

# Über den Einfluss der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden.

Von

**Th. Boveri**

(Würzburg).

---

Mit Tafel XV und 3 Figuren im Text.

---

Eingegangen am 8. December 1902.

Durch Versuche über die Entwicklung doppelt befruchteter Seeigeleier (6) bin ich zu dem Ergebnis geführt worden, dass alle Entwicklungsvorgänge von der Bildung des primären Mesenchyms an, von der Kernbeschaffenheit abhängig sind. Disperme Eier bilden unter Umständen überhaupt kein Mesenchym oder die beiden Larvenhälften können ganz verschiedene Zahlen enthalten, viele disperme Eier bilden keinen oder einen in verschiedenem Grad rudimentären Darm, das Skelet kann in der mannigfaltigsten Weise modificirt sein oder in einem gewissen Bereich der Larve ganz fehlen und Ähnliches gilt auch für die Pigmentirung. Alle diese Störungen lassen sich, wie ich (l. c.) dargelegt habe, auf nichts Anderes zurückführen, als auf eine bei der simultanen Mehrtheilung des Eies fast stets eintretende unrichtige Vertheilung des Chromatins. Da nun, wie wir kaum bezweifeln können, alle Zellen des normalen Embryos in ihren Kernen zur Hälfte väterliche, zur Hälfte mütterliche Chromosomen enthalten, so ist es, nachdem die genannten Prozesse überhaupt von den Kernen abhängig sind, wahrscheinlich, dass sie in ihrem specifischen Charakter vom Spermatozoon ebenso stark bestimmt werden, wie vom Ei.

Dass diese Erwartung für die Form und das Skelet der Larve zutrifft, hatte ich schon früher (1, 3) festgestellt. DRIESCH (7) dagegen hat außer für das Skelet eine Beeinflussung der Larven-

charaktere durch das Spermatozoon gezeugt. Schon meine früheren Versuche und gelegentliche nicht publicirte Beobachtungen ließen mir keinen Zweifel, dass ein Theil der Angaben von DRIESCH nicht allgemein gültig ist, und dass damit, bei der Natur seiner Feststellungen, die von ihm gezogenen Schlüsse zum Theil hinfällig sind. Die Ergebnisse der oben erwähnten Dispermie-Versuche gaben mir nun den Anlass, die Frage speciell mit Rücksicht auf die von DRIESCH zum ersten Mal untersuchten Larvenmerkmale von Neuem zu prüfen. Es mag schon hier gesagt sein, dass sich in allen Larvenmerkmalen von der Bildung des primären Mesenchyms an ein Einfluss des Spermatozoon nachweisen ließ.

#### A. Die Zahl der primären Mesenchymzellen.

Wie DRIESCH festgestellt hat, ist die Zahl der primären Mesenchymzellen bei den einzelnen Seeigel-Arten verschieden. Er fand bei *Echinus microtuberculatus* 55—60, bei *Strongylocentrotus lividus* gegen 50, bei *Sphaerechinus granularis* gegen 40. Diese Zahlen dürften auch nach meinen Beobachtungen als die häufigsten Durchschnittszahlen anzusehen sein. Doch kommen recht erhebliche Abweichungen vor. Eine *Echinus*-Zucht ergab das Mittel 45, bei *Strongylocentrotus* konstatarie ich in mehreren Zuchten das Mittel 40, bei *Sphaerechinus* in den unten zu besprechenden Versuchen einmal als Durchschnitt 29, und zwar auf Stadien, wo schon die Skeletanlagen vorhanden waren.

Bei solcher Variabilität erscheint es möglich, dass schon Versuche mit einer und derselben Species, in der Weise, dass man die Eier eines ♀ mit Sperma verschiedener ♂ kombinirte, Aufschlüsse über unsere Frage geben könnten. Ich habe jedoch bei der beschränkten Zeit, die ich den Versuchen widmen konnte, nur Bastardzuchten geprüft, bei denen die Aussichten auf ein klares Ergebnis ja viel größer sind. Die günstigsten Verhältnisse bietet nach dem oben Gesagten die Bastardirung  $\frac{\text{Echinus}}{\text{Sphaerechinus}}$ , die nur in der Kombination  $\frac{\text{E. } \sigma}{\text{Sph. } \text{♀}}$  möglich ist.

Zur Zeit, als ich die Versuche an der Zoologischen Station in Neapel anstellte (Januar und Februar 1902) gelang die Bastardirung dieser beiden Species in so geringem Procentsatz, dass ich mich, nach manchem Misserfolg, mit zwei gelungenen Zuchten begnügen

musste. Die Versuche würden in der Weise angestellt, dass die Eier eines Sphaer. ♀ zum größten Theil (wegen des geringen Procentsatzes der Bastardbefruchtungen) mit Sperma von Echinus, der Rest mit Sperma von Sphaerechinus besamt wurde. Das zur Bastardzucht verwendete Echinus-Sperma diene zugleich zur Herstellung einer reinen Echinus-Zucht.

### Versuch I.

$$\frac{\text{Sph. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi} : 31, 30, 27, 31, 31, 28, 32, 29, 30, 30, 32, 27.$$

Mittel **29**.

$$\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi} : 35, 33, 39, 40, 39, 40, 29, 36, 34, 35, 36, 36, 38.$$

Mittel **36**.

$$\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Ech. } \varphi} : 40, 43, 43, 59.$$

Mittel **46**.

Auffallend ist bei diesem Versuch die geringe Zahl der Mesenchymzellen in den normalen Zuchten: Sphaerechinus 29 (bis gegen 40 nach DRIESCH), Echinus 46 (55—60 nach DRIESCH). Ja, es ist mir sehr wahrscheinlich, dass die letztere Durchschnittszahl noch zu hoch bestimmt ist. Nach ungefähren Zählungen einer größeren Zahl von Larven überwogen die Zahlen in der Nähe von 40. Leider war die Entwicklungsstufe, auf der die Zählung auszuführen ist, spät Abends eingetreten, so dass nur vier Objekte genau gezählt worden sind; die in Formol eingelegten waren am nächsten Tag so stark geschrumpft, dass eine exakte Zählung nicht mehr möglich war.

### Versuch II.

$$\frac{\text{Sph. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi} : 32, 38, 36, 36, 31, 33, 34, 36, 34, 33, 34, 31, 32, 32, 31, 35, 31.$$

Mittel **33**.

Einmal wurden 52 Zellen gezählt.

$$\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi} : 52, 43, 37, 38, 41, 33, 46, 30, 32, 35, 41, 44, 47, 53, 42, 53, 49.$$

Mittel **42**.

Einmal wurden 62 Zellen gezählt.

$$\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Ech. } \varphi} : 55, 55, 56, 59, 60.$$

Mittel **57**.

Hier treffen wir also genau die von DRIESCH (7, pag. 83) für die reinen Zuchten gefundenen Zahlen.

In Fig. 1—3 (Taf. XV) ist aus jeder Zucht dieses Versuches eine Larve abgebildet, die reine Sphaerechinus-Larve enthält 31, die reine Echinus-Larve 60, die Bastardlarve 49 Mesenchymzellen.

Die Ergebnisse der beiden Versuche stimmen aufs Beste mit einander überein. Die untersuchten Sphaerechinus-Eier zeigen, wenn sie mit Echinus-Samen befruchtet sind, eine Veränderung ihrer Mesenchymzellenzahl in Richtung nach der väterlichen Larvenform.

Betrachten wir die Zahlen noch etwas genauer, so steht die Durchschnittszahl der Bastardzuchten dem mütterlichen Typus näher, woraus im Allgemeinen auf einen etwas größeren Einfluss des Eies zu schließen wäre. Wenn freilich, wie oben vermuthet, die für die Zucht  $\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Ech. } \varphi}$  des I. Versuches aufgestellte Mittelzahl 46 zu hoch ist, käme hier eine ziemlich genaue Mittelstellung der Bastarde heraus. Natürlich sind aber alle in Betracht kommenden Zahlen viel zu klein, um einen sicheren Schluss in besagter Richtung zu gestatten.

