

(2) Herr Privatdocent Dr. Th. Boveri:

**„Die Vorgänge der Befruchtung und Zelltheilung in ihrer Beziehung zur Vererbungsfrage.“**

(Mit Tafel XIII–XIV.)

Unter den Problemen, welche als Gemeingut aller biologischen Disciplinen gegenwärtig im Vordergrunde wissenschaftlicher Erörterung stehen, nimmt das der Vererbung wohl den ersten Platz ein. Nicht allein die Frage: was sich vererbt oder nicht vererbt, wird an der Hand alter und neuer Beobachtungen und Versuche in lebhaftestem Widerstreit der Meinungen discutirt, sondern auch das „Wie“ der Vererbung, dieses Räthsel, an dessen Lösung man fast zu verzweifeln begann, wird mit der frischen Kraft, welche die plötzliche Eröffnung eines ganz neuen Kreises von Erscheinungen verleiht, unbestreitbar erfolgreich in Angriff genommen. Nur diese letztere Seite des Vererbungsproblems soll uns hier beschäftigen.

Wir verstehen unter „Vererbung“ die Thatsache, dass das Kind seinen Eltern ähnlich ist, dass aus einem Hühnerei immer ein Huhn, aus dem Froschei ein Frosch hervorgeht, und zwar nicht nur allgemein ein Huhn oder ein Frosch der gleichen Art, sondern überdies ein bis in die kleinsten individuellen Eigenthümlichkeiten treues Abbild der beiden Eltern. Es geschieht wohl unter dem Einfluss der Fortpflanzungsverhältnisse des Menschen und der uns am nächsten stehenden Thiere, wenn wir gewöhnlich und fast unwillkürlich das Vererbungsproblem mit der Befruchtungsfrage zusammen denken; im Grunde haben beide nichts mit einander zu thun. Denn die Erscheinungen der Vererbung zeigen sich in gleicher Weise, ja viel reiner, bei anderen Fortpflanzungsarten, so bei der Parthenogenese mancher Würmer und Insekten, wo sich das Ei, ohne befruchtet zu sein, zu einem mit dem Mutterthier identischen Organismus entwickelt, so noch auffallender bei der ungeschlechtlichen Vermehrung, die wir besonders im Pflanzenreich verbreitet finden, wo ein Stück Wurzel oder Stengel oder ein Blatt alle übrigen Theile der Pflanze mit peinlicher Treue zu reproduziren vermag. Allgemein gesprochen ist also Vererbung die Erscheinung, dass ein von einem lebenden Organismus, sei es physiologisch als Fortpflanzungskörper, sei es künstlich durch einen äusseren Eingriff losgelöster Theil gleichsam ein Bild des Ganzen, oder wie wir sagen: die Anlagen aller übrigen Theile dieses Organismus in sich enthält und dieselben unter günstigen Bedingungen aus sich hervorzubringen vermag. Wenn wir also einer Schnecke ihre Augen oder einer Eidechse den Schwanz abschneiden, und dieser augen- oder schwanzlose Körper vermag die fehlenden Theile, genau wie sie waren, wieder zu ersetzen, so ist das auch Vererbung; und das Problem liegt in diesen Regenerationsprozessen ebenso klar und vollkommen zu Tage, wie bei der Erzeugung eines neuen Individuums aus Ei und Samen.

Wenn man jedoch zur Ergründung des Problems immer und immer wieder auf die geschlechtliche Fortpflanzung und also auf den Befruchtungsakt zurückgriff, so ist dies sehr wohl begründet. Denn wenn überhaupt, so darf man gerade hier hoffen, in das Dunkel der Vererbungserscheinungen einzudringen, hier, wo zwei Individuen an dem Aufbau eines neuen Organismus in höchst ungleicher Weise betheiligt sind und trotzdem beide ihre individuellen Eigenschaften mit gleicher Stärke in dem Kinde zur Geltung bringen. Man hat diese Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung für die Vererbungsfrage von Alters her gefühlt. Und so knüpfen all' die Hunderte von Vererbungstheorien, die wir im Laufe der Zeit auftreten und wieder verschwinden sehen, an den Befruchtungsvorgang an; sie sind im Allgemeinen ein Ausdruck der Vorstellungen, die man sich jeweilig über die Natur der Zeugungsstoffe und deren Vereinigung gebildet hatte. Und auch heute, nachdem an die Stelle blosser Hypothesen sachliche Einsicht getreten ist, ist es die geschlechtliche Fortpflanzung, an der Beobachtung und Theorie die Hebel einsetzen,

um in merkwürdiger und glücklicher gegenseitiger Ergänzung dem Vererbungsproblem eine feste greifbare Gestalt zu verleihen.

Ehe ein solcher Versuch mit nur einiger Aussicht auf Erfolg unternommen werden konnte, war es nothwendig, über die Natur der Zeugungsstoffe vollkommen im Klaren zu sein. Dieser Aufklärung erfreuen wir uns noch nicht allzulange. War schon eine eindringende methodische Forschung nöthig, um als den weiblichen Zeugungsstoff überall ein gleichwerthiges Gebilde: das Ei, nachzuweisen, so bedurfte es noch viel weitergehender Hilfsmittel und tieferer Prüfung, um auch im Samen geformte Elemente: die Samenthierchen oder Spermatozoën, zu entdecken und diese, lange Zeit für Parasiten gehaltene Gebilde als den befruchtenden Stoff des Samens zu erkennen. Freilich blieb auch damit noch die wesentlichste Vorbedingung für eine richtige Auffassung der geschlechtlichen Fortpflanzung ungelöst, die Frage nach der Werthigkeit der Zeugungsstoffe in Bezug sowohl zu einander, als auch zum Körper der Eltern, in denen sie entstehen, und des Kindes, das aus ihrer Vereinigung seine Entstehung nimmt. Hier bedurfte es, um Aufschluss zu gewähren, eines der grössten Fortschritte, welche die Wissenschaften vom Organischen in ihrer Geschichte zu verzeichnen haben: ich meine die Begründung und den Ausbau der Zellenlehre.

Da die Zellenlehre das Fundament ist, auf dem sich alle unsere weiteren Betrachtungen aufzubauen haben, so sei es mir gestattet, die Hauptpunkte derselben mit einigen Worten in Erinnerung zu bringen. Alle Thiere und Pflanzen bestehen aus kleinen selbständigen Elementarorganismen, die den sehr unpassenden, aber unausrottbaren Namen „Zellen“ führen. Die Zelle in ihrer einfachsten Gestalt ist ein Klümpchen einer festweichen, aus Eiweisskörpern organisirten Substanz, die man Protoplasma nennt, und in dieser lebenden Materie finden wir stets, wenn auch sonst jegliche Differenzirung zu fehlen scheint, ein aus spezifischem Plasma gebildetes Organ eingelagert, den „Kern“. Das Thier und die Pflanze in der niedersten Form, ein Infusionsthierchen z. B., ist nichts anderes als eine einzige solche Zelle, die dann alle Lebensfunktionen in sich vereinigt; ein solcher Organismus ist, wie wir sagen, einzellig. Alle höheren Thiere und Pflanzen sind aus vielen, aus Millionen und Milliarden solcher Zellen zusammengesetzt, sie repräsentiren, wie man sagt, einen Zellenstaat, ein Vergleich, der in der That das Verhältniss der einzelnen Theile zum Ganzen in treffendster Weise zum Ausdruck bringt. Denn, gleich einzelnen Berufsarten, sind die Zellen eines solchen Organismus in verschiedener Weise zu bestimmten Leistungen, als Muskelzellen, Nervenzellen, Drüsenzellen u. s. w. ausgebildet, sie theilen sich in die Lebensfunktionen des Organismus und wirken trotz ihrer individuellen Selbständigkeit zu gemeinsamer Arbeit einheitlich zusammen.

