht durch Teilung und Knospung, Vorgänge, die aber durch mannigfache Abstufungen völlig ineinander übergehen können, wie Fig. a—g lehren. In allen Fällen beteiligt sich, wenn sekundäre Nukleolen noch fehlen, was in kleineren Trophonuklei der Fall ist, der Nukleolus hiebei, bei Teilung sich ebenfalls ziemlich gleichmäßig zerschnürend, bei Knospung einen kleineren Teil abgebend. Wie wir auch schon anderweitig beobachten konnten, ereignet es sich bisweilen, daß die Knospungstendenz eine derart

große ist, daß an dem Tochterkern bereits vor seiner Ablösung ein dritter Kern abgeschnürt wird (e). Vorbereitet wird dies dadurch, daß in der ersten Knospe der Nukleolus sich schon wieder vermehrt hat (c, h). Aeltere akzessorische Kerne können auch nur durch Abgabe sekundärer, kleiner Nukleoli Knospung veranlassen (i, o), oder beide Nukleolentypen können zusammenwirken, wie es bei q der Fall zu sein scheint.

Fig. 26.

Aeltere Trophonuklei zeigen vielfach andere Strukturen (r—w). Der große Hauptnukleolus ist dann geschwunden und eine wechselnde Zahl größerer oder kleinerer Nukleolen erfüllen den Kern. Die vordem stets runde Form wird gerne unregelmäßig. Am Eikern selbst haben sich ja ganz ähnliche Wandlungen abgespielt und auch in ihm ist der mächtige Nukleolenkomplex nach einiger Zeit geschwunden. Wie in ihm heben sich die Nukleolen — intensiv mit Safranin färbbar — gegen ein lebhaft Lichtgrün annehmendes Liningerüst ab. Nur ausnahmsweise kommt es zu Gerüstbildungen wie in Fig. 5.

Was die Entstehung der Trophonuklei bei den Allantus-Arten

anlangt, so ist ein Teil derselben offenbar wieder auf safraninophiles, in den Nährzellen entstandenes Sekret zurückzuführen. Dieses wird in ihnen reichlich erzeugt und tritt, wie wir es schon so oft gesehen haben, durch den verbindenden Zapfen in das Eiplasma über. Weiterhin entstehen andere Trophonuklei aber von Anfang an im Ei selbst, jedoch ohne jede topographische Beziehung zum Eikern. Wir haben ja schon wiederholt die Möglichkeit zugeben müssen, daß fern vom Eikern sich bildende Trophonuklei nicht stets restlos auf chromatisches Nährzellsekret zurückzuführen sind, sondern daß solche chromatische Körnchen auch an solchen Stellen im Eiplasma gebildet werden. Daß dies hier bei *Allantus* und, wie wir sehen werden, sehr deutlich bei der im Folgenden noch zu besprechenden *Arge pagana* der Fall ist, davon habe ich mich schließlich fest überzeugt. Das erste Auftreten der Trophonuklei ist hier streng an die Peripherie des Eies gebunden. Hier tauchen zunächst der *Zona radiata* kleinste sich noch nicht ausgesprochen mit Safranin färbende Körnchen auf, die in einer entsprechend kleinen Flüssigkeitsvakuole liegen, die noch keine Membran besitzt. Allmählich wächst das Granulum etwas, färbt sich deutlich rot und bekommt auch eine schärfere Vakuolenbegrenzung. Frühzeitig teilt es sich nun zumeist in zwei, in ein größeres und ein kleineres Korn und dies ist dann auch der Zeitpunkt, in dem die bisher helle Vakuole einen intensiv plasmatisch färbbaren Inhalt bekommt, das künftige Kerngerüst, das anfangs, soweit die kleinen Verhältnisse die Beobachtung gestatten, homogen oder zum mindesten äußerst dicht gebaut ist. Ich habe eine solche Zone, in der die Trophonuklei entstehen, in Fig. 1 der Taf. 10 zu zeichnen versucht. Das Liningerüst wurde hier auch in den schon etwas älteren Kernchen, wo es ganz deutlich wabig gebaut ist, der Einfachheit halber homogen gezeichnet.

Die Art der Kernbildung macht es wahrscheinlich, daß die Stoffe, die von außen kommend die Follikelzellen passieren oder auch in ihnen entstehen, eine wichtige Rolle bei dem Aufbau der Kernchen, besonders der chromatischen Substanz der Nukleoli, spielen, wie wir dies schon früher erwähnten. Da sich ja auch für die entsprechende Substanz, soweit sie sich in den Nährzellen und um den Eikern bildete, keine Kontinuität mit den Chromatinnukleolen im Kern erweisen ließ, sondern nur indirekte, wenn auch oft recht enge Beziehungen erschlossen werden mußten, darf uns eine Entstehungsweise, wie die eben geschilderte, gar nicht zu sehr ver-

wundern. Man könnte ja auch in dem vorliegenden Falle allerdings noch die Vermutung hegen, daß die, wie wir sahen, im Eikern zum Teil schwindende Nukleolensubstanz in färberisch nicht nachweisbarem Zustand den Kern verläßt, sich an die Zelloberfläche begibt und hier wieder zum Aufbau des Nukleolenchromatins verwendet wird. Aber ein solcher ist eben wohl auch ohne Kernbeteiligung recht wohl möglich und wird hier in seinen letzten Phasen sichtbar. Im allgemeinen Teil wird von diesen Dingen nochmals die Rede sein müssen.

Ein weiterer Befund an den akzessorischen Kernen dieses Objektes muß aber noch unsere Aufmerksamkeit besonders auf sich lenken. Die schon so oft betonte große Ähnlichkeit zwischen den safraninophilen Nukleolen der Ei- und Nährzellen mit den sich ebenso färbenden Tröpfchen und Granulis, die im Plasma die Entstehung der akzessorischen Kerne verursachen und in deren Nukleolen weiterleben, wurde besonders auch dadurch gestützt, daß solche Nukleolen in den Nährzellen sich zu Gebilden wandeln können, die wir nicht umhin können, als Kerne zu bezeichnen. Eine sehr ähnliche Erscheinung haben wir soeben nun auch im Eikern beobachtet. Von den Nukleolen der Trophonuklei aber stand etwas Ähnliches noch aus, obwohl es — die Richtigkeit unserer Deutungen vorausgesetzt — wohl im Bereich der Möglichkeit lag. Bei dem vorliegenden Objekt nun habe ich — leider bisher nur in einem einzelnen Fall — einen solchen Kern in einem schon sehr alten Ei gefunden, der diese Erscheinung zeigte (Textfig. 26 x). In ihm finden sich, den Kernraum größtenteils einnehmend, drei weitere Kerne, zwei größere mit wohlentwickeltem Retikulum, ein kleinerer mit sehr blassem Gerüst und einem ringförmigen Nukleolus; im Rest des Kernes liegen noch einige kleinere Nukleoli. Es ist wohl kein Zweifel, daß hier eine Erscheinung vorliegt, die mit den beiden oben angeführten identisch ist, d. h. daß Chromatinnukleoli Ausgangspunkte einer intranuklearen Kernbildung geworden sind.

Die Erscheinung ist aber hier eine sichtlich seltene, vielleicht nur an degenerierenden Kernchen auftretende. Die wenigen sonst in dem Ei vorhandenen Trophonuklei zeigten nichts Ähnliches.

Die Form besitzt einen spezifischen Einschluß im Plasma des hinteren Eipoles. Im jüngeren Ei, vor oder zu Anfang der Dotterbildung stellt er eine dichtere plattenförmige Zone dar, die der hinteren queren Begrenzung des Eies unmittelbar aufliegt, später nimmt diese seitlich an Umfang ab und türmt sich dafür in der Mitte zu

einem unregelmäßigen schwammigen Gebilde auf, hat also große Aehnlichkeit mit dem für *Tenthredo mesomelas* L. beschriebenen Körper. Er ist wiederum auch in den alten Eiern festzustellen und färbt sich bei Safranin-Lichtgrünbehandlung ausgesprochen grün.

d) *Arge pagana* Panz. (Taf. 10.)

Arge pagana Panz. ein Rosenschädling, den ich in einem Garten in Görz reichlich angetroffen habe, besitzt von den *Alantus*-Arten und *Tenthredo*-Arten etwas abweichende Verhältnisse, vor allem bezüglich des Baues der Eikerne; da sie ferner besonders klar die Entstehung der Trophonuklei fern vom Eikern, aber ohne Beziehung zum Nährzellsekret dartut, sei ihre Eibildung noch etwas ausführlicher behandelt.

Die Form ist, wie bei anderen Blattwespen auch, die wir schon kennen lernten, dadurch ausgezeichnet, daß die Trophonuklei sehr spät entstehen. Fig. 2, 3, 4, 5 der Tafel 10 geben Eier wieder, die vor ihrer Bildung stehen. Sie bieten gegenüber den anderen nun beschriebenen Tieren nichts Besonderes. In ganz jungen Ei-Nährverbänden sind die Nährzellen untereinander noch annähernd gleich groß, die Ovocyte ist wenig gewachsen, safraninophile Einschlüsse sind in letzterer spärlich, gerne in Kernnähe, vorhanden, in ersteren, wenn überhaupt nachzuweisen, äußerst geringfügig. In der Folge wachsen, wie es ja stets zu finden war, die eiwärts gelegenen Nährzellen viel rascher heran. Die Einschlüsse im Plasma werden reichlicher, besonders in der Eizelle, wie Fig. 3 belegt. Sie liegen immer noch besonders um den Kern vereint, der sich vorübergehend mit einigen konzentrischen Lamellen umgibt. Es sei hier daran erinnert, daß uns diese Erscheinung ja schon mehrmals aufgestoßen ist, wenn sie auch in der Eizelle der Hymenopteren nie so mächtig entwickelt ist, wie in den Nährzellen, die sie auch bei *Arge pagana* in gesteigertem Maße besitzt. Außerdem finden sich im Plasma des Eies — wie auch der Nährzellen — die merkwürdigen Eiweißfibrillen, oft von ansehnlicher Dicke, die auch nicht selten in älteren Nährzellkernen angetroffen werden.

Die Einschlüsse der Eizelle wachsen, wie gewöhnlich, noch beträchtlich heran, werden aber auch hier alle mit dem weiteren Eiwachstum nach hinten verlagert. In Fig. 5 ist der Beginn dieses Vorgangs schon zu erkennen, in Fig. 6 und 10 ist er fortgeschritten.

Die Veränderungen, die währenddem der Eikern erleidet, weichen insofern etwas von den Verhältnissen bei anderen Blattwespen ab, als das Kerngerüst mehr oder weniger stark färbbar wird und sich die Chromosomen und Nukleolen daher nicht so scharf abheben als auf dem sonst ja immer meist blaß getönten Liningerüst. Anfangs sind die Tetraden noch ganz voneinander gesondert und neben ihnen nur ein Nukleolus vorhanden (Fig. 2, 3). Auch wenn sich neben diesem, der oft das Eisenhämatoxylin sehr rasch bei der Differenzierung abgibt, eine Anzahl kleinerer, stärker färbbarer, auch chromatischer Nukleolen einstellen, kann dies noch der Fall sein (Fig. 4). Der Tetradenbau (zopfartige Umschlingung der Schenkel) ist dann noch deutlich erkennbar. Selbst das noch ältere Ei der Fig. 5 läßt sie als gesonderte Verdichtungen im Kerngerüst erkennen. Die sekundären Nukleoli sind jetzt beträchtlich angewachsen (Fig. 5). Auch in der Folge verkleben die Chromosomen nicht so sehr zu einem ausgesprochenen Klumpen, wie wir es bei anderen Blattwespen, bei Schlupfwespen usw. gesehen haben. Sie immer aufzufinden, wird durch die zunehmende Vergrößerung der Gerüststruktur sehr erschwert. Es sind nur wenig ältere Kerne, von denen der eine (Fig. 8) sie offenbar verklebt, der andere (Fig. 9) sie aber vielleicht noch gesondert enthält. In älteren Eiern ist der Chromosomenbestand meist nicht mehr mit Sicherheit zu erkennen, wenigstens bei den von mir allein angewandten Färbungen.

Das erste Auftreten der Nukleolarsubstanz der künftigen Trophonuklei ist in Fig. 6 und 7 wiedergegeben. Der Kern des betreffenden Eies verhardt im bisherigen Zustand, Dotter ist noch nicht gebildet, die so früh aufgetretenen und beträchtlich gewachsenen rundlichen und ovalen Einschlüsse sind, wie schon erwähnt, nach hinten verlagert. In einigem Abstand von der Eioberfläche, besonders hinten quer und am Eikern, treten kleine Vakuolen auf, von denen wir vermuten dürfen, daß sie in der lebendigen Zelle eine fettartige Substanz führten. Zwischen ihnen und der Eioberfläche aber finden sich jetzt kleinste Granula, die im oberen Teil des Eies fehlen, von unten an den Eikern vereinzelt und in die Tiefe rückend heranreichen, sonst aber in seiner Nachbarschaft fehlen. Zum Teil sind um diese Granula deutliche kleine helle Höfe zu erkennen (siehe sie besonders in der der Seite des Eies entnommenen Fig. 7).

Die weitere Entwicklung dieser Kernanlagen ist die gewohnte. Der Nukleolus wächst, mit ihm die sich alsbald mit einer Membran

umgebende Vakuole (Fig. 10 und 11). Neben dem ersten Nukleolus tritt in vielen Kernchen noch ein zweiter kleinerer auf. Ein Liningerüst ist anfangs noch nicht zu erkennen. Die Verteilung der Kerne im Ei ist noch immer die gleiche, nur rücken sie, besonders hinten, auch mehr in die Tiefe des Eiplasmas; seitlich, dem Eikern gegenüber, aber wird noch die ursprüngliche Anordnung der Granula, also eine nahezu einreihige, eingehalten. Die vordere Region des Eies führt jetzt auch stattliche, ja die größten Trophonuklei. Um den Eizapfen lassen sie zwar noch einen beträchtlichen kreisförmigen Raum frei, nähern sich aber dem Eikern mehr als von unten her. Trotzdem wird seine Isolation gegenüber den akzessorischen Kernen durch diese Figur besonders deutlich. Keinerlei topographische Beziehung der ersten Entstehungsstadien derselben zum Kern ist nachweisbar, wir haben das gerade Gegenteil von dem Typus eines *Camponotuseies* vor uns. Auch eine Beziehung zwischen Nährzellsekret und den am Eirand auftauchenden Granulis befürworten, hieße die Dinge gewaltsam biegen wollen. Denn wenn auch in den Nährzellen sich das safraninophile Sekret, besonders in Kernnähe, findet, so ist dies hier doch einmal in gröberen Schollen und nicht in Form von feinen Granulis vorhanden, und ist ferner der ganze zentrale Teil von feinerem wie gröberem chromatischen Sekret nahezu völlig frei. Daß die im jüngsten Ei auftretenden Schollen hier, wie in anderen Fällen, wo sie noch reichlicher waren, wie etwa bei *Bombus*, auch nichts mit den akzessorischen Kernen zu tun haben, geht aus dem Gesagten ebenfalls deutlich hervor. Es bleibt also nur die Möglichkeit einer Neubildung an der Eiperipherie.

Wir haben nun noch die Weiterentwicklung des Eikernes und der akzessorischen Kerne zu betrachten. In der Struktur beider herrscht eine merkwürdig große Variabilität, wie ein Blick auf unsere Taf. 10 lehrt. Schon in jungen Eiern war das Liningerüst mit Eisenhämatoxylin immer stärker färbbar geworden (vgl. Fig. 3 mit 6). Bald geschah dies durch einen feinen, recht gleichmäßigen Belag von Granulis (Fig. 6 und 8), bald blieben Strecken zarten Lininwerkes frei und andere sind mit gröberen Brocken besetzt (Fig. 9). Ein solcher Zustand führt dann über zu Eikernen, die so aussehen, wie wenn sie außerordentlich viele kleine Nukleoli führten (Fig. 10). Diese Struktur ist aber keineswegs etwa für die älteren Eier charakteristisch, sondern im gleichen Ovar können solche nach dem einen oder anderen Extrem gebaut sein. So gehört der Eikern der Fig. 12

einem Ei an, das im Beginn der Dotterbildung steht, der Fig. 13 einem mitten in derselben; Fig. 15, 16, 17, 18 gehören zu einem viel älteren, schon ganz dottererfüllten Ei, dessen Kern im Gegensatz zu den vorangehenden wieder mehr aus größeren Granulis zusammengesetzt ist, ein Zustand, der sich noch sehr steigern kann, wie aus dem Kern eines noch älteren Eies, dessen Epithel schon stark abgeplattet ist, hervorgeht (Fig. 19, 20). Er gleicht wieder sehr dem Kern des jungen Eies in Fig. 10. Nur haben sich die Nukleolen während dieser Zeit verändert. Der schon so früh verblassende Primärnukleolus ist geschwunden, ähnlich, wie er bei anderen Blattwespen plötzlich resorbiert wird. Die kleineren sind weiter gewachsen (Fig. 10), zeigen häufig eine dichtere Rindenschicht, sind aber auch offenbar tiefgehenden Wandlungen unterworfen. Denn in älteren Eikernen werden sie kleiner und blässer. Oftmals ist ein Teil derselben zu einem Konglomerat vereint, dessen Grundlage vielleicht, wie sonst so oft bei Hymenopteren und speziell auch bei Blattwespen, die Tetraden darstellen. Sonst ist wenigstens keine Struktur im Kern auf sie zu beziehen. Die Kerne der alten Eier enthalten nur noch das eine oder andere unscharf umschriebene Kondensum (Fig. 15, 19).

Diese wechselnde Kernbildung der Wirkung der Fixierung zuzuschreiben, geht nicht an, denn sie findet sich sehr oft im gleichen Ovar. Leider besitze ich keine Safranin-Lichtgrünpräparate, die Aufschluß darüber geben könnten, ob stets diesem verschiedenen Bau auch ein verschiedener Reichtum an Basichromatin parallel geht. Sonst ist ja das Kerngerüst der älteren Eikerne stets rein oxyphil, lediglich die Nukleolarsubstanz basophil. Kerne wie in Fig. 10 oder 19 scheinen aber doch stark basophil zu sein. Handelt es sich also bei ihnen um eine gelegentliche Verteilung der Nukleolensubstanz auf das Gerüst? Der auf keinen Fall geringere Reichtum an Nukleolen als bei Fig. 6 spricht nicht gerade dafür.

Die Begriffe „Chromatinnukleolus“ und „Chromatisches Retikulum“ scheinen hier ineinander überzugehen. Wir werden im allgemeinen Teil noch auf die unzweifelhaft große Verwandtschaft der beiden Dinge zurückkommen.

Schon bei den akzessorischen Kernen von *Camponotus* und auch sonst manchmal haben wir diese beiden Komponenten ineinander übergehen sehen; daß es hier bei *Arge pagani* ebenso ist, harmonisiert damit sehr wohl.

Wir sind immer wieder auf das Gesetz gestoßen, daß die Struktur der akzessorischen Kerne die des Eikerns — abzüglich der Tetraden — im kleinen sehr getreu wiederholt. Hier, wo die Eikernbilder so wechseln, haben wir einen erwünschten Prüfstein für die Regel. Tatsächlich können wir eine genau entsprechende Mannigfaltigkeit im Bau der Trophonuklei der Arge feststellen. Die Textfig. 27

Fig. 27.

zeigt die beiden Typen in ihrer Entwicklung. Es finden sich Kernen mit ganz blassem Liningerrüst und einer großen Anzahl größerer und kleinerer, oft in lebhafter Knospung befindlicher Nukleoli (Fig. 16, 20, Taf. 10). Daneben aber solche mit einem feinen nach dem Ausfall der Eisenhämatoxylinfärbung offenbar ziemlich chromatischen Retikulum und nur ein oder zwei Nukleolen und Uebergangsstadien, bei denen man nicht weiß, ob man von sehr zahlreichen kleinsten Nukleolen sprechen soll oder von einem mit Chromatinpartikelchen nur grob belegten Gerüstwerk (Taf. 10, Fig. 18 und Textfig. 27). Zum Eikernhabitus der Fig. 19 paßt der Kernentypus Fig. 20, der dem gleichen Ei entnommen ist, zum Eikerntypus Fig. 15 der der Fig. 18, der auch der gleichen Zelle entstammt; zu dieser gehören aber auch die Figuren 16 und 17; es kommen also in einer Eizelle alle drei Verteilungsmöglichkeiten der chromatischen Substanz vor, die einzelnen Sorten aber treten auf größeren Strecken in gleicher Weise auf, z. B. in dem herangezogenen Fall

liegen die Kernchen vom Typus Fig. 18 vorne quer im Ei, seitlich sind sie meist vom Typus Fig. 16. Hier können sie ziemlich tief zwischen die Dotterkugeln eindringen.

Dabei fällt auf, daß einige Kernchen recht klein sind, bei anderen eine umgebende Vakuole und Membran ganz fehlt. Es liegen vielmehr „Nukleoli“, d. h. hier eben dann nur Chromatinkugeln in den Plasmawinkeln zwischen dem Dotter. Das wundert uns nicht, da wir gerade bei Blattwespen schon zweimal eine gewisse, unter Umständen recht weitgehende Trägheit feststellen konnten, wenn es galt, um den Chromatinnukleolus die übrigen Kernteile zu erzeugen. In ganz alten Eiern konnte man nur noch einen schmalen Saum solcher membranloser Körner finden. Bei ihnen hat man allerdings dann oft den Eindruck, daß es sich nicht mehr um in der Bildung steckengebliebene Dinge handelt, sondern um die noch widerstandsfähigeren Reste der schon aufgelösten Trophonuklei. Denn andere Formen von deren Degeneration konnte ich nicht finden.

Es entspricht unserer Auffassung von der Rolle der chromatischen Nukleolarsubstanz, die wir im allgemeinen Teil noch ausführen werden, aufs beste, wenn wir diese in den Trophonuklei in Gerüstchromatin übergehen sehen. Bei der Entstehung des Linins aber nahm, wenn wir von der Kernbildung aus Nukleolen im Mutterkern absehen, soweit wir die Dinge sicher beobachten konnten, bisher der Chromatinnukleolus keinen *direkten* Anteil. Gerade Allantus in Fig. 1 der Taf. 10 hat wieder sehr deutlich erkennen lassen, daß das Linin sich um den hierbei intakt bleibenden Nukleolus bildete. Bei *Arge pagana* aber liegen die Dinge anders. Der Typus der Trophonuklei mit scharf umschriebenen Nukleoli und ganz blassem Liningerüst entsteht allerdings ebenso (Textfig. 27, a—e). Daneben aber findet sich ein zweiter Weg der Trophonukleibildung verwirklicht, bei dem ein ursprünglicher Chromatinnukleolus bei der ersten Gerüstbildung im jungen Kernchen sich teilweise auflöst (m—r). Man sieht seine Struktur sich lockern, dichtere Körnchen erscheinen in einer Plastingrundlage, diese lösen sich allmählich von ihrem Zusammenhang, werden fädig und treten in die Vakuole hinaus, so die ersten Gerüstteile in ihr erzeugend. Ein einziger kleiner Nukleolus bleibt erhalten, der entweder schon frühzeitig durch eine ungleiche Teilung des ursprünglichen Nukleolus entstanden war oder bei der Auflockerung der letzteren allein widerstanden hat. Bei der Kleinheit der Dinge ist es schwer, das Ver-

halten von Linin und Chromatin wohl auseinanderzuhalten. Ich denke mir den Vorgang so, daß das freigewordene Plastin des Nukleolus fädig zerfließt und auf ihm die chromatischen Teilchen verteilt werden.