Bemerkenswerth ist und mit den sonstigen Schwankungen der Bastardcharaktere gut übereinstimmend die große Variabilität in der Zahl der Mesenchymzellen bei den Bastardlarven. In Versuch I schwankt die Zahl bei den geprüften Larven von  $\frac{\text{Sph. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$  zwischen 27 und 32 (Differenz 5), die der Bastardlarven  $\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$  zwischen 29 und 40 (Differenz 11).

In Versuch II bewegen sich die Zahlen bei  $\frac{\text{Sph. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$  zwischen 31 und 38 (Differenz 7), bei  $\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$  zwischen 30 (!) und 49 (Differenz 19).

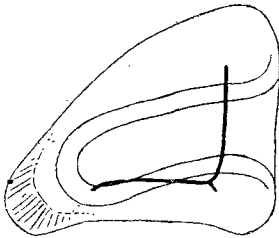
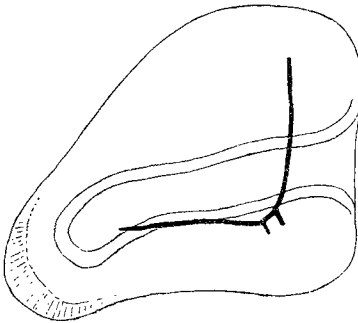
Als Hauptergebnis dieses Abschnittes lässt sich angeben, dass das Spermatozoon auf die Zahl der primären Mesenchymzellen unzweifelhaft einen wesentlichen Einfluss ausüben kann.

## B. Die Larvenform.

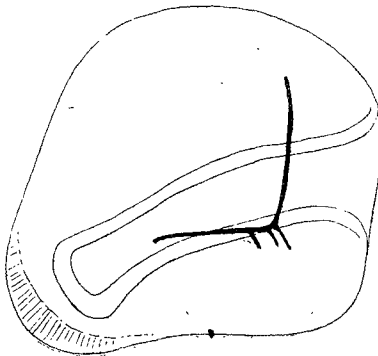
Bei meinen Versuchen über die Bastardirung kernloser Eifragmente (1) hatte ich für die echten (aus ganzen Eiern stammenden) Bastarde der Kombination  $\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$  festgestellt, dass sowohl das

Fig. I.

a (Strong.)

b (Strong.)  
(Sphaer.)

c (Sphaer.)



Skelet wie auch die Form des Pluteus von der väterlichen Form beeinflussbar sind<sup>1)</sup>. Die Untersuchungen von SEELIGER (11, 12), MORGAN (10) und VERNON (13) ergaben das gleiche Resultat. Auch die Ergebnisse von DRIESCH (7) stimmen hinsichtlich der reinen Thatsachen damit überein; allein DRIESCH suchte für die Form der Larve die Annahme zu begründen, dass sie nur in so weit väterliche Charaktere aufweise, als sie durch die Konfiguration des Skelets bestimmt sei. So weit die Gestalt der Larve vom Skelet unabhängig sei, zeige sie rein mütterliche Charaktere.

Zur Prüfung dieser Frage kommen bei der fast vollkommenen Identität der Larven von Echinus und Strongylocentrotus nur die Kombinationen Ech. ♂ und Sph. ♀ und Strong. ♂ Sph. ♀ in Betracht. Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, dass Eier des gleichen Sphaerechinus ♀ zum Theil mit Sphaerechinus-, zum Theil mit Strongylocentrotus- (bezw. Echinus-) Sperma befruchtet wurden. Dieses letztere Sperma diente dann für die reine Strongylocentrotus- (bezw. Echinus-) Zucht.

Für beide Kombinationen ergab sich, dass die Form der Bastardlarve schon zu einer Zeit, wo

<sup>1)</sup> Ausführlicher dargestellt in 3.

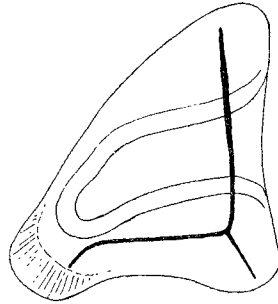
das Skelet als formbestimmender Faktor noch nicht wirksam sein kann, väterliche Charaktere aufweist. Dies geht am klarsten aus den Profilbildern hervor, die in Textfig. I und II von zwei verschiedenen Stadien für die Kombination  $\frac{\text{Str. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$  wiedergegeben sind.

In *a* ist immer eine reine Strongylocentrotus-Larve, in *c* eine reine Echinus-Larve des gleichen Stadiums, in *b* eine entsprechende Bastardlarve abgebildet. Man sieht, dass die Sphaerechinus-Larve den charakteristischen aufgetriebenen Habitus, dem später im Skelet das für diese Species eigenthümliche Scheitelviereck und die Scheiteläste der Oralstäbe entsprechen, schon besitzt, ehe eine Spur jener Skeletstäbe vorhanden ist.

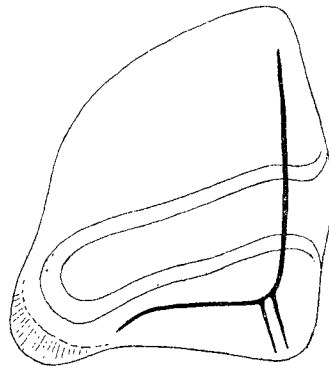
Die Ballonform der jungen Sphaerechinus-Larve im Gegensatz zu dem dreieckigen Profilriss der Strongylocentrotus-Larve kann also nur in den Weichtheilen begründet sein. Wenn wir nun sehen, dass die aus einem Sphaerechinus-Ei mit Strongylocentrotus-Sperma erzielte Bastardlarve (Fig. I *b* und II *b*) in ihrer Gestalt aufs deutlichste von der reinen Sphaerechinus-Larve (Fig. I *c* und II *c*) abweicht und in dieser Abweichung aufs klarste Charaktere der reinen Strongylocentrotus-Larve (Fig. I *a* und I *b*) darbietet, so ist damit bewiesen, dass die Larvenform, ganz unabhängig vom Skelet, durch das

Fig. II.

*a* (Strong.)



*b* ( $\frac{\text{Strong.}}{\text{Sphaer.}}$ )



*c* (Sphaer.)

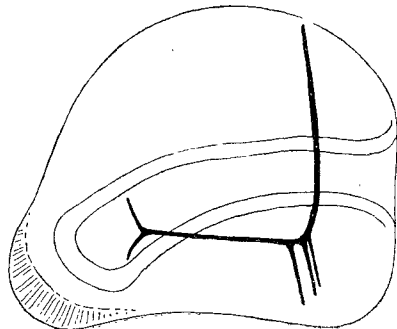
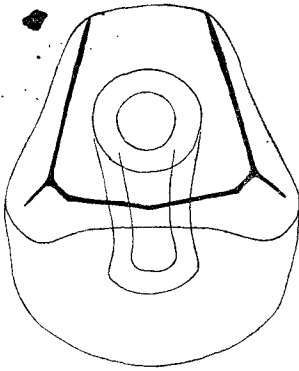
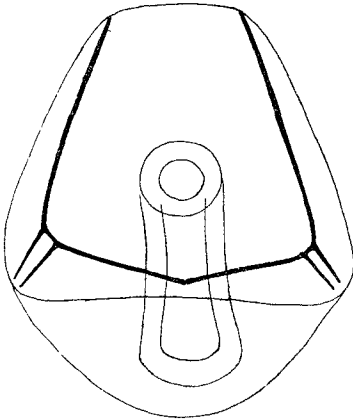


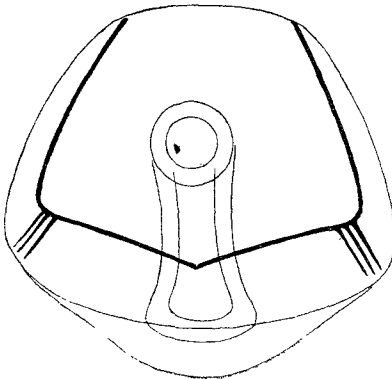
Fig. III.  
a (Strong.)



b (Strong.)  
Sphaer.



c (Sphaer.)



Spermatozoon beeinflusst wird. Das Gleiche lehrt eine Vergleichung der drei Larven von hinten unten (Fig. III a, b, c), sowie vom Scheitel (Tafel XV Fig. 4, 5 und 6) <sup>1)</sup>. Ganz entsprechende Resultate ergibt die

Kreuzung  $\begin{matrix} \text{Ech. } \sigma \\ \text{Sph. } \text{♀} \end{matrix}$ .