In diesem Staatswesen nun, wo jeder Theil zur Erhaltung des Ganzen sein Bestimmtes beitragen muss, wo keine Berufsart fehlen kann, ohne das Bestehen des Gesamtorganismus zu stören oder unmöglich zu machen, gibt es gewisse Zellen, welche eine Ausnahmestellung einnehmen; es sind dies im weiblichen Organismus die Eier, im männlichen die Spermatozoën. Denn auch diese sind Zellen, wie alle anderen, Protoplasmakörper mit einem Kern, nur ihrer Bestimmung gemäss in ganz eigenartiger Weise ausgebildet und dadurch sowohl von einander, als auch von allen übrigen Zellen des Organismus besonders auffallend verschieden. Diese Zellen, die man gemeinschaftlich als Geschlechtszellen bezeichnet, sind für die Erhaltung des Individuums von keiner Bedeutung, sie dienen einem höheren Zweck: der Erhaltung der Art. Sie lösen sich aus dem Zellenverband des Organismus los, und wenn nun eine Eizelle mit einer Samenzelle unter den richtigen Umständen zusammentrifft, so treten beide in eine Beziehung zu einander, die man als Befruchtung bezeichnet, das Spermatozoon befruchtet das Ei, und an dieser befruchteten Eizelle hebt sodann ein Entwicklungsprozess an, der sein Ende erreicht mit der Bildung eines neuen Individuums genau von der Art der beiden Eltern, deren

Geschlechtszellen sich im Befruchtungsakt vereinigt haben. Und da nun dieses neue Individuum ja wieder ein zusammengesetztes ist aus lauter einzelnen Zellen, so fragt es sich: In welchem Verhältniss stehen diese Millionen verschiedenartig ausgebildeter Zellen zu jener einen, dem befruchteten Ei; wie sind sie aus dem Ei entstanden?

Dies führt uns auf den zweiten Hauptsatz der Zellenlehre, den R. Virchow zuerst in seinem bekannten Wort: „*omnis cellula e cellula*“ präzise ausgesprochen hat, den Satz, dass alle Zellen, die wir sehen, aus schon vorhandenen Zellen entstanden sind. Die Zellen vermehren sich durch Theilung. Es wird zuerst der Kern in zwei Hälften zerlegt, die sich von einander entfernen, und darauf zieht sich um jeden dieser Tochterkerne die Hälfte des Protoplasmas kugelig zusammen, bis sie von der anderen Hälfte sich vollständig abgeschnürt hat. So ist die eine Zelle in zwei Tochterzellen zerfallen, die nur zu wachsen brauchen, um ihrer Mutterzelle vollkommen zu gleichen, und die sich weiterhin selbst wieder in gleicher Weise zu theilen vermögen; und so können sich aus einer einzigen Zelle unzählige Nachkommen ableiten.

Die Entwicklung eines vielzelligen Organismus aus dem Ei ist nun in ihrer Grundlage nichts anderes als eine fortgesetzte solche Zelltheilung. Das befruchtete Ei theilt sich zunächst in zwei Zellen, diese theilen sich abermals, und so geht es fort, bis das grosse Ei in einen kugeligen Haufen kleiner Zellen zerfallen ist. Jetzt beginnen diese Zellen in anfangs ganz primitiver, dann immer complicirterer Weise eine gesetzmässige Schichtung anzunehmen, sie ordnen sich zu Gruppen, welche die Anlagen der späteren Organe darstellen, und indem sich nun die einzelnen Zellen unter beständiger weiterer Vermehrung, ihrer Lokalität entsprechend, in bestimmter Weise ausbilden, nähert sich der Embryo immer mehr und mehr der Organisation seiner Eltern, bis er diese schliesslich bis in's kleinste anatomische Detail erreicht hat, die Eigenthümlichkeiten beider Eltern in sich vereinigt.

Ist es nun möglich, dass wir für diese Aehnlichkeit des Kindes mit seinen Eltern eine anatomisch-physiologische Erklärung finden können? Vermögen wir, mit anderen Worten, bei der soeben in kurzen Umrissen geschilderten Bildungs- und Entwicklungsgeschichte eines neuen Organismus etwas zu sehen, ein Substrat, als dessen Funktion wir uns die Vererbung und Entfaltung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften denken können und denken müssen? Dies zu untersuchen, wird unsere Aufgabe sein.

Dank der grossen Vervollkommnung der Mikroskope und der mikroskopischen Technik hat unsere Einsicht in die feinsten Bau- und Wachsthumsvorgänge der Organismen, in die Struktur der Geschlechtszellen und in die Beziehungen, in welche diese Zellen bei der Befruchtung zu einander treten, in den letzten 15 Jahren ausserordentliche Fortschritte gemacht. Von den verschiedensten Seiten her sind Zoologen und Botaniker, Morphologen und Physiologen den Bausteinen der organisierten Wesen zu Leibe gegangen; in rastloser Arbeit folgte Entdeckung auf Entdeckung; was zuerst vereinzelte merkwürdige oft unverständene Funde waren, das fügte sich rasch zu einem sinnvollen Ganzen; und so erfreuen wir uns heute eines Einblicks in das wunderbare Getriebe elementarer Lebensvorgänge, den man noch vor zwei Decennien nicht einmal ahnen konnte. Es war vorzüglich das Studium der Zelltheilung, das nicht nur für den direkt betrachteten Kreis von Vorgängen eine Reihe der merkwürdigsten und wichtigsten Aufschlüsse brachte, sondern noch darüber hinaus für das Verständniss der einzelnen Zellenorgane und damit auch für das Vererbungsproblem von der grössten Bedeutung geworden ist. Und so werden auch wir hier am besten und einfachsten unserem Gegenstand näher kommen, wenn wir damit beginnen, eine Zelle von einem bestimmten Zustand an in ihren Schicksalen bis zur Theilung zu begleiten und die beiden Tochterzellen,

in denen sie von da an weiter lebt, so weit zu verfolgen, bis dieselben ihrerseits den zuerst betrachteten Zustand der Mutterzelle wieder erreicht haben.<sup>1)</sup>

Betrachten wir eine Zelle, die soeben durch Theilung einer Mutterzelle entstanden ist (Fig. 1), so finden wir in derselben, streng genommen, keinen Kern. Vielmehr zeigen sich an dessen Stelle, direkt im Protoplasma, eine Anzahl von stäbchen- oder strangförmigen Körpern, aus einer eigenartigen Substanz bestehend, die sich gewissen Reagentien gegenüber sehr charakteristisch verhält. Bringen wir nämlich eine solche Zelle, nachdem sie in bestimmter Weise getödtet und conservirt worden ist, eine Zeit lang in gewisse Farbstoffe, z. B. in eine Carminlösung, und darauf in eine farblose, das Carmin lösende Flüssigkeit, so wird der Farbstoff aus dem Protoplasma vollkommen ausgezogen, während die erwähnten Körperchen denselben festhalten und so aus dem farblosen Zellkörper lebhaft roth gefärbt hervorleuchten. Ihre Substanz besitzt also eine besondere Affinität für Farbstoffe und daher hat man dieselbe nach dieser Eigenschaft als „Chromatin“<sup>2)</sup> bezeichnet, die einzelnen Körperchen aber als „chromatische Elemente“ oder „Chromosomen“.<sup>3)</sup> Diese Chromosomen sind die eigentliche, wesentliche Kernsubstanz; sie bilden den Kern. Sehr bald schon nach vollzogener Zelltheilung sammeln sie Flüssigkeit aus dem Protoplasma um sich an und so entsteht ein Bläschen, gegen welches sich das Protoplasma mit einer Membran abgrenzt (Fig. 2). Dieses Bläschen ist der Kern. Nachdem sich die Chromosomen in solcher Weise gleichsam ein Haus in der Zelle gebaut haben, erfahren sie eine sehr bedeutende Veränderung ihrer Gestalt. Wie ein zusammengepresster Schwamm, den man in's Wasser taucht<sup>4)</sup>, so quillt ein jeder von diesen Chromatinkörpern zu einem feinmaschigen Gerüstwerk auf, und obgleich höchst wahrscheinlich jeder seine individuelle Selbständigkeit bewahrt<sup>5)</sup>, erscheint nun das Bläschen von einem gleichmässigen Schwammwerk chromatischer Substanz durchsetzt (Fig. 3). In diesem Zustand bleibt der Kern, zunächst noch wachsend, bestehen, bis sich die Zelle zur Theilung anschickt. Ist dieser Moment erreicht, so löst sich der Kern, wie er entstanden war, wieder auf. Jedes Chromosoma zieht sich wieder zu einem kompakten Strang zusammen (Fig. 4), die Kernmembran verschwindet, die Kernflüssigkeit vertheilt sich im Protoplasma, und jetzt finden wir also, genau wie im Anfang, den Kern nur repräsentirt durch die direkt in's Protoplasma eingebetteten Chromosomen, nur mit dem Unterschied, dass dieselben während ihres gerüstförmigen Zustandes gewachsen sind auf das doppelte Volumen etwa, das sie in der neu entstandenen Zelle besessen haben.