Zusammenfassend können wir über *Argemone pagana* sagen, daß wie bei anderen Blattwespen der Eikern außerordentlich heranwächst und keine Ansammlung akzessorischer Kerne um ihn auftritt, die den Gedanken nahe legen würde, daß sie von ihm aus gebildet wird. Diese entstehen vielmehr rein oberflächlich aus einer anfangs einfachen Schicht kleinster Granula, die nicht als eingewandertes Sekret anzusprechen sind, sondern an dieser Stelle wahrscheinlich unter irgendwelcher Beteiligung der durch die Follikelzellen eintretenden Stoffe entstanden sein müssen. Das ursprüngliche Granulum wird entweder, wie gewöhnlich, zum Nukleolus des akzessorischen Kernes, während das Kerngerüst in der darum auftretenden Vakuole ausfällt, oder aber auch das letztere stammt direkt von dem wachsenden, sich lockernden und teilweise verblassenden anfänglichen Granulum. Die Struktur des Eikernes schwankt zwischen zwei Extremen, die auch im Bau der Trophonuklei sich wiederholen.

e) Weitere Blattwespen.

Ich habe noch eine Anzahl anderer Blattwespen zum Vergleich herangezogen, ohne eine wesentliche Abweichung bei ihnen gefunden zu haben. Nie kommt es bei ihnen zu einer besonderen Ansammlung um den Kern; die akzessorischen Kerne treten immer reichlich spät erst an der Peripherie auf. Dies gilt z. B. für *Priophorus padi* L. oder *Pteronidea melanocephala* Htg. Letztere Form bietet insofern ein gewisses Interesse, als auch bei ihr sich ähnlich wie bei *Tenthredo mesomelas* L. eine weitgehende Trägheit in der Bildung einer Membran und eines Liningerüsts um die anfänglich allein vorhandenen Nukleolen bekundet, so daß man in großen, schon mit Dotter er-

füllten Eiern noch stattliche, in Knospung befindliche Nukleoli nackt im Plasma findet. Einen grobwabig gebauten Keimbahnkörper fand ich auch bei diesem Tier.

Aehnlich den *Tenthredo*-Arten verhalten sich auch die akzessorischen Kerne bei *Pristophora*. Die Textfig. 28 gibt die außer-

Fig. 28.

ordentlichen Größenunterschiede der Nährzellen ein und desselben Kolbens wieder, zeigt die trügere Sekretion an den dem Ei mehr genäherten Nährzellen, und wie diese in ihrem ganzen Habitus dadurch viel ei-ähnlicher werden. b und c sind die entgegengesetzten Nährzellen eines älteren Nährzellverbandes mit noch gesteigerten Differenzen. Die akzessorischen Kerne entstehen außergewöhnlich spät und bleiben sehr bescheiden. In älteren Eiern findet man sie auch nur spärlich zwischen die Dotterkugeln eingesprengt, durch

die sie in ganz der gleichen Weise zu vielzipfeligen Gebilden deformiert werden wie der Eikern selbst.

Lyda hypotrophica verhält sich ähnlich. Abweichend gebaut sind bei ihr aber die Nährzellkerne, indem sie von Anfang an im Liningerüst vorhandene chromatische Granula neben den Nukleolen sehr stark vermehren und so das Chromatin des Gerüsts, das auf die Chromosomen zurückzuführen sein dürfte, das der Nukleoli an Menge übertrifft.

Pontania vesicator zu vergleichen, war verlockend, um zu sehen, ob eine Form mit wesentlich kleineren Eiern als etwa *Arge* oder *Tenthredo* die akzessorischen Kerne reduziere. Beim Vergleich von Ameisen mit relativ kleinen Eiern mit solchen mit sehr großen (*Myrmecina*—*Camponotus*) hatte sich ergeben, daß schätzungsweise der ganze Apparat der akzessorischen Kerne lediglich proportional verkleinert in die Erscheinung tritt. Bei *Pontania* ist das in jüngeren Eiern, d. h. solchen, die im Beginn der Dotterbildung stehen, auch der Fall, dann aber hält die Vermehrung der akzessorischen Kerne mit dem Eiwachstum nicht mehr Schritt, in älteren Eiern sind die kleinen Kernchen nur mit Mühe noch hie und da einmal im Dotter zu finden. Die Nukleolenverhältnisse scheinen interessant und einer genaueren Untersuchung wert zu sein. Die safraninophile Substanz in dem Nährzellplasma ist gering, Fett fehlt ihm manchmal ganz zu einer Zeit, wo das Ei es schon reichlich besitzt; ein Keimbahnkörper ist auch hier vorhanden, der sich, wie bei allen Blattwespen, plasmatisch färbt.

7. Cynipiden und Chalcididen.

Schon aus der Literatur, die vor meiner Untersuchung vorhanden war, ging hervor, daß den Chalcididen die akzessorischen Kerne fehlten. Obwohl *Silvestri* zahlreiche Arten untersucht hatte und an ihnen die Keimbahn studierte, berichtet er nichts von ihnen. Das gleiche gilt von *Martin*, der ebenfalls neuerdings *Ageniaspis* hinsichtlich der Eibildung studierte. Die in Frage kommenden Tiere unterscheiden sich von allen sonst untersuchten Hymenopteren durch die Kleinheit ihrer Eier und die im Verhältnis sehr großen Eikerne. Ich legte daher von vornherein keinen Wert auf die Beschaffung von Chalcididen-Material, zog jedoch einige Gallwespen in den Bereich der Arbeit. Es waren dies *Diplolepis quercus*

folii, *Biorhiza aptera*, *Biorhiza pallida* und *Neuroterus baccarum*¹⁾. Aber bei keinem der Objekte konnte ich akzessorische Kerne nachweisen. Allerdings besaß ich von *Diplolepis* und *Neuroterus* nur schon recht große Eier, bei denen möglicherweise die Degeneration der Trophonuklei bereits vollendet hätte sein können.

Da auch die Cynipiden recht kleine Eier besitzen, lag es nahe, anzunehmen, daß sie sich eben wie die Chalcididen verhalten. Daher ist es von Interesse, daß inzwischen Hegner (1915) doch auch bei beiden Tiergruppen Vertreter mit akzessorischen Kernen fand. Unter den Chalcididen vermißte er sie bei *Copidosma*, traf sie aber ganz gut entwickelt bei *Apanteles* an (Textfig. 29 a, b). Sie treten hier

Fig. 29.

spät auf und schwinden rasch wieder, erfüllen aber zu dieser Zeit den vorderen Teil des schmalen kleinen Eies in reichlicher Menge. Ihr Ursprung und Funktion erscheint ihm problematisch, möglicherweise seien sie auf den Kern zurückzuführen. Und unter den Gallwespen stellten sich als frei von akzessorischen Kernen *Andricus* und *Diastrophus* dar, dagegen war das kleine *Rhoditesei* damit behaftet. Hier tauchen sie an der Peripherie als sehr kleine Gebilde auf, die zunächst nur aus einem chromatischen Körperchen bestehen, das von einer Membran umgeben wird. Später wachsen sie und werden außerordentlich kernähnlich, indem sie ein sehr schönes Gerüst und einige wenige Nukleoli enthalten. Wenn Hegner anlässlich dieser Beobachtungen schreibt: „The occurrence of deeply staining granules without these membranes, and the various sizes of the secondary nuclei formed, lead to the conclusion that chromatin granules from the ovocyte nucleus, from the nurse cells, or from the follicle cells, migrate into the cytoplasm and become the center of origin of the secondary nuclei“, so ist er mit seinen Vermutungen, wie wir sehen, ganz auf dem richtigen Wege. Ich habe diese fremden Beobachtungen an dieser Stelle gebracht, um die Lücke, die hier in der Reihe meiner eigenen Untersuchungen besteht, wenigstens

¹⁾ Letztere danke ich der Freundlichkeit des Herrn Prof. Magnus Berlin.

einigermaßen zu füllen. Allerdings möchte man gerade über diese Tiere gerne etwas näheres wissen, da hier vermutlich, wenn man zahlreiche Formen vergleicht, sich alle Stadien der Rückbildung der interessanten Strukturen bis zu völligem Schwund finden lassen und außerdem die Hoffnung besteht, daß diese Eier, die durch ihr geringes Wachstum weniger reich an sekundären Komplikationen zu sein scheinen, manche Frage, vor allem die bezüglich der Entstehung, eindeutiger lösen lassen.

Im allgemeinen Teil werden wir nochmals auf die theoretische Bedeutung zurückkommen müssen, die das völlige Fehlen der Trophonuklei bei einer Anzahl dieser kleinen Hymenopteren in sich schließt.

III. Allgemeiner Teil.

1. Die akzessorischen Kerne, ihre Entstehung, ihr Wesen, ihre Funktion.

a) Ihre Kernnatur.

Wenn wir nun die mannigfachen Beobachtungen, die in den voranstehenden Seiten über die akzessorischen Kerne mitgeteilt wurden, überschauen, können wir zu einem abschließenderen Urteil gelangen, als die wenigen Autoren, die sich bisher mit dem Stoff beschäftigten und dabei ein einziges oder nur einige wenige Objekte berücksichtigten. Denn es hat sich gezeigt, daß in vielen Punkten das Verhalten der akzessorischen Kerne ein von Fall zu Fall weit abweichendes ist, und eine Ausdehnung der Untersuchung auf so viele Objekte nicht nur berechtigt, sondern unbedingt notwendig war.

Die in erster Linie bei der gestellten Aufgabe zu lösende Frage war die nach der Natur der „akzessorischen Kerne“. Sind diese Gebilde wirklich als Kerne anzusehen? Erst in zweiter Linie stellt sich dann die Frage ein, wie entstehen dieselben? Bei der Beantwortung der ersteren gingen, als ich meine Untersuchung begann, die Anschauungen der Autoren nach ganz verschiedenen Richtungen, indem drei Auffassungen bestanden. G r o ß (1903), B r u n e l l i (1904) und G o v a e r t s (1913, dieser nur für einen Teil der Kerne) halten die Gebilde für echte Kerne, die den gesamten Chromosomenbestand der Spezies führen, indem sie — ursprüngliche Follikelkerne — sekundär in das Ei eingewandert sind. B l o c h m a n n (1884, 1886) ist der Ansicht, daß es sich um Bläschen handelt, die durch

Knospung am Eikern entstehen, also auch Kerne sind, jedoch des Chromosomenbestandes entbehren. Ihm hatte ich mich schon 1913 angeschlossen. Stuhlmann (1886), vor allem aber Loyez (1908) und in Abhängigkeit von diesen Govaerts (1903) endlich behaupten mit Nachdruck, daß die Blochmannschen Kerne den Namen Kerne nicht verdienen, sondern zufällig bei der Fixierung eine gewisse Kernähnlichkeit erhaltende Plasmaproducte seien. Henneguy endlich umschreibt seine Anschauung (1904) nicht sehr scharf, er steht zum Teil offenbar auf dem Standpunkt von Loyez, zum Teil nähert er sich der Blochmannschen Auffassung.

Im Stillen endlich stehen wohl die meisten Zytologen, die die Verhältnisse nur aus der Literatur kennen, auf der Seite Loyez', denn in keinem Lehrbuch findet man die Strukturen berücksichtigt, wie es ihnen, wenn Blochmann Recht hätte, unzweifelhaft gebühren würde, und ebensowenig wurden sie in der in den letzten Jahren so lebhaften Diskussion der Chromidienfrage von deren Anhängern irgendwie berücksichtigt. So vermißt man ihre Verwertung z. B. auch in Goldschmidts Arbeit über den Chromidialapparat (1904), obwohl sie ihm dabei wertvollere Argumente geboten hätte, als manches andere herangezogene Beispiel.

Sehen wir zunächst ab von der Art der Entstehung und suchen wir durch rein morphologische Betrachtung der akzessorischen Kerne eine Antwort auf die Frage zu bekommen. Hiebei kommt uns die Möglichkeit, viele Objekte vergleichen zu können, außerordentlich zustatten. Der Bau der Kernchen stellt sich hiebei als sehr variabel heraus. Jede Spezies hat ihren bestimmten Typus entwickelt. Bei nahestehenden Tieren kann sich die Unterscheidung zwar oft nur auf sehr feine Unterschiede gründen, bei entfernteren sind sie oft sehr markant. Trotzdem bleibt ihnen eine Reihe von Eigenschaften stets gemeinsam. Sie stellen eine von einer sehr deutlichen Membran umzogenen Flüssigkeitsansammlung dar, die ein wechselnd dichtes Gerüst, das sich in der Regel mit Plasmafarben färbt, und wechselnd große und zahlreiche chromatische Tröpfchen enthält. Unter Umständen ist das Gerüst derber gebaut und färbt sich ebenfalls mehr oder weniger chromatisch. Genau die gleichen Worte könnten wir aber auch auf den Eikern anwenden. Auch er besitzt bei den Hymenopteren — wie überhaupt in der Regel — ein die Chromatinfarben gar nicht oder kaum annehmendes Gerüst und ausgesprochen chromatische Nukleolen. Schon dadurch wird also die

Annahme, daß die akzessorischen Kerne echte Kerne seien, nahegelegt. Aber für einen unbedingten Beweis ihrer Kernnatur könnte man diese Aehnlichkeiten doch nicht nehmen. Daß eine gewisse oberflächliche Aehnlichkeit mit Kernen besteht, darüber sind sich vielmehr alle Untersucher einig, sonst wäre man ja nicht auf mehreren Seiten dazu gekommen, sie für echte Kerne zu erklären. Als ein wesentliches Resultat meiner Untersuchung sehe ich es vielmehr an, daß nicht nur eine grobe Kernähnlichkeit besteht, sondern eine Identität der Struktur mit der des jeweiligen Eikerns der Art. Die Verschiedenheiten im Bau der akzessorischen Kerne sind keine zufälligen, sondern gehen parallel dem von Art zu Art wechselnden Charakter des Eikernes. Besonders waren es die Zahl und die Form der Nukleolen und die Dichte und der ganze Habitus des Liningerüsts, die als Merkmale dienten. Ich stelle in den Textfig. 30 und 31 nochmals für eine Reihe extremer Fälle je den Eikern neben den akzessorischen Kern der gleichen Spezies. Dabei ist es natürlich nicht zulässig, einen rasch durchlaufenen besonderen Zustand des Kernes zu wählen, etwa junge Kerne, in denen die Tetraden noch nicht die definitive Form gefunden haben, in der sie das Eiwachstum überdauern, sondern nötig, ein Stadium heranzuziehen, das lang andauernd als Typus der Form gelten darf. Auf solche Weise zeigt sich, daß *Solenius vagus* einen Eikern mit ziemlich derb gebautem, aber nicht viel Farbe annehmendem Liningerüst, und relativ zahlreichen kleinen runden Nukleolen besitzt. Für den ausgewachsenen Trophonukleus gilt das gleiche (Textf. 31, c). Die im Eikern häufige Ringstruktur des Nukleolus kehrt in ihm ebenfalls wieder. *Andrena* besitzt typischerweise einen Eikern mit sehr schwachem Liningerüst und sehr großen, kompakten Nukleolen (siehe Taf. 3.), der Trophonukleus wiederholt diesen Bau im kleinen. *Osmia rufa* enthält im Eikern viele mit Vorliebe in Knospungsverbänden vereinigte Nukleoli, die zumeist eine stärker färbbare Randschicht und ein besonderes Inhaltskorn aufweisen. Das Liningerüst tritt demgegenüber zurück. Man vergleiche den akzessorischen Kern. *Myrmecina* war durch ein äußerst schwach färbbares Liningerüst des Eikerns (besonders auf etwas jüngeren Stadien) ausgezeichnet und einen nur sehr wenige Knospen treibenden Nukleolus. Das gleiche gilt für die rundum liegenden Trophonuklei. Die beiden Ichneumoniden, die wir genauer untersuchten (*Rhyssa* und *Trogus*) unterschieden sich sehr durch ihre Eikerne. *Rhyssa* besaß neben

einigen Nukleolen ein recht stark färbbares Liningerüst, Trogus dagegen zahlreichere und derbere Nukleolen und ein nur schwach färbbares, aber äußerst gleichmäßig dichtes Liningerüst. Die ak-

Fig. 30.

zessorischen Kerne wiederholen diese Unterschiede so getreu wie nur möglich (Textf. 30, a, b).

Gehen wir zu den Blattwespen über, so stoßen wir auf die gleiche Gesetzmäßigkeit. Um sich von ihr zu überzeugen, vergleiche man *Tenthredo mesomelas* L. (Textf. 30, c, d), *Tenthredo albicornis*

(Taf. 9) und *Arge pagana* (Textf. 31 a, b)! *Tenthredo mesomelas* führt in seinem Eikern einen sehr auffälligen großen, von Vakuolen durchsetzten Nukleolus, der rundum Knospen treibt, die zum Teil schwächer färbbar oder nur mit dichter chromatischem Rand versehen sind, daneben kleine freiliegende Nukleoli, die aber mehr ephemere Bildungen darstellen. Die Trophonuklei dieser Eier aber enthalten, entsprechend verkleinert, ganz den gleichen knospentreibenden Hauptnukleolus, der auch einen etwa proportionalen Teil des Kernraumes in Anspruch nimmt. Die kleinen freien Nukleoli sind spärlicher. Das Liningerüst ist in beiden Fällen gleich dicht und nur blaß färbbar. In älteren Eiern treten an Stelle des einen großen Nukleolus mehrere immer noch sehr stattliche Nukleolen, in den akzessorischen Kernen ebenfalls, und wie diese im ganz alten Ei verblassen bis auf einige eingelagerte chromatisch bleibende Einschlüsse, so tun es auch die Nukleolen der letzteren Textf. 30. c. d). *Tenthredo albicornis* (Taf. 9) hat einen Eikern mit ziemlich zahlreichen, verschieden großen Nukleolen, die aber einfacher gebaut sind als bei der anderen *Tenthredo*-Spezies. Einer ist jedoch — wenn auch nur eine Zeitlang — vorhanden, der die anderen an Größe übertrifft und etwas anders gebaut ist. Er ist im Inneren zu einem feinen, sich plasmatisch färbenden Maschenwerk aufgelockert und die dichteren Teile liegen der Oberfläche wie Randnukleolen an. Später schwindet, wie wir gesehen haben, der plasmatische Teil des Nukleolus und der Nukleolarapparat wird dadurch vereinfacht. Dagegen ist oft in älteren Eikernen das Liningerüst mit stärker färbbaren Granulis bestäubt. Man stelle nun die Trophonuklei daneben, in denen man alle diese Eigenschaften wiederfinden wird, selbst den eine Substanzsonderung zeigenden größeren Nukleolus (Textf. 25 a). *Arge pagana* (Textf. 31 a, b) war dadurch ausgezeichnet, daß sich mehrere Eikern-typen im gleichen Ovar nebeneinander fanden. Bald war der Kern von sehr vielen stattlichen runden Nukleolis durchsetzt und besaß nur ein ganz schwach färbbares Liningerüst, bald waren diese Nukleoli sehr klein, bald war das Liningerüst stark färbbar und die Nukleolarsubstanz trat zurück. Alle diese Varianten betreffen auch den Bau der Trophonuklei.

Ich denke, diese Aufzählung wird genügen. Ich könnte noch mehr Formen gegenüberstellen, aber es ergibt sich stets das gleiche Bild. Wir können es als ein Gesetz formulieren: Der Tropho-

nukleus wiederholt die Struktur des Eikerns bis in die letzten Einzelheiten. Damit aber ist zugleich erwiesen, daß es sich nicht um eine oberflächliche Kernähnlichkeit der Trophonuklei handelt, sondern daß sie echte Kerne sind.

Mit den bisher bekannten echten Kernen teilen sie auch die physiologischen Eigenschaften des Wachstums, der Teilung und der

Fig. 31.

Ortsveränderung in der Zelle. Daß die Trophonuklei wachsen können, geht aus jeder unserer Tafeln zur Genüge hervor. Wir sehen dabei zunächst ab von deren allererstem Wachstum, das noch gewissermaßen ein embryonales, die definitiven Strukturen erst entfaltendes ist. Auch wenn diese gebildet sind, vermag sich der Trophonukleus noch außerordentlich zu vergrößern, und zwar geschieht dies, ganz wie bei einem typischen Kern, etwa dem Eikern, in allen seinen Teilen. Die Kernmembran erweitert sich, Linin wird neugebildet

und die Nukleoli vermehren sich auf die gewohnte Weise, insbesondere verbunden mit Teilungs- und Knospungsvorgängen. Wie für jede Kategorie von Kernen, so besteht auch für die akzessorischen Kerne eine Höchstgrenze des Wachstums, die sie nie überschreiten und die für die Art jeweils verschieden und erblich fixiert ist. Man könnte dabei annehmen, daß entsprechend der Identität des Baues von Trophonukleus und Eikern auch eine für beide Dinge gleiche Wachstumsintensität nachweisbar ist; das ist jedoch keineswegs

der Fall. Man kann sogar mit einer gewissen Vorsicht von einer umgekehrten Proportionalität beider Größen reden. Wir haben gesehen, daß sich die Kerne der Blattwespen Eier gegenüber denen der Apiden, Wespen, Ameisen durch ihre besondere Größe auszeichnen. Während aber bei kleinkernigen Tieren die Trophonuklei der Größe des Eikernes oft sehr nahe kommen, ja sie bei den Ameisen, vor allem bei *Camponotus* um ein beträchtliches übertreffen können, bleiben sie bei den Blattwespen stets weit hinter dessen Volumen zurück, wenn sie auch, direkt verglichen, ebenso groß oder größer sein können. Dieses Verhalten ist aber auch sehr gut verständlich, indem es einmal, wie wir sehen werden, in der Entwicklung der Trophonuklei und andererseits in der Funktionstüchtigkeit des Eikerns bedingt ist.

Dagegen besteht eine direkte Beziehung zwischen Eigröße und Zahl der Trophonuklei, nicht nur in dem Sinn, daß kleine Eier entsprechend weniger Kernchen haben, sondern daß von einer gewissen Kleinheit des Eies an die Zahl der Trophonuklei mehr als proportional abnimmt, bis dies zu Objekten führt, die sehr kleine Eier und gar keine akzessorischen Kerne besitzen. Auch hierfür wird sich eine nahliegende Erklärung finden, wenn wir die Funktion dieses Hilfsapparates diskutieren.

Die Vermehrungsfähigkeit wurde zwar schon seinerzeit von Blochmann für wahrscheinlich erklärt, aber von niemand in der Folge bestätigt. Zu der Deutung der Strukturen als einfache Sekretbläschen paßte sie ja freilich auch nur recht schlecht. Tatsächlich aber ist sie eine Hauptquelle für die enorme Zahl der Kerne, die wir oft in einem Ei antreffen. Sie kann zweierlei Art sein, Teilung und Knospung. Die letztere ist ungleich häufiger, ich habe sie wohl bei keinem der untersuchten Objekte umsonst gesucht. In beiden Fällen bekommen die Tochterprodukte etwas von dem Nukleolarapparat mit, bei der Teilung annähernd die Hälfte, bei der Knospung oft nur ein kleines Partikelchen. Dieses aber wird nie vermißt. Es kann ein schon vorher freier Nukleolus sein, oder er wird eben erst von einem Mutternukleolus abgegeben, während sich bereits die Membran vorwölbt, und hängt dann noch durch einen Verbindungsfaden mit diesem zusammen. Es ist die Regel, daß auch ein Teil des Liningerüsts in die Knospe übergeht (bei der Teilung ist dies selbstverständlich), aber manchmal kam es mir so vor, wie wenn auch nur Nukleolus und Enchylem der Knospe mitgegeben werden können und das Liningerüst dann neu entstünde. Bei unseren Be-

obachtungen über die erstmalige Bildung der Trophonuklei wäre dies ja auch gar nichts Auffälliges. Die Knospung kann so schnell vor sich gehen, daß ganze Nester kleiner Kerne entstehen oder daß ein Tochterkern schon wieder eine Knospe bildet, obwohl er selbst noch nicht abgelöst ist. Eine mitotische Teilung kommt bei den akzessorischen Kernen nicht vor, wir konnten jedoch hie und da Dinge finden, die sich wie Anklänge an eine solche ausnehmen. In älteren, der Degeneration sich nähernden Kernchen bilden sich unter Umständen recht chromosomenähnliche, scharf abgesetzte Balken oder Stäbchen, die Kernkontur kann Zipfel treiben und das Liniengerüst in diesen einen etwas strahlenden Eindruck machen, etwa wie beim *Ascaris*-Eikern zu der Zeit, wenn eben das Spermium eingedrungen ist. Bei *Camponotus* löst sich die Membran auf, nachdem sich das Chromatin auf einige Brocken konzentriert hat und erzeugt das Plasma hierauf eine monasterähnliche Strahlung. In der Beurteilung der Bilder ist aber zunächst noch große Zurückhaltung geboten.