Es fragt sich, wann der väterliche Einfluss, der auf dem Stadium der Textfig. I schon so groß ist, zuerst nachweisbar wird. Ich kann hierauf keine ganz bestimmte Antwort geben. Man müsste sehr viele und genaue Zeichnungen der einzelnen Stadien vor sich haben, um hier völlig exakte Aufschlüsse zu erlangen. Die Blastula scheint, wie auch DRIESCH angiebt, noch den rein mütterlichen Habitus darzubieten; in der Gastrula zur Zeit der Skeletanlage sind dagegen entschieden schon väterliche Einflüsse bemerkbar. Betrachtet man die Larven dieses Stadiums in der Richtung der Darmachse (Tafel XV Fig. 1, 2 und 3), so zeigt sich die Sphaerechinus-Larve nahezu kreisrund, während an der Echinus-Larve jederseits eine stumpfe Kante deutlich ausgeprägt ist. Die meisten Bastardgastrulae bieten,

<sup>1)</sup> Auch beachte man an diesen Figuren die klare Mittelstellung des Skelets der jungen Bastardlarven zwischen den Skeletformen der reinen Larven.

wie in Fig. 2 zu sehen, eine Annäherung an diesen Zustand dar. Auch die Dimensionen des Darmes weisen auf väterlichen Einfluss hin.

Wir können also sagen: Die Form der Echinidenlarve kann mindestens vom Stadium der fertigen Gastrula an väterliche Charaktere zur Schau tragen, auf dem Stadium des »Prisma« (Textfigur I) können diese an Stärke den mütterlichen bereits gleich sein.

### C. Die Pigmentirung der Larven.

Dass das Spermatozoon auf die Pigmentirung der Larven von Einfluss sein kann, dies war mir schon aus einer gelegentlichen Beobachtung aus dem Jahre 1896 bekannt. Als ich damals gemeinsam mit F. M. MAC FARLAND merogonische Bastardirungen ausführte, setzten wir aus Eiern des zu jedem Versuch verwendeten Weibchens zwei homosperme Kontrollzuchten mit Sperma verschiedener Männchen an. Hierbei fand sich, dass der Pigmentgehalt von Sphaerechinus-Plutei, die aus gleichen Eiern, aber verschiedenem Sperma stammen, in hohem Grad verschieden sein kann.

Eine jetzt ausgeführte Wiederholung derartiger Versuche ergab das gleiche Resultat.

#### Versuch I.

Die Eier eines Echinus ♀ wurden in acht annähernd gleiche Portionen getheilt und jede Portion mit Sperma eines anderen Echinus ♂ befruchtet. Die Zuchten wurden in ganz gleichen Gläsern, gleichem Wasser, gleichen Wassermengen, gleicher Temperatur und Belichtung gehalten. Nach 48 Stunden war in allen acht Gläsern das in Fig. 7 und 8 dargestellte Pluteusstadium erreicht. Die Pigmentirung in jeder einzelnen Zucht war ziemlich gleichartig, in den verschiedenen Zuchten dagegen variabel. Die schwächste Pigmentirung, in Fig. 7 wiedergegeben, fand sich in Portion VIII, die stärkste, annähernd gleich stark, in Portion V und VII. Ein Pluteus aus Portion VII ist in Fig. 8 abgebildet. Zu dieser Nebeneinanderstellung ist zu bemerken, dass die Larve der Fig. 7 eine der stark pigmentirten der Zucht VIII, die der Fig. 8 keine der reichst pigmentirten aus Zucht VII ist, dass also die Differenz, auf die ganzen Zuchten bezogen, durch die beiden Larven eher zu klein als zu groß zum Ausdruck gebracht wird.

Nach 72 Stunden, wo die definitive Pluteusform (des Zucht-



gefäßes) erreicht war, zeigte sich der Pigmentunterschied ganz ebenso, ja er war fast noch auffallender. Um ihn sehr charakteristisch zur Anschauung zu bringen, empfiehlt es sich, eine große Zahl von Larven, durch einen Tropfen Formol getödtet, in dichter Häufung mit schwacher Vergrößerung zu betrachten; ja schon mit freiem Auge tritt dann der Unterschied in der Farbenintensität hervor.

Im Einzelnen ergibt eine Vergleichung von Fig. 7 und 8 (das Gleiche ist an den Zeichnungen der oben erwähnten Sphaerechinus-Larven von 1896 zu sehen), dass die schwächere Pigmentirung in Zucht VIII zum Theil auf einem viel geringeren Pigmentgehalt der einzelnen Chromatophoren, zum Theil auf einer wesentlich geringeren Zahl dieser selbst (24 zu 34) beruht.

Was in dem angeführten Versuch für homosperme Befruchtung nachgewiesen werden konnte, ergab sich durch

### Versuch II

auch bei Bastardirung.

Eier eines Echinus ♀ und eines Sphaerechinus ♀ wurden in je drei Portionen getheilt und jede Portion mit Samen eines anderen Strongylocentrotus ♂ befruchtet, in der Weise, dass immer für je eine Echinus- und eine Sphaerechinus-Bastardirung das gleiche Strongylocentrotus ♂ verwendet wurde. Die Kombinationen waren also:

	Str. ♂ I	Str. ♂ II	Str. ♂ III
	Ech. ♀	Ech. ♀	Ech. ♀
und	Str. ♂ I	Str. ♂ II	Str. ♂ III
	Sph. ♀	Sph. ♀	Sph. ♀

Zwischen den mit Sperma I und Sperma III befruchteten Eiern<sup>1)</sup> zeigte sich sowohl in den Echinus- wie in den Sphaerechinus-Zuchten ein sehr auffallender Unterschied in der Pigmentmenge, der wieder bei Betrachtung der Larven in dichter Häufung besonders klar in die Augen fiel. In beiden Serien war der Unterschied gleichsinnig, die mit Sperma III besamten Eier ergaben hier wie dort schwach pigmentirte, die mit I stark pigmentirte Larven.

Der Versuch lehrt für Bastardlarven das Gleiche, was Versuch I für die reinen Larven ergeben hat, dass verschiedenes Sperma in gleichen Eiern verschiedenen Pigmentgehalt bedingen

<sup>1)</sup> Die mit Sperma II befruchteten Portionen mussten aus einem unten zu besprechenden Grund außer Betracht bleiben.

kann. Er lässt aber außerdem noch erkennen, dass gleiches Spermia in verschiedenen Eiern, sogar solchen von zweierlei Arten, die Pigmentirung in gleicher Weise beeinflusst.

Der Versuch II ergab noch eine weitere Thatsache, nämlich eine Verschiedenheit in der Anordnung des Pigments zwischen Portion I und III. Diese Erscheinung habe ich mehrfach beobachtet und gebe zu ihrer Illustration aus einem anderen Versuch in Fig. 4, 5 und 6 drei Abbildungen, von denen 4 eine Strongylocentrotus-Larve, 6 eine gleichalterige Sphaerechinus-Larve, 5 eine entsprechende Bastardlarve darstellt. 5 und 6 stammen aus Eiern des gleichen Weibchens, 4 und 5 haben den gleichen Vater. Man bemerkt — und dieser Unterschied war fast durchgängig zu konstatiren —, dass die Pigmentzellen in der reinen Sphaerechinus-Larve (Fig. 6) ziemlich gleichmäßig zerstreut sind, wogegen in der reinen Strongylocentrotus-Larve (Fig. 4) eine Anhäufung an der Vorderseite besteht, eine geringere hinten, während die Seiten frei sind. Die Mehrzahl der Bastardlarven stimmen, wie die der Fig. 5, in dieser Anordnung mit dem väterlichen Typus überein.

Es ergibt sich sonach, dass sowohl die Menge der Pigmentzellen, als auch der Pigmentgehalt der einzelnen Zellen, wie endlich deren Anordnung vom Spermatozoon beeinflussbar sind.

