unnütze Mühe! Oder aber sie sind nötig; dann brauchen wir sie in der Theorie auch bei den Tieren und wir können eben dann nur, weil sie bei den Tieren nicht erzielbar sind, nicht die gewünschten Schlußfolgerungen aus den vorliegenden Versuchsdaten ziehen. Referent neigt der zweiten Ansicht zu und möchte den scheinbaren Beweis der Vererbung erworbener Eigenschaften bei den Tieren eben gerade auf die Inkonsistenz zurückführen, die sich in obigem Satze widerspiegelt.

Recht energisch beanstanden möchte Referent dann noch den Ausdruck Mutation in dem doppelten Sinne Neo- bzw. Idiomutation und Amphimutation. Viel klarer ist die Unterscheidung, wie sie von Baur vorgeschlagen und von Heribert Nilsson durchgeführt wurde in Mutation und Kombination bzw. Mutante und Kombinate. Durch die Platesche Bezeichnung wird zur weiteren Verwischung der beiden Neubildungsmöglichkeiten beigetragen, aber nicht zur Klärung derselben.

Auf weitere Einzelheiten des Werkes möchte ich hier nicht eingehen.

Ernst Lehmann.

Pellow, Caroline. Note on gametic reduplication in *Pisum*. Journal of Genetics 3, 1913, S. 105.

Die Verfasserin bestätigt die von Vilmorin und Bateson in der Kreuzung gewöhnlicher Erbse $\times$ Acaciaerbse gefundene Koppelung zwischen Faktoren für Ranken und runde Samen. Nach einer Kreuzung $AB \times ab$ zeigt die Spaltung eine Koppelung nach dem Schema 63:1:1:63, nach der Kreuzung $Ab \times aB$ dagegen eine Abstoßung, wahrscheinlich nach einem System mit demselben Werte für n .

Hagem.

Punnet, R. C. Reduplication Series in Sweet Peas. Journal of Genetics 3, 1913, S. 77.

Die Arbeit bringt viele interessante Angaben über abweichende Faktorenverteilung bei einer Reihe Eigenschaften, wie Blütenfarbe, Pollenform. Fertilität der Antheren usw. Im Rahmen eines Referates läßt sich von den vielen Kreuzungen und der Erklärung der zahlenmäßigen Befunde nicht viel mitnehmen, und hier sollen nur kurz einige Resultate erwähnt werden.

In mehreren Kreuzungen von der Form $AB \times ab$ wird Koppelung, in anderen von der Form $Ab \times aB$ Abstoßung gefunden, und zwar (für dieselben Faktoren) beide nach Systemen mit demselben Werte von n .

Die Abhandlung bringt ferner interessante Tatsachen, die in guter Übereinstimmung mit den Auseinandersetzungen Trows über primäre und sekundäre Koppelungen bzw. Abstoßungen sind. Die gefundenen Zahlen sind in genauer Übereinstimmung mit den nach Trows Formeln zu erwartenden Werten.

Hagem.

Herbst, C. Vererbungsstudien VIII. und IX. VIII. Die Bastardierung von Eiern mit ruhenden Riesenkernen. IX. Der Einfluß der Behandlung der Geschlechtsprodukte mit Ammoniak auf ihre Fähigkeit, die elterlichen Eigenschaften zu übertragen. Sitzber. Heidelb. Akad. d. Wiss. math. natw. Klasse, Abt. B. 1913.

Hinderer, Th. Über die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluß von Kohlensäure. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 38. 1914.