Der Kerntheilungsvorgang oder, besser gesagt, der Process, durch welchen jede der beiden zu bildenden Tochterzellen einen Theil der chromatischen Substanz erhalten soll, besteht nun nicht etwa darin, dass sich die vorhandenen Chromosomen einfach in zwei Gruppen sondern, um deren jede dann die Hälfte des Protoplasmas sich zusammenzieht, sondern er ist ein noch viel feinerer. Es spaltet sich nämlich jedes Chromosoma der Länge nach in zwei ganz identische Hälften<sup>6)</sup> (Fig. 5), und erst von diesen beiden Theilstücken wird jetzt das eine dieser, das andere jener Tochterzelle zugetheilt.<sup>7)</sup>

<sup>1)</sup> Die folgende Darstellung ist insofern schematisch, als sich dieselbe nicht auf ein bestimmtes Objekt bezieht. Doch sind in der Hauptsache die bei der Theilung des Eies von *Ascaris megalocéphala* constatirten Verhältnisse zu Grunde gelegt. Vergl. E. van Beneden (1, 2), Boveri (3, 5). Die hinter den Autorennamen eingeklammerten Zahlen beziehen sich hier, wie im Folgenden, auf das angehängte Literatur-Verzeichniss.

<sup>2)</sup> Flemming (8).

<sup>3)</sup> Waldeyer (24).

<sup>4)</sup> Dieser der Kürze wegen gebrauchte Vergleich E. van Beneden's (1, 2) ist nicht ganz zutreffend.

<sup>5)</sup> Rabl (20), Boveri (3, 5).

<sup>6)</sup> Flemming (8).

<sup>7)</sup> Heuser (16), E. van Beneden (1).

Um diese Vertheilung durchzuführen, tritt ein complicirter Apparat in's Dasein<sup>8)</sup>, dessen Grundlage schon in Fig. 1 zu erkennen ist. Schon in der eben aus der Theilung hervorgegangenen Zelle finden wir neben den Chromosomen ein kleines Körperchen, von dichterem Protoplasma umgeben, und dieses Korn erhält sich ohne Aenderung, so lange die ruhende Zelle besteht. Noch ehe jedoch die Chromosomen wieder in ihren strangförmigen Zustand zurückgekehrt sind, ist an dem Körperchen eine bedentsame Veränderung eingetreten; es hat sich in zwei Hälften getheilt (Fig. 3 und 4), die sich immer weiter von einander entfernen, und wie vorhin das noch einfache Korn, so finden wir jetzt beide von einem kugeligen Hof dichterem Protoplasmas umhüllt. Die Theilung des kleinen unscheinbaren Körperchens ist der einleitende Schritt zur Theilung der Zelle; die beiden Hälften desselben sind das Erste, was von den beiden Tochterzellen gebildet wird, sie sind die dynamischen Mittelpunkte, welche die Richtung der Zelltheilung bestimmen werden, nachdem vorher unter ihrem Einfluss die Vertheilung der Kernsubstanz vollzogen sein wird.

Diese Herrschaft der beiden „Centralkörperchen,, über die Theilungsvorgänge dokumentirt sich in Folgendem. Nachdem dieselben eine gewisse Entfernung von einander erreicht haben und die Chromosomen durch eine farblose Längslinie in ihrer Mitte anzeigen, dass sie sich zur Spaltung vorbereiten (Fig. 5), gewinnt das Protoplasma im Umkreis der beiden Centralkörperchen eine ganz veränderte Beschaffenheit; es treten fädige Strahlen auf, die sich radienartig um die beiden Centren gruppieren, wie Eisenfeilspähne um den Magnetpol, und offenbar unter dem Einfluss dieser Strahlen<sup>9)</sup> ordnen sich die Chromosomen in der Mitte zwischen beiden Polen zu einer äquatorialen Platte von solcher Genauigkeit, dass die ganze Figur mit ihren beiden Strahlensonnen eine fast mathematische Regelmässigkeit annimmt (Fig. 6). Ueberdies finden wir jedes chromatische Element in der Aequatorialplatte so orientirt, dass von den beiden schon vorbereiteten Spaltheilungen die eine diesem, die andere jenem Pol zugekehrt ist, und nun lässt sich weiterhin feststellen, dass von den Protoplasmafäden, welche jederseits gegen die Chromosomen ausstrahlen, einzelne mit ihren Enden an diese Körperchen festgeheftet sind, und zwar die Radien eines jeden Poles an die demselben zugekehrten Hälften.<sup>10)</sup>

Mit dieser Verbindung, durch welche jedes der beiden neuen Zellcentra die eine Hälfte eines jeden Chromosomas mit Beschlag belegt hat, sind die Vorbereitungen zur Theilung beendet und nun erfolgt dieselbe mit grosser Raschheit als ein sehr einfacher Vorgang. Die lange vorbereitete Spaltung der Chromosomen kommt jetzt endlich zum Vollzug, die beiden Hälften lösen sich von einander, und nun weichen die beiden Centralkörperchen nach entgegengesetzten Richtungen auseinander, jedes die mit ihm verbundenen Chromosomenhälften mit sich führend (Fig. 7). Gleichzeitig streckt sich der Zellkörper in die Länge, er schnürt sich in der Mitte zwischen den beiden Centren ringsum ein und zerfällt schliesslich in zwei Hälften. Damit ist die Theilung vollendet; und wenn nun die beiden Strahlensonnen sich wieder rückgebildet haben, sehen wir zwei Zellen vor uns, genau in dem gleichen Zustand, den wir vorhin als Ausgangspunkt für unsere Betrachtungen gewählt haben (Fig. 8).

Aus dem geschilderten Verlauf ergibt sich ohne weiteres, dass jede Tochterzelle ebenso viele Chromosomen enthält, als in der Mutterzelle vorhanden waren; es ist ja jedes dieser Körperchen ein Abkömmling eines bestimmten Chromosomas

<sup>8)</sup> Boveri (3, 5), van Beneden et Neyt (2).

<sup>9)</sup> Boveri (5).