Gewöhnlich entfernen sich die Teilungsprodukte, die bei der Knospung entstehen, alsbald etwas voneinander. Wir haben ja schon erwähnt, daß sie zu Ortsveränderungen befähigt sind. Das gilt vor allem auch für die gesetzmäßigen Wanderungen, die sie im Ei im gleichen Sinne machen. Häufig haben wir gefunden, daß die jungen Trophonuklei von den inneren Regionen zur Eioberfläche aufsteigen, nicht selten auch, daß die älteren Kernchen umgekehrt in die Tiefe des Eies, gelegentlich bis in dessen Mitte sinken.

Auf einen wichtigen Unterschied zwischen den akzessorischen Kernen und dem Eikern müssen wir aber noch aufmerksam machen. Sie entbehren den Chromosomenbestand, den der Eikern birgt. Wir konnten fast stets die Chromosomen durch die ganze Wachstumsperiode des Eikernes hindurch verfolgen und die Wandlungen beobachten, die sie vom Bukettstadium an erleiden. In der Regel verklumpten sie untereinander und waren so besonders leicht faßbar. Diese Strukturen fehlten jedesmal in den akzessorischen Kernen vollständig. Wir werden noch darauf zurückkommen, wie dies in der Art ihrer Entstehung begründet ist. Schon jetzt aber kommen wir zu der wertvollen Erkenntnis, daß zwei Kerne sich strukturell völlig gleichen können, obwohl der eine die beiden Chromosomengarnituren der Art ent-

hält, der andere nicht. Der Bau eines Eikernes aber steht — zunächst nur bei den Hymenopteren — was Charakter des Nukleolarapparates und des Gerüsts abzüglich der Tetraden betrifft, in keinem Abhängigkeitsverhältnis zu den Chromosomen. Dabei ist allerdings zu bedenken, daß gerade bei den untersuchten Tieren die Tetraden sich auch äußerlich ganz vom übrigen Kern sondern und wie ein Fremdkörper in ihm liegen können. Wir werden in einem anderen Abschnitt auf dieses Verhalten noch zurückkommen.

An dieser Stelle können wir auch sogleich die Grob'sche Anschauung zurückweisen, nach der die akzessorischen Kerne vollgültige Kerne mit den Chromosomen der Spezies sind. Er dachte bekanntlich, daß Follikelkerne, wie sie in kleinen Ansammlungen zwischen den Nährzellen liegen, in das Ei einträten. Auf der einen Seite mußte er sich eben von der außerordentlichen Kernähnlichkeit überzeugen, auf der anderen glaubte er die Blochmann'sche Darstellung wegen eines vermeintlichen Widerspruches zur Individualitätshypothese der Chromosomen nicht annehmen zu können. So blieb ihm nur der Ausweg einer Einwanderung fremder Kerne. Es gibt nun aber eine Reihe von Gründen gegen sie, von denen jeder einzelne schon triftig genug wäre, die Vorstellung zu entkräften. Unannehmbar ist für sie die jeweilige bewiesene Strukturgleichheit mit dem Eikern; die akzessorischen Kerne gleichen nie den bewußten Follikelkernen; auch die Größenverhältnisse sind ganz widersprechende; eine Einwanderung ist tatsächlich nie zu beobachten; die Entstehungsstadien der akzessorischen Kerne sind ganz anderer Natur und haben mit Follikelkernen gar nichts zu tun. Das Gleiche gilt natürlich auch für die Brunelli'sche Ansicht, daß die eigentlichen Follikelkerne, die dem Ei anliegen, zum Teil einwandern und durch eine geheimnisvolle Kraft an den Eikern getrieben werden.

b) Ihre Entstehung.

Gehen wir nun über zu einer vergleichenden Betrachtung der Entstehungsweise der akzessorischen Kerne. Nachdem die Grob'sche Auffassung soeben ausgeschieden ist, bleibt zunächst, da wir den Nachweis von der Kernnatur der Trophonuklei geführt haben, als nächstliegende Entstehungsweise die Vorstellung Bloch-

m a n n s , nach der sie Knospen darstellen, die frühzeitig am Eikern entstehen und sich von ihm lösen. Tatsächlich aber haben wir nie einen solchen Knospungsvorgang beobachten können, auch dann nicht, wenn die Kernchen in nächster Nachbarschaft des Eikernes auftauchten. Auch ich hatte mich noch in meiner ersten Mitteilung über das Thema von den Bildern, die Blochmann vorlagen, zu einer solchen Auffassung verführen lassen, insbesondere aber auch durch den Fall Rhyssa, wo die akzessorischen Kerne zunächst dem Eikern dicht angepreßt auftauchen. Tatsächlich aber ist nie zu sehen, daß die Membran des Eikernes sich etwa vorbuchtet und eingeschnürt wird. Dazu kommt, daß ich weiterhin viele Formen antraf, bei denen die Trophonuklei weit weg im Eioplasma zum erstenmal auftauchten.

Ueberschauen wir die verschiedenen Angaben, die ich im speziellen Teil gemacht habe, so ergibt sich zunächst: A u s g a n g s p u n k t für die Bildung eines Trophonukleus ist stets ein chromatisches Granulum, das bezüglich der Größe bei den einzelnen Formen schwankt, stets aber recht klein ist. Diese Granula tauchen entweder im Plasma der Nährzelle oder der Eizelle auf und können dabei jeweils in besonderer Kernnähe liegen oder auch sonst im Plasma, mit Vorliebe auch dicht an der Eioberfläche. Um je ein solches Granulum tritt unter Umständen erst reichlich später eine Flüssigkeitsansammlung auf, die, anfangs strukturlos, bald ein kleines Gerüstwerk in ihrem Innern bildet. Gleichzeitig wächst die Vakuole und bildet eine deutliche Membran. Das chromatische Korn überdauert diesen Prozeß und geht unmittelbar in den Nukleolus des Trophonukleus über, während das Liningerüst sich also um ihn herum bildet; auch die weiteren im Trophonukleus in der Folge vorhandenen Nukleoli leiten sich in erster Linie von ihm ab. Inwieweit auch spontan im Liningerüst neue Nukleolen sich hinzugesellen können, vermag ich nicht zu entscheiden.

Viel seltener geht der Kernbildungsprozeß so vor sich, daß der Nukleolus und das Liningerüst in seiner ersten Anlage aus dem chromatischen Granulum hervorgeht; dieses wächst dann heran, bleibt zum Teil kompakt und chromatisch (Nukleolus), lockert sich aber unter Verlust der Chromatizität im übrigen und schickt Fortsätze in die umgebende Vakuole, die die Anlage des Linin-

gerüstes darstellen. Man kann den Vorgang so auffassen, daß im Nukleolus Chromatin und Plastin sich sondert, wie das ja auch sonst vorkommt, und daß letzteres in das Linin übergeht. Es war dies bei *Arge pagana* der Fall.

Nicht stets bildet sich der Trophonukleus dort, wo das Granulum aufgetaucht ist. Dies gilt für die in den Nährzellen entstandenen, denn diese treten in der Regel als solche in die Eizelle über und wandeln sich dann erst zu Trophonuklei um. Dies wird einmal dadurch bewiesen, daß man die Granula auf allen Stadien dieser ihrer Wanderung vom Ort der Entstehung bis zur ersten Entfaltung nachweisen kann, und wird dann dadurch erhärtet, daß sie unter Umständen schon dort mit der Erzeugung von Kernchen einsetzen, wo sie es gewöhnlich noch nicht tun. Es ist dies in den Nährzellen der Fall. Kein Untersucher konnte bisher akzessorische Kerne im Nährzellplasma auffinden. Wir haben sie bei einer Reihe von Formen entdeckt, so bei *Solenius*, *Andrena*, *Camponotus* und *Polistes*. Bei den Blattwespen kommen sie scheinbar nicht vor. Das Auftreten ist aber ein mehr gelegentliches und sicherlich von keiner physiologischen Bedeutung für die Eibildung. Der Kernbildungsprozeß setzt vielmehr verfrüht ein und bildet dann ein Moment größerer Eiähnlichkeit für die Nährzellen, bei denen ja auch sonst Reminiszenzen an ihre ursprüngliche Einatur auftreten. Es ist wohl kein zufälliges Zusammentreffen, daß die Trophonukleusbildung bei manchen Formen ausschließlich in den dem Ei näher liegenden Nährzellen ansetzt, die auch sonst durch mehrere Faktoren sich eiähnlicher verhalten, so durch wesentlich gesteigertes Wachstum, weniger intensive sekretorische Tätigkeit, gelegentlich nahezu ganz unterbleibende Fragmentation des Nukleolarapparates. Daß diese in Nährzellen entstandenen Trophonuklei als solche noch in das Ei übertreten, scheint mir sehr unwahrscheinlich; ich habe keinerlei Anhaltspunkte dafür gefunden, wenngleich der Vorgang natürlich sehr wohl im Bereich der Möglichkeit liegt.

Die Zurückführung der Trophonuklei auf Granula chromatischen Charakters bringt die wichtige Frage nach deren Herkunft mit sich. Damit kommen wir auf den schwierigsten Punkt der vorliegenden Untersuchung. Die merkwürdigen Potenzen dieser Chromatinkörner, die wir nun kennen, lassen zunächst die Vermutung auftauchen, daß sie Teilchen des Eikernes beziehungsweise des Nährzellkernes sein möchten, die diesen verlassen haben und in das Plasma übergetreten

sind, also das, was man seit R. Hertwig als Chromidien zu bezeichnen pflegt. Ich habe daher mein ganzes Augenmerk immer wieder auf die Stadien ihres ersten Auftretens gelenkt und insbesondere geprüft, ob zu dieser Zeit sich ein Austritt von Substanzen aus dem Kern wahrnehmen läßt; niemals konnte ich jedoch einen direkten Durchtritt beweisen, wenn auch manchmal die mehr gefühlsmäßige Betrachtung der Bilder dazu drängte, wie zum Beispiel bei einer Figur wie auf Taf. 7, Fig. 19.

Zu der Zeit, als das Bestreben bestand, die Existenz von echten Chromidien auch bei Metazoen überall nachzuweisen, würde man derartige Stadien wohl ohne Bedenken als Chromatinaustritt gedeutet haben. Aber mit Recht ist man, durch die vielfache Kritik dieser Bemühungen, die, wenn auch in vielem zu weitgehend und in ihrem Ton nicht selten das Maß des Zulässigen überschreitend, im großen und ganzen berechtigt war, bei der Beurteilung dieser Frage vorsichtiger geworden.

Uebersehen wir die Beobachtungen, die wir über das Auftreten der chromatischen Granula gesammelt haben, so können wir zunächst mit Bestimmtheit sagen, daß dasselbe in vielen Fällen in einem zweifellosen Zusammenhang mit den Kernfunktionen steht. In den Nährzellen ist es die Regel gewesen, daß die fragliche Substanz dicht an der Kernmembran auftauchte, ja ihr vielfach in Käßchen direkt aufsaß oder flach nach Art von Amöben auflag. Erst in der Folge wanderte sie dann in das entferntere Plasma der Zelle. Auch in der Eizelle war es oft die Kernnähe, in der die chromatische Substanz auftrat. Man erinnere sich an die Sachlage etwa bei *Camponotus* oder *Myrmecina* oder zeitweise bei *Andrena*. Diese Lagebeziehung konnte noch dadurch eindringlicher gemacht werden, daß um den Kern besondere aus konzentrischen Lamellen bestehende Plasmazonen auftraten, die ohne Zweifel den Ausdruck irgendwelcher Beeinflußung des Plasmas durch den Kern darstellen, und daß dann dieser Bereich der Zelle es war, in dem die Granula zunächst sich fanden. Vor allem gilt dies für die Nährzellen, aber in einem Fall war es in extremer Weise auch am Eikern verwirklicht. Es war bei der Ichneumonide *Rhyssa*, wo sich zwischen das ursprüngliche Eiplasma und den Kern eine nachträglich entstandene flüssigkeitsreiche Zone einschob, die gegen das alte Plasma sich durch eine neugebildete Membran abschloß und in der nun die Chromatinkörnchen und dann

die akzessorischen Kerne auftauchten. Sie wurden hiedurch so dicht an den Eikern gepreßt und ausschließlich in dieser schmalen Zone gebildet, daß sie ganz den Eindruck einer Bildung des Eikerns machten und von mir ursprünglich ja auch irrtümlich als eine Art innere Knospung desselben gedeutet wurden. In diesem Zusammenhang muß ferner daran erinnert werden, daß in Fällen, wo der Eikern bereits dicht von akzessorischen Kernen umgeben war, neu hinzutretende, kleinere Kernchen zwischen den schon gebildeten und der Kernmembran sich einschoben.

Ferner wiesen die Nukleolen der Kerne mehrfach Beziehungen zur Membran auf. Wir sahen sie bei den Hummeln gerade zu der Zeit, als die Granula zuerst im Plasma auftreten, diese offenbar völlig durchsetzen und in hohem Grade sich nach außen vorwölbend. Bei *Myrmecina* setzten sie sich ebenfalls dicht an der Membran fest. Vielfach waren es zahlreiche Randnukleolen, die im Eikern plötzlich schwanden und oft harmonisierten ihre Größen mit denen der außen auftretenden Granula.

Zu diesen rein topographischen Momenten gesellen sich aber noch zwei weitere Tatsachenkomplexe, um die Mitbeteiligung des Eikernes beziehungsweise des Nährzellkernes an der Produktion der chromatischen Substanzen im Plasma zu belegen. Zunächst das Verhalten der Nukleolarsubstanz im Eikern bei Tieren, die besonders um diesen die akzessorischen Kerne auftreten lassen. Wir haben in solchen Fällen immer wieder die Erfahrung machen können, daß dem massenhaften Entstehen von akzessorischen Kernen um den Eikern eine frühzeitige Erschöpfung des Nukleolarapparates in diesem parallel geht. In sehr deutlicher Weise war dies zum Beispiel bei *Andrena* der Fall. Der Kern hat hier riesige Chromatinnukleolen gebildet und bald, nachdem nun ihm dicht angelagert, eine große Menge akzessorische Kernchen aufgetreten ist, lassen sich nur noch bescheidene Reste nachweisen! Ähnlich war es bei *Osmia rufa*. Bei *Myrmecina* lagen die Dinge auch so, der Verbrauch an Nukleolenchromatin war besonders im jungen Ei ein beträchtlicher, einer der Nukleolen wuchs außerordentlich heran, um sich dann plötzlich aufzulösen. Bei diesen Tieren liegt also der Höhepunkt der Nukleolenentfaltung auf einem sehr jungen Stadium des Eies, unter Umständen vor jeder Dotterbildung und der größte Teil des Eiwachstums wird mit einem an Nukleolen und damit an Chromatin armen Kern durchgeführt. In anderen Fällen wird man des ständigen

Nukleolenverbrauches erst bei genauerem Zusehen gewahr, denn in ihnen finden sich lange Zeit etwa gleich viel Nukleolen im Eikern, aber stets in Vermehrungszuständen, also in rasch zu durchlaufenden Bildern, die auf eine fortwährende Auflösung und Neubildung schließen lassen.

Umgekehrt ist der Nukleolarapparat bei Objekten, die keine engen topographischen Beziehungen zum Eikern aufweisen, in hohem Maße stabil. Man vergleiche zum Beispiel *Bombus* mit *Andrena*! Bei der Hummel ist ein großer Teil der Kernchen in seiner Anlage als Nährzellprodukt zu betrachten und die Nukleolenmenge ändert sich daher anfangs nicht wahrnehmbar; erst in älteren Eiern, in denen auch um den Eikern Ansammlungen auftreten, wird sie reduziert. Vor allem aber ist bei den Blattwespen übereinstimmend ein großer Reichtum an zum Teil komplizierten Nukleolen noch in sehr alten Eiern zu konstatieren gewesen und gerade diese Tiere waren es auch, die n i e engere topographische Beziehungen der Trophonuklei zum Eikern aufwiesen. Verbraucht wurde allerdings auch hier ein Teil der Nukleolen im weiteren Verlaufe des Eiwachstums, aber keineswegs so plötzlich wie beim Typus *Andrena*, und das ausgewachsene Ei enthielt noch stattliche Mengen (siehe z. B. Arge!).

Diesen zwei Gruppen von Erscheinungen entspricht auch jeweils die Volumenentfaltung des Eikerns. Es ist eine durchgängige Regel, daß bei Tieren mit akzessorischen Kernchen um den Eikern und frühzeitiger weitgehender Erschöpfung der Nukleolen in diesem derselbe nicht mehr zu wachsen vermag, sondern sehr unscheinbar bleibt; bei solchen aber, deren Trophonuklei wir in erster Linie als von den Hilfszellen geliefert oder doch wenigstens fern vom Eikern im Ei-plasma auftauchen sahen, mächtig heranwächst (*Tenthrediniden*). Ein interessantes Mittelglied bezüglich der Wachstumsintensität des Eikernes stellen die *Ichneumoniden* dar. Auch hier stimmen die Bildungsverhältnisse der akzessorischen Kerne aufs beste dazu; denn es dauert lange Zeit, bis um den Eikern ansehnliche Massen von solchen auftreten. Von diesem Augenblick an aber wächst auch hier bei den untersuchten Formen der Eikern nicht mehr. (Die kurze frühe Bildungsperiode am Eikern von *Rhyssa*, die wieder rückgängig gemacht wird, spielt hierbei keine entscheidende Rolle.)

Von vornherein mußte es schon wahrscheinlich erscheinen, daß für den Fall, daß sich Beziehungen der chromatischen Substanzen im Plasma zum Kern aufdecken lassen, diese zu den Chromatin-

nukleolen bestehen, denn nicht nur ist das ja die einzige basichromatische Substanz in diesem, sondern die Entwicklungsgeschichte der Trophonuklei hat uns ja auch gezeigt, daß diese Chromatingranula selbst geradezu als Nukleolen bezeichnet werden dürfen, denen nur zunächst der übrige Kern dazu fehlt. Dies wird nun schon durch die eben besprochenen Parallelerscheinungen verwirklicht, noch eindringlicher aber durch die zweite nun zu behandelnde Tatsachengruppe.

Wir haben gefunden, daß unter Umständen die basichromatischen Nukleolen bereits im Kern sich zu neuen Kernen entfalten können. Es geschah dies am häufigsten in den Nährzellkernen, gelegentlich aber auch im Eikern und in den akzessorischen Kernen selbst. Das erstere haben wir bei *Solenius*, *Andrena*, *Camponotus*, *Polistes* beobachtet, also genau in den Fällen, in denen sich auch im Nährzellplasma akzessorische Kerne gefunden haben. Bezüglich der Einzelheiten dieses Entwicklungsvorganges verweise ich auf die Angaben im speziellen Teil, besonders für *Solenius* habe ich sie genauer angeben können. Das wesentliche dabei ist, daß der unregelmäßige Nukleolus eine Abrundung erfährt, seine Substanz in Plastin und Chromatingranula sondert, die beiden Stoffe, die sonst gewöhnlich in den „Chromatinnukleolen“ der Nährzellen nicht färberisch trennbar gemengt sind, und vor allem durch Flüssigkeitsaufnahme sich vergrößert. Auch das Plastin vermehrt sich sichtlich dabei, wird wabig und geht unmittelbar in das Liningerüst des Kernes über. Die Gebilde, die so entstehen, sind ganz wie Kerne gebaut, besitzen eine Membran und Nukleolen. Ein Unterschied zwischen ihrer Entstehung und der bei den akzessorischen Kernen üblichen besteht darin, daß im ersteren Fall nicht um den persistierenden Nukleolus die übrigen Kernteile erzeugt werden, sondern die ursprüngliche Nukleolenoberfläche mit der Kernoberfläche identisch ist. Dagegen ist die Ähnlichkeit mit den bei *Arge* beobachteten Verhältnissen eine recht weitgehende, wo auch der Nukleolus des Trophonukleus nur einen Teil des ursprünglichen Chromatinkörpers darstellte und ein anderer in das Gerüst einging. Plastin und Linin scheinen überhaupt recht verwandte Substanzen zu sein. Außerordentlich kernähnliche Gebilde entfalteten sich ferner im Eikern von *Allantus*. Sie entstehen aus sehr bescheidenen Anfängen in den Maschen des Tetradenklumpens, wahrscheinlich auf kleine, dort sich vorher schon findende Chromatingranula zurückgehend. Fänden wir sie im Plasma,

so würden wir sie aus morphologischen und färberischen Gründen unbedenklich als akzessorische Kerne bezeichnen.

Endlich war es auch bei einer Allantus-Art, wo wir vereinzelt den Trophonukleus mit einigen sich drängenden kleineren Kernchen nahezu ganz erfüllt antrafen.

Es mag auf den ersten Blick etwas kühn erscheinen, diese Dinge als Kerne anzusprechen. Aber, wenn man bedenkt, was uns die Hymenopterenovarien über die Entfaltung von zweifellosen Kernen aus einem in der Folge sich als Chromatinnukleolus bekundenden Korn im Plasma lehrten, ferner, daß dieser Prozeß in den Nährzellen nur dann verfrüht abläuft, wenn die fragliche Kernbildung auch in den Kernen vor sich geht, endlich, daß wir auch sonst triftige Gründe für die Beziehungen des Chromatins im Plasma zu dem der Nukleolen der Kerne voranden und daß solche Kernbildung im Kern sonst nirgends bisher in dieser Weise beobachtet werden konnte, so scheinen mir diese Bedenken zu schwinden. Ich glaube vielmehr, daß diese merkwürdigen Tatsachen als eine wesentliche weitere Stütze dafür verwertet werden dürfen, daß eine große Verwandtschaft, wenn nicht Wesensgleichheit, zwischen Nukleolus im Kern und dem Ausgangsmaterial der Trophonuklei im Plasma besteht.

Es ist nicht sehr wahrscheinlich, daß diese endogenen Kerne den Mutterkern verlassen können, vielmehr halte ich dafür, daß man ihre Bildung in den Nährzellen ebenso deuten muß, wie ihr Auftreten im Plasma derselben, nämlich auf Grund einer Hemmung in der sekretorischen Tätigkeit der Zelle, die zu einer Art Stauung und verfrühten Kernbildung führt, während sie normalerweise erst in der Eizelle einsetzt. In analoger Weise möchte ich den Fall im Allantus-Eikern erklären; und wenn gelegentlich der Prozeß auch in einem Trophonukleus einsetzt, so stellt dies natürlich auch nur eine anormale Erinnerung an die latenten Bildungspotenzen dar, die in einem Chromatinnukleolus ganz allgemein zu ruhen scheinen.