Herbst hatte in früheren Versuchen (Vererb. Studien I -VII, alte Arch. f. Entw. Mech.) aus Seeigelleiern (*Sphaerechinus*), denen zuerst ein Anstoß zur

Parthenogenese gegeben und die dann mit Sperma einer anderen Spezies (*Strongylocentrotus* oder *Echinus*) befruchtet worden waren, Larven mit vorwiegend mütterlichen Charakteren gezüchtet. Dagegen hatte er, wenn Eier kreuzbefruchtet wurden, ohne vorher einen Anstoß zur Parthenogenese erhalten zu haben, Larven mit ungefähr gleichem väterlichen und mütterlichen Einschlag bekommen. Ebenso entstehen, wie H. jetzt nachweist (Studie IX) gewöhnliche Bastarde, wenn gleichzeitig mit der Befruchtung das die Parthenogenese hervorrufende Mittel angewandt wurde, wodurch deutlich gezeigt ist, daß bei der Verschiebung der Vererbungsrichtung diejenigen Vorgänge wesentlich sein müssen, die sich im unbefruchteten Ei infolge des Anstoßes zu Parthenogenese abspielen und die sich vor allem auf den Kern beziehen. Die Erklärung, die Herbst für die Verschiebung der Vererbungsrichtung gab, besagte, daß die Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite auf dem Überwiegen der mütterlichen Kernsubstanz beruhe, welche in der Tat während der beginnenden parthenogenetischen Entwicklung oft eine Vermehrung erfahren kann. Die Beweisführung aber wurde, wie Herbst selbst für einen Teil seines Materials (Studie VI und VII) zeigte, dadurch kompliziert, „daß sich der Spermakern nicht normal an der ersten Furchungsteilung beteiligte, sondern unregelmäßig verzogen wurde“. Es konnte deshalb auch in dieser ungleichen und anormalen Verteilung des väterlichen Chromatins die Ursache für die Verschiebung der Vererbungsrichtung liegen, umsomehr, als häufig asymmetrische Larven entstanden. Herbsts neue Arbeit sucht diesen Punkt aufzuklären. Bei den neuen Versuchen ist das anormale Verhalten des Spermachromatins während der Mitose beseitigt. Der Anstoß zur Parthenogenese hat im Ei gewöhnlich die Bildung eines Monasters zur Folge, der sich meistens mehrere Male wiederholt. Es gelingt auf zweierlei Art, dafür zu sorgen, daß die parthenogenetische Entwicklung nach einmaliger Monasterbildung sistiert, d. h. wieder ein ruhender Kern gebildet wird: 1. mit Kohlensäure (Herbst, Studie VIII und Th. Hinderer), 2. mit Ammoniak (Studie IX). Die Eier, einen Tag nach der CO₂-Behandlung kontrolliert, besaßen „einen scharf umschriebenen Riesenkern, an dem keine Spur mehr von irgend welcher Sphärenbildung zu sehen war“ (Studie VIII). Bei Behandlung mit Ammoniak — womit noch bessere Resultate erzielt wurden — haben die Eier „die Neigung, auf bestimmten Stadien zur Ruhe zu kommen“. Dabei sind als Ruhestadien „vor allen Dingen die scharf umschriebenen Riesenkernbevorzugt“ (Studie IX). Derartige Eier von *Sphaerechinus* wurden mit *Echinus*- oder *Strongylocentrotus*-Samen befruchtet. In den sich entwickelnden Pluteis war „die Vererbungsrichtung sehr nach der mütterlichen Seite verschoben“. Das Material wurde von Herbsts Schüler Th. Hinderer cytologisch untersucht. Die Kerne der mit CO₂ behandelten Eier verhalten sich nach ihren Inhalten wie 1:2:4:8. Der doppelte Kerninhalt ist auf einmalige, der 4- und 8-fache Inhalt aber auf zwei- und dreimalige Monasterbildung zurückzuführen. Befruchtungsfähig sind fast nur Eier mit normaler oder verdoppelter Kerngröße; Sperma- und Eikern verschmelzen wie gewöhnlich. Die Chromosomen des Spermakerns treten wie bei normalen Eiern in die Mitose ein. Immerhin konnte nicht die volle, nach den Zahlen der elterlichen Spezies zu erwartende Chromosomenzahl in den Bastardspindeln festgestellt werden. „Es scheint“, schließt Herbst, „also väterliches Kernmaterial unterdrückt worden zu sein“. Dies müßte während der Kernruhe geschehen sein. Es liegt allerdings auch nahe, die nukleolenartigen Körper, die sich nicht selten während der Mitose finden (Hinderer), als eliminiertes

Chromatin zu deuten. Das Beweismaterial an zählbaren Spindeln ist, dies hebt Hinderer selbst hervor, gering.

