

- 3) Behandelt man die im lebenden Tier gefärbten Granula mit Wasser oder verdünnter Essigsäure, so bleiben, wenn man die Einwirkung direkt beobachtet, nach der Entfärbung zuerst ganz blasse Stromata zurück, die weiterhin schnell unsichtbar werden.

Es liegt sonach hier eine vitale Reaktion der sogenannten Bio-blasten vor; die Verwandtschaft dieser Gebilde zu dem Methylenblau zeichnet sie als einzige Elementarteile vor allen übrigen Gewebselementen des Amphibienkörpers in bestimmter Weise aus. Diese Eigenschaft der Granula reiht sich der Säurefuchsinreaktion derselben an und dürfte geeignet sein, die Theorie, nach welcher die Granula gleichartige Elementarteile aller Zellen sind, zu bestärken.

Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala*.

Von Dr. TH. BOVERI in München.

Bei Gelegenheit meiner Untersuchungen karyokinetischer Vorgänge im Ei von *Ascaris megalocephala* fielen mir in Stadien mit vier und mehr Furchungskugeln in einzelnen dieser Zellen eigentümliche Körper auf, welche in wechselnder Zahl, Form und Größe vorkommen können und bei gut gelungener Karminfärbung, d. h. in Präparaten, welche sonst nur die chromatische Kernsubstanz gefärbt zeigen, eine rote Tinktion von sehr verschiedener Intensität annehmen. Während einzelne ganz blaß erscheinen, färben sich andere so stark wie die chromatischen Elemente des Kerns. Eine genauere Betrachtung der Eier ergab zunächst die auffallende Thatsache, daß die Furchungszellen, in denen diese Körper anzutreffen sind, sehr kleine, chromatinarme Kerne besitzen, und bei Durchsicht einer größeren Zahl von Präparaten ließ sich bald ermitteln, daß die in die Zellsubstanz eingelagerten gefärbten Körper nichts anderes sind als Brocken chromatischer Substanz, die in gesetzmäßiger Weise aus den Kernen ausgestoßen werden.

Über die Einzelheiten dieses Vorgangs kann ich folgendes mitteilen. Das befruchtete Ei von *Ascaris megalocephala* enthält, wie durch die Untersuchungen von NUSSBAUM und VAN BENEDEN bekannt ist, vier chromatische Elemente. In der ersten Furchungsspindel sind diese als große, winkelig gebogene Fäden zu einer im ganzen ungefähr

kreisförmigen äquatorialen Platte zusammengeordnet, und zwar meist in der Weise, daß die Winkel der vier Fäden gegen die Spindelachse gerichtet sind, während die Enden die Peripherie einnehmen. Die gleiche Anordnung tritt in den beiden Tochterplatten hervor, die bekanntlich durch Längsspaltung der vier äquatorialen Schleifen entstehen. Die Kerne, welche sich aus diesen vier Tochterfäden rekonstruieren, besitzen meist eine sehr charakteristische Gestalt: die Kernvakuole ahmt die Form, welche die chromatischen Elemente in ihrer Gesamtheit darstellen, nach und erhält so die Gestalt eines abgeplatteten, etwa linsenförmigen Bläschens, an dessen Peripherie sich die Membran zu acht längeren oder kürzeren fingerförmigen Anhängen ausstülpt, deren jeder eines der acht Schleifenenden einschließt. In der Regel behält das Kernbläschen während der ganzen Dauer seines Bestehens diese Gestalt bei. Die vier Schleifen wandeln sich in ein Kerngerüst um, indem von einer jeden seitliche Fortsätze ausstrahlen, die sowohl untereinander anastomosieren, als auch mit denen der anderen Fäden in Verbindung treten. Dies gilt jedoch nur für jene zentralen Abschnitte der vier Schleifen, die von dem gemeinsamen Kernbläschen umschlossen werden; die peripheren Teile, soweit sie in ihren eigenen fingerförmigen Scheiden verlaufen, bleiben auch während des Ruhestadiums des Kerns völlig isoliert. Sie lösen sich zwar gleichfalls in ein Gerüst auf; allein dieses tritt nicht mit dem der anderen Schleifen in Verbindung, sondern verzweigt sich nur innerhalb des zugehörigen Fortsatzes der Vakuole. Wenn der Kern sich zur nächsten Teilung anschickt, kommen die vier Schleifen fast genau in derselben Lage, die sie vor der Rekonstruktion zu einander eingenommen haben, wieder zum Vorschein. Zur Bildung eines kontinuierlichen Kernfadens kommt es nicht; was vor der Bildung des Reticulums Schleifenende war, das tritt bei der Kontraktion des Gerüsts sofort als solches wieder hervor.