Ich sage „allgemein“, denn ich habe den Eindruck gewonnen, wie wenn ähnliche Nukleolenformen gar nicht so selten wären und nur nicht so leicht wie hier einer richtigen Deutung zugänglich seien; Ich komme damit auf eine alte Auffassung Carnoy's zurück, der neben den üblichen Typen der Nukleolen noch den eines „nuc-léole-noyau“ in seiner *Biologie cellulaire* (1884) aufstellte. Von ihnen schreibt er: „Lorsqu'on examine attentivement ces nucléoles, on y trouve tous les éléments du noyau ordinaire: une membrane,

une portion protoplasmatique et un élément nucléinien.“ Er gibt hierzu ein Bild vom Eikern von *Nephthys scolopendroides* (Anneliden), das sehr an die in Frage stehenden Nährzellkerne erinnert, und einen meiner Ansicht nach weniger überzeugenden Kern von *Lithobius*. Jedoch schon in seiner *Biologie cellulaire* verwechselt er diese Fälle, in denen es sich um Bildungen handelt, die sicher auf wirkliche Nukleolen zurückführbar sind, zum Teil mit Zusammenballungen der Chromosomen, so im *Spirogyrakern*, von denen wir ja selbst gesehen haben, eine wie große Nukleolenähnlichkeit sie gewinnen können und seine Schüler scheinen in der Folge noch viel mehr in diesen Fehler verfallen zu sein; darum wurde, nicht mit Recht, in der neueren Literatur dieser Nukleolentypus, für den allein eigentlich der Begriff *nucleolus*, Kernchen im Kerne, paßte, allgemein wieder gestrichen.

Der Zytologie der Protozoen aber haben wir es zu danken, wenn heute eigentlich der Gedanke eines oder vieler Kerne in einem Mutterkern gar nichts Ungewohntes mehr ist. Ich denke dabei an all die Erscheinungen, die *Hartmann* dazu geführt haben, den Begriff der „polyenergiden Kerne“ zu prägen. Die polyenergiden Kerne der Protozoen sind auf eine zeitweise Teilungshemmung zurückzuführen, in unserem Fall müssen wir das ursächliche Moment wie schon gesagt, auch in einer Art Stauung, allerdings der Sekretion, suchen; es dünkt mich, daß beide Dinge sich nahe berühren.

Ein fundamentaler Unterschied aber ist dadurch auch bedingt. Ein *Thalassicola*-Kern birgt viele generative Kernanlagen, ein *Hymenopterennährzellkern* oder *Eizellkern* schließt die Anlagesubstanz für zahlreiche rein trophische Kerne in sich.

Kehren wir nun wieder zu unserem Ausgangspunkt, der Frage nach der ersten Entstehung der Chromatingranula im Plasma der Ei- und Nährzellen, zurück! Wir konnten feststellen, daß ein Teil von ihnen unzweifelhafte Beziehungen zum Nukleolarapparat des Kernes besitzt. Sie wurden erhärtet durch ihre Lage und die der Nukleolen, das ihrem Auftreten parallele Abnehmen der letzteren, die Fähigkeit der letzteren, Kerne bereits im Kerne zu bilden, wie jene es im Plasma tun. Aber wir dürfen darüber nicht vergessen, daß wir schon eingangs betonen mußten, daß ein tatsächlicher Durchtritt der Nukleolen durch die Membran bis jetzt nicht zu beweisen war. Es bleibt daher die Möglichkeit, daß nur ein indirekter Zusammenhang besteht zwischen beiden Körpern, derart, daß die Nukleolen

im Kern abgebaut werden, in einer färberisch nicht faßbaren Form auf osmotischem Weg die Kernmembran passieren und im Plasma wieder zum Aufbau des Chromatins verwendet werden. Denn um den Parallelismus der Erscheinungen im Kern und im Plasma kommen wir nicht herum.

Andererseits glaube ich nicht, wie G o l d s c h m i d t, daß ein negativer Befund für die Frage einer Chromatinemission ganz ohne Belang ist, wenn er sich auf so viele Objekte und ein jahrelanges Studium gründet. Ich stimme v o n K e m n i t z (1912) in diesem Punkt völlig bei. Wir sind damit an das schwierigste Kapitel der Chromidienlehre gekommen, an dem die Erkenntnis augenblicklich kaum Fortschritte machen wird. Kann man doch der Annahme eines direkten Chromatinaustrittes entgegenhalten, daß kolloidale Körper wie das Chromatin überhaupt eine tierische Membran nicht passieren können (z. B. K e m n i t z 1912). Und wenn wir uns bei den Physiologen über die physikalische Beschaffenheit der Kernmembran orientieren wollen, so ist dies kaum möglich. In H ö b e r s umfangreicher Biochemie der Zelle fehlt im Sachregister der Begriff Kern wie Kernmembran gänzlich.

Es würde zu weit gehen, hier die große Literatur über den Chromidalapparat der Metazoenzelle einer Revision zu unterwerfen, wenn es auch etwas an sich sehr Notwendiges wäre. Ich meine aber, wenn wir auch hiebei eine große Anzahl von Angaben wieder streichen müssen, z. B. über einen Austritt während des Bukettstadiums, so bleibt doch eine Anzahl von Beobachtungen bestehen, die eine Chromatinemission sehr nahe legen, wenn auch nicht absolut beweisen; nur wissen wir nichts über die physikalisch-chemische Weise des Durchtrittes. Es sind das vor allem die Fälle des scheinbaren „Ausschwitzens“ von Chromatin, das auch von vorsichtigen Autoren mehrfach behauptet wird (z. B. für Zoogonus von W a s s e r m a n n). Auch die Tröpfchen im Ei von Mesostoma scheinen mir nach der Beschreibung v. V o s s wirklich aus dem Kern zu stammen; sie verhalten sich färberisch ganz wie unsere Granula. v. V o s s gibt allerdings an, daß der Kern zur Zeit ihres Austrittes der Membran überhaupt entbehre. Auch gegen Bilder, wie sie z. B. vor kurzem K. E. Schreiner für Fettzellen gegeben hat, wird man schlechterdings nichts einwenden können. Daß es sich dabei um Nukleolar-substanz handelt, ist hier unwesentlich.

Was den Wahrscheinlichkeitsgehalt der Angaben über Chro-

matinaustritt aus dem Kern der Protozoen betrifft, so liegen die Verhältnisse ähnlich. Unter vielen unsicheren und sicher falschen finden sich unanfechtbare; ich denke dabei vor allem an den Chromidialapparat der Monothalamen und der Radiolarien (Aulacantha). Der erstere war es ja, der den Anstoß zur Aufstellung der Chromidienlehre gegeben hat. R. Hertwigs Gründe waren zweierlei Natur. Die Struktur glich färberisch dem Chromatin und ließ Kerne aus sich hervorgehen, zwei Motive, die wir in ganz der gleichen Weise anführen können. Daß die von uns beschriebenen Verhältnisse auch in diesem zweiten Punkt mit denen bei Arcella übereinstimmen, könnte man in gleicher Weise, wie Hertwig es seinerzeit getan hat, als ein hervorragendes Moment zugunsten der Annahme eines echten Chromidialapparates ansehen, das keine von allen Untersuchungen über Metazoenchromidien bisher anführen konnte. Aber wir werden in der Folge noch zu begründen haben, daß dies nicht geschehen darf. Die Dinge liegen hier bei genauerem Zusehen doch etwas anders; denn das Arcellenchromidium läßt generative Kerne aus sich hervorgehen und der Zwang, sie irgendwie vom Primärkern abzuleiten, ist damit ein gebieterischer; die Hymenopterenkerne aber entbehren des generativen Materials durchaus. Die Art des Austretens von Chromatin wird bis jetzt am eingehendsten wohl von Popoff für *Euglypha alveolata* geschildert. Die normale *Euglypha* ist frei von Chromidien und dieses wird erst vor der Encystierung gebildet. Zunächst liegt solches ausschließlich dicht um den Kern, später breitet es sich im Plasma aus; der Kern aber ist anfangs sehr chromatinreich, schließlich aber färbt er sich nur noch ganz blaß und verliert endlich die letzten Chromatinspuren, so daß er nur noch als heller Raum vorhanden ist. Die wichtigsten Gründe sind also wiederum: färberisches Verhalten, topographische Beziehungen und parallele Erschöpfung des Chromatins im Kern. Wir können die Popoffschen Bilder so direkt mit solchen von *Andrena* oder *Myrmecina* vergleichen.

Wenn es aber bei *Euglypha* recht gezwungen erscheinen würde, das Kernchromatin abbauen und außen wieder aufbauen zu lassen, bleibt bei unseren Objekten diese Möglichkeit eben doch bestehen und der Begriff der „farblosen Chromidien“, den Moroff geprägt hat, mag auf den ersten Blick etwas absurd erscheinen, aber entbehrt in solchen Fällen doch nicht einer gewissen Berechtigung, wenn man damit andeuten will, daß eine Materialverwendung aber

unter Einschaltung färberisch nicht nachzuweisender Zustände vorliegt oder vorliegen könnte.

Wir lassen die Frage also unentschieden, ob direkte Kontinuität oder „farblose Chromidien“ vorliegen, können aber mit Sicherheit sagen, daß einer der beiden Prozesse sicher verwirklicht ist und halten damit an dem wesentlichen Inhalt der Chromidienlehre fest¹⁾. Ein hauptsächlicher Grund, warum wir so vorsichtig sind, besteht darin, daß wir andererseits gefunden haben, daß die angeführten Beziehungen unter Umständen fehlen können. Ein Teil der Trophonuklei, soweit sie nicht eng um den Kern entstanden, sondern fern von ihm im Eiplasma, ließ sich ungezwungen auf Chromatingranula zurückführen, die aus den Nährzellen eingewandert sind und dort in Kernnähe auftauchten. Für einen anderen, allerdings kleineren, gelang dies aber nicht. Es stellten sich vielmehr Fälle ein, in denen keine ausreichende Kontinuität zwischen Nährzellsekret und den jüngsten Stadien der Trophonuklei sich konstruieren ließ. So traten die ersten Spuren bei *Arge pagana* als kleinste Granula auf, die ferne vom Eikern gerade in der hinteren Hälfte des Eies dicht unter der Eioberfläche entstanden und sich später mit einer Vakuole umgaben. Das Innere des Eies aber war sehr arm an färbbaren Granulis, vielmehr gewann man den Eindruck eines spontanen Auftretens an einer besonders bevorzugten Stelle. Ähnlich lagen die Dinge bei *Allantus*, wo ich eine Zone unter der Eioberfläche fand, in der sich ebenfalls eine Neubildung von Chromatinkörnchen abspielte. Z u ä u ß e r s t im Ei lagen kleinste, schwach färbbare Granula, weiter innen nahmen sie mehr Farbe an, wurden größer und erzeugten eine Vakuole. Ueberzeugen wir uns in solchen Fällen von der Möglichkeit einer Chromatinsynthese im Plasma ohne erkennbare Beziehungen zu Kernsubstanzen, so müssen wir natürlich eine solche auch überall dort im Auge behalten, wo zum mindesten ein großer Teil der Granula aus den Nährzellen stammt, etwa in den dichten Ansammlungen von Kernbildungsstadien am vegetativen Pol von *Andrena*.

Es liegt nahe, in diesen Fällen angesichts der oberflächlichen Lage an eine Beteiligung der Follikelzellen zu denken in der Weise,

¹⁾ Angesehen des ganzen Tatsachenmaterials der akzessorischen Kerne kann man es unmöglich gelten lassen, daß die Chromidienlehre bei den Metazoen als völlig haltlos hingestellt wird. (S. Doflein Protozoenkunde 1916).

daß Stoffe, die durch sie in das Ei gesandt werden, bei der Chromatinsynthese eine Rolle spielen, ähnlich wie vielleicht nicht zu färbende Produkte aus dem Kern austretend sich an der Granulabildung um diesen beteiligen.

Schon L o y e z hat sich ja dafür ausgesprochen, daß vielfach die akzessorischen Kerne ein Produkt des Follikels seien; da sie in ihnen aber keine Kerne, sondern gewöhnliche Sekretbläschen sah, begegneten dem Gedanken für sie keinerlei Schwierigkeiten. Bei unserer Auffassung aber liegt hier ein wichtiges Problem vor. Haben wir ein Recht, eine Chromatinsynthese im Plasma anzunehmen? Nach Ansicht der Physiologen wohl sicher, wir können als Zeugen den hervorragenden Mikrochemiker M c C a l l u m (1908) und andere nennen. Die Zytologen aber scheinen sich unter dem Einfluß der Chromidienlehre nicht mit dem Gedanken befreunden zu wollen. Alles Chromatin aus dem Kern, kann als ihr Wahlspruch gelten. Zweifellos ist es auch das Gegebene, bei morphologischen Untersuchungen zunächst stets nach dieser Richtschnur die Dinge zu prüfen, und in der vorliegenden Untersuchung haben wir es auch so gehalten, sonst wird unkontrollierbaren Angaben Tor und Tür geöffnet. Aber man darf den Dingen hiebei nicht Gewalt antun, und um einen solchen Fall scheint es sich hier zu handeln.

Es haben sich auch bereits Stimmen gefunden, die von einem morphologischen Nachweis der Chromatinbildung im Plasma sprechen. So tritt v o n K e m n i t z (1912) lebhaft für eine solche ein und erklärt gewisse Strukturen in den Askarismuskelnzellen als derart entstandenes Metachromatin. Was die merkwürdigen Bilder betrifft, die er als Aufnahme von im Plasma um den Kern aufgetretenem Chromatin deutet, wobei eine neue Kernmembran dieses an den alten Kern angliedern soll, so möchte ich sie allerdings doch im umgekehrten Sinn deuten. Es scheinen mir hier ähnliche Verhältnisse wie bei Rhyssa vorzuliegen. Der Kern hat eine Bildung von Chromatinschollen im Plasma verursacht und diese konnten sich nicht von ihm wegbewegen, da das Fibrillenkörbchen, das ihn hier umgibt, ein Hindernis darstellt und bei genügender Füllung des beschränkten Raumes den Eindruck einer neuen äußeren Membran macht. v o n K e m n i t z sagt ja selbst, daß diese merkwürdigerweise von den Stützfibrillen gebildet zu werden scheine.

Aber es sind auch noch andere Erscheinungen, die für die Bildung von Nukleoproteiden im Plasma sprechen. Ich rechne hierzu

die so häufige diffuse Chromatizität in jungen Eizellen, das was Jørgensen als Prosekret in den Piscicoladrüsen beschrieben hat, manche andere Struktur im Drüsenzellplasma, die sich chromatisch färbt und nichts mit Mitochondrien zu tun hat, die Volutinbildung bei *Haematococcus* nach Reichenow (1909), gewisse Erscheinungen an Dotterkernen im Ei und andere. Natürlich sind auch damit recht verschiedenartige Körper zusammengefaßt, aber sie scheinen mir doch alle eine weitgehende Verwandtschaft zum Kernchromatin gemeinsam zu haben. Die Chromidienlehre allerdings suchte oder sucht zum Teil heute noch diese Dinge direkt vom Kernchromatin abzuleiten, aber es macht nicht den Eindruck, daß ihr dies wirklich gelingt. Für ihre Weiterentwicklung wird es nur gedeihlich sein, wenn sie den Inhalt der Theorie erweitert und den Nachdruck auf die Existenz von Nukleoproteiden im Plasma legt, die teils hier entstanden, teils dem Kern entstammt sind.

Nur in diesem Sinne glaube ich also auch das Auftreten der akzessorischen Kerne fern vom Kern erklären zu können. Entscheidet sich die Zukunft auch für die Entstehung der Chromatingranula am Kern aus „farblosen Chromidien“¹⁾, dann handelt es sich natürlich auch hier schon um eine Chromatinsynthese im Plasma.

Wie wir im Ei Chromatin an der Oberfläche der Zelle entstehen sehen, so finden wir auch das entsprechende Sekret in den Nährzellen manchmal nur recht entfernt vom Kern vor, so zum Beispiel bei *Bombus*. Für dieses gilt dann natürlich die gleiche Möglichkeit.

Wir haben schon im speziellen Teil darauf hingewiesen, daß man natürlich die Hypothese äußern könnte, auch in solchen Fällen träten „farblose Chromidien“ aus dem Kern und begäben sich bis an die Zelloberfläche. Dergleichen ist natürlich völlig unkontrollierbar, und läßt deutlich empfinden, wie wir hier an einem Punkt herumtasten, der zurzeit unserer Erkenntnis verschlossen ist. Hier könnten außer neuen mikrochemischen Methoden höchstens nach einer Seite hin extrem entwickelte Objekte weiterhelfen.

Eine große Schwierigkeit brachte die Tatsache in die Untersuchung, daß nun nicht etwa diese verschiedenen Bildungsmöglichkeiten (Nährzellsekretion, Eikernsekretion, Chromatinbildung an der

¹⁾ Ich finde den Ausdruck keineswegs glücklich, aber benütze ihn als eine kurze Bezeichnung für die auf Seite 161 auseinandergesetzte Möglichkeit.

Oberfläche) in je einem Objekte ausschließlich sich verwirklicht, sondern in verschiedener Weise verknüpft und zeitlich sich ablösend finden. An einigen Beispielen sei dies hier nochmals erläutert. Bei *Solenius* leitete sich ein großer Teil der Trophonuklei von den Nährzellen ab, erst sehr spät machen Ansammlungen um den Kern wahrscheinlich, daß auch er sich beteiligt; bei *Andrena* ließ sich auch ein großer Teil auf Nährzellsekret zurückführen, ziemlich früh aber setzte auch eine lebhaftete Beteiligung des Eikerns selbst ein, eine völlige Neubildung im Eiplasma für einen dritten Teil endlich war sehr wahrscheinlich.

Bei den Ameisen (*Camponotus*, *Myrmecina*) begann umgekehrt zuerst der Eikern selbst sich lebhaft mit der Kernchenbildung zu befassen und erst als er der Erschöpfung nahe war, setzte die Entstehung derselben aus Nährzellsekret ein; eine Neubildung im Plasma fern vom Kern scheint hier aber gar nicht vorzukommen. Bei den Blattwespen überwiegt über die Anteilnahme des Eikerns jedenfalls beträchtlich die der Nährzellen und die selbständige Chromatinsynthese im Plasma. Bei *Allantus* spielt die erstere die größere Rolle, bei *Arge* die letztere. Bei *Rhyssa* kommen gar vier Bildungsmöglichkeiten in Betracht. Als erste, zeitlich sehr spät auftretend, taucht eine sehr beschränkte Generation am Eikern auf und degeneriert wieder, hierauf treten die Nährzellen in Tätigkeit und entstehen wahrscheinlich auch Granula im Eiplasma *de novo*, und schließlich erwacht die Tätigkeit des Eikernes wieder, aber viel lebhafter als das erstemal.

Dieses Objekt ist uns auch deshalb besonders wertvoll, weil wir ihm die Tatsache entnehmen können, daß diese einzelnen Wege ziemlich labiler Natur zu sein scheinen. Denn hier haben wir in der ersten wieder rückgängig gemachten Tätigkeitsperiode des Eikerns unzweifelhaft eine heute für das Objekt wertlose Reminiszenz zu sehen. Denken wir uns dieselbe normal durchgeführt, so kommen wir auf einen Typus, der dem der Wespen und Ameisen in hohem Grade ähnelt und würde sie ganz ausgelöscht, was ja bei anderen Ichneumoniden tatsächlich der Fall ist, so nähern wir uns sehr dem Verhalten der Blattwespen; mit dieser Mittelstellung stimmt auch, wie wir gesehen haben, die Wachstumsintensität der Kerne und ihr Nukleolenreichtum völlig überein.

Wenn wir an dieser Stelle uns einen Augenblick Rechenschaft abgeben, wie sich überhaupt der Verwandtschaftsgrad der unter-

suchten Objekte zu ihren zytologischen Charakteren verhält, so finden wir, wie auch sonst, enge Beziehungen. Die Wespen, die Hummeln, die Ameisen, die Blattwespen erscheinen recht einheitlich bezüglich der akzessorischen Kerne und nachdem man viele Objekte studiert hat, wird man an einem einzigen Ei, vor allem auf jüngeren Stadien, die Gruppe erkennen können. Etwas weniger geschlossen stellen sich die Ichneumoniden dar, vor allem aber sind die Apiden eine Gruppe, die weitgehenden Unterschieden in dem Verhalten der akzessorischen Kerne Raum läßt. Man vergleiche *Andrena*, *Sphex*, *Prosopis* und *Bombus*. Ganz allgemein kann man sagen, daß mit der Verengerung des verwandten Kreises die Gleichheit im Zellgeschehen zunimmt. Die Hymenopteren-Eibildung gewinnt durch das so weit verbreitete Vorkommen der akzessorischen Kerne schon einen sehr einheitlichen Charakter, um einen Grad geschlossener sind die Eigenschaften der Unterfamilien, etwa der Vespiden oder Tenthrediniden, noch einförmiger die Verhältnisse innerhalb einer Gattung, zum Beispiel bei *Bombus*, wo ich eine Reihe von Arten vergleichen konnte, um erst innerhalb der Art eine völlige Einförmigkeit zu erlangen. Zelluläre Vorgänge beziehungsweise die hinter ihnen stehenden physiologischen Eigenschaften verhalten sich hier genau wie morphologische Charaktere und sind bei der Artbildung einem diesen parallellgehenden Wechsel unterworfen.

c) Ihre Degeneration.

Nachdem wir die akzessorischen Kerne bis auf den Höhepunkt ihrer Entfaltung begleitet haben, müssen wir uns mit ihrem weiteren Schicksal befassen. Allen ist gemeinsam, daß sie vor Ablauf der Eireifung degenerieren.

Nur in Ausnahmefällen trifft man die letzten Reste derselben noch, wenn der Eikern seine erste Reifespindel anlegt, die bei allen Hymenopteren wenigstens zu einem guten Teil noch vor der Besamung und Eiablage gebildet wird. Wir haben verschiedene Wege der Degeneration vorgefunden, selbst innerhalb ein und desselben Eies. Vielfach wurde sie eingeleitet durch eine Hyperchromasie des Kernes, der dann von einem stark färbbaren Balkenwerk oder von einzelnen Schollen erfüllt war; in anderen Fällen schwand umgekehrt das Chromatin fast völlig und die Nukleolen schienen dann nur noch aus Plastin zu bestehen, unter Umständen mit geringen chromatischen Einschlüssen, so zum Teil bei *Andrena* und sehr deutlich bei Ten-

thredo mesomelas, wo sich ganz das gleiche Verhalten im Eikern selbst fand. Bald ließen sich bei den stark färbbaren Kernchen alle Uebergänge zu zweifellosen Dotterkugeln finden, bald verschwanden die verblassenden Gebilde spurlos den Augen des Mikroskopikers. Mitunter kommt es zu einer Auflösung der Kernmembran, wie vor einer Teilung. Es handelt sich dann stets um Kerne mit oft recht regelmäßig geformten Chromatinbrocken, die so frei und schließlich aufgelöst werden.

Einen besonderen Typus stellt es dar, wenn in dem alternden Trophonukleus eine große Dotterkugel derart gebildet wird, daß Nukleoli und Kernmembran noch lange zu erkennen sind. Es handelt sich dann also lediglich um eine Metamorphose des Linins und Enchylems. Dieser Prozeß tritt nicht häufig ein, wir sind ihm nur bei Trogus begegnet, G o v ä r t s fand ihn bei seinem Objekt, einer Blattwespe, ebenfalls. Daß die Kernchen in Dotter übergehen, wurde natürlich auch schon von L o y e z angenommen, die ja in ihnen nie etwas anderes als Dottervorstufen gesehen hat.

d) I h r e F u n k t i o n .