#### D. Die Größe der Larven.

Es ist von vorn herein klar, dass die Größe der Larven eine Funktion des Eiplasmas sein muss. Wie wir aus einem Eifragment eine kleinere Larve entstehen sehen, als aus einem ganzen Ei, so muss auch z. B. Strongylocentrotus-Samen bei Kombination mit Echinus-Eiern größere Larven ergeben als mit den Eiern seiner Species, falls die Masse des Echinus-Eies größer ist als die des Strongylocentrotus-Eies. Dieser Satz lässt sich bei den Bastardirungen  $\frac{\text{Strong. } \sigma^{\text{♂}}}{\text{Ech. } \varphi^{\text{♀}}}$  und  $\frac{\text{Strong. } \sigma^{\text{♂}}}{\text{Sph. } \varphi^{\text{♀}}}$  leicht bestätigen. Es sei hierzu auf die Textfig. I—III (pag. 344—346) und auf Fig. 4, 5, 6 (Taf. XV) verwiesen, welche zeigen, dass die Bastardlarve  $\frac{\text{Strong. } \sigma^{\text{♂}}}{\text{Sph. } \varphi^{\text{♀}}}$  zwar in ihrem Habitus der Strongylocentrotus-Larve mindestens ebenso nahe steht, wie der Sphaerechinus-Larve, in ihrer Größe aber ungefähr mit letzterer übereinstimmt und die erstere bedcutend übertrifft.

Um so überraschender war mir die Beobachtung, dass unter Umständen auch das Spermatozoon auf die Larvengröße von Einfluss sein kann. Bei jenem pag. 348 beschriebenen Versuch, bei welchem die Eier eines *Echinus* ♀ mit Sperma von drei verschiedenen *Strongylocentrotus* ♂ befruchtet worden waren, entwickelten sich die Eier der Zuchten I und III zu großen (Fig. 9), die der völlig gleich behandelten Zucht II zu sehr kleinen Larven (Fig. 10). Es sind von beiden Typen nicht die Extreme gezeichnet, sondern von dem kleinen Typus das am weitesten entwickelte und schlankste, von dem großen Typus (aus Zucht I) keines der größten. Die Larven der Zucht II waren in dem Zustand, den Fig. 10 darstellt, ausgewachsen und vergrößerten sich nicht mehr, so lange sie lebten.

Man wird sich diese Abhängigkeit der Larvengröße von der Samenzelle nicht wohl anders denken können, als dass das Spermatozoon auf den Grad der Wasserimbibition einen Einfluss ausüben kann.

#### **E. Allgemeine Betrachtung der Faktoren, welche die Larvencharaktere bestimmen.**

Aus den mitgetheilten Resultaten im Zusammenhang mit den Ergebnissen der früheren Untersuchungen über die Echiniden-Bastarde ergibt sich, dass ein Einfluss der Samenzelle nachweisbar ist:

- 1) in der Form der Larve,
- 2) im Skelet,
- 3) in der Zahl der Chromatophoren,
- 4) im Pigmentgehalt der Chromatophoren,
- 5) in der Anordnung derselben,
- 6) in der Zahl der primären Mesenchymzellen,
- 7) unter Umständen in der Größe der Larve.

Für die Larvenform, die Pigmentirung und die Zahl der Mesenchymzellen steht dieses Ergebnis im Gegensatz zu demjenigen von DRIESCH, der für die genannten Merkmale einen Einfluss des Vaters in Abrede stellt. Es wird daher vor Allem unsere Aufgabe sein, die Grundlagen seiner Ergebnisse einer Betrachtung zu unterziehen. Es scheint mir, dass der Gegensatz zwischen seinen und meinen Resultaten für jeden der drei angeführten Larvencharaktere eine andere Erklärung fordert.

Betrachten wir zuerst die Larvenform, so dürfte das Ergebnis von DRIESCH darauf beruhen, dass er diejenigen Bastardkombinationen,

welche durch genügende Unterschiede der reinen Larven zur Prüfung der Frage allein geeignet sind, nämlich die Kombinationen  $\frac{\text{Strong.}}{\text{Sphaer.}}$  und  $\frac{\text{Ech.}}{\text{Sphaer.}}$  nicht ausreichend berücksichtigt hat. Er studirte hauptsächlich die Bastarde  $\frac{\text{Strong.}}{\text{Ech.}}$  und zwar in beiden Richtungen. Die Larven dieser beiden Arten sind aber in ihrer Form so gleichartig, dass ein klares Resultat hier gar nicht zu erwarten ist<sup>1)</sup>. Die Mittelstellung in der Form der Bastarde  $\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$  und  $\frac{\text{Str. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$  ist DRIESCH zwar nicht unbekannt geblieben, er führt jedoch die Annäherung an den väterlichen Typus auf die Ausbildung des Skelets zurück. Wie oben gezeigt, ist diese Neigung nach der väterlichen Seite in voller Stärke schon vorhanden, ehe das Skelet eine formbestimmende Wirkung zu äußern vermag. Dieser Theil der DRIESCH'schen Ergebnisse beruht somit ohne Zweifel auf Irrthum.

Die Differenz, die hinsichtlich der Zahl der Mesenchymzellen zwischen unseren Befunden besteht, verlangt eine andere Erklärung. Hier wird vor Allem an die Variabilität zu denken sein, die auch für andere Bastardmerkmale nachgewiesen ist. Wir wissen, besonders durch die Untersuchungen von SEELIGER (11, 12) und VERNON (13), dass das Skelet, das in typischer Mittelform auftreten kann, unter Umständen fast rein die Form des einen Elters darbietet. Häufig geht, wie ich mich seither selbst überzeugt habe, diese einseitige Tendenz durch ganze Zuchten hindurch. Dass die Zahl der Mesenchymzellen sich ähnlich verhalten wird, ist zu erwarten. Da sie zu einer Zeit bestimmt wird, wo — wie unten näher zu betrachten — die mütterlichen Charaktere im Keim noch überwiegen, wird ein Befolgen des rein mütterlichen Typus besonders leicht eintreten. Es ist in dieser Hinsicht bemerkenswerth, dass auch unter meinen oben für die Bastardlarven mitgetheilten Zahlen diejenigen der mütterlichen Form gefunden werden, während die der väterlichen nicht oder nur ausnahmsweise vorkommen. Es erscheint also sehr wohl denkbar, dass in einer Zucht der mütterliche Typus ganz allgemein zum Durchbruch kommt.

<sup>1)</sup> Die vordere Knickung, welche DRIESCH dem Strongylocentrotus-Pluteus als charakteristisch gegenüber dem Echinus-Pluteus zuschreibt, ist nach meinen Erfahrungen keineswegs ein konstantes Merkmal der ersteren Species und kommt bei Echinus gleichfalls vor.

Für spätere Untersuchungen sei aber noch darauf aufmerksam gemacht, dass exakte Resultate in dieser Frage, so weit solche hier überhaupt möglich sind, nur gewonnen werden können, wenn das gleiche Sphaerechinus ♀, das zur Bastardirung dient, auch für die normale Kontrollzucht  $\frac{\text{Sph.}}{\text{Sph.}}$  verwendet wird. Würde man bei meinen oben beschriebenen Versuchen die Mittelzahl der Mesenchymzellen von Sphaerechinus dem zweiten Versuch, die der Bastardlarven dem ersten entnehmen, so würden die beiden Zahlen (33 und 36) sehr nahe zusammentreffen. Ebenso würden, wenn man die Mittelzahl für Echinus aus meiner ersten Zucht, die für die Bastarde aus der zweiten wählen würde, auch diese Zahlen (46 und 42) einander sehr nahe kommen.

Ganz exakt freilich können derartige Versuche überhaupt nicht ausgeführt werden. Denn wenn einerseits gezeigt ist, dass das Spermatozoon auf die Zahl der Mesenchymzellen bestimmend einwirken kann und nachdem wir andererseits konstatiert haben, dass bei einer und derselben Species eine sehr große Variabilität in dieser Zahl besteht, können wir schon für die reinen Zuchten nie wissen, in wie weit die im einzelnen Fall zu beobachtende Zahl von Seiten des Eies oder des Spermatozoon bestimmt ist. So wäre es sehr wohl denkbar, dass z. B. ein zu einer Bastardirung verwendetes Echinus ♂ eine Tendenz zu viel geringerer Zahl von Mesenchymzellen besitzt, als durch die stärkeren Eitendenzen paralysirt, in der als Kontrolle dienenden reinen Echinus-Zucht auftreten. Auch dieses Moment, das bei allen variablen Larvenmerkmalen zu berücksichtigen ist, könnte zur Erklärung der Befunde von DRIESCH in Betracht kommen.