<sup>10)</sup> Die in Fig. 6 gezeichnete Beziehung zwischen den Spindelfasern und den Chromosomen in der Weise, dass jedes Element nur an einem Punkt jederseits von Fäden besetzt ist, konnte ich, nachdem Flemming eine derartige Verbindung schon für die Epidermiszellen von Salamandra wahrscheinlich gemacht hatte, neuerdings an den Eiern von Pterotrachea mit Sicherheit feststellen.

der Mutterzelle; und so erbt sich die einmal gegebene Zahl von einer Zellengeneration auf die nächste fort. Die Zahl 4, die in den Abbildungen gezeichnet ist, kommt bei manchen Thieren wirklich vor, so z. B. bei dem vielfach studirten Spulwurm, der im Darm der Pferde schmarotzt. Gewöhnlich ist jedoch diese Zahl grösser, sie kann 100, ja vielleicht 200 übersteigen. Allein für ein und dieselbe Thier- oder Pflanzenart ist die Zahl der Chromosomen constant, und ob man den Pferdespulwurm in Nord- oder Süddeutschland, in Russland, Belgien oder Italien untersuchte, stets fand man die charakteristische Vierzahl.<sup>11)</sup>

Von den Folgerungen, welche aus diesen merkwürdigen Vorgängen gezogen werden können, ist die erste die, dass dem Kern die Bedeutung eines Theilungsorgans, also eines Fortpflanzungsorgans der Zelle, als welches derselbe früher vielfach in Anspruch genommen wurde, nicht mehr zuerkannt werden kann. Diese Rolle muss vielmehr auf das Centrakörperchen übertragen werden, welches ja in der That durch seine Theilung in der noch einfachen Zelle zuerst zwei neue Mittelpunkte herstellt, um deren jeden sich die Hälfte der Kernbestandtheile und des Protoplasmas gruppirt. Welches ist aber dann die Bedeutung des Kerns, der Chromosomen? Eine direkte Antwort auf diese Frage vermögen die Erscheinungen der Theilung nicht zu geben. Wohl aber könnte man schon von den vorgetragenen Thatsachen aus durch eine Reihe von Betrachtungen zu dem Schluss gelangen, dass es sich in den einzelnen Chromosomen um die Träger bestimmter Eigenschaften handeln müsse, die allen Zellen zukommen sollen und die durch die beschriebene Vertheilung der beiden Hälften eines jeden Chromosomas von einer Zellengeneration auf die nächste übertragen werden.<sup>12)</sup> Und so würde sich schon hier eine gewisse Aussicht auf das Vererbungsproblem eröffnen. Allein viel überzeugender gelangen wir zu einem solchen Resultat, wenn wir nun von dem gewonnenen Standpunkte aus zur Betrachtung der Befruchtungsvorgänge schreiten.

Auch nachdem man die Spermatozoën als den Befruchtungsstoff erkannt hatte, war man über die Beziehung, in die sie zum Ei treten, über die Wirkung, durch welche sie das Ei zur Entwicklung anregen und über die Art und Weise, wie sie die väterlichen Eigenschaften auf das Ei übertragen, vollkommen im Unklaren. Zwar tauchten immer wieder Stimmen auf, welche für ein Eindringen der Samenthierchen in's Ei plaidirten, und von Zeit zu Zeit machte wohl auch ein Forscher die Mittheilung, dass er dieses Eindringen wirklich beobachtet habe. Allein was dann weiterhin aus diesen eingedrungenen Spermatozoën im Ei werden solle, das vermochte Niemand zu sagen.

In dieses Dunkel mit einem Schlage ein helles Licht gebracht zu haben, ist das Verdienst des Zoologen und Anatomen Oscar Hertwig.<sup>13)</sup> Seine grundlegenden Untersuchungen erschienen im Jahre 1875, und die Resultate derselben sind seitdem zum Theil durch ihn selbst, zum Theil durch eine Reihe anderer Forscher an den verschiedensten Vertretern des Thier- und Pflanzenreiches vollauf bestätigt worden. Während man bis dahin zur Aufklärung des Befruchtungsvorganges meist sehr ungünstige Eier, entweder sehr grosse oder solche gewählt hatte, die im Mutterleib befruchtet werden, benutzte O. Hertwig zu seinen ersten Studien die für solche Untersuchungen denkbar geeignetsten Objekte, die Eier niederer Meeresthiere: der Seesterne und Seeigel. Nicht nur, dass hier die Befruchtung im Wasser erfolgt und die Zeugungsstoffe getrennt gewonnen und vom Beobachter gemischt werden können, es sind auch die Eier so klein, dass sie mit den stärksten Ver-

<sup>11)</sup> Hierbei ist davon abgesehen, dass der Pferdespulwurm (*Ascaris meg.*) in 2 Varietäten vorkommt, von denen die eine nur die Hälfte der bei der anderen vorhandenen Chromosomenzahl aufweist (Boveri [5]). Ausserdem ist zu bemerken, dass bei einer Vergleichung zweier Organismen in Bezug auf die Zahl ihrer chromatischen Elemente nur die homologen Zellen beider parallelisirt werden dürfen, wofür sich unten noch einige Gründe ergeben werden.

<sup>12)</sup> Roux (21).

<sup>13)</sup> O. Hertwig (12.)

grösserungen betrachtet werden können, und so durchsichtig, dass jede Strukturveränderung dem Auge sichtbar wird.

Ein solches Ei, wie es von dem weiblichen Thier in's Wasser abgesetzt wird, ist in Fig. 9 gezeichnet<sup>14)</sup>: ein kugeliger Protoplasmakörper von Dottorkörnchen durchsetzt, rings umhüllt von einem dicken Gallertmantel; im Centrum ist der Kern als Bläschen sichtbar. In und an der Gallerthülle bemerkt man auf der Zeichnung eine grosse Zahl von Spermatozoën, von der so weit verbreiteten Kaulquappengestalt: einen „Kopf“, der in dünner Protoplasmahülle hauptsächlich den kleinen Kern enthält, und an den Kopf sich ansetzend einen langen Schwanzfaden, durch dessen beständig schlängelnde Bewegung das Samenthierchen sich im Wasser umherbewegt. Bringt man nämlich ein solches reifes Ei unter dem Mikroskop mit etwas Samen der gleichen Art in Berührung, so bemerkt man, wie sofort die in der Nähe ziellos herumschwärmenden Spermatozoën auf das Ei sich losstürzen; mit dem Kopf voran dringen sie durch die Gallerthülle vor, um sich in die Eirinde einzubohren. Aber nur ein einziges erreicht dieses Ziel: dasjenige, welches zuerst dem Ei bis auf gewisse Entfernung nahe gekommen ist. Scheinbar theilnahmslos hat die weibliche Zelle bis dahin dem ungestümen Andringen der männlichen zugehört; aber jetzt, in diesem letzten Moment, verrät sie doch, wie sehr es ihr selbst um die Vereinigung zu thun ist. Sie wartet nicht ab, bis das erste Spermatozoon ihre Oberfläche berührt, sondern sobald dieses bis in gewisse Nähe herangekommen ist, schickt sie ihm einen weichen Protoplasmafortsatz entgegen (Fig. 9), der den Kopf der Samenzelle umfließt, um ihn ins Eiinnere hineinzuziehen. Und fast in dem gleichen Moment scheidet die Eioberfläche ringsum eine derbe Membran ab, welche alle übrigen Spermatozoën am Eindringen verhindert. Nicht nur also, dass ein einziges Spermatozoon genügt, um die Befruchtung auszuführen, es ist sogar ein Gesetz, dass nur ein einziges eindringt, und wenn wir ein Ei durch narkotisirende Mittel an der raschen Bildung der Dotterhaut verhindern und es dadurch zwingen, mehrere Spermatozoën aufzunehmen, so erfolgt stets eine pathologische zu Missbildungen führende Entwicklung.<sup>15)</sup>