Wie nach den Befunden an den ersten Furchungsmitosen zu erwarten ist, finden sich nun in der Tat unter den Larven solche mit kleinen Kernen — den Eiern mit normalen Kernen entsprechend — und solche mit größeren Kernen, welche offenbar aus Eiern mit einmaligem Monaster hervorgegangen sein müssen. „Die Plutei mit den kleinen Kernen trugen viel mehr väterliche Merkmale zur Schau als die mit großen Kernen“. Genaue zahlenmäßige Angaben über die Kerngrößen der Plutei fehlen. Dagegen hat Hinderer eine eingehende Beschreibung der Larven geliefert. Maßgebend ist bekanntlich vor allem die Form der Kalkstäbe in den Analarmen, indem *Sphaerechinus* einen Gitterstab besitzt, dessen Längsstäbe durch zahlreiche (ca. 20) Querbrücken verbunden sind, während *Strongylocentrotus* in jedem Analarm nur einen einfachen Längsstab ausbildet. Die mütterlich verschobenen Bastarde besitzen Gitterstäbe, jedoch nur mit durchschnittlich 10 Querbrücken, die gewöhnlichen Bastarde aber zeigen in jedem Analarm mehrere Längsstäbe, die jedoch nur selten durch Querbrücken verbunden sind.

Die Bedeutung der Versuche für die Frage nach der Ursache der mütterwärts verschobenen Vererbungsrichtung präzisiert Herbst dahin: „daß das unregelmäßige Zerzogenwerden des väterlichen Chromatins an und für sich nicht die Ursache der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der Mutter sein kann“. „Denn“, fährt er fort, „aus den Eiern mit ruhenden Riesenkernen gingen mutterähnlichere Larven hervor als aus denjenigen mit normalgroßen Kernen, und war trotzdem nichts Abnormes an der Art und Weise der Verteilung des Kernmaterials während der Furchung zu konstatieren“. Es mag nicht überflüssig sein, zu betonen, daß trotz diesem Resultat das unregelmäßige Verhalten des väterlichen Chromatins in mehreren Kulturen der Herbstschen Vererbungsstudien eine bedeutende Rolle spielen dürfte. Normal scheint sich ja auch nach den oben gemachten Angaben das väterliche Chromatin in der Furchung der Eier von Studie VIII nicht zu verhalten.

Bei den Herbstschen Versuchen kommen vorwiegend drei Fälle im Verhalten des Chromatins vor, welche in Beziehung dazu stehen, wie weit in den zur Parthenogenese angelegten Eiern die Bildung des Monasters vorschreiten konnte, bevor die Befruchtung vollzogen wurde, d. h. wie lange man die Eier nach Behandlung mit Fettsäure liegen ließ, bevor Sperma zugesetzt wurde. Leider befindet man sich gegenüber den zahlreichen Herbstschen Mitteilungen in einer gewissen Unsicherheit und zwar deshalb, weil in den früheren, vor allem der großen Studie V, die cytologische Analyse, in den späteren, besonders Studie VI, aber genauere Angaben über Plutei und ihre Kerngrößen fehlen. Die drei Fälle sind folgende:

1. Ist die Zeit der parthenogenetischen Entwicklung kurz ($1-2^h$), so hat in den Monaster-Eiern noch keine Verdoppelung des mütterlichen Chromatins stattgefunden. Während der Furchung aber verhält sich das Spermachromatin anormal, wird unregelmäßig zerzogen, unter Umständen teilweise eliminiert, und dadurch bekommt das einfach (haploid) vorhandene Eichchromatin seine quantitative und zugleich qualitative Überlegenheit. Dies träfe für das Material der Studie VI und für manche Eier in Kulturen der Studie V zu. Die Karyokinesen solcher Keime haben weniger Chromosomen als normale Bastardeier, und danach wäre anzunehmen, daß stark mütterliche, kleinkernige oder höchstens normal kernige Larven entstehen, wie sie tatsächlich in