Für unseren nächsten Zweck aber ist diese Erwägung belanglos, da es uns ja auf nichts Anderes ankommt, als darauf, einen Einfluss des Spermatozoon auf die Mesenchymzellenzahl festgestellt zu haben, ein Resultat, das dadurch nicht erschüttert werden kann, dass in manchen Fällen dieser Einfluss fehlt.

Die dritte Differenz endlich zwischen den Befunden von DRIESCH und mir: in Bezug auf die Pigmentirung, ist wohl nur eine scheinbare. Sie beruht darauf, dass wir von verschiedenen Dingen reden. Meine oben beschriebenen Versuche beziehen sich auf Echinus- und Sphaerechinus-Eier, welche vollkommen pigmentlos sind, wo also das Larvenpigment während der Entwicklung neu entsteht. Hier sind die Eigenschaften der Pigmentirung, wie gezeigt, vom Spermatozoon beeinflussbar.

Es giebt aber Seeigel-Eier, in denen das Larvenpigment ganz oder zum Theil schon vorhanden ist. Hierhin gehören *Strongylocentrotus* und *Arbacia*. Bei den reich pigmentirten *Strongylocentrotus*-Eiern in Villafranca konnte ich verfolgen (5), wie das im Ei als Ring angeordnete Pigment auf die Chromatophoren (sekundären Mesenchymzellen) übergeht. Das Larvenpigment ist also hier, jedenfalls zum überwiegenden Theil, ein mütterliches Merkmal. In Neapel ist die Menge dieses Eipigments bei verschiedenen *Strongylocentrotus* ♀ ungemein variabel. Von der Intensität an, die ich in Villafranca gefunden hatte, traf ich alle Abstufungen bis zu völliger Pigmentlosigkeit. Man kann sich leicht überzeugen, dass die Larven aus solchen verschieden stark pigmentirten Eiern gleichfalls verschiedenen Pigmentgehalt besitzen; stets fand ich die Larven aus stark pigmentirten Eiern besonders reich mit dicht gefüllten Chromatophoren versehen. Allein als ausschließlich mütterlich lässt sich die Pigmentirung auch bei dieser Species nicht erweisen. Denn auch aus völlig pigmentlosen *Strongylocentrotus*-Eiern gehen Larven mit Chromatophoren hervor und es ist also auch diese Species im Stande, während der Entwicklung Pigment zu produciren. Bei dieser Neubildung wird aber vermuthlich ebenso wie bei *Echinus* und *Sphaerechinus* ein Einfluss des Spermatozoon vorhanden sein.

Von hier aus ist es nicht schwer, die Ergebnisse von DRIESCH zu verstehen, die sich sämmtlich auf Kombinationen mit *Arbacia* beziehen. Die Eier dieser Species sind mit einem dunkelrothen Pigment angefüllt und dadurch in den ersten Stadien ganz undurchsichtig. Später hebt sich bei der Aufblähung der Larve und der Verdünnung aller Schichten dieser dunkelrothe Ton zu einem durchscheinenden diffusiven Gesammtton und nun werden auch die den Chromatophoren der anderen Arten entsprechenden Pigmentzellen sichtbar. DRIESCH hat nun gefunden, dass alle Bastardlarven, denen *Arbacia*-Eier zu Grunde liegen, den dunkelrothen Gesammtton genau wie die reinen *Arbacia*-Larven besitzen, wogegen diejenigen Bastarde, bei denen *Arbacia* als ♂ betheiligt ist, keine Spur davon erkennen lassen. Er bezeichnet also jene diffuse Pigmentirung mit Recht als eine rein mütterliche Eigenschaft.

DRIESCH glaubt auch hinsichtlich der Chromatophoren einen Gegensatz zwischen *Arbacia* und den anderen Arten gefunden zu haben, in so fern ihr Pigment bei den letzteren braunroth, bei *Arbacia* intensiv und leuchtend roth sein soll. Meine eigenen Beobachtungen bestätigen dies nicht; ich finde das Pigment bei allen Arten variirend zwischen

dunklerem Braunroth und leuchtendem Orange<sup>1)</sup>, und es scheint mir, dass es der Kontrast gegenüber dem trüben Gesamtroth ist, welcher den Chromatophoren von *Arbacia* etwas besonders Leuchtendes giebt. Ob das Chromatophorenpigment von *Arbacia* schon im Ei vorhanden und unter dem anderen Farbstoff verborgen ist oder während der Entwicklung ganz oder zum Theil neu entsteht, habe ich nicht entscheiden können. Im ersteren Fall würde das Gleiche gelten, was oben für *Strongylocentrotus* gesagt worden ist.

Die Verhältnisse des *Strongylocentrotus*- und *Arbacia*-Eies haben uns gezeigt, dass die Pigmentverhältnisse in manchen Fällen einen überwiegend oder rein mütterlichen Charakter darstellen. Ehe wir diese Thatsache noch etwas näher ins Auge fassen, sind aber nun noch einige andere in unseren bisherigen Betrachtungen ganz übergangene Erscheinungen namhaft zu machen, die sich ausschließlich von der Beschaffenheit des Eies abhängig erweisen. DRIESCH hat als solche die Geschwindigkeit der Entwicklung bis zum Blastulastadium und den ganzen Habitus der ersten Stadien ermittelt, in welcher Hinsicht ich seine Angaben bestätigen kann. Trotz der Einschränkung, welche wir dem Vorkommen solcher rein mütterlicher Charaktere geben mussten, bleibt also doch der Widerspruch noch bestehen, den DRIESCH aus seinen Erfahrungen gegen einen von mir eingenommenen Standpunkt glaubte erheben zu müssen. Ich hatte von gewissen Seeigellarven als von »Organismen ohne mütterliche Eigenschaften« gesprochen; DRIESCH hebt dem gegenüber hervor, dass es solche überhaupt nicht geben könne, da gewisse Charaktere: als solche von allgemeiner Gültigkeit bleiben nun noch die Furchungsmerkmale und der Habitus der Blastula übrig, unter allen Umständen vom Ei bestimmt werden.

Es ist DRIESCH bei dieser Erörterung entgangen, dass ich schon 1892 (2, pag. 469), gerade auf Grund von Bastardirungsversuchen, zu eben diesem Ergebnis gelangt war, dass nämlich die allerersten Entwicklungsvorgänge ausschließlich durch das Ei, genauer gesagt, durch die Organisation des Eiplasmas bestimmt sind<sup>2)</sup>. Wenn ich

<sup>1)</sup> Vgl. auch meine Angaben über *Strongylocentrotus* (5, pag. 631).

<sup>2)</sup> Dieses damals kurz mitgetheilte Ergebnis bezog sich einerseits auf den Zellenhabitus und die Entwicklungsgeschwindigkeit, andererseits auf gewisse Erscheinungen bei der Furchung. Bei einer Bastardirung zwischen *Echinus* und *Sphaerechinus* hatte ich feststellen können, dass die Furchung der von einem

mich trotzdem nicht veranlasst sah, die früher gewählte Bezeichnung. »Organismen ohne mütterliche Eigenschaften« aufzugeben, so geschah dies, weil jener Ausdruck meines Erachtens nur auf einen bestimmten Zustand, nicht aber auf dessen Vorgeschichte, zu beziehen ist. Dieser Zustand wäre, wenn erreichbar, natürlich der des fertigen Thieres gewesen. Da wir Seeigelkeime nicht so weit bringen können, kam nur das im Aquarium züchtbare Larvenstadium in Betracht. Eine solche Larve nannte ich, wenn sie rein dem Typus des Vaters folgte, einen Organismus ohne mütterliche Charaktere, und ich halte dies auch jetzt noch für völlig korrekt<sup>1)</sup>.

Will man bei jener Aussage nicht nur den (möglichst) fertigen Zustand, sondern auch alle Entwicklungsstadien in Rücksicht ziehen, so ist nicht einzusehen, warum man dann vor dem allerersten Stadium, dem Ei unmittelbar nach dem Spermaeintritt, Halt macht. Hier, wo man von etwas »Väterlichem« überhaupt nichts wahrnimmt, liegen ja die »rein mütterlichen« Charaktere in vollster Stärke vor und man hätte also, um dem daraus hervorgehenden Organismus solche zuzusprechen, gar nicht nöthig, die Entwicklung noch weiter zu verfolgen.