Die Vorgänge nun, die sich nach der Vereinigung von Ei- und Samenzelle im Innern des Eies abspielen, sind in den wesentlichsten Momenten durch die Figuren 10—14 anschaulich gemacht. In Fig. 10 finden wir nahe dem Mittelpunkt des Eies den bläschenförmigen Eikern mit dem uns bekannten chromatischen Gerüst, dicht unter der Oberfläche treffen wir auf den Kopf des eingedrungenen Spermatozoon, dessen Kern mit blauer Farbe gezeichnet ist. Der Schwanzfaden der Samenzelle wird in vielen Fällen gar nicht mit in's Ei aufgenommen; er hat eben nur den Zweck, den für die Befruchtung wesentlichen Theil, den Kopf, an das Ei heranzubringen; damit ist seine Aufgabe zu Ende. Was an der Fig. 10 vor allem auffällt, das ist die ausserordentliche Verschiedenheit zwischen dem ursprünglichen Kern der Eizelle, dem „Eikern“ und dem neu eingeführten männlichen Kern, dem „Spermakern“. Allein es besteht nicht ein prinzipieller Gegensatz zwischen beiden, sondern sie befinden sich nur in einem verschiedenen Zustand.<sup>16)</sup> Der Spermakern ist, wenn ich so sagen darf, ein condensirter Kern; er besteht lediglich aus den zu einem dichten Klumpen zusammengeballten Chromosomen, offenbar zu dem Zweck, dem Spermatozoon ein möglichst kleines Volumen zu verleihen. Sehr bald schon, nachdem der Spermakern in das Eiprotoplasma gelangt ist, geht er in den gewöhnlichen Zustand eines ruhenden Kernes über. Der homogene Chromatinkörper zerfällt in die einzelnen Chromosomen, welche ihn zusammensetzen, diese bilden um sich, wie in einer durch Theilung neu gebildeten

<sup>14)</sup> Diese Zeichnung ist mit einigen Aenderungen copirt nach Fol (10), der zuerst das Eindringen des Spermatozoon in das Ei direkt beobachtet und über jeden Zweifel sicher gestellt hat.

<sup>15)</sup> O. u. R. Hertwig (12, 14), Fol (10).

<sup>16)</sup> O. Hertwig (12).

Zelle, ein Bläschen und wandeln sich dann in das bekannte Gerüstwerk um. Und wenn nun der Spermakern, der bei dieser Umbildung dem Eikern immer näher rückt, schliesslich neben diesem in der Mitte des Eies angelangt ist, dann sind die beiden Kerne einander so vollkommen gleich, dass sie durch kein Mittel mehr von einander unterschieden werden können (Fig. 11), und wenn man nicht am lebenden Ei die Entwicklung bis zu diesem Punkt verfolgt hat, so ist man völlig ausser Stande anzugeben, welches der männliche, welches der weibliche Kern sei.<sup>17)</sup>

Die beiden Bläschen können nun mit einander zu einem einzigen verschmelzen; in anderen Fällen — und dies sind die lehrreicheren — verschmelzen sie nicht. Vielmehr treten jetzt sogleich die Vorbereitungen zur Theilung auf, genau wie in einer Zelle, die nur einen Kern besitzt. Im männlichen wie im weiblichen Kern zieht sich das chromatische Gerüst zu den kompakten Elementen zusammen, die in beiden Kernen in der gleichen Zahl zum Vorschein kommen (Fig. 12)<sup>18)</sup>; und wie vorhin die ganzen Kerne, so sind jetzt diese männlichen und weiblichen Chromosomen in Grösse, Form und Färbbarkeit vollkommen identisch. Die verschiedene Farbe in den Zeichnungen soll eben nichts anderes ausdrücken, als die verschiedene Abkunft, der blauen Stücke vom Vater, der rothen von der Mutter.

Ich brauche nun nach der Schilderung, die ich oben von der Zelltheilung gegeben habe, die in ganz der gleichen Weise sich vollziehende Theilung des Eies nicht in ihren Einzelheiten zu beschreiben. Wie dort das eine Kernbläschen, so lösen sich hier beide auf, jedes väterliche und jedes mütterliche Chromosoma spaltet sich in zwei Hälften und indem gleichzeitig der uns bekannte, aus den beiden Strahlensonnen zusammengesetzte Theilungsapparat sich ausbildet (Fig. 13), wird von jedem Chromosoma die eine Hälfte in diese, die andere in jene Tochterzelle übergeführt. So besitzt also jede dieser Zellen (Fig. 14) zur einen Hälfte väterliche, zur anderen Hälfte mütterliche Kernsubstanz<sup>18)</sup>, und wir dürfen mit Bestimmtheit annehmen<sup>19)</sup>, dass dieses Verhältniss auf alle Zellen des Embryo und schliesslich des ausgebildeten Organismus übertragen wird.

Worauf beruht nun die Befruchtung? Wie überträgt das Spermatozoon die Eigenschaften des Vaters auf das Kind? Wir müssen diese beiden Fragen streng auseinander halten. Befruchtung ist die Anregung zur Entwicklung, und da ja Entwicklung in ihrer Grundlage nichts anderes ist, als eine fortgesetzte Zelltheilung, so fragt es sich in erster Linie: Was fehlt dem unbefruchteten Ei, dass es sich nicht zu theilen vermag, was bringt das Spermatozoon Neues herein, um die Theilung zu ermöglichen? Hier ergibt sich nun, dass das Spermatozoon in's Ei ein solches Centrankörperchen einführt, wie wir dasselbe vorhin als Theilungsorgan der Zelle kennen gelernt haben.<sup>20)</sup> Der Kopf der Samenzelle enthält nicht allein den condensirten Kern, sondern neben diesem noch ein kleines Körperchen, welches sich durch seine Fähigkeit, das Eiprotoplasma in radialen Fädchen um sich zu gruppieren (Fig. 10 und 11), alsbald als jenes wichtige Theilungscentrum zu erkennen gibt. Und während sich nun die beiden Kerne zur Theilung vorbereiten, theilt sich auch dieses Centrankörperchen, um wie bei jeder Zelltheilung die Mittelpunkte für die beiden Tochterzellen zu liefern (Fig. 12).<sup>21)</sup> Zwar besitzt auch das unbefruchtete Ei ein solches Theilungsorgan<sup>22)</sup>; allein dieses hat seinen Einfluss auf das Protoplasma verloren, es ist zu schwach, um die Theilungsvorgänge in Bewegung zu setzen, es wird ersetzt durch das Centrankörperchen der Samenzelle, das sich nun auf die Tochterzellen und so von

<sup>17)</sup> Dies gilt jedoch nur für jene Fälle, in denen das Spermatozoon in ein Ei eintritt, welches noch gewisse sog. Reifungsprozesse (Bildung der Richtungskörper) durchzumachen hat, wo dann der Spermakern während dieser Vorgänge Zeit hat, die beschriebene Umwandlung zu erleiden. In anderen Fällen verschmilzt der Spermakern mit dem Eikern, ohne diesem gleich zu sein.

<sup>18)</sup> E. van Beneden (1). <sup>19)</sup> Boveri (5). <sup>20)</sup> Boveri (6). <sup>21)</sup> Boveri (7). <sup>22)</sup> R. Hertwig (15).



einer Zellengeneration immer auf die nächste forterbt, jeder neugebildeten Zelle wieder die Fähigkeit zu abermaliger Theilung verleihend.

Allein wir sehen damit zwar die Möglichkeit ein, wie das befruchtete Ei in eine Anzahl immer kleinerer Zellen zerfallen kann, nicht aber, warum diese Zellen nun bestimmte Eigenschaften annehmen und sich in gesetzmässiger Weise gruppieren, warum die einen diese, die anderen jene Funktion übernehmen, kurz, warum nicht ein regelloser Zellenhaufen entsteht, sondern ein lebender Organismus von ganz der gleichen Art, wie der elterliche, überdies mit all den individuellen Merkmalen ausgestattet, die wir an dem Elternpaar entfaltet sehen.