Da die ganze Erscheinung also nur vergänglicher Natur ist und sich lediglich auf die Eibildung beschränkt, müssen wir auch ihre Bedeutung in deren Rahmen suchen. Es ist nicht anzunehmen, daß die Erzeugung der Trophonuklei nur auf die Stoffe abzielt, die bei ihrer Degeneration dem Eiplasma einverleibt werden. Wenn zu dieser Zeit die Eizelle wie eine riesige Phagocyte funktioniert, so stellt dies nur die letzte Ausnützung einer nun überflüssigen Struktur dar und ist so dem häufigen Fressen der Nährzellen nach deren Erschöpfung direkt vergleichbar. Wie aber deren vornehmste Bedeutung in ihrer vorangehenden Funktionsperiode liegt, so auch bei den akzessorischen Kernen. Daß es sich bei deren Bildung nicht etwa um eine nebensächliche Erscheinungsform einer Kernreinigung handelt, wie offenbar H e n n e g u y es will, damit wird, glaube ich, jedermann übereinstimmen. Es liegt vielmehr sicher eine für das Ei hochwertige Einrichtung vor, denn nachdem wir mit Sicherheit die völlige Identität der Struktur der akzessorischen Kerne mit dem jeweiligen Eikern nachgewiesen, müssen wir auch weiterhin schließen, daß sie die gleichen Dinge für das Eiwachstum und die Dotterbildung leisten, wie der

Eikern selbst, dessen Chromosomen, wie wir gesehen haben, das Verhältnis nicht verschieben, da sie in hohem Grade untätig sind (vergleiche das nächste Kapitel hiezu). Daß die akzessorischen Kerne höchst aktive Dinge sind, geht aus ihrer großen Wachstums- und Vermehrungsfähigkeit mit Sicherheit hervor.

Wir wissen nun allerdings die Funktionen des Eikerns im Stoffwechsel der Eizelle nicht näher zu umschreiben, wohl aber seine große Bedeutung zu erhärten. Eindringlich geht sie aus dem Vergleich der Größenverhältnisse hervor, indem völlig selbständig wachsende Eier mächtige Eikerne besitzen, wie etwa das Echinodermenei, mit Hilfszellen versehene stark reduzierte (Insekten), eine Erscheinung, die gerade bei den Hymenopteren den Höhepunkt erreicht. So verhältnismäßig kleine Eikerne, wie sie ein *Camponotus*-, *Bombus*- oder *Apis*-Ei besitzt, werden kaum noch sonst vorkommen, und selbst die Kernplasmarelation der Blattweseneier, die unter den Hymenopteren relativ die größten Kerne besitzen (von noch zu besprechenden Ausnahmen abgesehen), fällt, mit der eines Seeigel-Eies verglichen, noch sehr zuungunsten des Kernes aus. Das wird auf das beste eben dadurch erklärt, daß dem Hymenopteren-eikern außer durch seine Nährzeleinrichtungen noch eine außerordentliche Entlastung durch die akzessorischen Kerne wird. Bei den großkernigen Blattwespen aber ist auch diese Entlastung eine etwas geringere, wir sehen die Trophonuklei viel später auftreten, sie bleiben im Verhältnis zum Eikern klein und sind im älteren Ei ziemlich spärlich verteilt.

Aus solchen Betrachtungen heraus erklärt sich auch, warum die große Einheitlichkeit in der Verbreitung der Trophonuklei innerhalb der Hymenopteren bei den Cynipiden und Chalcididen zum Teil gestört wird, wo dieselben, wie wir und andere gefunden, fehlen können. Es handelt sich dann um sehr kleine Eier mit relativ sehr gut entwickelten Kernen, die ausreichen, um den kleinen Bezirk zu beherrschen. Daß manche Formen sie besitzen, manche nicht, dürfen wir wohl, wie schon im speziellen Teil auseinandergesetzt wurde, als verschiedene Stufen der Rückbildung betrachten. Von großem Interesse wäre es, in anderen Gruppen Formen mit möglichst kleinen Eiern zu untersuchen, etwa unter den Ameisen, denn es scheint allgemein bei der Verkleinerung der Eizelle in einer Gruppe der Kern proportional größer zu bleiben.

Genaueres über die Rolle der akzessorischen Kerne auszusagen,

dürfte jedoch schwer sein. Daß sie eine Bedeutung für die Dotterproduktion besitzen, scheint aus ihrer ausgesprochenen Tendenz zur Eioberfläche hervorzugehen, wo sicherlich wichtige Umwandlungen der durch die Follikelzellen hereinsezernierten Stoffe vor sich gehen und stets neue Dotterkörnchen gebildet werden. In diesem Sinne sprechen auch die Fälle, in denen eine ganz auffallende Dotteranhäufung dicht an einzelnen akzessorischen Kernen sich fand, z. B. bei *Camponotus*.

e) Andere Fälle von Dezentralisation der Zelle.

Nicht selten scheint mir die Natur einen anderen Weg zur Erreichung eines ganz ähnlichen Zieles einzuschlagen, nämlich wenn sie amitotisch den ursprünglich einzigen Kern in viele zerlegt und diese Teilprodukte unter Umständen in großen Zellen sich weit zerstreuen läßt. Dann haben wir es natürlich nicht mit akzessorischen Kernen zu tun, sondern mit solchen, die Chromosomen führen, wenn es auch wahrscheinlich ist, daß diese hiebei nicht mehr gleichmäßig auf die Tochterkerne verteilt, sondern ohne jede Rücksicht zerlegt werden. Jedenfalls aber leiten sie sich stets unmittelbar durch Teilung oder Knospung von einem gemeinsamen Kern ab. Ein solcher Vorgang spielt sich in vielen Epithelien in abgeschwächtem Maße ab, indem nur zwei oder einige wenige Kerne gebildet werden (Mitteldarmepithel von *Amphioxus*, Zarnik 1905; Malpighische Gefäße, Schindler 1878; Follikelepithel der Hemipteren, Korschelt, Gross u. a.); in gesteigertem Grade aber z. B. in den Riesenzellen des Knochenmarks (Heidenhain), in der quergestreiften Muskulatur der Insekten, wo ganze Kernketten entstehen (Perez 1910), im Darmepithel von *Mermis* nach Rauter (1906), in dessen Zellen sich mindestens 10—15 Kerne finden, bei *Angiostomum*, wie ich eigenen Präparaten entnehme, und auch sonst bei Nematoden. Denn wahrscheinlich sind so auch die Nester von vielen kleinen Kernchen in der Seitenlinie von *Ascaris* zu erklären, die zweifellos nicht Degenerationszentren, sondern Bildungsherde darstellen; und bei den büschelförmigen Zellen, die sonst ein-kernig sind, erreicht *Ascaris decipiens* eine bessere Beherrschung des riesigen Gebildes, durch einfache Kernfragmentation (Nassonow 1900).

Diese Fälle sind wohl zu unterscheiden von einem Kernzerfall

infolge Erschöpfung der Zelle, vielmehr wird auf solche Weise eine ähnliche Dezentralisation der Zelle erreicht wie durch die Ausbildung der Trophonuklei; aber auch sonst kann man von einer weitgehenden Dezentralisation, sogar speziell in den Eizellen sprechen, bei der Strukturen in Frage kommen, die nicht nur funktionell, sondern auch genetisch mehr oder weniger verwandt sind.

Zunächst interessiert es uns natürlich, wie sich andere Insekten in diesem Punkt verhalten. Ueberschauen wir die Literatur, die übrigens bezüglich der feineren Vorgänge bei der Insekteneibildung keineswegs reich ist, so zeigt sich, daß die Hymenopteren fast völlig vereinzelt dazustehen scheinen. Für kein Orthopteron, Lepidopteron, Neuropteron oder Coleopteron findet sich eine Angabe. Dasselbe gilt für die Hemipteren, von denen ich die Eibildung vieler Formen anlässlich meiner Untersuchungen über die Symbiontenübertragung durchmusterte. Lediglich die Dipteren machen eine Ausnahme. Dabei denke ich nicht an die alte unverbürgte Angabe von K o r s c h e l t, sondern an Beobachtungen von P a n t e l, der 1913 gelegentlich einer Untersuchung, die andere Ziele hatte, auch auf „B l o c h m a n n s c h e Kerne“ stieß. Nach seinen Abbildungen scheinen sie sicherlich bei *Carcelia* und *Fausta*, vielleicht auch bei *Gymnosoma*, *Cyrtophlebia* u. a. vorzukommen. Einzelheiten enthält die Arbeit aber leider nicht. Ferner konnte ich die akzessorischen Kerne in den Präparaten eines mit der Keimbahn von *Chironomus* beschäftigten Schülers auffinden; sie finden sich dicht um den sehr kleinen Eikern, jedoch nur kurze Zeit und scheinen, ganz im Gegensatz zu allen Hymenopteren, lange vor dem Ablauf des Eiwachstums wieder ganz zu schwinden¹⁾. Es erhebt hier die Aufgabe, die Verhältnisse der Dipteren bei möglichst vielen Formen zu untersuchen, ihre Verbreitung zu fixieren und mit den Dingen, wie sie bei Hymenopteren liegen, in Vergleich zu stellen.

Sehen wir uns nach Dingen nur verwandter Natur um, so sind dies in erster Linie wohl die Dotterkerne, soweit sie mit Recht diesen Namen tragen, d. h. dem Spinnentypus folgen. In neuerer Zeit sind diese etwas vernachlässigt worden, aber soviel scheint mir aus der Literatur doch hervorzugehen, daß sie ebenfalls die Eizelle

¹⁾ Die Untersuchung wurde inzwischen veröffentlicht: H. Sachtleben, Ueber die Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Chironomus* und besonderer Berücksichtigung der keimbahnbegleitenden Substanzen. München 1918. s. Taf. II. Fig. 23.

dezentralisierend — unter Umständen ja auch in der Vielzahl vorhanden — ganz oder zum Teil aus dem Chromatin sehr nahe verwandten Substanzen bestehen, ein Zentrum der Chromatinsynthese im Plasma darstellen und in ihrem Ursprung auf eine direkte oder mittelbare Beteiligung des Eikerns zurückgehen. Ich hoffe, in einer dieser Eistudien eine vergleichende Betrachtung der interessanten Dotterkernstrukturen der Myriapoden bringen zu können, die dann den Beziehungen zwischen ihnen und den akzessorischen Kernen weiter nachgehen wird. Die Angaben über außerordentlich an kleine Kerne erinnernde Gebilde im Zentrum oder sonst in der Nähe der Dotterkerne beziehen sich vielleicht auf den akzessorischen Kernen ähnliche Dinge (Munson, Balbiani).

Aber ich glaube, daß die Umbildung chromatischer Granula zu Kernen nicht notwendig einsetzen muß, um diese zu kernähnlichen Funktionen zu befähigen. Darauf bringt mich die Erscheinung, die wir mehrfach, besonders aber bei *Tenthredo mesomelas* beobachten konnten, daß die Vakuolenbildung und damit die Erzeugung einer Kernmembran und eines Kerngerüstes um den Chromatinnukleolus sehr verspätet einsetzte, der Nukleolus aber doch beträchtlich wuchs und seine Vermehrungstätigkeit bekundete, also sicher in einem aktiven Stadium sich befand. Es ist sehr gut denkbar, daß ein Hilfsapparat für den Eikern auf einer solchen Stufe der Entfaltung stehen bleibt, daß wir also gewissermaßen von akzessorischen Chromatinnukleolen im Plasma reden können. Solche Verhältnisse sind dann naturgemäß ungleich leichter zu übersehen, aber wenn ich mich nicht täusche, bin ich in meinen weiteren Untersuchungen bereits auf einen ähnlichen Fall gestoßen.

Endlich muß an dieser Stelle der Angaben gedacht werden, die Loyez über kernähnliche Strukturen im Eiplasma von Wirbeltieren gemacht hat. Sie beschreibt, daß beim Gecko und bei der Blindschleiche die sekretorische Tätigkeit der Follikelzellen zu stark färbbaren, außerordentlich kernähnlichen Gebilden mit Gerüst und Nukleolen führt, die entsprechend oberflächlich gelagert sind. Hierbei kann der Follikelzellkern völlig aufgelöst werden und die Zusammengehörigkeit des „Kernes“ mit diesem durch einen färbbaren, durch die Zona radiata austretenden Faden kenntlich gemacht werden. Sie nennt die Gebilde pseudonoyaux, leitet sie aber direkt vom Chromatin der Follikelzelle ab. Bei *Vipera aspis* läßt sie Chromatin-

teilchen aus dem Eikern austreten und bildet sie an dessen Oberfläche recht ähnlich jungen akzessorischen Kernen mit Membran ab. Diese Verhältnisse bedürfen einer eingehenden Prüfung; es ist wohl möglich, daß hier die Dinge ähnlich liegen, wie bei den Hymenopteren, jedoch die Rolle, die dort die Nährzellen spielen, hier von den Follikelzellen übernommen wird, die ja bei Reptilien außerordentlich entfaltet werden und zweifellos zu direktem Stofftransport in das Ei befähigt sind.

Aehnliches gilt vielleicht für merkwürdige Strukturen im Ei der Koniferen ¹⁾. Es findet sich hier sehr weit verbreitet neben dem Eikern eine Unmenge höchst kernähnlicher Gebilde im Plasma, die bisher in der widersprechendsten Weise gedeutet wurden. Ganz ähnlich wie bei den akzessorischen Kernen ist die Meinung der einen, daß es sich um regelrechte Kerne handelt, der andern, daß es rein plasmatische Strukturen seien. Für den ersteren Fall hat man vor allem auch an die das Ei einhüllenden Makrosporenzellen als Lieferanten gedacht, ein Entscheid ist aber keineswegs getroffen worden. Ich habe im Frühjahr und Sommer 1916 eine Serie der Eibildung und ersten Embryonalentwicklung von *Pinus silvestris* gesammelt und mir eine genauere eigene Anschauung der auffallenden Strukturen verschafft. Die Ähnlichkeit mit unseren akzessorischen Kernen scheint mir jedoch keine allzu weitgehende zu sein; vor allem stellten sich die Bläschen bei Safranin-Lichtgrünfärbung als rein plasmatische Gebilde heraus. Nur minimale vielleicht chromatische Körnchen konnte ich in ihnen finden.

f) Chromosom und Chromatin.

Von beträchtlichem Interesse ist der Nachweis einer freien Kernbildung im Plasma noch für manche allgemeine Frage. Zunächst muß es auffallen, daß die Trophonuklei, wie immer sie auch entstanden sind, stets die gleiche Struktur bekommen, die des Eikernes, selbst dann, wenn ihr Ursprung in die Nährzelle zurückweist, der Mutterkern also ganz anders gebaut ist. Daraus geht mit Notwendigkeit hervor, daß ihre, wie die Struktur des Eikernes eine Funktion der chemi-

¹⁾ Herr Geheimrat Göbel hat mich in lebenswürdiger Weise auf diese Verhältnisse aufmerksam, Herr Professor Renner mit Präparaten davon bekannt gemacht.

schen Beschaffenheit des sie gemeinsam umgebenden Protoplasmas ist und daß dieses von Art zu Art ein verschiedenes ist, so daß wir im Bau des Eikernes einen Index gewinnen für Plasmadifferenzen, die mit allen unseren Hilfsmitteln nicht aufzudecken wären, von der modernen Eiweißforschung allerdings längst angenommen und auch von den Vererbungstheoretikern vielfach postuliert wurden.

Es ist dies keineswegs von vorneherein selbstverständlich, vielmehr könnte man daran denken, den verschiedenen Bau des Eikernes direkt von den Artunterschieden der Chromosomen abzuleiten, und wo sie eine tätigere Rolle im Eikern spielen, prägen sie ja auch dadurch dem Habitus des Kernes einen speziellen Charakter auf, aber die Entfaltung des Nukleolenapparates und die Beschaffenheit des Lininggerüstes, indem sie trotzdem noch oft wie Fremdkörper eingebettet sind, wird man auch dann als nicht von ihnen beeinflußt ansehen dürfen, soweit es sich nicht gerade um Abschmelzungsnukleolen handelt. Zum gleichen Schluß kommt man, wenn man die somatischen Kerne betrachtet, in denen die Chromosomen einen so ungleich größeren Raumanteil haben. Trotz diesem wird die jeweilige Kernstruktur in den einzelnen Geweben ausschließlich durch die Funktion der Zelle, in erster Linie des Plasmas bestimmt, während keinerlei Einfluß der Chromosomen auf den Kernbau besteht.

Nun werden wir aber sogleich durch die akzessorischen Kerne erfahren, daß überhaupt die Fähigkeit, einen Kern in allen seinen Teilen (mit Membran, Gerüst und Nukleolen) aufzubauen, keineswegs an das Vorhandensein von organisierten Chromosomen gebunden ist, sondern lediglich an die chromatische Substanz als solche, also an jeden Chromatinnukleolus, so daß wir eine weitere Einschränkung der eigentlichen Chromosomeneigenschaften vornehmen müssen und immer deutlicher zutage tritt, wie diese für die Funktion der Zelle an sich bedeutungslos und lediglich generative, d. h. die Richtung der Funktion anzeigende Organelle sind.

Auf Grund meiner Beobachtungen und solcher Ueberlegungen kann ich es also in keiner Weise gut heißen, wenn V e j d o v s k y (1911—12) schreibt: „Sämtliche in dieser Schrift festgestellten Tatsachen bestätigen die Richtigkeit des von mir 1907 verfochtenen Standpunktes, daß die Nukleolen als Stoffwechselprodukte bei der Bildung, bzw. bei den Veränderungen der Chromosomen aufzufassen sind. Nicht die Kernsubstanzen im allgemeinen, sondern nur die

Chromosomen allein beteiligen sich an der Bildung der Nukleolen.“ Wir sind zu einem gerade entgegengesetzten Standpunkt durch die Natur der Trophonuklei geführt worden, ohne daß damit natürlich alle Wechselbeziehungen zwischen Chromosom und Eikern geleugnet werden. Soweit sie im Eikern bestehen, werden wir im nächsten Kapitel noch auf sie zurückkommen.

Vergleichen wir nun die Art, wie nach einer Mitose die Chromosomen den Kern rekonstruieren, oder wie die ebenfalls kompakten Spermaköpfe sich in den Vorkern wandeln, mit der Bildung eines Trophonukleus aus dem primären Chromatinkorn. Wir treffen dabei auf eine weitgehende Gleichheit beider Prozesse. Was zunächst den letzteren Fall betrifft, so bestehen zwei Möglichkeiten; entweder quillt der Spermakopf einfach auf, erhält dadurch eine lockere Struktur, der Vakuoleninhalt wird zum Enchylem, der übrige Teil geht in das Gerüst ein, in dem sich bescheidene Nukleoli entwickeln können. So liegen die Dinge zum Beispiel bei *Ophryotrocha* (K o r s c h e l t), bei *Thalassema* (G r i f f i n 1899) oder bei *Unio* (L i l l i e 1901); in andern Fällen aber entsteht um den Spermakopf eine Flüssigkeitsansammlung, die sich mit einer Membran umgibt, während sich ebenfalls in ihr das Chromatin lockert und in Bälde ein Kerngerüst geliefert wird. Als Beispiel führe ich die Befruchtung des Eies von *Petromyzon* an (H e r f o r t 1901), oder die von *Gyrodactylus*, wie sie G i l l e beschreibt (1914). In letzterem Falle liefert jedes Spermachromosom einen eigenen Kern, also einen Karyomeriten, indem es sich zunächst mit einer Vakuole umgibt, hierauf ohne sich zu lockern wesentlich heranwächst und zwischen ihm, das ganz nukleolenartig bleibt, und der Membran spontan ein feines Liningerüst sich bildet.

Aus diesen Beispielen geht schon hervor, daß die Kernbildung hier ganz ähnlich der der Trophonuklei abläuft, bei *Gyrodactylus* und überhaupt in der zweiten Gruppe sind die beiden Vorgänge völlig identisch, sogar eine amitotische Teilung der Karyomeriten kommt hier noch vor; die erste Gruppe aber deckt sich genau mit der intranuklearen Kernbildung aus Nukleolen; mußten schon bisher, angesichts der vielen berührenden Punkte, die Bildung von Kernen im Nährzellkern und im Plasma trotz ihrer Verschiedenheiten für identische Prozesse gehalten werden, so wird dies jetzt zur Gewißheit, wo wir sehen, daß bei der männlichen Vorkernbildung ebenfalls diese beiden Wege zum gleichen Ziel führen.

Auch bei der Rekonstruktion der Tochterkerne nach einer Mitose begegnet uns wieder die Erzeugung einer Flüssigkeitsansammlung um die Chromosomen, die diese alle in sich einschließen kann, oder zunächst an jedem von ihnen gesondert auftritt, so daß es zu einer mehr oder weniger langdauernden Karyomeritenbildung kommt. In letzterem Fall liegt die Flüssigkeitsansammlung gerne einseitig dem Chromosom an oder tritt bei V-förmigen Chromosomen im Winkel der Schenkel auf (Vejdovsky, Bonnevie, Nekrasoff u. a.). Nach Vejdovsky sollen diese hellen Bläschen nicht als Wasserentzug aus dem umgebenden Plasma gedeutet werden, sondern als mächtig quellende Plastingrundlage des Chromosoms. Von anderen Autoren wird dem aber widersprochen (Bonnevie, Gille); mir scheint, daß beides vorkommen und ineinander übergehen kann, denn wenn in einer Flüssigkeitsansammlung, wie es etwa die beim Gyrodactylusspermium ist, später ein Liningerüst sich niederschlägt, so geschieht das wohl auch auf Kosten des Plastins, das ja auch dort, wo der neue Kern durch ein spontanes Aufquellen entsteht, in das Liningerüst übergehen muß; wir haben schon einmal auf die sichtlich große Verwandtschaft beider Substanzen hingewiesen. Jedenfalls spielen sich bei der Rekonstruktion des Tochterkernes ebenso wie bei der männlichen Vorkernbildung chemische Prozesse ab, die denen bei der Trophonukleusentfaltung gleichen.

Das gleiche dürfen wir von vornherein in erhöhtem Maße von den Kernen annehmen, die sich bei Protozoen aus generativen Chromidien entfalten. Leider sind die Entwicklungsstadien der Kerne da oft so klein, daß sie nur wenige Einzelheiten erkennen lassen. Bei Arcella oder Euglypha wird daher nur die Verdichtung und Isolierung der Chromatinkörnchen besprochen, die hierauf heranzuwachsen befähigt sind, Goldschmidt beschreibt bei seinen Mastigamöben, daß die Chromidialkörner lediglich etwas aufquellen, Borget dagegen beschreibt genaue Einzelheiten für Aulacantha (1900), die uns wohl vertraut sind. Die einzelnen zunächst nackt im Plasma liegenden Chromatinpartikelchen, die vorher im polyenergidern Kern vereinigt waren, besitzen rundliche oder hufeisenförmige Gestalt und sind mit den „Chromosomen“ des Mutterkernes identisch, alsbald aber umgeben sie sich mit Vakuole und Membran, und erzeugen zwischen beiden ein feines Gerüst. Und ganz ähnlich läßt Häcker die Gametenkerne bei dem Tiefseeradiolar Orosena

innerhalb des Kernes bilden¹⁾. Es liegen also bei der Kernbildung aus Idiochromidien ebenfalls die beiden Möglichkeiten vor, die wir bei der Vorkernbildung angetroffen und die Trophonukleusentstehung schließt sich auch an sie an.