Die Furchungskerne von *Ascaris megalocephala* stellen, worauf ich demnächst ausführlicher zu sprechen kommen werde, ein vorzügliches Objekt dar, um die Schicksale der chromatischen Elemente im ruhenden Kern zu verfolgen. Das Verhalten, das ich hier nur kurz angedeutet habe, spricht noch entschiedener als die RABL'schen Befunde an den Kernen der Epidermiszellen von *Salamandra* für die Hypothese, daß die einzelnen Elemente auch im Gerüst des ruhenden Kerns ihre Selbständigkeit bewahren.

Nach völliger Auflösung der Kernmembran treten die vier Schleifen in eine Spindel ein, die die genaue Kopie der ersten Furchungsspindel ist und in der Folge sich wie diese verhält. In der nämlichen Weise

wiederholt sich der karyokinetische Prozeß bei den folgenden Teilungen, und bis zu Stadien mit etwa 60—70 Furchungskugeln — es sind dies die letzten, die ich gesehen habe — konnte ich den gleichen Vorgang: stets vier Schleifen in der charakteristischen Lage und die zu fingerförmigen Anhängen ausgebuchteten ruhenden Kerne, nur in immer mehr verkleinertem Maßstab nachweisen.

Allein dieser Satz gilt nur mit einer sehr wesentlichen Einschränkung. Es ist nur eine einzige Zelle, welche in der beschriebenen Weise die Traditionen des ersten Furchungskerns forterbt, die Kerne aller anderen Furchungszellen nehmen einen durchaus verschiedenen Charakter an. Und damit hängt die eingangs erwähnte Ausstoßung chromatischer Substanz zusammen.

Der Furchungsprozeß ist, wenigstens in den Anfangsstadien, ein ziemlich regelloser. Die beiden ersten Furchungskugeln sind bald von gleicher Größe, bald liefert die erste Teilung sehr ungleiche Tochterzellen. Später gleichen sich diese Differenzen stets aus: alle Furchungszellen besitzen dann annähernd gleiches Volumen. Auf dem Stadium mit zwölf bis vierzehn Zellen wird eine zunächst sehr kleine Furchungshöhle bemerkbar, die allmählich an Größe zunimmt, während die Zellen durch fortgesetzte Teilung immer kleiner werden und in einfacher Schicht eine Blase von der Form eines langgestreckten Rotationsellipsoids darstellen. Noch Stadien mit circa siebzig Zellen besitzen diese Gestalt; spätere sind mir bis jetzt nicht zu Gesicht gekommen.

Wie der Furchungsvorgang in den ersten Stadien eine gewisse Variabilität erkennen läßt, so verläuft auch der Differenzierungsprozeß der Kerne, von dem hier die Rede sein soll, anfangs nicht ganz gleichmäßig. Ich schildere den Beginn nach einer Modifikation, die, wenn sie auch selten vorkommt, so doch den Vorgang am durchsichtigsten zur Anschauung bringt. Wir haben oben gesehen, daß die Kerne der beiden ersten Furchungskugeln aus je vier Schleifen, den Hälften der Elemente des Eies, sich aufbauen und auch im völlig ausgebildetem Zustand durch ihre eigentümliche Gestalt diese Entstehung noch verraten. Bis hierher verhalten sich die beiden Kerne ganz gleichmäßig; bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung aber wird eine Differenz bemerkbar. Nur aus dem einen Kern nämlich gehen in der beschriebenen Weise vier Schleifen hervor, der andere erleidet eine sehr bedeutende Umwandlung und Reduktion seiner chromatischen Substanz. Man sieht zwar auch bei der Auflösung dieses Kerns das Chromatin undeutlich in vier gebogenen Zügen verlaufen, die mit ihren Winkeln dem Zentrum, mit ihren Enden der