Ich treibe die Betrachtungsweise von DRIESCH bis zu dieser Absurdität, weil dadurch der Punkt, auf den es ankommt, besonders scharf heraustritt. Das ist ja gerade das Problem, dass aus einer ersten Embryonalzelle, die in ihrem Plasma, wie man wohl sagen darf, rein mütterlich ist, ein vielzelliger Organismus hervorgehen kann, dessen Qualitäten genau ebenso sehr vom Vater bestimmt sind, wie von der Mutter, dass, mit anderen Worten, das Spermatozoon im Stande ist, Allem was das Eiplasma im Laufe der Entwicklung producirt, seine Qualitäten mit solcher Stärke aufzuprägen, dass dagegen die Eiqualitäten nur eben noch mit gleicher Stärke aufzukommen vermögen. Niemand wird hierbei erwarten, dass eine erste Embryonalzelle mit ihrem rein mütterlichen Zelleib von Beginn der Entwicklung an sofort alle ihre Charaktere in gemischte oder

---

Weibchen stammenden Sphaerechinus-Eier genau die gleichen Größenverhältnisse der Blastomeren aufwies, mochten die Eier mit Sphaerechinus- oder mit Echinus-Sperma befruchtet sein, während sich die mit dem gleichen Echinus-Sperma befruchteten Echinus-Eier in diesem Punkt deutlich anders verhielten. Damit war gezeigt, dass das Größenverhältnis der Blastomeren vom Spermatozoon unabhängig ist.

<sup>1)</sup> Ob es solche Larven im strengsten Sinn wirklich giebt, ist für diese gegenwärtigen Betrachtungen gleichgültig.



gar in väterliche verwandle, dass das Sphaerechinus-Ei durch Echinus-Sperma feinkörnig werde oder durch Strongylocentrotus-Sperma einen gelblichen Ton erhalte. Es ist selbstverständlich, dass, wenn das ungeheure mütterliche Übergewicht, welches der Menge nach in den Keim eingeht, überhaupt überwindbar ist, es nur allmählich überwunden werden kann und dass wir also in den ersten Vorgängen mütterliche Merkmale in um so größerer Reinheit antreffen müssen, je näher wir auf das Ei zurückgehen.

Aus diesen Betrachtungen ergeben sich zwei wichtige Forderungen bei der Beurtheilung rein mütterlicher Merkmale. Wir haben zu fragen:

1) Welcher Entwicklungsperiode gehören sie an, bis zu welchem Stadium erstrecken sie sich?

2) Sind sie direkt aus dem Eiplasma übernommen, bezw. direkt durch seine Beschaffenheit bedingt, oder lassen sie einen derartigen direkten Bezug zur Konstitution des Eiplasmas nicht erkennen?

Ich möchte in Hinsicht auf diese zweite Forderung eine Scheidung der ontogenetischen Charaktere in präformirte Qualitäten des Eiplasmas und in epigenetische Qualitäten vornehmen. Ich wähle diese sich unmittelbar aufdrängenden Ausdrücke, obgleich sich die Art, wie ich sie anwende, nicht völlig mit derjenigen deckt, die uns in der neueren entwicklungsphysiologischen Litteratur begegnet. Allein es scheint mir, dass gerade der hier eingenommene Standpunkt zu einer ersprießlichen Wiederbelebung dieser Begriffe geeignet sein dürfte. Zu den ersteren Qualitäten würde allgemein gehören die Plasmabeschaffenheit der Embryonalzellen, so weit sie unverändert vom Ei übernommen ist, speciell z. B. die darin enthaltenen Deutoplasmaelemente, in gewisser Hinsicht der Dottersack; sodann der Furchungstypus, sofern er eine unmittelbare Folge der Substanzenvertheilung im Eiplasma ist, die Achsenverhältnisse des Embryo, falls sie von Anfang an in der Struktur des Eiplasmas gegeben sind, endlich bis zu einem gewissen Grad die Größe des Embryo vor Benutzung äußerer Nährquellen. Es wird in manchen Fällen schwer, vielleicht gar nicht zu entscheiden sein, zu welcher der beiden Kategorien ein embryonaler Charakter gehört; kann ja doch, wie wir uns am Pigment der Seeigellarven überzeugt haben, eine Qualität in einem Fall eine im Eiplasma präformirte, im anderen eine epigenetische sein. Ein wichtigeres Bedenken liegt darin, dass die Grenze, wie weit man den Begriff der Präformation in unserem Sinn

ausdehnen soll, bis zu einem gewissen Grad willkürlich bleiben wird. Allein die Schwierigkeit der Abgrenzung kann kein Einwand sein gegen die principielle Richtigkeit der Unterscheidung. Es ist unzweifelhaft, dass wir Charaktere beider Kategorien in voller Schärfe einander gegenüberstellen können, und so wird jene Abgrenzung wenigstens als eine provisorische einen gewissen Werth haben.

Vielleicht entsteht hier noch die Frage, warum nur nach Qualitäten, die im Protoplasma, nicht nach solchen gefragt wird, die im Kern präformirt sind. Hierauf ist zu antworten: weil wir ganz allgemein bei einem Metazoon nur von Merkmalen reden, die an Protoplasma oder Protoplasmaderivate geknüpft sind. Während nun Protoplasma der Eizelle zu Protoplasma von Ektodermzellen, Entodermzellen etc. wird, bleibt der Kern in der ganzen Ontogenese immer nur Kern. Und es lässt sich also wohl die Frage aufwerfen, wie weit die Merkmale jener Zellen und Zellenkomplexe schon im Eiprotoplasma präformirt waren; wogegen ein Antheil des Kerns an der specifischen Ausbildung jener Zellen nur in einer irgend wie sich bethätigenden Einwirkung auf ihr Protoplasma bestehen kann, eine Bewirkung, die wir eben als epigenetisch bezeichnen.

Betrachten wir nun die rein mütterlichen Charaktere der Seeigelkeime zunächst mit Rücksicht auf das Stadium, so müssen wir nach unseren bisherigen Erfahrungen annehmen, dass sie — mit einer gleich zu besprechenden Ausnahme — auf die allerersten Stadien beschränkt sind. • Spätestens im jungen Pluteus scheinen alle Merkmale vom Vater bereits ebenso stark bestimmt zu sein, wie von der Mutter. Des Weiteren ist kaum zu bezweifeln, dass mit Rücksicht auf unseren zweiten Gesichtspunkt diejenigen Merkmale, welche vor Allem als rein mütterlich auffallen: der Furchungstypus und der Habitus der Furchungs- und Blastulazellen, unter die Kategorie der präformirten Eiplasmaqualitäten gehören, was auch von der Geschwindigkeit der ersten Entwicklung und in der Hauptsache von der Größe der Larve gilt, falls man diese Verhältnisse überhaupt unter die Larvencharaktere rechnen will. Gewiss spielen schon in den frühesten Entwicklungsstadien epigenetische Vorgänge eine Rolle; ist doch ein solcher, wie O. HERTWIG treffend ausführt, schon in der fortgesetzten Zelltheilung zu erblicken. Und gerade von den Eigenthümlichkeiten der Zelltheilung dürfte es als sicher zu betrachten sein, dass sie zunächst von einem väterlichen Einfluss nichts erkennen lassen. Allein bereits bei der Bildung des primären Mesenchyms und in der Gestaltung der Gastrula kommt

dieser zur Geltung und ist von da in allem weiteren Geschehen, so weit wir es verfolgen können, nachweisbar. Wenn wir die Verschiedenheit bedenken, die zwischen dem Plasma eines Echinus- und eines Sphaerechinus-Eies schon für unsere Wahrnehmungsmittel besteht, so hat es etwas Erstaunliches, an den Bastardlarven zu sehen, wie schon nach ein paar Tagen diese präformirten Plasmaqualitäten völlig überwunden sind.