Studie V erwähnt sind. Eine Diskrepanz ist hier darin vorhanden, daß doch zahlreiche Eier mit zweistündiger parthenogenetischer Entwicklung in Studie V großkernige Larven gebildet haben, was ein variables Verhalten des Monasters in dem befruchteten Ei vermuten läßt. Überhaupt liegt in der notorischen Variabilität der Monaster, zumal in ihren Entwicklungszeiten, eine schwierige Fehlerquelle für die Analyse. Die Frage, ob ein Anstoß zur Parthenogenese, der nur zu einer Vergrößerung des Eikerns führt, nicht aber zur Verdoppelung wenigstens eines Teils der Chromosomen, schon an sich (bei normaler folgender Mitose) eine quantitative Überlegenheit des Eichromatins zur Folge hat, scheint dem Ref. unentschieden. Die Tabellen I und II der Studie V sprechen eher dagegen.

2. Ist die Zeit der parthenogenetischen Entwicklung länger als ungefähr zwei Stunden, so kommt es bei den Eiern fast immer zur Verdoppelung der Chromosomen im Monaster. Dies trifft zu für den größten Teil des Materials der Studie VII. Die Eier wurden nach Fettsäurebehandlung $2^h 50'$ lang liegen gelassen und dann befruchtet. Auch hier verhält sich der Spermakern oft anormal. Sein Chromatin wird verzerrt. Die Differenz in den Mengen des väterlichen und mütterlichen Chromatins ist also hier bedeutend größer als im ersten Fall, weil nicht nur das Spermachromatin anormal, sondern überdies das Eichromatin doppelt vorhanden ist. Es entstehen vorwiegend stark mütterliche Larven mit größeren Kernen als bei normalen Bastarden. Ein dem besonders starken Überwiegen der mütterlichen Kernsubstanz entsprechend stärkeres Hervortreten der mütterlichen Charaktere im Pluteus ist jedoch, soviel aus den Mitteilungen von Herbst entnommen werden kann, nicht nachweisbar. (Für gewisse Ausnahmen sucht Herbst auf Grund cytologischer Beobachtungen andere Erklärungen.)

3. Der dritte Fall endlich ist der von Herbst in Studie VIII erreichte: die Eier werden erst am folgenden Tage befruchtet und haben alle ruhende große Kerne mit doppelter oder mehrfacher Chromatinmenge. Die Furchungsmitosen selbst verlaufen annähernd normal, aber auch hier ist das Eichromatin gegenüber dem anscheinend nur teilweise aus dem ersten Furchungskern hervorgehenden Spermachromatin doppelt oder mehrfach vorhanden. Die Larven haben dementsprechend sehr stark mütterlichen Charakter und große Kerne.

Danach darf man — nimmt man die Resultate aller Versuche zusammen — wohl annehmen, daß die stark mütterlichen Charaktere in verschiedener Weise auf dem besonderen Verhalten des Chromatins beruhen. Einerseits kann das Eichromatin normal und in einfacher (haploider) Garnitur vorhanden, dem Spermachromatin aber deshalb überlegen sein, weil dieses sich anormal verhält. Oder es kann das Eichromatin in doppelter (diploider) Garnitur und dann dem Spermachromatin schon allein dadurch überlegen sein, abgesehen davon, ob sich dieses mehr oder weniger anormal verhält, wobei nach den neuesten Beobachtungen Herbsts eine Anomalität nicht nur während der Mitose selbst, sondern schon vorher im Kopulationskern von Sperma- und Eikern eintreten kann.