Peripherie zugekehrt sind; allein zur vollen Ausbildung der vier Schleifen kommt es nicht. Die Kernfäden zerfallen vielmehr in eine große Anzahl von isolierten Körnern. Die aus den zentral gelegenen Abschnitten der Fäden hervorgehenden sind sehr klein und zahlreich; sie stellen in ihrer Gesamtheit eine ungefähr kreisrunde Scheibe dar. Die Schleifenenden dagegen zerfallen in eine geringe Zahl großer, unregelmäßiger Brocken, welche häufig zu acht radiären Fortsätzen um die ersteren gruppiert sind. Nur die zentral gelegenen kleinen Körnchen, welche bei weitem den geringeren Teil der chromatischen Substanz enthalten, verbleiben dem Kern. Sie allein treten in die Spindel ein, wo sie eine Äquatorialplatte nach Art der von vielen Arthropodenzellen bekannten formieren. Ich konnte in einem Fall bei polarer Ansicht über sechzig gleichmäßig im Bereich einer Kreisfläche verteilte winzige Elemente zählen. Bei der Profilansicht, die meist unklar ist, da die Äquatorialplatte in ihrer Peripherie von den groben Körnern, die aus den Schleifenenden entstanden sind, umgeben wird, stellen sich die Elemente als kurze Stäbchen dar, die, wie mir nach einzelnen Präparaten scheint, eine quere Teilung erleiden. Während die Äquatorialplatte zu zwei Tochterplatten auseinanderrückt, behalten die aus dem Kern ausgestoßenen großen Chromatinkörper ihre ursprüngliche Lage bei. Sie werden, wenn die Zellsubstanz sich durchschnürt, entweder ziemlich gleichmäßig in die Tochterzellen verteilt oder sie gelangen zum größeren Teil oder alle in die eine. Hier erfahren sie eine allmähliche Umwandlung, die zu ihrer völligen Auflösung führt. Sie runden sich, indem sie aufquellen, zu Kugeln ab, diese verschmelzen häufig miteinander und, nachdem ihre Affinität für den Farbstoff immer mehr abgenommen hat, verschwinden sie schließlich völlig. Eine erhöhte Tinktionsfähigkeit derjenigen Zellen, in welchen solche Chromatinkugeln aufgelöst worden sind, kann ich nicht konstatieren. Aus den Tochterplatten des reduzierten Kerns, die so klein sind, daß man sie an nicht gefärbten Präparaten leicht übersehen kann, rekonstruieren sich kugelige oder abgeplattete, kleine und sehr wenig färbbare Kerne.

Auf einem Stadium mit vier Furchungskugeln finden wir demnach in zweien dieser Zellen große gelappte Kerne, die aus vier Schleifen, den vollen Abkömmlingen der Elemente des Eies, entstanden sind; die beiden anderen Zellen besitzen kleine reduzierte Kerne. Diese letzteren verhalten sich nun weiterhin ganz gleichmäßig: sie teilen sich in der nämlichen Art weiter, wie sie entstanden sind. Zwischen den beiden ersteren dagegen zeigt sich jetzt die gleiche Differenz, die wir zwischen den Kernen der beiden ersten Furchungskugeln auftreten

sahen. Nur der eine Kern teilt sich in der ursprünglichen Weise, der andere erfährt vor der Teilung genau die gleiche Verminderung und Umformung seiner chromatischen Substanz, die ich oben beschrieben habe. Die Tochterzellen, die aus dieser Teilung hervorgehen, schließen sich den jetzt auf vier vermehrten Furchungskugeln an, deren Kerne schon in der vorhergehenden Generation reduziert worden sind.

In der gleichen Weise geht der Prozeß fort, soweit er an meinen Präparaten, die ja nicht über das Blastula-Stadium hinausreichen, verfolgt werden kann. Ganz allgemein gestalten sich also die Verhältnisse folgendermaßen: Alle Furchungskugeln eines Eies, mit Ausnahme von höchstens zweien, enthalten reduzierte Kerne, die im Ruhezustand kleine kugelige oder ellipsoide Bläschen mit schwach färbbarem Gerüst darstellen, bei ihrer Teilung eine große Zahl außerordentlich kleiner, chromatischer Elemente aus sich hervorgehen lassen. Neben diesen Zellen finden sich je nach der Phase entweder zwei mit ursprünglichen Kernen, von denen jedoch nur einer in Teilung (mit vier Schleifen) begriffen sein kann, oder es existiert nur eine einzige solche Zelle, während eine ihr anliegende in der Reduktion ihres Kerns begriffen ist oder diese vor kurzem beendet hat. Diejenige Zelle, welche die chromatischen Elemente des Eies ganz und in ihrer ursprünglichen Form weiter vererbt, liegt in vorgeschritteneren Stadien stets an dem einen Pol der eiförmigen Blastula.