Eine Ausnahme von dem Gesagten bilden hinsichtlich des Stadiums nur die Pigmentverhältnisse einzelner Arten; hier gehen rein mütterliche Qualitäten über die ersten Stadien hinaus. Wie weit sie fortgeführt werden, wissen wir nicht. Es ist sehr wohl möglich, dass dieses rein mütterliche Larvenpigment bei der Metamorphose verloren geht.

Wie dem aber auch sein mag, viel wichtiger ist uns, dass dieser rein mütterliche Charakter nicht ein epigenetischer, sondern ein im Eiplasma präformirter ist, dass er in einer Einlagerung besteht, die unverändert auf die Zellen der Larve übergeht, nicht anders als wie etwa die grünen Zoochlorellen vom Hydra-Ei auf die neue Hydra übertragen werden.

Alle diejenigen Pluteusqualitäten, welche nachweislich neu entstehen, — und dies gilt auch für das Pigment, wo dieses erst während der Entwicklung gebildet wird —, also alle sicher epigenetischen, sind nicht rein mütterlich, sondern zeigen sich von beiden Eltern in gleicher Weise beeinflusst.

Diese Ergebnisse führen unmittelbar zu der Frage, wo die bestimmenden Faktoren für den Charakter dieser epigenetischen Merkmale liegen, auf welchem Wege diese vererbt werden. DRIESCH hat in seinem Aufsatz die Frage nach dem »Träger der Vererbung« gleichfalls erörtert und ich will desshalb hier an seine Bestimmung, was unter Vererbung zu verstehen sei, anknüpfen. Er sagt (pag. 94): »Wir nennen ‚Vererbung‘ die Thatsache, dass an einem vom Organismus producirten Gebilde, dem Ei, unter gewissen äußeren Bedingungen, dieselben oder nahezu dieselben Vorgänge wieder sich abspielen, welche den Producenten des Eies als Resultat der Vorgänge an einem anderen Ei ergaben, so zwar, dass, wo starke Abweichungen von der Identität der Verläufe vorliegen, für diese eine nachweisbare äußere Ursache gefordert wird.«

Rein schematisch ist diese Definition gewiss zutreffend. Allein sie vernachlässigt den wichtigen Punkt, dass dieses »Ei« ja typischer Weise nicht einen, sondern zwei Producenten hat, die in höchst

verschiedenem Maße zu seiner Bildung beitragen. Zur Vererbung gehört also auch die Thatsache, dass das Produkt nicht nur dem Producenten der Eizelle, sondern auch dem der Samenzelle ähnlich ist; und damit gewinnt das Problem nicht nur ein wesentlich anderes Aussehen, sondern zugleich eine für unsere Forschungsmittel angreifbare Seite. Führen schon allgemeine Erwägungen zu dem Schluss, dass unter diesen Umständen wohl die Kerne, als die allein äquivalenten Theile der beiden Zellen, das wesentlich Bestimmende sind, wie dies auch DRIESCH in seiner Weise (7, pag. 93, 95) wenigstens damals anerkannte, so ist durch diese Zusammenfügung zweier Zellen zur ersten Embryonalzelle überdies eine Handhabe zu experimenteller Prüfung geboten, indem es möglich sein muss, durch Befruchtung kernloser Eifragmente mit Sperma einer anderen Art festzustellen, wie weit das Eiplasma den Charakter epigenetischer Merkmale des neuen Organismus zu bestimmen vermag.

Wären die Experimente, die in dieser Hinsicht vorliegen (1, 3), völlig einwandfrei, so wäre die Frage direkt entschieden. Wie die Dinge zur Zeit liegen, sind wir auf ein indirektes Verfahren angewiesen. Als Ausgangspunkt hierbei dient uns die für viele Organismen feststehende Thatsache, dass ihre Eigenschaften von beiden Eltern mit gleicher Stärke beeinflusst werden können, eine Erscheinung, die am klarsten bei Bastardirung hervortritt und die wir bei Echiniden schon auf dem Stadium der zweitägigen Larve verwirklicht finden. Man kann sich, wie oft hervorgehoben worden ist, bei der ungeheuren Verschiedenheit der verschmelzenden Sexualzellen keinen einfacheren, ja vielleicht überhaupt keinen anderen Modus denken, um diesen Effekt zu gewährleisten, als dass dem Eiprotoplasma, dem von Seiten der Samenzelle nichts Äquivalentes gegenübersteht, jede Bestimmung über die individuelle Qualität, ja allem Anschein nach im Wesentlichen auch über die Speciesqualität der sich entfaltenden Merkmale entzogen ist; mit anderen Worten: dass bei dem Aufeinanderwirken der im befruchteten Ei gegebenen Faktoren, durch welches die epigenetischen Charaktere entstehen, der Kern in ganz spezifisch formativer Weise eingreifen muss. Dass der Kern überhaupt an der Herstellung der epigenetischen Qualitäten betheiligt ist, das lehren meine Versuche über Doppelbefruchtung, durch die ich den Nachweis erbracht zu haben glaube, dass von der Bildung des primären Mesenchyms an kein Schritt ohne die Mitwirkung bestimmter Kernsubstanz geschehen kann. Halten wir dieses Ergebnis zusammen mit dem, was wir durch die Versuche über Merogonie (1, 3) und künstliche Parthenogenese (9, 14)

wissen, dass Eikern und Spermakern bei diesen Processen jeder für sich allein den ersten Furchungskern zu vertreten vermögen, wogegen das Protoplasma der ersten Embryonalzelle zwar von Eiprotoplasma allein, nicht aber von »Spermaprotoplasma« allein gebildet sein kann, so erscheint die Annahme unabweisbar, dass der Kern allen anderen Faktoren gegenüber im Stande ist, den epigenetischen Merkmalen die in seiner Struktur begründeten individuellen und Speciescharaktere aufzuprägen. Das Eiplasma ist in Bezug auf diese Qualitäten nur Material für die formende Thätigkeit der sich gleichwerthig gegenüberstehenden väterlichen und mütterlichen Kernantheile. Dass das Eiplasma auch bei Zuweisung dieser Rolle ganz bestimmte Qualitäten und also in seiner Weise einen spezifischen Charakter besitzen muss, ist selbstverständlich; muss ja doch, wie wir aus den ausgezeichneten Untersuchungen HERBST's (8) wissen, sogar das Seewasser eine bestimmte, nur innerhalb gewisser Grenzen variirbare Zusammensetzung haben, wenn eine normale Entwicklung der Seeigelkeime, oder überhaupt Entwicklung stattfinden soll. Allein wie hierbei die Natur des Keimes ein unermessliches Übergewicht besitzt bei der Art und Weise, in der die Bestandtheile des Mediums in den Entwicklungsprocess eingreifen, so dass verschiedene Eier in und aus identischem Seewasser unendlich Verschiedenes bilden, verschiedenes Seewasser aber die Entwicklung identischer Eier, so weit überhaupt etwas Lebensfähiges entsteht, nur in beschränktem Maße modificirt, so lässt sich ein analoges Verhältnis auch zwischen Kern und Protoplasma denken. In der That lehren gewisse von Botanikern gemachte Beobachtungen, nach denen bei wechselseitiger Bastardirung der Bastard  $\frac{A \text{ ♂}}{B \text{ ♀}}$  mit dem Bastard  $\frac{B \text{ ♂}}{A \text{ ♀}}$  identisch ist, dass das Eiprotoplasma in diesen Fällen so verschieden sein darf, als es eben zwischen verschiedenen Species verschieden ist, ohne dass hierdurch die Merkmale des entstehenden Organismus im Mindesten beeinflusst werden. Und man könnte nach dieser Erfahrung versucht sein, zu sagen: die Qualität des Eiplasmas ist überhaupt so lange gleichgültig, als sie die Anknüpfung und Unterhaltung der typischen Beziehungen zu den Kernen gestattet.