Hier haben wir, wenn auch in anderer Fassung, noch immer das gleiche Räthsel vor uns, das jene alten Naturforscher und Philosophen in zwar ungeheurerlicher, aber doch logischer Weise zu lösen suchten durch die bekannte, vielverspottete Theorie der Praeexistenz oder Evolution, eine Theorie, nach der der kindliche Organismus schon in fertiger Gestalt im Ei oder im Samen vorhanden sein und nur wachsen sollte, und die als letzte Consequenz zu der Verstellung führte, dass alle im Laufe der Jahrtausende einander ablösenden Generationen einer Art und alle noch zukünftig zu erwartenden schon in dem ersten geschaffenen Individuum in einander eingeschachtelt enthalten sein mussten.

Diese Theorie, welche als „Triumph des Verstandes über die Sinne“ noch zu Ende des vorigen Jahrhunderts die herrschende war, musste der ersten methodischen Untersuchung der Entwicklung irgend eines Organismus weichen. Sie zu stürzen war auch bald geschehen; allein eine neue an ihre Stelle zu setzen, die den That-sachen der Entwicklung Rechnung trug, blieb jüngstvergangener Zeit vorbehalten, sie ist in erster Linie das Werk Carls von Naegeli.<sup>23)</sup> Rein theoretisch und ohne seine Betrachtungen auf einen sichtbaren Zellen-Bestandtheil zu beziehen, begründete Naegeli in überzeugendster Weise die Annahme eines in jeder Zelle vorhandenen spezifischen Anlagen- oder Vererbungsplasmas, dessen nothwendige und mögliche Eigenschaften bis herab zur Molekularstruktur er in bewunderungswürdiger Weise erörterte. Und es wird vielleicht dereinst als ein denkwürdiges Moment in der Geschichte der Biologie verzeichnet werden, wie kurz nachdem Naegeli sein „Idioplasma als Träger der erblichen Anlagen“ entwickelt hatte, gleichzeitig von verschiedenen Seiten der Ruf ertönte, dass diese hypothetische Substanz bereits gefunden und allenthalben zu sehen sei.<sup>24)</sup>

Der Gedankengang, welcher zu der hierdurch geschaffenen neuen Vererbungstheorie hinführt, ist in den Hauptpunkten der folgende: Die Eigenschaften, die der Vater auf das Kind überträgt, müssen im Spermatozoon enthalten sein, begründet in dessen Molekularstruktur. Sie können, wie Naegeli schlagend nachweist, unmöglich durch einen chemischen Vorgang übertragen werden, sondern nur das geformte Plasma mit seiner unverrückbaren Molekularanordnung kann eine so ganz bestimmte Combination von Kräften bedingen, wie sie der Vererbung und Entfaltung der kleinsten individuellen Merkmale entsprechen. Also daran kann kein Zweifel bestehen: das ganze oder ein Theil von dem festgefügtten Plasma der Samenzelle muss ein vollständiges, gleichsam in die Sprache der Moleküle übersetztes Abbild von dem ganzen Wesen des Vaters, soweit dieses auf das Kind übergehen soll, enthalten.

Wie ist es nun im Ei? Das Ei ist dem Spermatozoon an Masse ausserordentlich überlegen, tausendfach, millionenfach. Und doch sehen wir, dass die Mutter auf die Constitution des Kindes nicht im Geringsten mehr Einfluss hat, als der Vater. Das ist ja durch tausendfältige Erfahrung im Thier- und Pflanzenreich, speziell am Menschen, völlig sichergestellt. Besonders bei der Erzeugung von Bastarden zwischen stark verschiedenen Formen tritt es so recht deutlich hervor.

<sup>23)</sup> Naegeli (18).

<sup>24)</sup> Strasburger (23), O. Hertwig (13), Kölliker (17), Weismann (26.)

wie die Organisation des Kindes gerade eine Mittelstellung einnimmt zwischen der der Eltern, und von Pflanzenbastarden berichtet der Botaniker Gärtner, dass es ganz gleichgültig sei, ob man von der einen Form das Ei nimmt, von der anderen das Spermatozoon, oder umgekehrt: die Bastarde gleichen sich vollkommen, sie sind nicht von einander zu unterscheiden. Das winzige Spermatozoon vermag also seine Eigenschaften dem ihm an Masse oft so ungeheuer überlegenen Ei mit solcher Gewalt aufzuprägen, dass dagegen die eigenen Qualitäten des Eies nur eben noch mit gleicher Stärke aufzukommen vermögen. Und daraus ergibt sich als der Cardinalpunkt der ganzen Betrachtung, als das Moment, das den Schritt von der Theorie zur Beobachtung vermittelt, der wichtige Schluss: Es kann von der gewaltigen Masse des Eies nur ein ganz geringer Bruchtheil die mütterlichen Anlagen repräsentiren, ein nicht grösserer Theil als jener ist, den das Spermatozoon bei der Befruchtung vom Vater her in's Ei einführt. Es muss im Ei und so in jeder Zelle ein Gegensatz bestehen zwischen zwei an Menge sehr ungleichen Plasmaarten, die sich zu einander verhalten wie der Baumeister etwa zu den Steinen, aus denen er baut; es muss einen spezifischen, Charakter bestimmenden Bestandtheil in der Zelle geben, der die Protoplasmatheilchen in eine Form zwingt, welche seiner eigenen Molekularstruktur entspricht. Denn nur so und auf keine andere Weise ist es zu erklären, dass das Spermatozoon auf die Gestaltungsprozesse des Eimaterials den gleichen Einfluss auszuüben vermag, wie das Ei selbst.

Steht aber diese Erkenntniss fest, so ist damit auch, in dem Befruchtungsvorgang, der Beobachtung ein Kriterium an die Hand gegeben, mit dessen Hilfe sie nach diesem Charakterbestimmenden und -vererbenden Plasma suchen kann. Diejenigen Theile von Ei- und Samenzelle, welche einander aequivalent sind, welche in ihrer Substanz übereinstimmen und einander an Menge gleichkommen, sie müssen den Vererbungsträger darstellen. Und diese Theile können nur die Kerne, können nur die Chromosomen sein. Sie sind die einzigen nach beiden geforderten Richtungen gleichwerthigen Theile der im Befruchtungsakt vereinigten Zellen, sie sind aber auch so vollkommen gleich, wie es die Theorie nur wünschen kann. Der Kern des Eies also muss die mütterlichen, der des Spermatozoon die väterlichen Anlagen repräsentiren, das befruchtete Ei besitzt, um das oben gebrauchte Bild fortzuführen, zwei mit gleichen Befugnissen ausgerüstete Baumeister, die sich gegenseitig beeinflussen und dem fertigen Werk den Stempel ihrer beiden Individualitäten aufprägen müssen.

So wäre also für den Kern eine Funktion gefunden, die voll und ganz der Wichtigkeit entspricht, die man schon längst für dieses Zellenorgan erschliessen musste, und alle die vorher unverständlichen Lebenserscheinungen des Kerns erhalten nun im Lichte der gewonnenen Vorstellungen mit einem Schlage Sinn und Bedeutung. Dies gilt in erster Linie für die Erscheinungen der Theilung. Sind die Chromosomen von Ei- und Samenzelle wirklich die Träger der elterlichen Qualitäten, dann müssen sie auch in der gleichen Combination, wie sie im Ei vorhanden sind, auf alle Zellen des Körpers übergehen. Es dürfen nicht etwa die Zellen der linken Körperhälfte nur väterliche, die der rechten mütterliche Elemente erhalten, sondern in jedem kleinsten Theil des Körpers müssen beide in dem gleichen Mengenverhältniss vertreten sein. Jetzt verstehen wir die Sorgfalt, mit der bei der Zelltheilung jedes Chromosoma halbirt und in seinen Hälften auf beide Tochterzellen übertragen wird; nur dadurch kann es erreicht werden, dass an allen Stellen des Körpers, speziell da, wo wir vergleichen können, nämlich an den symmetrischen Theilen der beiden Körperhälften, die gleiche Mischung väterlicher und mütterlicher Eigenschaften zur Entfaltung gelangt.<sup>25)</sup>