In allen diesen Fällen laufen die gleichen Stoffwechselvorgänge zwischen Chromatin und Plasma ab, und es spielt hierbei keinerlei Rolle, ob dieses Chromatin an Chromosomen gebunden ist oder an Nukleolen. Hatten wir gefunden, daß der Habitus der speziellen Kernstruktur der Art nicht unter dem direkten Einfluß der Chromosomen steht, so wird dies nun noch durch die Erfahrung erweitert, daß auch bei der ersten Anlage der fundamentalen Kernteile nicht das organisierte Chromosom, sondern nur das Chromatin an sich eine Rolle spielt. Nicht die „Chromosomen“ rekonstruieren den Kern, sondern das Chromatin, das den achromatischen Erbträgern aufgelagert ist (vgl. nächstes Kapitel).

Ein, wenn auch bescheidenes Licht vermögen die beigebrachten Beobachtungen auch auf die dunkle Frage nach der phylogenetischen Entwicklung des Kernes in der Zelle zu werfen. Sie zeigen uns, wie im Plasma völlig de novo durch Chromatinsynthese ein komplizierter Kern entstehen kann — die Vorgänge der Kernbildung aus Chromidien bei Protozoen führten dagegen ja immer wieder auf einen schon vorhandenen Kern zurück, der die ererbten gestaltenden Eigenschaften hat an das Chromidium weitergeben können — und was hier vor unseren Augen geschieht, konnte auch einmal in einem kernlosen Protoplasmaklumpchen geschehen sein. Dabei ist es sehr bemerkenswert, wie das jedesmal vom Trophonukleus durchlaufene Jugendstadium, in dem er nur aus einer Chromatinkugel und einer gerüstlosen, membranentbehrenden Flüssigkeitsvakuole besteht, bei niederen Organismen, Pilzen und Amöben, vielfach sehr ähnlich, als dauernde Einrichtung wiederkehrt. Natürlich bleibt noch die große Kluft zwischen akzessorischen Kernen und echten Metazoenkernen bestehen, das Fehlen beziehungsweise Vorhandensein von Chromosomen. Hier den Weg der Phylogenie zu rekonstruieren ist eine der obersten Aufgaben der Protozoencytologie, an die sie sich, trotz des großen Beobachtungsmaterials über die Varianten der Protozoenkerne und -mitosen, noch nicht recht herangewagt hat.

¹⁾ Man erinnere sich hierbei an die auffällige Parallelerscheinung, die hiezu die Bildung akzessorischer Kerne außerhalb und innerhalb des Kernes darstellt.

2. Die Chromosomen und Nukleolen während des Eiwachstums.

Es ist merkwürdig, daß über eine Frage, die der Untersuchung so geringe Schwierigkeiten bietet, wie die nach dem Verhalten der Chromosomen im wachsenden Eikern, so wenig Klarheit in der Literatur besteht. Wahrscheinlich ist dies darauf zurückzuführen, daß sehr häufig bei den Autoren, nachdem sie einen Fall genauer untersucht haben, nun das Bestreben erwacht, die übrigen Angaben im gleichen Sinne zu deuten, und daß sie dabei vergessen, daß hier sehr wohl die verschiedensten Wege verwirklicht sein können. Wir werden sogleich ein typisches Beispiel für eine solche übertriebene Bewertung spezieller Befunde kennen lernen.

Tatsächlich verhalten sich die Tetraden keineswegs zu dieser Zeit gleich, sondern man steht vor einer außerordentlichen Mannigfaltigkeit. Wir möchten drei große Gruppen unterscheiden, die man wieder in Unterabteilungen auflösen könnte.

1. Es besteht eine morphologisch stets faßbare Kontinuität der einzelnen Tetraden während des gesamten Eiwachstums, wobei diese ziemlich gleichmäßig im Kernraum verteilt sein können oder die Neigung zeigen, sich nur in dessen Zentrum mehr oder weniger dicht zusammenzudrängen. Beide Varianten sind sehr häufig verwirklicht, die erstere zum Beispiel bei *Piscicola* (Jörgensen), Planarien (Schleip), Thysanozoon (Deton), *Sagitta* (Buchner), *Pedicellina* (Dublin), Selachiern (Rückert, Marchal), Crustazeen (Häcker, Schiller) und vielen anderen Tieren, die letztere vor allem bei allen Reptilien, bei Vögeln und Amphibien (Loyez und viele andere Autoren). In letzterem Fall kann die Zusammenballung außerordentlich weit gehen, so daß in den riesigen Kernen nur ein ganz kleiner Knäuel von Tetraden genau in der Mitte zu finden ist. Loyez hat uns von solchen Zuständen zahlreiche gute Bilder von den verschiedensten Objekten gegeben. Beide Unterabteilungen gehen völlig ineinander über, indem unter Umständen die Konzentration der Tetraden nur spät einsetzt, oder eine mehr oder weniger intensive ist.

2. Das Bestreben der Tetraden, sich zu nähern und vom übrigen Kern abzusondern, kann so weit gehen, daß sie völlig miteinander verschmelzen, und nicht mehr gesondert zu beobachten sind, sondern in extremen Fällen ein ganz nukleolenähnliches Gebilde darstellen. Diese Gruppe kann natürlich wieder sehr wohl durch Ueber-

gänge mit 1 b verknüpft sein. In sie gehören fast alle Hymenopteren. Wir haben bei den von uns untersuchten Tieren immer wieder gefunden, daß die Tetraden nach dem Bukettstadium schon die Tendenz, zu verkleben, zeigen und daß diese zu verschiedenartigen Chromosomenverklumpungen führte. Es war das bei *Solenius*, bei *Andrena*, *Prosopis*, *Alexeter*, bei den *Tenthredo*-arten und bei *Allantus* der Fall. Stets ging der Prozeß so weit, daß die Individualität des einzelnen Chromosoms nicht mehr erkennbar war; man erinnere sich daran, ein wie kleines, unscheinbares Gebilde schließlich sämtliche Tetraden enthielt. Der Körper, der so entsteht, konnte kompakt sein, oder ein ziemlich grobes Maschenwerk zeigen.

Stets konnten wir einen Reaktionsumschwung der Tetraden beobachten, die während des Bukettstadiums noch chromatisch sich färbend, nach dessen Auflösung nur noch Plasmafärbungen annahmen („Oxychromatin“). Daher färbten sich auch jene „Chromosomen-nukleoli“ wie echte Nukleolen. Bei der Regeneration der Tetraden aus ihnen heraus aber muß innerhalb der oxychromatischen Masse Basichromatin gebildet werden. Dabei geht, wie wir bei *Andrena* feststellen konnten, nur ein Teil des Körpers in die Reifeteilungs-chromosomen ein, die von dem Rest umhüllt werden.

Eine solche Chromosomenverschmelzung ist schon mehrfach beobachtet worden, in einwandfreier Weise, soweit ich sehe, zum erstenmal von J ö r g e n s e n für *Nephelis* (1908). Er beschreibt hier einen Prozeß, der sich bis in manche Einzelheit hinein mit dem deckt, was wir bei *Tenthredo albicornis* fanden. Ferner gehören hierher die Angaben J o r d a n s über *Cumingia* (1910) und die von V e j d o v s k y über *Gordius* (1911—12). Letzterer glaubt allerdings, damit etwas ganz Neues gefunden zu haben. Die Tetraden werden hier in einen völlig kompakten runden Körper vereinigt, aus dem sie erst unmittelbar vor der Spindelbildung wieder hervorkommen. V e j d o v s k y glaubt nun aber, daß dies überall so sein müsse und was anders lautet, wird entweder auf wertlose Beobachtungen zurückgeführt oder allzu gewaltsam umgedeutet. Ersteres gilt zum Beispiel für meine Angaben über dies Verhältnis der Tetraden im *Gryllus*-Ei, von denen ich beschrieb, wie sie jede für sich verblassen und sich im Kern völlig auflösen. Diese Beobachtungen sind inzwischen von J ö r g e n s e n völlig bestätigt worden und jedermann kann sie an dem leicht zugänglichen Objekt nachprüfen. V e j d o v s k y aber schreibt über den Fall einfach: „B u c h-

ners Angaben und bildliche Darstellung der ganzen Reifungsperiode der Gryllus-Eier sind ganz wertlos, obwohl die Nachprüfung der Eibildung des genannten Orthopterenvertreters, die bei Diestramena festgestellte Bildung des Innenkerns (so glaubt Vejdovsky eine Zusammenballung der Tetraden im Kern nennen zu müssen) über jeden Zweifel bestätigen müßte.“ Und weiter unten: „Die Abbildungen entsprechen ganz dieser jeden Vertrauens entbehrenden Darstellung.“ Tadelnde Ausdrücke, wenn sie auch noch so unverföhren gewählt sind, und zuversichtliche Prophezeiungen sind aber keine Argumente; Vejdovsky möge sich die Ooogenese von Gryllus lieber einmal ansehen und mir hier den „Innenkern“ zeigen, dann will ich gerne seiner „Entwertung“ beistimmen!

Bezüglich der Angaben des gleichen Verfassers über Diestramena bin ich meinerseits skeptisch. Hier soll nach der Konjugation der Chromosomen eine Trennung der achromatischen Grundsubstanz des Chromosoms von dem eigentlichen Chromosom stattfinden. Letztere soll sich zu einem Binnenkern zusammenballen. Und auf solche Weise will er auch die Verhältnisse bei den Selachiern und Fischen zurechtbiegen. Die „Lampenbürsten“ sind nicht mehr die eigentlichen Chromosomen, sondern nur deren achromatisches Substrat, die „Chromonemen der Mixochromosomen“ aber werden zurückgezogen, verklumpen jedoch hier nicht zur Bildung eines Innenkernes, sondern bleiben isoliert „und in einen nukleolusartigen Mantel eingehüllt, innerhalb dessen sich jedes Chromonema zum Chromosom differenziert, längsgespalten wird und schließlich in der Gestalt einer Dyade in Erscheinung tritt“. Die großangelegten Untersuchungen von Maréchal oder Loyez aber sind nach Vejdovskys strengem Urteil wertlos. Von der ersteren schreibt er, es ginge nichts positives über die Keimbläschenbildung aus ihr hervor! Die letztere zitiert er nicht. Lassen wir hier die Zukunft über Wert und Unwert Urteil fällen.

Vejdovskys Vorstellungen haben ihre Wurzel darin, daß er an einer chromatischen Kontinuität der Tetrade festhalten zu müssen glaubt, während eben tatsächlich dieselbe vorübergehend achromatisch und hierauf wieder chromatisch wird. Maréchal hat trotz Vejdovskys nachgewiesen, daß die blassen Lampenbürsten in die Reifeteilungschromosomen übergehen und bei Diestramena werden auch nach meiner Ueberzeugung die blassen Chromosomenzüge dieselben bilden.

Die dritte Gruppe endlich, die wir aufstellen möchten, umfaßt alle die Objekte, bei denen eine völlige Auflösung der Tetrade zwischen Bukettstadium und Reifeteilung eingeschaltet ist, die sich also dem normalen Verhalten der Chromosomen zwischen zwei Teilungen am meisten nähern. Zu ihr gehören die Patellen (Jörgensen), Paludina (Popoff), Fasciola (Schellenberg), Zoogonus (Goldschmidt, Wassermann), Brachycoelium (v. Kemnitz), Gryllus (Buchner) und andere. Natürlich können auch hier Uebergänge nicht zur Gruppe 2, aber zur Gruppe 1 angebahnt werden, indem die völlige Lösung des Tetradenbaues erst sehr spät einsetzt, oder unvollständig, so daß Knoten im Gerüst oder stellenweise schattenhafte Verdichtungen in demselben noch an die Tetradenindividuen erinnern können.

Ob dieser dritten Gruppe braucht man aber nicht Bedenken an der Individualitätshypothese der Chromosomen hegen, denn damit entsteht, wie ich schon öfter betonte, keine größere Schwierigkeit für diese, als in jedem Ruhekern.

Die Möglichkeit eines Zugrundegehens der alten Chromosomengeneration und einer Neubildung derselben aus einem Chromatin-nukleolus aber möchte ich mit aller Bestimmtheit bestreiten. Von den Objekten abgesehen, die von Carnoy und Lebrun sowie Lubosch einer solchen hier aber nicht unwidersprochen gebliebenen Deutung angepaßt worden sind, müssen wir dies bezüglich der Echinodermen tun. Ich verweise auf den Nachweis der stets neben dem Nukleolus vorhandenen Tetraden, den ich bei *Asterias glacialis* führte (1912), auf den Rosens bezüglich *Asterina* (1913). Auch Jordan hat die Unabhängigkeit beider Strukturen bei einigen Echinodermen beschrieben (1910). Auf der anderen Seite aber stehen hier ältere, zum Teil auf R. Hertwig zurückgehende Angaben von Hartmann und Günther (für *Asterias*), sowie neuere von Jordan und vor allem Retzius. Letzterer beschrieb in recht anschaulicher Weise, wie bei *Asterias rubens* die Chromosomen erst während der Ausbildung der ersten Reifeteilung aus dem einzigen vorhandenen Nukleolus heraustreten: Es wäre sonderbar, wenn zwei so nahestehende Arten, wie *Asterias rubens* und *glacialis* sich hierin ganz verschieden verhielten. Ich verschaffte mir Material von *Asterias rubens* aus Helgoland und fand auch in ihm, wie ich es erwartete, stets die unverkennbaren Chromosomen unabhängig vom Nukleolus dem Liningerüst eingelagert. Die Ausbildung der

Reifeteilung aber konnte ich natürlich an meinem Material leider nicht studieren, aber da ich auch völlig ausgewachsene Eier beobachtete, kann ich nicht daran zweifeln, daß die von mir gesehenen Chromosomen in die Spindel eingehen und nicht etwa Teile des Nukleolus.

Ich sehe also keine andere Möglichkeit, als daß sich *Retzius* hier geirrt hat und durch dem Nukleolus häufig anklebende Tetraden und ebenfalls zu dieser Zeit — wenigstens bei *Asterias glacialis* — nicht selten abbröckelnde Teile des Nukleolus getäuscht worden ist. Die Darstellung von *Retzius* wurde natürlich allgemein als ein Beweis für die alten ähnlich lautenden Angaben genommen, *Lubosch* hat sich ihr in seinem Referat völlig angeschlossen, *O. Hertwig* sie in seine allgemeine Biologie aufgenommen, *Vejdovsky* natürlich sieht im Nukleolus hier seinen Innenkern und verallgemeinert gleich wieder so sehr, daß die kleinen Eier des sogenannten „Echinodermentypus“ nach der Bezeichnung *Häckers* nach einem und demselben Plane gebaut sind, daß nämlich der sogenannte Hauptnukleolus den eigentlichen Innenkern, das heißt den Chromosomenknäuel im Dyadenstadium und zur ersten Reifeteilung vorbereitet, vorstellt. Ich ersuche *Vejdovsky* und den Leser, der sich in diesem Wirrwarr zurechtfinden will, hiezuhin die Planarienovogenese nach *Schleip* oder *Gelei* mit ihrem einzigen Nukleolus, die von einer wundervollen Einfachheit ist, anzusehen.

Welcher Art aber sind die tatsächlichen Beziehungen zwischen Chromosomen und Nukleolen? Als oberste Richtschnur bei der Beurteilung dieser Frage muß uns in diesem Zusammenhang die Erfahrung dienen, daß in den Trophonuklei, die keinerlei Chromosomen enthalten, genau die gleichen Nukleolenformen sich entfalten, wie im Eikern, der die Tetraden birgt. Wir haben hier durch die Gunst des Objektes ein herrliches Naturexperiment auf unsere Frage und dieses fällt, wie wir schon oben betonten, dahin aus, daß kein sehr inniges Abhängigkeitsverhältnis zwischen den beiden Strukturen bestehen kann. Von vornherein sprechen hiefür auch die vielen Fälle, in denen die Chromosomen völlig im wachsenden Eikern schwinden und die Nukleolen allein dem Untersucher oft in überwältigender Menge und Eindringlichkeit entgegenreten. Ich verweise auf nahezu die sämtlichen Objekte, die *Jørgensen* in seiner großen, vergleichenden Nukleolenuntersuchung studierte. Weiterhin die Tatsache, daß die färberische Reaktion beider eine

total verschiedene ist, was schon L o y e z zu ähnlichen Schlüssen geführt hat. Die Einukleolen sind fast alle chromatischer Natur, höchstens zusammengesetzte Nukleolen, die Tetraden färben sich durchweg mit sauern Farbstoffen. Von einem einfachen Abstoßen von Tröpfchen, die dann als Nukleolen zu bezeichnen sind, kann also keine Rede bei ihnen sein, so sehr auch Eisenhämatoxylin-Präparate dies nahelegen. Auch bei den von uns untersuchten Tieren war es sehr oft so, daß die Nukleoli entweder dem Tetradenklumpen mit Vorliebe ansaßen oder den noch isolierten Tetraden. Man erinnere sich an *Andrena*, an die Blattwespen, an *Bombus*. Aber stets ergab eine entsprechende Doppelfärbung, daß dies nicht einfache Abschmelzungsnukleoli seien, sondern an dieser Stelle eine Chromatinsynthese stattfindet, von der wir nicht sagen können, wie sich bei ihr die oxychromatische Chromosomensubstanz beteiligt. Daß auf einer rein oxychromatischen Grundlage sich Basichromatin zu bilden vermag, darüber kann ja kein Zweifel bestehen, man erinnere sich nur daran, daß die Tetraden selbst ja wieder chromatisch werden müssen. Wir können zusammenfassend also nur sagen, daß die Chromatinnukleolen sich als in hohem Grad selbständige Strukturen bekunden, die aber unter Umständen topographische Beziehungen zu den achromatischen Chromosomen zeigen, die darauf schließen lassen, daß sie dort besonders günstige Verhältnisse für ihr Wachstum und ihre Vermehrung finden.

Dies steht in völligem Gegensatz zur Meinung V e j d o v s k y s, daß „nicht die Kernsubstanzen im allgemeinen, sondern nur die Chromosomen allein sich an der Bildung der Nukleolen beteiligen“, harmoniert dagegen mit J ö r g e n s e n, der schreibt: „Weder die Nukleolen mono-, noch die polynukleolärer Eikerne stehen in morphologischem Zusammenhang mit den Chromosomen“ (1913). Er erklärt auch ausdrücklich noch, daß die Masse der Nukleolen unabhängig ist von der Masse der oxychromatischen Chromosomen.

Damit steht natürlich die Frage nach der Bedeutung der Einukleolen im engsten Zusammenhang. Bis vor kurzem schien darüber wenig Klarheit, selbst über die Grundfragen, zu herrschen. O. H e r t w i g schreibt noch in seiner „Allgemeinen Biologie“ (1912), „daß unsere Kenntnisse in der Nukleolenfrage noch sehr mangelhafte sind, und daß hier ein Gebiet liegt, auf welchem durch planmäßige, ausgedehnte, vergleichende Untersuchungen eine bessere Grundlage für weitergehende allgemeine Schlüsse gewonnen

werden müssen“, und daß „sich über die Rolle, welche die Nukleolen im Leben des Kernes spielen, zurzeit noch nichts Sicheres aussagen läßt. Wir wissen hierüber viel weniger als über die Rolle des Chromatins“.

Tatsächlich stehen sich noch die beiden Meinungen schroff gegenüber, von denen die eine in den Einukleolen wertlose Abbauprodukte sieht, die andere sie für wertvolle, aktive Zellorganelle erklärt. Auf der einen Seite steht H ä c k e r mit seiner Kernsekretionstheorie, die besagt, daß die Nukleolen als eine Art Exkret bei der Kerntätigkeit entstehen und wie in einer Speicherniere im Kern aufgestapelt werden, auch H e i d e n h a i n, der in „Plasma und Zelle“ sagt, daß die Nukleolen „nach allen übrigen Umständen zu urteilen, lebloser Natur sind“, und V e j d o v s k y, der alle Nukleolen als Stoffwechselprodukte nicht des Kernes, wie H ä c k e r, sondern ausschließlich der Chromosomen ohne funktionelle Bedeutung ansieht; auf der anderen J ö r g e n s e n mit seiner gründlichen Untersuchung, die für die aktive Rolle der Nukleolen eintritt. Eine gewisse Mittelstellung nehmen die Autoren ein, die in ihnen Nukleinspeicher sehen (C a r n o y und L e b r u n, K o r s c h e l t (1895), R. H e r t w i g (1898), M a z i a r s k i u. a.), aus denen der Chromatinbedarf des Kernes gedeckt wird. Ich selbst habe mich schon früher auf die Seite J ö r g e n s e n s gestellt und bin durch die vorliegende Untersuchung in meiner Auffassung nur bestärkt worden. Zu ihrer Begründung verweise ich, um mich nicht unnötig zu wiederholen, auf die Darlegungen dieses Autors (Zellenstudien I S. 103 ff.). Er hat schon auseinandergesetzt, wie die Strukturen der Nukleolen nur als die einer stark funktionierenden Substanz verständlich sind, daß sie nicht, wie es nach H ä c k e r notwendig der Fall sein müßte, im alten Kern am zahlreichsten sind, sondern in hohem Maße verbraucht werden können, daß sie ihre Zusammensetzung im Laufe des Eiwachstums ändern, indem sie ihre starke Affinität zu basischen Farbstoffen verlieren und ihre Verdaulichkeit verändern. In manchen Punkten konnten wir diese Angaben auch im Hymenopterenovar wieder bestätigen, wir haben die Nukleolen vielfach schon auf recht frühen Stadien nahezu ganz oder zum Teil schwinden sehen, wir haben bei Arge beobachtet, wie der größte Teil der Nukleolen im alten Eikern achromatisch wurde, und haben noch ein weiteres, wichtiges Argument beibringen können, von dem J ö r g e n s e n noch nichts wissen konnte, indem die ganze Entfaltung der Trophonuklei ja in

letzter Linie auf nackte Nukleoli im Plasma zurückging, die zum Teil mannigfache Beziehungen zu denen im Eikern und Nährzellkern besaßen und endlich die Nukleolen im Kern bereits sich mit weitgehenden aufbauenden Fähigkeiten (Kernbildung) begabt erwiesen.

Diese Befunde, zusammen mit den Beobachtungen und Ueberlegungen J ö r g e n s e n s haben mich bewogen, oben zu schreiben, daß bis vor kurzem wenig Klarheit über die Natur der Nukleolarsubstanz im Eikern bestand; für eine andere Theorie als die von ihrer bedeutsamen Aktivität scheint mir kein Raum mehr zu sein.

3. Die keimbahnbegleitenden Substanzen.

Mehrfach haben wir bei den untersuchten Formen die Entstehung eines besonderen Körpers am hinteren Eipol zu beobachten Gelegenheit gehabt, den wir in Analogie mit Bekanntem als in der Folge die Keimbahn begleitend ansprechen durften. Sichere Angaben über das Vorkommen eines solchen bei Hymenopteren besaßen wir bisher vor allem für eine Reihe von Chalcididen (die hervorragenden Untersuchungen Silvestris, die Mitteilungen von Hegner und Martin), dann für eine Gallwespe (*Diastrophus nebulosus*; Hegner 1915); nach älteren Angaben von Weismann (1882) und neueren von Magnus (1914) ist zu dieser auch Rhodites zu gesellen, für *Camponotus* lag die Vermutung nahe, nachdem Tanquary (1913) im abgelegten Ei an der entsprechenden Stelle einen scharf umschriebenen Körper beobachtet, den er irrtümlicherweise für einen Furchungskern hielt, der aber während der Blastodermbildung erhalten bleibt, sich lediglich lockert und in der Folge einem Zellhäufchen Platz macht, die nur als Urgeschlechtszellen angesprochen werden können. Hegner hat 1915 die Angaben auch so gedeutet, aber vergeblich im Laufe der Eibildung nach dem Gebilde gesucht. Vom Ichneumoniden-Ei endlich gibt Stuhlmann schon 1886 an, daß ein „Dotterkern“ am hinteren Eipol zu finden sei (*Anomalum circumflexum* und *Lampronota spec.*[?]), der anfangs ein undeutlich verwaschenes Gebilde darstellt, später scharf umschrieben wird.