Aus diesen Erwägungen ergibt sich wohl die Erklärung für die vielfach gebrauchte Bezeichnung des Kerns als »Vererbungsträger«. Offenbar liegt dieser Beschränkung der Vererbung auf den Kern, wenn auch unbewusst, die Meinung zu Grunde, dass man nur von der Vererbung individueller Merkmale und solcher der

Species sprechen wolle. Über diese hinauszugehen, dazu lagen, als jene Bezeichnung aufkam, weder Erfahrungen vor, noch auch ist dies von irgend welcher praktischen Bedeutung. Wenn wir ein Pferd und einen Esel bastardiren, so ist es für den Effekt ganz gleichgültig, durch welche der beiden Sexualzellen und in welcher Weise der neue Organismus zu einem Bilaterium, einem Wirbelthier, einem Säugethier und einem Perissodactylen gestempelt wird; denn in allen diesen allgemeinen Merkmalen stimmen beide Eltern überein, über ihre Grenzen hinaus ist Kreuzung unmöglich, und diese Merkmale müssen sich, soll aus dem Keim überhaupt etwas werden, unter allen Umständen an ihm entfalten. Vielmehr handelt es sich für die Qualität des Bastards wesentlich nur darum, welche Theile der Sexualzellen für die Speciesmerkmale bestimmend sind. Liegt für sie die Bestimmung im Kern, so wäre jene Bezeichnung des Kerns als Träger der Vererbung — so wie sie gemeint war — wohl gerechtfertigt.

Immerhin bin ich der Ansicht und stimme darin mit DRIESCH überein, dass es nicht zulässig ist, dem Kern jene Bezeichnung zu reserviren. Erstens schon deshalb nicht, weil es gar nicht sicher ist, ob das, was in einem Fall gilt, allgemeine Geltung hat. Die Erfahrungen, die wir oben über die Herkunft des Pigments der Seeigellarven gemacht haben, sodann die Thatsache, dass bei manchen Organismen reciproke Bastarde identisch sind, bei anderen, wie z. B. bei der Kreuzung von Pferd und Esel, nicht, warnen davor, sich endgültig bei jener naheliegenden Anschauung zu beruhigen. Außerdem aber entspricht es ohne Zweifel dem allgemeinen Gebrauch des Wortes Vererbung, das Faktum, dass das Eiprotoplasma als Theil des mütterlichen Organismus in den Keim übergeht und sich als nothwendig erweist bei der Entstehung des neuen Individuums, dadurch auszudrücken, dass man auch ihm einen Antheil an der Vererbung zuerkennt.

Aber dies ist im Grunde nur eine Wortfrage, die das Wesentliche kaum berührt. Fassen wir zum Schluss noch einmal kurz zusammen, was uns als wesentliches Resultat der über die Echinidenentwicklung vorliegenden Versuche in unserer Frage entgegentritt, so wird sich Folgendes sagen lassen. Alles scheint dafür zu sprechen, dass im Eiprotoplasma der Seeigel, neben seiner Bedeutung als Baumaterial, in der Hauptsache nur die Bestimmung für gewisse embryonale Vorgänge gegeben ist, die für die definitive Gestaltung des neuen Individuums so indifferent sind, dass ihre durch die specifischen Eigenschaften des Eiprotoplasmas bedingte Specificität, wie sie z. B. im

Furchungstypus vorliegt<sup>1)</sup>, später wirkungslos untergeht. An determinierenden Momenten des Eiplasmas, die sich bis in das Pluteusstadium verfolgen lassen, kennen wir bis jetzt nur solche für Qualitäten allgemeinsten Natur, wie es die Achsenverhältnisse sind (vgl. 4 und 6), sodann bei einzelnen Arten eine Bestimmung der Pigmentirung. Die Thatsachen, die wir über diesen letzteren Punkt kennen gelernt haben, möchte ich so deuten, dass eine Larvenqualität, die in den ursprünglicheren Fällen durch beide Sexualkerne während der Entwicklung bestimmt wird, in anderen Fällen der Eizelle allein überantwortet worden ist. Wie oben schon erwähnt, ist es fraglich, ob diese präformirte Eiplasmaqualität über das Larvenstadium hinausgeht. Jedenfalls werden wir einstweilen annehmen dürfen, dass es neben jenen allerallgemeinsten Qualitäten nur solche untergeordneter Natur sind, für welche auf die gemeinsame Bewirkung und Beeinflussung verzichtet wird. Halten wir unsere Ergebnisse an den Echiniden mit den sonstigen Erfahrungen über Individuen- und Artenkreuzung zusammen, so lässt sich mit großer Wahrscheinlichkeit der Satz ableiten, dass im Allgemeinen alle Merkmale, welche ein Individuum von anderen seiner Art und von denen verwandter Arten unterscheiden, durch den Kern vererbt werden. DRIESCH hat seine Meinung hierüber in den Satz gekleidet, dass wohl »die meisten Mittel zur Ontogenese« im Kern des befruchteten Eies vorhanden sein werden (7, pag. 96). Dies scheint wohl das Nämliche zu besagen, ist aber in dieser Formulirung zum Mindesten viel zu unbestimmt ausgedrückt; denn zu einer Aussage über die Anzahl und den Sitz der einzelnen »Mittel«, die an der Ontogenese betheiligte sind, fehlt uns jeder Anhalt. Richtiger scheint es mir, zu sagen, dass wohl alle essentiellen Merkmale des Individuums und der Species epigenetisch sind, und dass sie die Determinirung ihrer Specificität durch den Kern erhalten.

---

### Litteraturverzeichnis.

- 1) BOVERI, TH., Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. 5. 1889.
- 2) ——— Befruchtung. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 1. 1892.
- 3) ——— Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und die Möglichkeit ihrer Bastardirung. Archiv f. Entwickelungsmech. Bd. II. 1895.

---

<sup>1)</sup> Vgl. die einschlägigen Arbeiten von DRIESCH und meine Ausführungen 4 und 5, sowie das in der Anmerkung pag. 354/355 Gesagte.

- 4) BOVERI, TH., Über die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 34. 1901.
- 5) — Die Polarität von Oocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. Zool. Jahrb. Bd. 14. 1901.
- 6) — Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 35. 1902.
- 7) DRIESCH, H., Über rein-mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. VII. 1898.
- 8) HERBST, C., Vorläufige Übersicht über die Rolle der zur Entwicklung der Seeigellarven nothwendigen anorganischen Stoffe. Verh. d. naturhist.-med. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. 7. 1902.
- 9) LOEB, J., On the Nature of the Process of Fertilization and the Artificial Production of Normal Larvae (Plutei) from the Unfertilized Eggs of the Sea Urchin. Americ. Journ. of Physiol. Vol. 3. 1899.
- 10) MORGAN, T. H., The Fertilization of Non-nucleated Fragments of Echinoderm Eggs. Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. II. 1895.
- 11) SEELIGER, O., Giebt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. I. 1894.
- 12) — Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896.
- 13) VERNON, H. M., Cross Fertilization among Echinoids. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. IX. 1900.
- 14) WILSON, E. B., Experimental Studies in Cytology. I. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. XII. 1901.

---

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel XV.

- Fig. 1. Gastrula von *Echinus microtuberculatus*, in der Richtung der Darmachse gesehen. Zahl der Mesenchymzellen 60.
- Fig. 2. Dessgl. von  $\frac{\text{Echinus } \delta}{\text{Sphaerech. } \varphi}$ , aus gleichem  $\delta$  wie Fig. 1. Zahl der Mesenchymzellen 49.
- Fig. 3. Dessgl. von *Sphaerechinus granularis*, aus gleichem  $\varphi$  wie Fig. 2. Zahl der Mesenchymzellen 31.
- Fig. 4. Prisma von *Strongylocentrotus lividus*, vom Scheitel gesehen.
- Fig. 5. Dessgl. von  $\frac{\text{Strongyl. } \delta}{\text{Sphaerech. } \varphi}$ , aus gleichem  $\delta$  wie Fig. 4.
- Fig. 6. Dessgl. von *Sphaerechinus granularis*, aus gleichem  $\varphi$  wie Fig. 5.
- Fig. 7 und 8. Gleichalterige Plutei von *Echinus microtuberculatus*, aus Eiern des gleichen  $\varphi$  mit Sperma verschiedener  $\delta$ . Man achte auf die Unterschiede in der Pigmentirung.
- Fig. 9 und 10. Gleichalterige, bei der nämlichen Vergrößerung gezeichnete Plutei von  $\frac{\text{Strongyl. } \delta}{\text{Echinus } \varphi}$ , aus Eiern des gleichen  $\varphi$  mit Sperma verschiedener  $\delta$ . Man beachte den Unterschied der Größe.
-