<sup>25)</sup> Von grossem Interesse in dieser Hinsicht sind die „Zwitterbienen“ (v. Siebold, 22), Missbildungen, bei denen im einfachsten Fall die eine Körperhälfte als Drohne (Männchen), die andere als Arbeiter (steriles Weibchen) entwickelt ist. Da die Bienenkönigin einerseits par-

Eine zweite Forderung der Theorie ist die, dass sich die Kernsubstanz im Laufe der Entwicklung verändert, dass sie in andere Modificationen übergeht.<sup>26)</sup> Die Molekularstruktur der Chromosomen soll ja, wie wir annehmen, der Zelle ihren bestimmten Charakter aufdrücken; würde nun diejenige Molekularanordnung, die im Ei besteht, auf alle folgenden Zellen unverändert übergehen, dann würde eben aus dem grossen Ei eine Anzahl immer kleinerer Eier hervorgehen, aber niemals jener Complex spezifisch ausgebildeter Zellen, welche den entfalteten Organismus repräsentiren. Dieses ist vielmehr nur möglich, wenn sich die Chromosomen, den einzelnen Zellenarten entsprechend, modificiren und spezialisiren, ohne dabei ihren Grundcharakter als Anlagensubstanz einer bestimmten Thier- oder Pflanzenart, ja eines bestimmten Individuums aufzugeben.

Es ist ja nun freilich unmöglich, dass eine derartige Veränderung molekularer Gruppierung unserem Auge sichtbar wird; allein es ist denkbar, dass diese geforderten inneren Umbildungen der Chromosomen von bestimmten äusseren begleitet werden, welche unserer Beobachtung zugänglich wären; und das scheint in der That der Fall zu sein. Schon in frühen Embryonalstadien kann man erkennen, dass die Zellen, welche z. B. die Anlage des Nervensystems darstellen, andere Kerne besitzen als jene, welche den Darm zu bilden haben, und auch im ausgebildeten Organismus zeigt der Kern einer Nervenzelle einen anderen Charakter als der einer Drüsen- oder einer Muskelzelle u. s. w. Besonders aber bei den Theilungen der verschiedenen Zellen-Arten kann die geforderte Spezialisirung der Chromosomen recht auffallend hervortreten, indem diese Körperchen, obgleich sie ja alle aus der gleichen Grundform des befruchteten Eies sich ableiten, doch in den einzelnen Zellenarten sehr verschiedene Formen darbieten können.<sup>27)</sup>

Wie ist es nun aber mit den Geschlechtszellen? Sie müssen ja wieder den indifferenten Zustand besitzen wie das Ei, aus dem der Organismus hervorgegangen ist, jene Modification, aus der wieder alles entstehen kann. Verwandelt sich der spezialisirte Zustand wieder zurück in den einfachen<sup>28)</sup>, oder behält die Kernsubstanz bei der Embryonalentwicklung in jenen Zellreihen, aus denen schliesslich die Eier und Spermatozoën hervorgehen, ihren ursprünglichen Charakter bei?<sup>29)</sup> Wir sind nicht in der Lage, diese Frage auf Grund von Thatsachen mit Bestimmtheit nach der einen oder anderen Richtung hin zu beantworten. Auch muss als möglich zugegeben werden, dass bei manchen Organismen das Eine, bei anderen das Andere der Fall ist. Soweit jedoch Beobachtungen, wenigstens für das Thierreich, in Betracht kommen, sprechen dieselben entschieden für die letztere Möglichkeit, dafür also, dass die Vorfahrenreihe der Geschlechtszellen die Kernsubstanz des Eies, wenn auch nicht unverändert, so doch in einem indifferenten Zustand fortführt. Nicht nur, dass bei manchen Thieren schon auf einem Stadium, wo das Ei erst in wenige Zellen zerfallen ist, eine von diesen sich absondert und die Anlage der Geschlechtsorgane darstellt; es konnte überdies in einem Fall auch für die Chromosomen ein Verhalten nachgewiesen werden, welches deutlich zeigt, dass diese Körperchen in den Vorfahren der Geschlechtszellen im Vergleich zu denen

---

thenogenetische, andererseits befruchtete Eier ablegt, von denen die ersteren Drohnen, die letzteren Arbeiter liefern, so müssen die erwähnten Missbildungen in der Weise erklärt werden, dass in der männlichen Körperhälfte ausschliesslich mütterliche, in der weiblichen gemischte Vererbungstendenzen zur Wirkung kommen. Und daraus würde sich, falls die aufgeführte Vererbungstheorie richtig ist, die Folgerung ergeben, dass die eine Körperhälfte nur mütterliche, die andere beiderlei Kernsubstanz besitzt. Dass eine solche abnorme Vertheilung in der That vorkommen kann, habe ich (7), allerdings für andere Thiere, nachgewiesen.

<sup>26)</sup> Weismann (25, 26).

<sup>27)</sup> Als Beispiel hierfür mögen die Unterschiede angeführt werden, welche Flemming (8, 9) zwischen der Chromosomen-Form in den Epidermiszellen und in den Spermatoeyten von Salamandra nachgewiesen hat.

<sup>28)</sup> Naegeli (18), Strassburger (23).

<sup>29)</sup> Weismann (25, 26).

aller übrigen Zellen einen indifferenten Zustand bewahren.<sup>30)</sup> Bei dem oben schon genannten Spulwurm des Pferdes nämlich tritt gleich vom Beginn der Entwicklung an ein Gegensatz einer einzigen Zelle zu allen übrigen hervor; die Kernstruktur des Eies erbt sich gleichsam wie ein Recht der Erstgeburt nur auf die eine Tochterzelle und von dieser wieder nur auf die eine u. s. w. fort, während die Kerne aller übrigen Zellen einen ganz verschiedenen Charakter annehmen. Aus diesen letzteren baut sich der Körper des neuen Organismus auf, aus jener einen Generationen-Reihe, deren Glieder ihrem Kern nach immer Geschlechtszellen bleiben, leiten sich die Eier oder die Spermatozoën ab.

Nun noch ein letzter Punkt. Wir haben bisher immer nur von der physiologischen Zelltheilung gesprochen, wir können eine Zelle aber auch künstlich theilen; wir können ein einzelliges Thier, ein Infusorium, in Stücke zerschneiden und nachsehen, was aus diesen Theilen nun wird. Und dabei ergeben sich höchst bedeutsame Thatsachen.<sup>31)</sup> Wenn wir ein Infusorium so in zwei Stücke zerschneiden, dass in jedem ein Theil des Kernes verbleibt, dann vermag jede dieser Hälften wieder zu der Gestalt des ganzen Thieres heranzuwachsen, sie vermag die ihr fehlenden Theile zu regeneriren. Führen wir den Schnitt dagegen so, dass das eine Stück vom Kern nichts bekommt, so ist diesem mit dem Kern auch das Regenerationsvermögen verloren gegangen; es kann, wenn die Theilung günstig ausgefallen ist, zwar noch längere Zeit am Leben bleiben, allein die fehlenden Theile zu ergänzen, vermag es nicht. Es fehlen ihm die Anlagen hiezu, diese Anlagen liegen eben im Kern.