Aus unserer Untersuchung hat sich ergeben, daß einmal der *Camponotus*-Keimbahnkörper sehr wohl schon im jungen Ei sich anlegt, daß weiterhin der „Dotterkern“ der Ichneumoniden,

wie ihn *Stuhlmann* beschrieben, unter die Keimbahnkörper einzureihen ist, und daß als weitere damit versehene Gruppe die Blattwespen anzugliedern sind. Daraus, daß dieser Kreis also ein immer größerer wird, darf aber keineswegs geschlossen werden, daß alle Hymenopteren-Eier etwa die Struktur besitzen; wir konnten sie weder bei Hummeln, Wespen, *Andrena*, *Osmia*, noch bei verwandten Ameisen finden, auch andere Gallwespen (z. B. *Biorhiza*) entbehren sie nach unseren Befunden sicher; auch *Hegnér*, der sie bei *Diastrophus* auffand, gibt ausdrücklich an, daß sie bei *Andricus punctatus* fehlt. Nach allen Untersuchungen entbehrt sie auch die Biene. Für die Beurteilung der Bedeutung wird dies stets einen der wichtigsten Anhaltspunkte darstellen müssen.

Nur in Kürze sei noch hinzugefügt, daß das gleiche lückenhafte Bild der Verbreitung sich bietet, wenn man die großen Gruppen der Insekten daraufhin prüft. Bei den Hymenopteren ist der Körper häufig, ebenso bei den Dipteren (z. B. *Chironomus*, *Calliphora*, *Simulia*, *Musca*, *Lucilia*, *Miastor*), für die Coleopteren ist er bis jetzt nur für Chrysomeliden nachgewiesen, Orthopteren, Lepidopteren und Hemipteren fehlt er offenbar ganz. Angaben über Phryganiden sind noch unsicher. In anderen Tiergruppen sind keimbahnbegleitende Körper im Ei nachgewiesen worden bei *Sagitta* (*Elpatiewsky*, *Buchner*, *Stevens*) und bei Crustaceen, nämlich Copepoden (*Häcker*, *Amma*) und Cladoceren (*Weismann* und *Ishikawa*, *Kühn*), sonst nirgends mit Sicherheit.

Da wir eine Anzahl Beobachtungen über die Entstehung des Körpers machen konnten, so interessiert uns hier in erster Linie die Meinung der Autoren. Wenn man die Angaben derselben einfach hinnimmt, kommt man zu einer großen Mannigfaltigkeit der Genese. Eine selbständige Differenzierung des Eiplasmas, besonderen Dotter, Reste eines Nährzellsekretes, degenerierende Nährzellen, den ausgestoßenen Nukleolus des Eikernes und gar einen ganzen degenerierenden Eikern sollte der Körper darstellen. Zwei dieser Möglichkeiten erledigen sich von selbst. Die letzte wurde von *Hegnér* (1914) angegeben, der sich bei *Capidosoma* vorstellte, daß zwei Eier verschmelzen und der Kern des einen degeneriere. *Silvestri* hat das Irrige daran alsbald festgestellt (1914) und *Hegnér* gibt jetzt selbst zu, daß er durch eine mangelhafte Seriiierung seiner Schnittbilder dazu verleitet worden war. Aber auch die Meinung *Silvestris* (1906—08), daß der Einukleolus in dem Keimbahn-

körper persistiere, kann nicht aufrecht erhalten werden. Ich habe dies schon 1910 betont und bin nach wie vor der Meinung. Die Entstehungsart, die wir in dieser Untersuchung beschreiben konnten, beweist aufs Eindeutigste die Berechtigung dieser Anschauung. Bildet sich ja der Körper lange vor der Auflösung des Eikerns durch Apposition von Granulis und wird erst sekundär dichter und schärfer konturiert. Zu allem Ueberfluß ist er unter Umständen viel größer als der ganze Eikern.

Für *Sagitta* habe ich nun 1910 die merkwürdige Einrichtung beschrieben, daß eine ganze kleine Zelle in das heranwachsende Ei einbezogen wird, hier degeneriert und das Material für den Keimbahnkörper liefert. Von *Elpatiewsky* und *Stevens* wurden die genetischen Beziehungen beider Dinge, die ja auf den ersten Blick recht unwahrscheinlich scheinen, entschieden in Abrede gestellt. Im gleichen Sinne deutete ich bereits damals die Angaben von *Weismann* und *Ishikawa* über den „Parakopulationskern“ der Cladoceren, der nach ihrer Auffassung vom Eikern gebildet wird. Die alten, nicht beachteten Angaben gewannen so wieder Interesse und zu meiner Freude konnte *Kühn* in seiner Untersuchung über die determinierte Furchung der Sommereier von *Polypheumus* (1911, 1913) meine Darstellung der Cladocerenkeimbahn vollkommen bestätigen. Auch hier ist es meist eine, seltener alle drei, Nährzellen, die, nachdem sie als Drüsenzellen ausgedient haben, in das Eioplasma einbezogen werden und die Degeneration erleidend das Urgeschlechtsplasma mit von ihnen stammenden Granulationen füllen. Nachdem meine Voraussagung so völlig eingetroffen ist, kann also kein Zweifel mehr bestehen, daß es einen solchen Typus der Genese der Keimbahnkörper gibt.

Schon in meiner *Sagitten*untersuchung habe ich dann gesucht, die Möglichkeiten, die für die Entstehung derselben bei den Insekten gegeben sind, an dem neu gewonnenen Gesichtspunkt zu messen und die Vermutung ausgesprochen, daß auch hier fremde Zellen, Nährzellen oder Follikelzellen, die ausschlaggebende Rolle spielen. Auch diese Vermutung hat sich bis jetzt bestätigt. Im gleichen Jahre schon äußerte unabhängig von mir *Wieman* die Ansicht, daß bei Chrysomeliden die keimbahnbegleitende Substanz als ein Teil des Nährzellsekretes anzusehen ist, das sich im Gegensatz zu dem übrigen nicht weiter verändert und die vorliegende Untersuchung hat weitere Belege erbracht; der Ort, an dem die Körper entstehen,

stellt ganz allgemein einen Stauungspunkt für Substanzen dar, die vom animalen Eipol herkommen; auch die die akzessorischen Kerne ergebenden Sekretgranula sammeln sich bei vielen Objekten ebenfalls an dieser Stelle. Die Form des heranwachsenden Körpers, hinten abgeschlossen, nach vorne sich öffnend, gibt an, von wo die Granula kommen, die ihn aufbauen; und dieser Weg wird unter Umständen noch verdeutlicht durch eine stark färbbare Bahn, die vom Nährzellpol ausgehend, genau in den sich bildenden Keimbahnkörper einmündet. So lagen die Dinge bei *Camponotus* und den *Ichneumoniden*. Entgegen *Wiemann* handelt es sich aber sichtlich um ein spezifisches Sekret, das sonst im Ei nicht seinesgleichen hat. Bei den Blattwespen lagen die Verhältnisse etwas anders. Z. B. fand sich bei *Tenthredo mesomelas* zunächst, schon im ziemlich jungen Ei, eine große Granulawolke, die erst allmählich sich verdichtete und schließlich auch in einen grobschwammigen Körper einging, der sich kegelförmig mit seiner Spitze in das Eiinnere erstreckte. Auch bei *Tenthredo mesomelas*, *Allantus* und *Arge pagana* fand ich einen ganz ähnlich strukturierten, aber später entstehenden und etwas anders geformten Körper.

Ich habe mich nun bemüht, auch bei den Dipteren einigen Einblick in die Art, wie die polaren Granulationen beziehungsweise kompakten Körper entstehen, zu gewinnen. Ueber die Resultate, die ich an *Asphondilia* und *Chironomus* gewonnen, habe ich in meinem Praktikum der Zellenlehre bereits kurz berichtet. In jungen *Asphondilia*-Eiern entsteht im Ei ein spezifisches stark färbbares Protoplasma als Brücke zwischen dem hier sehr tief in das Ei einbezogenen Nährzellkomplex und der hinteren Begrenzung. Mit dem weiteren Wachstum des Eies zerreißt dieses, der hinten gelegene Teil geht in den Keimbahnkörper über, der vordere haftet, durch das Plasma des wachsenden Eies immer mehr getrennt, noch lange an den Nährzellen. Es handelt sich also wiederum um einen deutlichen Sekretionsvorgang der letzteren.

Bei *Chironomus* ist die Feststellung der ersten Anlage nicht ganz einfach. Ging sie bei *Camponotus*, den *Ichneumoniden*, Blattwespen und *Asphondilia* sehr frühzeitig vor sich, so ist hier das Umgekehrte der Fall. Erst wenn das Ei schon sehr reich an Dotter ist, treten am hinteren Pol schwach färbbare Plasmainseln auf, die sich allmählich verdichten und zu dem merkwürdig gestalteten stark färbbaren Körper werden. Da gleichzeitig das Plasma der einen

großen, dem Ei beigegebenen Nährzelle in dieses einplatzt und in ähnlichen Inseln sich besonders in der Längsachse des Eies verteilt, liegt die Annahme nahe, die beschriebene erste Anlage auf einen Teil dieses fremdzelligen Plasmas zurückzuführen; dann würden wir als Entstehungsmöglichkeiten kennen: Aufnahme einer ganzen degenerierenden Nähr- oder Hilfszelle ¹⁾, eines Teiles vom Plasma einer Nährzelle, eines besonderen Nährzellsekretes.

Die mangelhaften Angaben über die Entstehung des Körpers bei Chalcididen und Gallwespen von H e g n e r würden dem nicht widersprechen, die W i e m a n s sehr wohl dazu passen.

Der Modus der Anlage des Keimbahnkörpers würde also in allen den Varianten wiederkehren, die wir auch bezüglich der gewöhnlichen Funktionsweisen von den Nährzellen längst kennen. Die Vermutung, die ich früher geäußert, es könne auch der Follikel sich beteiligen, scheint mir nicht mehr wahrscheinlich. Dagegen möchte ich keineswegs ablehnen, daß gelegentlich auch das Ei völlig aus sich heraus eine Struktur von solcher Bedeutung schafft. Häufig wird der Fall aber auf keinen Fall sein, bisher kennen wir keinen mit Sicherheit, denn die Angaben H ä c k e r s und A m m a s für Cyclops, die zunächst für einen solchen sprechen, scheinen doch bezüglich des ersten Auftretens der Granulationen noch der Ergänzung bedürftig zu sein. Es wäre recht merkwürdig, wenn die Verhältnisse bei den Copepoden nicht in eine engere Uebereinstimmung mit den bei Cladoceren gefundenen zu bringen wären.

Dazu kommt noch, daß überhaupt eine ähnliche Determination der Urgeschlechtszellen noch bei keinem Objekt mit Sicherheit hat nachgewiesen werden können, das solcher alimentären Einrichtung im engeren Sinne bei seiner Eibildung entbehren würde (Anneliden, Mollusken z. B.), und daß ja auch die Insekten ohne Nährzellen (Orthopteren, Neuropteren) eines Keimbahnkörpers entbehren, selbst dann, wenn, wie bei den primitiven Apterygoten, die Keimzellen außerordentlich früh, mit der Bildung des Blastoderms, auftreten (P h i l i p t s c h e n k o , 1912).

Die Frage nach der Bedeutung hier eingehender zu erörtern, liegt mir ferne. Ihn einfach als keimbahnbestimmend zu bezeichnen, geht sicher nicht an, schon 1910 schrieb ich: „Tragen diese keimbahn-

¹⁾ Die fragliche Zelle bei Sagitta kann man kaum mit den Nährzellen der Würmer, Insekten und Krebse vergleichen, weshalb ich es hier vorziehe, von einer Hilfszelle zu sprechen.

begleitenden Substanzen spezifische Fähigkeiten in sich, die die Bildung oder die Funktion der Fortpflanzungsprodukte erst ermöglichen, oder haben sie eine sekundäre Bedeutung? Wir sind zur letzteren Auffassung gelangt und glauben, daß es lediglich trophische Äußerungen sind, die von ihnen ausgehen“ (S. 281). Auch Kühn hat 1912 an eine solche Möglichkeit gedacht, wenn er schreibt: „Vielleicht aber ist das ihn umgebende Eiplasma auch durch andere Bedingungen schon geprägt, und er (der Keimbahnkörper) wird bei der Entfaltung der Anlagen jenes Blastomers nur verwendet als ein zwar notwendiges, aber keineswegs erst die besondere Natur der Anlagen bestimmendes Material.“ Ich meine, daß schon die Tatsache, daß so ganz nahestehende Verwandte eine sichtbare Struktur entbehren können und doch ihre Gonaden ebenso entwickeln, unbedingt in diesem Sinne spricht.

In meinem Praktikum der Zellenlehre habe ich dann betont, daß einem Verständnis der Funktion der Keimbahnkörper vor allem auch die Einsicht zugrunde liegen muß, daß die Determination der Keimbahn nur ein Spezialfall aus dem großen Gebiet der „Keimbezirke“ im Ei ist. Hier aber sind wir auch zu der Erkenntnis gelangt, daß morphologisch nicht in die Erscheinung tretende Eigenschaften des Plasmas die bestimmenden sind und nicht die mannigfachen Einlagerungen. Auch Hegner weist auf dieses Ergebnis der Untersuchungen von Lillie, Morgan, Conklin usw. hin (1914).

Die unbekannte Funktion der Substanzen setzt also erst ein, wenn die Geschlechtszellen bereits vom Soma abgeschieden sind. Dafür spricht, daß die Keimbahnkörper, soweit sie kompakt sind, dann erst zerfallen und sich innig mit dem Plasma mischen, ferner die Tatsache, daß sie in der jungen Keimdrüse nicht nur persistieren, sondern ihre Substanz beträchtlich vermehren können. Dies scheint schon aus den Angaben Silvestris für *Litomastix* hervorzugehen und ergab sich auch für *Chironomus* bei einer im Münchener Institut gemachten noch nicht abgeschlossenen Untersuchung¹⁾.

Eine nähere Umschreibung der Einwirkung auf die Spermato- und Oogonien ist zur Zeit unmöglich, auch wissen wir nichts darüber, ob und wie die Substanzen noch in Oocyten und Spermatozyten

¹⁾ Die inzwischen erschienene Arbeit (Sachtleben 1918) zieht aus eigenen Befunden und der Literatur entsprechende Schlüsse.

eine Rolle spielen; die Möglichkeiten, die ich bei Sagitta hier im Auge hatte, scheinen mir heute nicht mehr wahrscheinlich. Diese Periode ist vor allem bei den in Frage kommenden Objekten noch viel eingehender zu untersuchen, nachdem wir über die Entstehungsweise der Substanz nun einigermaßen unterrichtet sind.

4. Einige Leitsätze.

1. In der Eizelle der Hymenopteren sind in der Regel neben dem Chromosomen führenden Kern akzessorische Kerne vorhanden.

2. Die akzessorischen Kerne enthalten keine Chromosomen, im übrigen gleichen sie dem Hauptkern, indem sie mit Liningerüst, Nukleolen, Enchylem und Membran versehen sind.

3. Die akzessorischen Kerne wiederholen auch die Arteigentümlichkeiten des Eikerns jeweils auf das genaueste.

4. Sie entstehen ohne direkte Anteilnahme (Knospung) des Eikerns.

5. Sie besitzen selbst die Fähigkeit des Wachstums, der Ortsveränderung, der direkten Teilung und der Knospung.

6. Eine Mitose auszuführen sind sie nicht befähigt.

7. Die akzessorischen Kerne sind auf anfangs nackt im Plasma liegende Chromatingranula zurückzuführen. Um diese herum entwickelt sich Enchylem, Membran und Gerüst, während sie selbst zu den Nukleolen des akzessorischen Kernes werden.

8. Diese Granula entstehen entweder in enger topographischer Beziehung zum Hauptkern oder fern von ihm im Eiplasma, häufig auch in den Nährzellen, von denen sie dann in das Ei übertreten. Bei einem Objekt ist meist beides gleichzeitig verwirklicht.

9. Unter Umständen setzt die Bildung akzessorischer Kerne aus diesen Granulis sogar schon verfrüht im Nährzellplasma ein.

10. Es besteht eine enge Beziehung der in Kernnähe auftauchenden Granula zu den Chromatinnukleolen in diesem. Ob jedoch ein direkter Chromatinaustritt vorkommt, oder der Zusammenhang zwischen beiden Strukturen nur durch eine Art „farbloser Chromidien“ hergestellt wird, kann nicht entschieden werden.

11. Die engen Beziehungen werden, abgesehen von der bevorzugten Lage um den Kern, erhärtet durch einen dem Auftreten der akzessorischen Kerne parallelgehenden Schwund der Chromatinnukleolen im Eikern.

12. Ferner dadurch, daß Chromatinnukleolen schon im Nährzellkern, gelegentlich auch im Eikern und im akzessorischen Kern sich zu regelrechten Kernen entwickeln können (polyenergide Metazoenkerne).

13. Die kernbildenden Granula, die nicht als Nährzellprodukt anzusehen sind, oder am Eikern entstehen, bilden sich völlig neu im Plasma; es gibt also eine Chromatinsynthese in diesem.

14. Die Entfaltung der jeweils charakteristischen Struktur der akzessorischen Kerne geschieht unabhängig von dem Entstehungsort stets in der gleichen Weise; sie ist als eine Folge des spezifischen Eiplasmas anzusehen, dessen Einwirkung auch der jeweilige Habitus des Eikernes unterliegt.

15. Es sind nicht die Chromosomen, die das Kernbild bedingen. Chromosomen sind auch zur Bildung eines Metazoenkernes nicht unumgänglich nötig, sondern lediglich Chromatin.

16. Chromosomen und Nukleolen sind in der Eizelle in hohem Grade unabhängig voneinander. Bei den Hymenopteren ballen sich die Tetraden sogar fast immer zu einem dichten, unter Umständen ganz nukleolenähnlichen, oxychromatischen Körper zusammen.

17. Die akzessorischen Kerne degenerieren vor der 1. Reifeteilung in der mannigfachsten Weise.

18. Sie stellen eine Hilfseinrichtung für das Ei dar, das durch sie in weitgehendem Maße dezentralisiert wird. Sie spielen für das Eiwachstum und die Dotterbildung die gleiche Rolle, wie der Eikern (Trophonuklei).

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind bei gleicher Vergrößerung auf der Höhe des Objektes gezeichnet (Z e i s s, hom. Imm. 12 mm, Oc. 8) und geben, wo nichts anderes bemerkt ist, mit Eisenhämatoxylin gefärbte Präparate wieder.

Taf. 1.

Entwicklung der Nährzellen bei *Solenius vagus* L.

Fig. 1—10. Jüngere Nährzellen vor der Umformung der Nukleolen zu kernähnlichen Gebilden.

Fig. 11. Einige Nukleolen abgerundet.

Fig. 12. Fortschreitende Entwicklung der Nukleolen zu kernähnlichen Gebilden. Ein kleiner Kern liegt im Plasma.

Fig. 13—16. Bildung zahlreicher kernähnlicher Gebilde im Kern und Auftreten wechselnd zahlreicher und verschieden großer Kerne

im Plasma. Die letzteren sind vielfach aus einigen Schnitten in eine Ebene verlegt worden.

Taf. 2.

Entwicklung des Eies von *Solenius vagus* L.

- Fig. 1—5. Junge Eier, zum Teil mit Nährzellen, vor der Bildung der akzessorischen Kerne.
 Fig. 6. Erstes Auftreten der akzessorischen Kerne durch Umwandlung des Nährzellsekretes.
 Fig. 7. Fortschreitende Bildung der akzessorischen Kerne.
 Fig. 8, 9. Oberer und unterer Teil eines etwas älteren Eies.
 Fig. 10—12. Vermehrung und Wachstum der akzessorischen Kerne während der Dotterbildung.
 Fig. 13. Randstück des Eies von Fig. 12.

Taf. 3.

Entwicklung des Eies von *Andrena spec.*

- Fig. 1—4. Junge Eier vor der Entstehung der akzessorischen Kerne.
 Fig. 5. Ei mit jungen akzessorischen Kernen.
 Fig. 6. Etwas älteres Ei, die Bildung akzessorischer Kerne am Eikern.
 Fig. 7, 8. Eikern mit Umgebung und hinterer Pol eines nächstälteren Eies.
 Fig. 9—12. Ausschnitte aus älteren Eiern mit erschöpften Eikernen.
 Fig. 10 und 12. Randpartien, teils mit sehr jungen, teils mit degenerierenden Trophonuklei.
 Fig. 13—17. Entwicklung des Eikerns, der mit der Bildung von akzessorischen Kernen parallel gehende Schwund der Nukleolarsubstanz.

Taf. 4.

Entwicklung des Eies und der Nährzellen bei *Bombus agrorum*.

- Fig. 1—9. Aus einer Eiröhre stammend (Safranin-Lichtgrünfärbung nach Benda fix.).
 Fig. 1, 2. Junge Ovocyten mit einigen der dazu gehörigen Nährzellen.
 Fig. 3. Nächst älteres Ei der Eiröhre.
 Fig. 4, 5. Zu dem Ei der Fig. 3 gehörige Nährzellen, Fig. 4 in Einähe, Fig. 5 in Eiferne.
 Fig. 6. Etwas älteres Ei, die fortschreitende Zerstäubung des Fettes zeigend.
 Fig. 7. Dazugehörige Nährzelle.
 Fig. 8. Älteres Ei mit dazugehöriger Nährzelle.
 Fig. 9. Zum gleichen Ei gehörige Nährzelle, von diesem jedoch weiter entfernt.
 Fig. 10. Junges Ei, fettarm, aber reich an safraninophilen Körnern.
 Fig. 11. Drei Kerne ebenso alter Ovocyten. Nur Membran und Nukleolen gezeichnet.
 Fig. 12. Junges Ei mit ringförmigem Einschluß.
 Fig. 13. Ei, mit der Bildung der akzessorischen Kerne beginnend.

- Fig. 14. Aeltere Nährzelle, noch vor der Lappung des Kernes, mit viel Fett und safraninophilen Granulis.

Taf. 5.

Entwicklung des Eies und der Nährzellen bei *Camponotus*.

- Fig. 1. Ovogonien in Teilung.
 Fig. 2. Jüngste Ovocyten.
 Fig. 3. Ovocyten im Leptotänstadium. Eizelle stärker gewachsen als Nährzellen.
 Fig. 4. Pachytänes Stadium. Differenz zwischen Ei- und Nährzellen gesteigert.
 Fig. 5. Ein junger Ei-Nährverband. Basichromatische Tröpfchen im Plasma. Pilze im Follikel.
 Fig. 6. Erstes Auftreten der akzessorischen Kerne um den Eikern. Beginn der Pilzinfektion des Ei plasma.
 Fig. 7. Fortgeschrittenes Stadium der Bildung der akzessorischen Kerne und der Infektion.
 Fig. 8, 9. Die akzessorischen Kerne um den Eikern dicht gehäuft, das Ei plasma völlig von Pilzschläuchen durchsetzt.
 Fig. 10. Die akzessorischen Kerne überflügeln an Größe den Eikern.
 Fig. 11. Desgleichen. Lageverschiebung der akzessorischen Kerne.
 Fig. 12, 13. Schnitte durch ein älteres Ei, obere Partie mit Nährzapfen. Dotterbildung.
 Fig. 14. Akzessorischer Kern mit merkwürdiger Ringbildung.
 Fig. 15. Kern einer Nährzelle mit spezifischer Plasmazone, in der chromatisches Sekret auftritt.
 Fig. 16. Teil eines Nährzellkernes mit großer und kleiner kernartiger Bildung.
 Fig. 17. Akzessorischer Kern in der Plasmazone um einen Nährzellkern.
 Fig. 18. Kernartige Einschlüsse in einem Nährzellkern, in Degeneration sind zwei derselben.