Es mag endlich auch daran erinnert sein, daß — wie Herbst selbst bemerkt — alle Herbstschen Versuche nicht nur die Herbstsche, auch von Hinderer vertretene Erklärung zulassen, wonach die Vererbungsrichtung lediglich vom Mengenverhältnis des Ei- und Spermachromatins im ganzen abhängt, unbekümmert um qualitative Verschiedenheiten im Chromatin selbst. Ebenso gut sind sie mit der Annahme qualitativ verschiedener Chromosomen

vereinbar. Der Einfluß der Quantität würde in diesem Fall der sein, daß dem doppelten Vorhandensein gewisser Chromosomen der Mutter gegenüber einfachem der entsprechenden Chromosome des Vaters ein Überwiegen bestimmter mütterlicher Charaktere entspreche. Welche der beiden Annahmen zutrifft, entscheiden Herbsts Versuche nicht. Ihr wesentliches Ergebnis ist aber jedenfalls, daß für den Einfluß der Quantität des Chromatins — sei der Kern nun als Ganzes genommen oder seien einzelne Chromosomen betrachtet — ein Beweis geliefert ist. (Beweise in der gleichen Richtung liefern die während des Druckes erschienenen Arbeiten von C. Herbst (Vererb. Stud. X) und von Th. Boveri (Verh. med.-phys. Ges. Würzburg., Bd. 43) über die Echiniden-Bastarde aus Rieseneiern.)

Es liegt nahe, im Anschluß an diese Experimente auf das Resultat einiger Bastardierungs-Versuche von Federley (1911, 1913, 1913/14) hinzuweisen. F. züchtete Bastarde der Schmetterlingsgattung *Pygaera* und zwar von den Spezies *curtula* und *anachoreta*. Wir wollen sie der Kürze halber A und B nennen. Federley zeigte, „daß die artfremden Chromosomen bei der Samenbildung der Mischlinge nicht miteinander konjugieren. Die Äquatorialplatten der Spermatocyten . . . zeigen eine Chromosomenzahl, die die Summe der haploiden Chromosomenzahlen der beiden Eltern beträgt“. — „Die Spermatozoen der F_1 -Individuen erhalten demzufolge eine vollständige haploide Chromosomengarnitur der beiden Bastardeltern“. Bei Rückkreuzung des (primären) Bastards mit einer der beiden Elternarten, z. B. mit A, „entsteht ein sekundärer Bastard, der in den somatischen Zellen die haploide Chromosomenzahl des Elters B, die diploide der Elternart A enthält“. Dies scheint für mehrere Fälle und Spezies zu gelten. Nun wäre, von den Ergebnissen Herbsts ausgehend, zu erwarten, daß dieser (sekundäre) Bastard im Habitus der elterlichen Spezies A wesentlich angenähert sei. Doch ist dies nicht der Fall: der sekundäre Bastard steht dem primären ganz nahe, ja es sind auch die sekundären Bastarde ganz ähnlich, gleichgültig, ob mit der Spezies A oder B rückgekreuzt wird, wobei naturgemäß zwei der elterlichen Chromatinmenge nach sehr stark verschiedene Kombinationen sich ergeben müssen. Die Wirkung der Chromatinquantität ist hier nicht dieselbe wie bei den Seeigellarbastarden.

Es bleibt noch übrig, aus Hinderers Arbeit diejenigen Ergebnisse zu besprechen, die nicht mit der Herbstschen Arbeit zusammen erörtert wurden, vor allem die Messungen über das Verhältnis zwischen Kerngröße und Chromosomenzahl.

Nach Boveri (1905) sind bei Seeigellarven „die Oberflächen der Kerne ihrer Chromosomenzahl und damit auch der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge direkt proportional“. Nach Hinderer verhalten sich in dieser Weise nicht die Oberflächen, sondern die Kerninhalte. Es sei bemerkt, daß sich bei anderen Objekten (Fischen) die Proportionalität bei den Zellen der einen Gewebe auf die Kerninhalte, bei anderen auf die Oberflächen bezieht. Es ist die Frage, ob zwischen dem Resultat Hinderers und demjenigen Boveris, das auch von anderen Autoren (u. a. Herbst) bestätigt wurde, ein unvereinbarer Widerspruch besteht, oder ob nicht, obgleich beide Autoren dieselbe Seeigelspezies zur Untersuchung benutzten, verschiedenes Versuchsmaterial vorliegt. Vor allem ist anzuführen, daß Hinderer seine Untersuchungen ganz vorwiegend nicht an Larvenkernen, sondern an Kernen von Eiern ausgeführt hat, die einmal oder mehrfach das Monasterstadium