So führen also alle Erfahrungen auf den gleichen Punkt zusammen, und wir dürfen wohl behaupten, dass mit der vorgetragenen Theorie eine gewisse Lösung des Vererbungsproblems gewonnen ist, wenn dieselbe auch, wie ja alle unsere Einsicht, nur eine relative sein kann. Auch kann es schon jetzt keinem Zweifel unterliegen, dass wir mit dem erlangten Standpunkt noch durchaus nicht am Ende der uns möglichen Erkenntniss angelangt sind. Die Thatsachen der Vererbung, wie sie durch methodische Züchtung, durch das Studium von Missbildungen u. s. w. festgestellt werden können, müssen von den aufgestellten Gesichtspunkten aus der cellularen Forschung neue Bahnen vorzeichnen, und umgekehrt wird jede neue Beobachtung über die Lebenserscheinungen des Kernes die Theorie je nach Umständen modificiren, fester gestalten oder weiter führen. Schon heute stehen wir einer Reihe von Fragen gegenüber, die sich als Consequenzen der aufgestellten Vererbungstheorie ergeben haben und deren Beantwortung wir mit Sicherheit erwarten dürfen. Ich muss mich damit begnügen, in dieser Hinsicht hauptsächlich auf die geistvollen Schriften des um das Vererbungsproblem hochverdienten Zoologen A. Weismann<sup>32)</sup> hinzuweisen. Meine Aufgabe aber würde ich als gelöst erachten, wenn es mir gelungen wäre, den Grundgedanken der Theorie: dass die chromatische Substanz des Kernes der Vererbungsträger sei; klar und — durch die Schilderung der Zelltheilungs- und Befruchtungsvorgänge — wahrscheinlich gemacht zu haben.

<sup>30)</sup> Boveri (4.)

<sup>31)</sup> Nussbaum (19), Gruber (11).

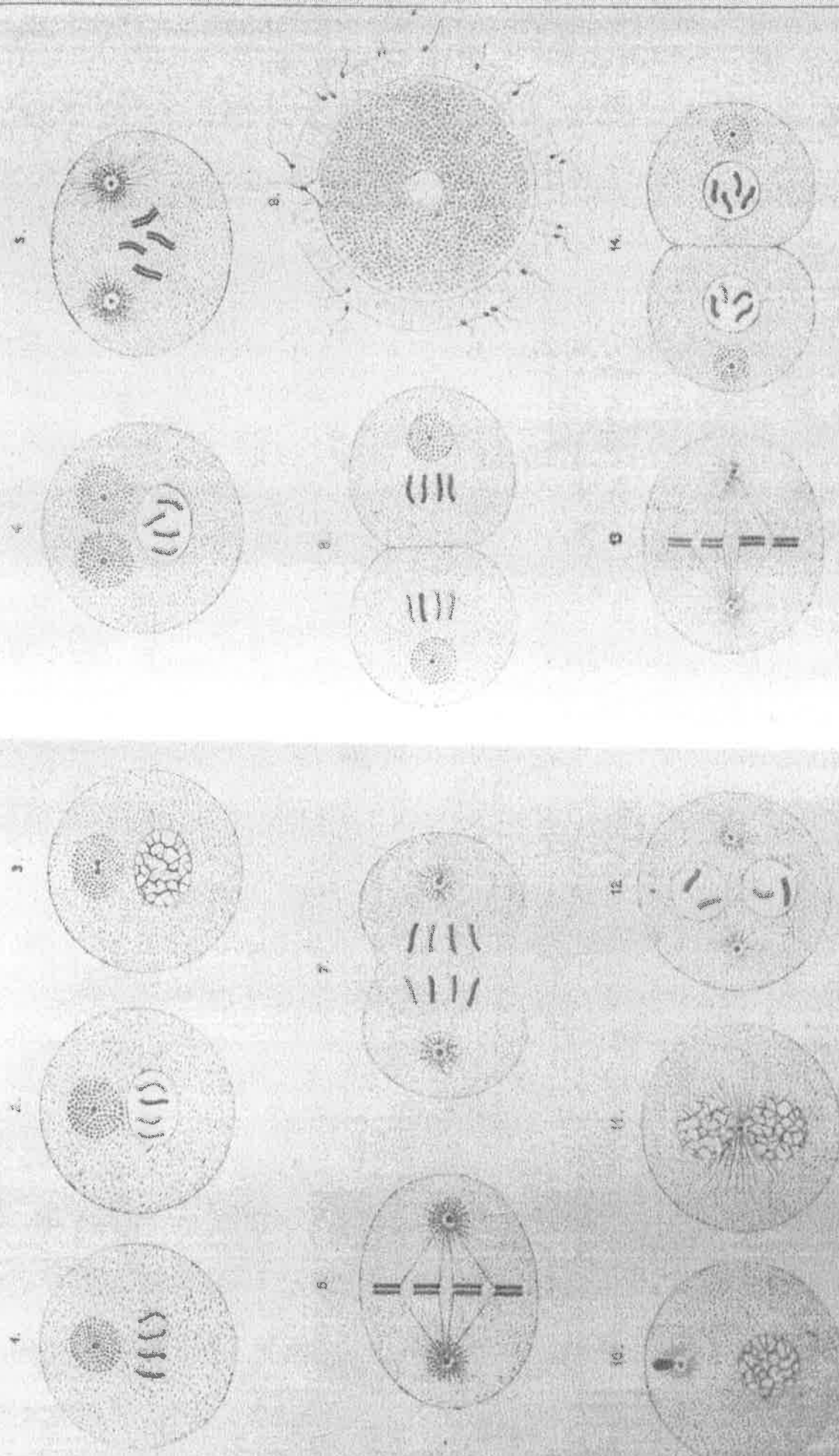
<sup>32)</sup> Weismann (25—28).

## Verzeichniss der citirten Literatur.

- 1) E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand, 1883.
- 2) E. van Beneden et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique etc. Bulletins de l'Acad. royale de Belgique. III. série, tom. XIV, 1887.
- 3) Th. Boveri, Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalocephala*. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München. B. III, H. 2. 1887.
- 4) Th. Boveri, Ueber Differenzirung der Zellkerne während der Furchung etc. Anatom. Anzeiger. II. Jahrg. Nr. 22. 1887.
- 5) Th. Boveri, Zellen-Studien. Heft I u. II. Jena, 1887 u. 88.
- 6) Th. Boveri, Ueber den Antheil des Spermatozoon an der Theilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München. B. III, H. 3. 1887.
- 7) Th. Boveri, Ueber partielle Befruchtung. I. c. B. IV, H. 2. 1888.
- 8) W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig, 1882.
- 9) W. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29. 1887.
- 10) H. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogonie etc. Genève, 1879.
- 11) A. Gruber, Ueber künstliche Theilung bei Infusorien. Biolog. Centralblatt, Bd. IV, Nr. 23, Bd. V, Nr. 5.
- 12) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrbuch. 1875—77.
- 13) O. Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena, 1884.
- 14) O. und R. Hertwig, Die Befruchtung und Theilung des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena, 1887.
- 15) R. Hertwig, Ueber die Gleichwerthigkeit der Geschlechtskerne bei den See-Igeln. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München. Bd. IV, H. 3. 1888.
- 16) E. Heuser, Beobachtungen über Zellkerntheilung. Botan. Centralblatt 1884, Nr. 1—5.
- 17) A. von Kölliker, Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 42.
- 18) W. von Naegeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig, 1884.
- 19) M. Nussbaum, Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie, I. Theil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26.
- 20) C. Rabl, Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrbuch. Bd. X, 1885.
- 21) W. Roux, Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig, 1883.
- 22) C. Th. von Siebold, Ueber Zwitterbienen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 14. 1864.
- 23) E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena, 1884.
- 24) W. Waldeyer, Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32.
- 25) A. Weismann, Ueber die Vererbung. Jena, 1883.
- 26) A. Weismann, Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena, 1885.
- 27) A. Weismann, Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. Jena, 1886.
- 28) A. Weismann, Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena, 1887.

## Erklärung der Tafel XIII. XIV.

- Fig. 1—8: Schematische Darstellung der Zelltheilung.  
 Fig. 9: Die Vereinigung des Spermatozoon mit dem Ei, bei einem Seestern. Nach Fol (verändert).  
 Fig. 10—14: Schematische Darstellung der Vorgänge im befruchteten Ei bis zur Zweitheilung.



Zu den Verhandlungen der Münchner anthropologischen Gesellschaft.  
Sitzung vom 30. November 1888