Taf. 6.

Eibildung und Nährzellen von *Myrmecina* (Safranin, Lichtgrün).

- Fig. 1. Junge Ovocyte mit Nährzellen; erstes Auftreten von safraninophilen Körnern.
 Fig. 2, 3, 4. Die Ovocyte wächst, Zunahme der safraninophilen Körner um den Kern, Bildung der akzessorischen Kerne, Ansammlung des Fettes.
 Fig. 5. Ei mit einem Kranz akzessorischer Kerne um den Eikern, zum Teil schon von ihm abgewandert.
 Fig. 6, 7. Eikerne von etwas älteren Eiern.
 Fig. 8. Teil eines älteren Eies; der Eikern arm an Nukleolen; noch andauernde Bildung neuer akzessorischer Kerne an seiner Oberfläche; unten rechts Entstehung derselben aus Nährzellsekret.
 Fig. 9. Altes dottergefülltes Ei; Eikern sehr reduziert.

- Fig. 10—13. Entwicklung der Nährzellen. Ansammlung des Fettes. Entstehung einer spezifischen Plasmazone um den Kern. Geringe Entfaltung der Nukleolen. Vermehrung derselben in älteren Nährzellen.
- Fig. 14, 15. Nukleolen älter Nährzellen, in denen das Chromatin und Plastin sich sondert.
- Fig. 16. Follikelzellen eines älteren Eies mit Fettansammlung.

Taf. 7.

Eibildung bei Ichneumoniden.

- Fig. 1—16. Eibildung von Rhyssa.
- Fig. 1—4. Junge Ovocyten; Bildung der besonderen Plasmazone um den Kern und Auftauchen kleiner akzessorischer Kerne in dieser.
- Fig. 5 a, 5 b. Kern in Aufsicht und Profil mit den akzessorischen Kernen.
- Fig. 6. Aufsicht auf einen Eikern mit akzessorischen Kernen.
- Fig. 7 a, 7 b, 7 c. Aufsicht und Profilansichten eines ebensolchen.
- Fig. 8 a, 8 b. Ebenso.
- Fig. 9. Die akzessorischen Kerne am Eikern in Rückbildung.
- Fig. 10 a, 10 b. Ebenso.
- Fig. 11. Letzte Reste der akzessorischen Kerne; Nährzellsekretgranula im Plasma.
- Fig. 12. Bildung der akzessorischen Kerne (zweite Generation) aus solchem Sekret.
- Fig. 13. Randpartie eines etwas älteren Eies.
- Fig. 14. Dritte Generation der akzessorischen Kerne entsteht um den Eikern im schon sehr dotterreichen Ei.
- Fig. 15, 16. Die akzessorischen Kerne tief im Dotter; bei 16 besonders zahlreich in dem axialen noch dotterfreien Teil des Eies.
- Fig. 17—26. Trochus.
- Fig. 17, 18. Eikerne vor der Bildung akzessorischer Kerne; vorübergehende Bildung einer zweiten Membran um den Eikern.
- Fig. 19. Auftreten der akzessorischen Kerne am Eikern.
- Fig. 20. Ein etwas älteres Ei; die akzessorischen Kerne gewachsen.
- Fig. 21. Ältere akzessorische Kerne im dottergefüllten Eiinnern.
- Fig. 22—25. Bildung einer großen Dotterkugel im Innern degenerierender akzessorischer Kerne.
- Fig. 26. Keimbahnkörper des Eies.

Taf. 8.

Eibildung von *Tenthredo mesomelas* L.

- Fig. 1. Ei beginnt mit der Bildung der akzessorischen Kerne.
- Fig. 2. Etwas älteres Stadium. Viele akzessorische Kerne nur in Form ihres Nukleolarapparates vorhanden.
- Fig. 3. Die akzessorischen Kerne wachsen.
- Fig. 4. Beginn der Dotterbildung.
- Fig. 5. Randpartie eines solchen Eies.

- Fig. 6. Aelteres Ei.
 Fig. 7. Randpartie dieses Eies.
 Fig. 8. Die Nukleolen der akzessorischen Kerne verblassen (altes Ei.)
 Fig. 9. Kern eines alten Eies. Die Nukleolen bestehen größtenteils nur noch aus Plastin.

Taf. 9.

Entwicklung der Eikerne bei *Tenthredo albicornis* und *Allantus*.

- Fig. 1—8. *Allantus* spec.
 Fig. 1—4. Allmähliche Verkleinerung der Tetraden und Bildung eines komplizierten Nukleolenkörpers.
 Fig. 5 a, b. Zwei Schnitte durch einen Kern. Vom Nukleolenkörper trennt sich ein besonderer chromatischer Teil.
 Fig. 6 a, b. Kernähnliche Nukleolen treten auf. Der chromatinärmere Teil des Nukleolarapparates etwas reduziert.
 Fig. 7 a, b, c. Letzterer nun aufgelöst. Zahlreiche „Kernchen“.
 Fig. 8. Aelterer Eikern. Chromosomenkonglomerat sehr verkleinert, Nukleolen größtenteils geschwunden.
 Fig. 9—29. *Allantus* spec. (Fig. 18 Delafield-Eosin; Fig. 19, 22—29 Safranin-Lichtgrün).
 Fig. 9—15. Allmähliche Trennung der Nukleolen und Tetraden. Ballung der letzteren.
 Fig. 16, 17. Abschluß dieses Prozesses.
 Fig. 18. Der große „Primärnukleolus“ ist geplatzt.
 Fig. 19, 20, 21. Kerne älterer Eier, mit vereinfachtem Nukleolarapparat und stark verklumpten Tetraden.
 Fig. 22, 23, 24. Drei jüngere Eikerne mit Safranin-Lichtgrün gefärbt.
 Fig. 25—27. Die akzessorischen Kerne bei gleicher Färbung.

Taf. 10.

Eibildung bei *Arge pagana* (mit Ausnahme der Fig. 1).

- Fig. 1. Entstehung der Trophonuclei am Rand des Eies bei *Allantus*.
 Fig. 2—22. *Arge pagana*.
 Fig. 2—5. Wachstum des Eies vor der Bildung akzessorischer Kerne, zum Teil mit Nährzellen.
 Fig. 6, 7. Auftreten der ersten akzessorischen Kerne, bzw. der sie bildenden Granula an der Eioberfläche.
 Fig. 8, 9. Kerne von wenig älteren Eiern
 Fig. 10, 11. Die akzessorischen Kerne wachsen.
 Fig. 12. Beginn der Dotterbildung.
 Fig. 13. Eikern eines älteren Eies.
 Fig. 14. Randpartie.
 Fig. 15. Eikern eines älteren Eies.
 Fig. 16. Randpartie.
 Fig. 17, 18. Randpartien dotterreicher Eier.
 Fig. 19. Alter Eikern.

- Fig. 20. Randpartie desselben Eies.
 Fig. 21. Bildung der ersten Reifeteilungsspindel.
 Fig. 22. Keimbahnkörper.

Textfiguren-Erklärungen.

- Fig. 1. *Solenius vagus* L. a—o Entwicklungsreihe eines Nukleolus aus der Nährzelle eines älteren Eies. p—v Entwicklung eines kernartigen Gebildes aus einem Nukleolus in den Nährzellen eines ebensolchen Eies. w—z Im Plasma älterer Nährzellen liegende Kerne.
- Fig. 2. Randstück eines jungen Eies von *Solenius vagus*.
- Fig. 3. Entwicklung und Teilung der Blochmannschen Kerne im Plasma des Eies von *Solenius vagus*.
- Fig. 4. Verschieden alte Blochmannsche Kerne aus dem Ei von *Solenius vagus* zu Beginn der Dotterbildung; stark differenziert.
- Fig. 5. Blochmannsche Kerne aus alten Eiern von *Solenius vagus* L.
- Fig. 6. Blochmannsche Kerne aus alten Eiern von *Solenius vagus*, chromosomenähnliche Balken entwickelnd, in Degeneration.
- Fig. 7. Eikerne und Bildung der Reifespindel bei *Solenius vagus* L. a junges, b mittleres, c sehr altes Ei.
- Fig. 8. Entwicklung und Knospung der akzessorischen Kerne bei *Andrena*.
- Fig. 9. Degenerationsformen der akzessorischen Kerne bei *Andrena*, einer Stelle entstammend.
- Fig. 10. Entwicklung einer Nährzelle bei *Andrena*; in e akzessorische Kerne.
- Fig. 11. Pathologische Nährzelle von *Andrena*; die Nukleolen werden zum Teil achromatisch und quellen kernartig auf; akzessorische Kerne im Plasma.
- Fig. 12. *Osmia rufa*; a junges Ei, b—g Schicksale des Eikernes.
- Fig. 13. *Osmia rufa*; Entwicklung der akzessorischen Kerne.
- Fig. 14. *Osmia rufa*; Zwei verschieden alte Nährzellen.
- Fig. 15. a, b, *Prosopis sinuata* Sch.; Ei vor der Bildung akzessorischer Kerne und mit solchen. c *Sphecodes gibbus* L. Junges Ei mit Trophonuklei um den Eikern.
- Fig. 16. Randpartien aus älteren Eiern von *Camponotus*; a von einem jungen Ei, Beginn der Dotterbildung; b von einem Ei mit fortgeschrittener Dotterbildung; c altes Ei, die Trophonuklei sinken in die Tiefe; c, d Merkwürdige Strahlungserscheinungen am degenerierenden Kernchen.
- Fig. 17. Keimbahnkörper bei *Camponotus*. a Ei und Nährzellen mit sich bildendem Keimbahnkörper; b dieser stärker vergrößert; e altes Ei, mit den merkwürdigen Plasmastrahlungen und de-

generierenden Nährzellen; der Keimbahnkörper völlig ausgebildet; d dieser stärker vergrößert.

- Fig. 18. Entwicklung der Nährzellen bei *Rhyssa*.
 Fig. 19. Eier einer Ichneumonide aus *Callimorpha*. Entstehung des Keimbahnkörpers am Grunde eines von den Nährzellen hereintretenden Plasmastromes.
 Fig. 20. Junger Ei-Nährverband von *Tenthredo mesomelas* L.
 Fig. 21. Sekretgitter, wie es dem Nährzellkern von *Tenthredo mesomelas* aufliegt.
 Fig. 22. Entwicklung der akzessorischen Kerne bei *Tenthredo mesomelas* mit frühzeitiger Membranbildung.
 Fig. 23. Entwicklung der akzessorischen Kerne bei *Tenthredo mesomelas* mit verzögerter Membranbildung.
 Fig. 24. Uebersichtsbilder über die Eibildung von *Tenthredo mesomelas* L. Anlage und Umbildung der polaren Substanz (Keimbahnkörper); Lage der akzessorischen Kerne (rot) in den einzelnen Stadien.
 Fig. 25. Akzessorische Kerne bei *Tenthredo albicornis*.
 Fig. 26. Entwicklung und Vermehrung der akzessorischen Kerne bei einer *Allantus*-Art; bei x Kernbildung im Kern!
 Fig. 27. Entwicklung der beiden Typen der akzessorischen Kerne bei *Arge pagana*.
 Fig. 28. Ei- und Nährzellen einer *Pristophora*-Art.
 Fig. 29. a Eizelle von *Apanteles* (vergr. 850 ×); b Eizelle von *Copidosoma* (vergr. 1250 ×), beide nach Hegner.
 Fig. 30. Eikerne und Trophonuklei a bei *Trogus*, b bei *Rhyssa*, c und d bei *Tenthredo mesomelas* L.
 Fig. 31. Ebenso a und b bei *Arge pagana*, c bei *Solenius vagus*.

Literaturverzeichnis.

- A m m a, K. Ueber die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6, 1911.
 B a l b i a n i, E. G. Centrosome et „Dotterkern“. Journ. de l'Anat. et Physiol. Bd. 29, 1893.
 B l o c h m a n n, Fr. Ueber die Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. Verhandl. naturh. med. Verein Heidelberg N. F. Bd. 3. 1884.
 D e r s e l b e. Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift. Naturh. d. med. Vereines Heidelberg, 1886.
 B o r g e r t, A. Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* H. II. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 14. 1909.
 B r e e s t, Fr. Zur Kenntnis der Symbiontenübertragung bei viviparen Cocciden und Psylliden. Arch. f. Protistenkunde Bd. 34, 1914.
 B r u n e l l i, G. Ricerche sull' ovario degli insetti sociali. Rend. Accad. dei Lincei. XIII, 1904.

- Buchner, Paul. Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3, 1909.
- Derselbe. Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung Befruchtung, Keimbahn, Oogenese und Spermatogenese. Festschrift f. Rich. Hertwig Bd. 1, 1910.
- Derselbe. Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6, 1911.
- Derselbe. Studien an intrazellularen Symbionten. Arch. f. Protistenkunde Bd. 26, 1912.
- Derselbe. Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre. Biolog. Centralbl. Bd. 33, 1913.
- Derselbe. Praktikum der Zellenlehre I. Berlin 1915.
- Carnoy, J. B. La biologie cellulaire. Lierre 1884.
- Carnoy u. Lebrun. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule T.12, 1897.
- Derschau, M. v. Beziehungen zwischen Zellkern und Pyrenoiden bei den Chlorophyceen. Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 27, 1909.
- Dublin. The history of the germ cells in *Pedicellina americana*. Ann. New York Acad. Sc. Vol. 16. 1905.
- Elpatievsky, W. Die Urgeschlechtszellbildung bei *Sagitta*. Anat. Anz. Bd. 35, 1910.
- Giardina, A. Origine dell' oocyte e delle cellule nutritive nel *Dytiscus*. Intern. Monatsschr. Anat. Phys. Bd. 18, 1901.
- Gille, K. Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung an *Gyrodactylus elegans* v. Nordmann. Arch. f. Zellforsch. Bd. 12, 1914.
- Goldschmidt, Rich. Ueber den Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden II.) Zool. Jahrb. Bd. 21 1904.
- Govaerts, Paul. Recherches sur la structure de l'ovaire des Insectes, la différenciation de l'ovocyte et sa période de l'accroissement. Arch. de Biol. T. 28, 1913.
- Griffin, Br. B. Studies on the maturation of *Thalassema* and *Zirphaea*. Journ. Morphol. vol. 15, 1899.
- Gross, J. Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 18, 1903.
- Günther, Konr. Ueber den Nukleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 19, 1904.
- Günther, T. Die Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrb. Bd. 30, 1910.
- Hartmann, M. Studien am tierischen Ei I. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 15. 1902.
- Derselbe. Polyenergide Kerne. Biol. Zentralbl. 1909.
- Haecker, Val. Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, 1895.
- Derselbe. Die Keimbahn von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, 1897.
- Derselbe. Ueber Chromosomen und Sporenbildung bei Radiolarien. Verh. D. Z. Gesellsch. 17. Vers., 1907.

- Hegner, R. W. Studies on germcells. I. The history of the germcells in insects with special reference to the Keimbahn-determinants. II. The origin and significance of the keimbahn-determinants in animals. Journ. Morph. vol. 20, 1914.
- Derselbe. Studies III. The origin of the keimbahn-determinants in a parasitic Hymenopteron, *Copidosoma*. Anat. Anz. Bd. 46, 1914.
- Derselbe. Studies on germcells. IV. Protoplasmie Differentiation in the Ovocytes of Certain Hymenoptera. Journ. Morph. Vol. 26, 1915.
- Henneguy, Fr. Les insectes. Paris 1904.
- Herfort, R. Die Reifung und Befruchtung des Eies von *Petromyzon fluviatilis*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 57, 1901.
- Hertwig, O. Allgemeine Biologie. 4. Aufl. Jena 1912.
- Hertwig, R. Ueber Encystierung und Kernvermehrung bei *Arcella vulgaris*. Festschrift f. Kupfer. Jena 1899.
- Derselbe. Ueber den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsber. d. med. phys. Gesellsch. München 1907.
- Höber, R. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 4. Aufl. Leipzig 1914.
- Jörgensen, M. Untersuchungen über die Eibildung bei *Nephelis vulgaris*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2, 1908.
- Derselbe. Zellenstudien I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellforsch. Bd. 10, 1913.
- Derselbe. Zellenstudien III. Beitrag zur Lehre vom Chromidialapparat nach Untersuchungen an Drüsenzellen von *Piscicola*. Ibidem.
- Jordan, H. E. On the relation between nucleolus and chromosomes in the maturing oocyte of *Asterias Forbesii*. Anat. Anz. Bd. 31, 1907.
- Derselbe. The relation of the nucleolus to the chromosomes in the primary oocyte of *Asterias Forbesii*. Publ. Carnegie Inst. 102, 1908.
- Derselbe. The germinal spot in Echinoderm eggs. Ibidem.
- Derselbe. The relation of nucleoli to chromosomes in the egg of *Cribrella sanguinolenta*. Arch. f. Zellforsch. Vol. 5, 1910.
- Derselbe. A cytologicae study of the egg of *Cumingia*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4, 1910.
- Kemnitz, G. A. von. Die Morphologie des Stoffwechsels bei *Ascaris lumbricoides*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7, 1912.
- Derselbe. Eibildung, Eireifung, Samenreifung und Befruchtung von *Brachycoelium*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 10, 1913.
- Korschelt, E. Ueber die Bedeutung der verschiedenen Zellelemente der Insektenovarien. Z. f. wiss. Zool. Bd. 43, 1886.
- Derselbe. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes Zool. Jahrb. Bd. 4, 1891.
- Derselbe. Ueber *Ophryotrocha puerilis* Clap. Metschn. und die polytrochen Larven eines andern Anneliden. Z. f. wiss. Zool. Bd. 57, 1893.
- Kühn, Alfr. Die Sonderung der Keimbezirke in der Entwicklung der Sommer Eier von *Polypheumus pediculus* de Geer. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 35, 1913.

- Lillie, Fr. R. The organisation of the egg of *Unio*. Journ. Morph. vol. 17, 1901.
- Loyez, Mlle. Les noyaux de Blochmann et la formation du vitellus chez les Hyménoptères. C. R. Acad. Sc. Paris 1908.
- Dieselbe. Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. Arch. Anat. Micr. Paris Tome 8, 1906.
- Lubbock, John. Notes on the generativ organs and the formation of the egg in the *Annulosa*. Philos. Transact. 1861.
- Lubosch. Ueber den gegenwärtigen Stand der Lehre von der Eireifung. Verh. anat. Ges. München 1912.
- Macallum, A. B. Die Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie in der biologischen Forschung. Ergeb. d. Phys. Bd. 7, 1908.
- Magnus, W. Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Jena 1914.
- Marechal, Sur l'ovogenèse des Sélaciens et quelques autres Chordates. La Cellule T. 24, 1906.
- Martin, F. Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers *Ageniaspis (Encyrtus) fascicollis* Dalm. Z. wiss. Zool. Bd. 110, 1914.
- Marshall, Wm. S. Contributions towards the Embryology and Anatomy of *Polistes pallipes*. II. The Early History of the Celluls Elements of the Ovary. Z. f. wiss. Zool. 86. Bd., 1907.
- Maziariski, S. Sur la persistance de résidus fusoriaux pendant les nombreuses générations cellulaires au cours de l'ovogénèse de *Vespa vulgaris*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 10, 1913.
- Moroff. Oogenetische Studien I. Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2, 1909.
- Munson, J. P. A comparative study of the structure and origin of the yolk-nucleus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8, 1912.
- Nachtsheim, H. Cytologische Studien über Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11, 1913.
- Nassonow, N. Zur Kenntnis der phagocytären Organe bei den parasitischen Nematoden. Arch. mikr. Anat. Bd. 55, 1900.
- Nekrassoff, A. Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies von *Cymbulia Peronii*. Anat. Anz. Bd. 24, 1903.
- Pantel, Y. Recherches sur les Diptères à larves entomobies. II. Les enveloppes de l'œuf avec leurs dépendances, les dégâts indirects du parasitisme. La Cellule T. 29. 1. Fasc. 1913.
- Paulcke, W. Ueber die Differenzierung der Zellenelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 14, 1900.
- Perez. Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora*). Arch. zool. experiment. T. 4, 1910.
- Philipstchenko, Jur. Beiträge zur Kenntnis der Apterypoten. III. Die Embryonalentwicklung von *Isotoma*. Z. f. wiss. Zool. Bd. 103, 1912.
- Pierantoni, Umb. Studi sullo sviluppo d'„*Icerya Purchasi*“ Mask. Arch. Zool. Vol. 5, 1912, u. a. Arbeiten.

- Popoff, Meth. Eibildung bei *Paludina vivipara*. Arch. mikr. Anat. Bd. 70, 1907.
- Derselbe. Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung von *Euglypha alveolata*. Arch. f. Protistenk. Bd. 25, 1912.
- Rauther, M. Beiträge zur Kenntnis von *Mermis albicans* v. Sieb. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23, 1906.
- Reichenow, E. Untersuchungen über *Hämatococcus pluvialis*, nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. kais. Gesundheitsamt. Bd. 33, 1909.
- Retzius, G. Der Reifungsprozeß der Eier bei den Asteriden. Biolog. Unters. N. F. Bd. 16, 1911.
- Derselbe. Zur Kenntnis der Hüllen und besonders des Follikelepithels an den Eiern der Wirbeltiere. Biolog. Untersuchungen. N. F. Bd. 17, 1912.
- Rosen, F. Ueber die Entwicklung von *Echinaster sepositus*. Anat. Anz. Bd. 44, 1913.
- Rückert, J. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies der Selachier. Anat. Anz. Bd. 7, 1912.
- Russo, Ach. Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechtes. Jena 1909.
- Schellenberg, G. Ovogenese, Eireifung und Befruchtung von *Fasciola hepatica* L. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6, 1911.
- Schindler, E. Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30, 1878.
- Schleip, W. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Planaria gonocephala* Dug. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23, 1907.
- Silvestri, F. Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteriti parasitici. 1—4. Boll. Sc. sup. Agric. Portici T. 1 und 2, 1906—08.
- Derselbe. Prime fasi di sviluppo del Copidosoma Buyssóni, Imenottero Calcidide. Anat. Anz. Bd. 47, 1914.
- Stuhlmann, Fr. Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus. Bericht Naturf.-Ges. Freiburg Bd. 1, 1886.
- Tanquary, M. C. Biological and embryological studies on Formicidae. Bull. Ill. St. Lab. Nat. Hist. vol. 9.
- Vejdovsky, T. Zum Problem der Vererbungsträger. Kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften. Prag 1911—12.
- Voss, v. Cytologische Studien an *Mesostoma ehrenbergi*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 12, 1914.
- Wassermann, F. Die Ovogenese des *Zoogonus mirus* Lss. Arch. mikr. Anat. Abt. 2, Bd. 83, 1913.
- Weismann, A. Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei, 1882. Festgabe f. Henle.
- Derselbe und Ischikawa, C. Ueber die Parakopulation im Daphnidei sowie über Reifung und Befruchtung desselben. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 4, 1889.

202 P a u l B u c h n e r: Die akzessorischen Kerne usw.

W i e m a n, H. L. The pol disc of Chrysomelid eggs. Biol. Bull. vol. 18, 1910.

W i l l. Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anz. 1884.

Z a r n i k, B. Ueber funktionelle direkte Kernteilungen. Sitzungsber. Phys.-med. Gesellsch. Würzburg 1915.