durchlaufen hatten. Zur Kontrolle hat H. allerdings einige *Gastrulae* untersucht, die sich parthenogenetisch entwickelt hatten und unter denen sich „kleinkernige“ befanden, bei denen offenbar die Entwicklung ohne Monaster durchlaufen wurde, und „großkernige“, offenbar solche mit Monaster. Das durchschnittliche Zahlenverhältnis der Volumina ist hier 19,98 (kleinkernig) zu 39,35 (großkernig), was mit Boveris Proportion in der Tat nicht übereinstimmt. Doch sei darauf hingewiesen, daß Hinderer in diesen Fällen „immer die kleinsten“ Kerne zur Messung ausgelesen hat, „da nur bei diesen mit Sicherheit die entsprechenden Entwicklungsstufen angenommen werden konnten; die größeren Kerne, die in jeder *Gastrula* zu finden waren, schickten sich offenbar zu einem weiteren Teilungsschritt an“. Ob dies zutrifft, erscheint fraglich, da gerade solche Kerne noch zu jung sein können oder aber kurz vor Bildung der Chromosomen der folgenden Mitose stehen können, und ob nicht eine solche Auswahl kleinerer Kerne, auch wenn sie bei allen Kulturen geschieht, zu einem Fehler führen kann, steht dahin. Es sind aber außerdem die Kerngrößen bei parthenogenetisch entstandenen Keimen oft „außerordentlich verschieden“. „Ungewöhnlich kleine Kerne“, berichtet der Autor, „traten in derselben *Gastrula* neben sehr großen Kernen auf. Diese Verschiedenheit ist wohl auf die unregelmäßige Teilungsweise zurückzuführen, die bei nach Herbst behandelten Eiern oft eintritt“. Wenn nun auch H. solche unregelmäßigen Larven bei der Berechnung nicht berücksichtigt hat, muß man doch sagen, daß das Material für die Feststellung der Kernproportionalität nicht eine gleich sichere Grundlage bildet wie das von Boveri verwendete.

Dem Referenten sei an dieser Stelle eine kurze Replik auf einen Angriff Hinderers erlaubt. Es handelt sich um die Feststellung der Chromosomenzahlen bei *Strongylocentrotus* und *Sphaerechinus*, worin der Autor übrigens zu den gleichen Resultaten wie ich gelangte. *Strongylocentrotus* besitzt in den Furchungsspindeln 38, *Sphaerechinus* 40 Elemente. Ich hatte in einer früheren Arbeit zum Studium der besonders auffallenden großen hakenförmigen Chromosomen bei *Strongylocentrotus* u. a. auch vierpolige Figuren verwendet. Daß H. diese auffallenden Hakenelemente nicht regelmäßig feststellen konnte, liegt wohl daran, daß ihm verhältnismäßig wenige gute Stadien zur Verfügung standen. Er fährt dann aber fort: „Den Mut, mit dem Baltzer bei doppelt befruchteten Eiern bis zu insgesamt über 100 Chromosomen zu zählen wagte, besitze und begreife ich nicht.“ Die Schwierigkeit der Zählung liegt — das weiß auch Hinderer — in der engen Lagerung der Chromosomen. Wir haben in der vierpoligen Figur des doppelt befruchteten Eies, wie meine Bilder (vgl. 1909) zeigen, vier, meistens sogar fünf Spindeln, auf die sich die 108 Chromosomen verteilen. Wir haben dagegen während der Metaphase im normalen Ei eine zweipolige Spindel mit je 36 Elementen in jeder Tochterplatte. Die Schwierigkeiten dürften somit bei den mehrpoligen Figuren eher geringer, keinesfalls aber so groß sein, daß es eines besonderen, unbegreiflichen Mutes zur Beobachtung und Zählung bedarf. Ist es doch Hinderer selbst gelungen, in den Tochterplatten der Bastardspindeln 42, 46 und 48 Chromosomen sicher festzustellen.

Baltzer.