Daß der Reduktionsprozeß schon in einer der beiden primären Furchungskugeln beginnt, wie ich dies oben geschildert habe, ist sehr selten. In der Regel entstehen vier Furchungskugeln mit ursprünglichen Kernen; von diesen werden dann aber gleichzeitig drei reduziert, so daß der weitere Verlauf der gleiche ist wie bei jenem Modus, der von Anfang an einen einheitlichen Rhythmus in den Vorgang bringt.

Ohne die Bedeutung des beschriebenen Differenzierungsprozesses hier nach allen Seiten erörtern zu wollen, möchte ich doch einstweilen kurz hervorheben, wie derselbe einerseits eine Ergänzung zu einer lange bekannten Erscheinung bildet, andererseits einer von hervorragenden Forschern vertretenen Hypothese zur kräftigen Stütze dienen kann. Wir wissen, daß bei einem und demselben Tier die karyokinetischen Figuren verschiedener Zellenarten in Zahl und Form ihrer Kernelemente sehr beträchtlich von einander abweichen können. Ich erinnere nur an die Epidermis- und Hodenzellen von Salamandra. Da alle in solcher Weise sich unterscheidenden Zellen von einem gemeinsamen Ahnen, sei dieser auch erst das Ei selbst, sich ableiten, so verlangt jeder derartige Fall, daß in irgend einer Vorfahrgeneration eine Zelle zwei Tochterzellen hervorgebracht hat, die sich fortan ver-

schieden verhalten. Wie aber eine solche Differenz zustande kommen kann, das ist meines Wissens noch nirgends direkt beobachtet worden. Die Furchung von *Ascaris megalocephala* liefert uns dafür ein sehr anschauliches Beispiel. Wir lernen hier nicht nur eine Differenzierung sehr weitgehender Art, die zu zwei ganz extremen Formen der Karyokinese führt, kennen, sondern erfahren auch zugleich, auf welche Art dieselbe sich ausbildet: die eine Zellenart behält den Charakter der Mutterzelle bei, die andere geht aus dieser dadurch hervor, daß von jedem der vier Kernelemente der größere Teil völlig aus dem Kern ausgestoßen wird und der Rest in eine große Zahl sehr kleiner Elemente zerfällt.

Die Hypothese, von der ich eben gesprochen habe, ist die WEIS-MANN-NUSSBAUM'sche Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas. Es ist gewiß von vornherein in hohem Grade wahrscheinlich, daß aus der einen Zelle, welche den ursprünglichen Teilungsmodus fortführt, die Geschlechtszellen des Wurmes sich ableiten. Diese Vermutung wird fast zur Gewißheit erhoben durch die Tatsache, daß in den Teilungen sowohl der männlichen, als auch der weiblichen Keimzellen die charakteristischen vier Schleifen auftreten, so daß die Figuren ganz mit den beschriebenen übereinstimmen. Ist diese Annahme richtig, so gewinnt die Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas, wenigstens für *Ascaris megalocephala*, eine ganz bestimmte Gestalt. Die Geschlechtszellen enthalten in ihren vier Schleifen die direkten und vollkommenen Nachkommen der vier Schleifen des befruchteten Eies. Alle anderen Zellen besitzen ein reduziertes „Kernplasma“, das nun in den verschiedenen Zellenarten noch nach verschiedenen Richtungen Differenzierungen erleiden mag. Der Unterschied oder wenigstens ein sehr wesentlicher Unterschied zwischen jenen Zellen, welche im Stande sind, den ganzen Organismus zu reproduzieren (Geschlechtszellen), und jenen, welche diese Fähigkeit nicht besitzen (Gewebezellen), bestünde darin, daß die letzteren einen Teil des Kernplasmas des Eies — und dieser Teil wäre eben das „Keimplasma“ — verloren haben.

Eine ausführliche Darstellung der hier kurz beschriebenen Befunde werde ich demnächst in einer Arbeit über die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala* geben.

Bamberg, im September 1887.