Vererbungsstudien.

X¹⁾.

Die größere Mutterähnlichkeit der Nachkommen aus Rieseneiern.

Von

Curt Herbst.

Mit 13 Figuren im Text und Tafel XXVIII.

Eingegangen am 6. März 1914.

1. Zweck der Untersuchung.

Es ist seit langem bekannt, daß unter den Eiern des Seeigels, *Sphaerechinus granularis*, bisweilen Rieseneier vorkommen, welche doppelt so groß sind wie die gewöhnlichen Eier dieses Tieres, und es war seit langem mein Wunsch, solche Rieseneier mit dem Samen eines andern Seeigels, *Strongylocentrotus lividus* oder *Echinus microtuberculatus*, kreuzzubefruchten. Die Gründe, wegen deren ich die Bastardierung der Rieseneier ausführen wollte, sind folgende:

Erstens erwartete ich durch das Experiment Aufklärung über die Frage, ob vielleicht eine Beziehung zwischen der Größe der Keimzellen und ihrer Fähigkeit, die elterlichen Eigenschaften zu übertragen, besteht. Ist diese Frage mit Ja zu beantworten, dann müssen die Nachkommen aus Eiern, die doppelt so groß sind wie die normalen, natürlich der Mutter ähnlicher werden als die Individuen, welche aus den Eiern von den gewöhnlichen Maßen hervorgehen.

¹⁾ Die Nummern I—VII finden sich im Arch. f. Entw.-Mech. (Bd. 21, 22, 24, 27 und 34), VIII und IX dagegen in Sitzungsber. d. Heidelberger Akademie d. Wissensch. Math.-nat. Kl. Abt. B. Jahrg. 1913. 8. Abh. Die ausführliche Darstellung der VIII. Studie liefert die Arbeit HINDERERS »Über die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einflusse von Kohlensäure« im Arch. f. Entw.-Mech. (Bd. 38, 1914). Die IX. Studie zeigt, daß die vorübergehende Ammoniakbehandlung der Eier eine ausgezeichnete Methode ist, um ungeteilte Eier mit ruhenden Riesenkernen zu erhalten; sie liefert in dieser Hinsicht eine Ergänzung zur VIII. Studie.

In den vorhergehenden Vererbungsstudien war es mir gelungen, die Nachkommen der Mutter dadurch ähnlicher zu machen, daß ich den Eiern vor der Befruchtung einen geringfügigen Anstoß zur Selbstentwicklung erteilte. Ob dieser Anstoß zur Parthenogenese, zur Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite unbedingt notwendig ist, das ist der zweite Punkt, den ich durch die Kreuzbefruchtung unbehandelter Rieseneier zu entscheiden wünschte.

Drittens aber wünschte ich durch die Experimente mit den doppelt so großen Eiern festzustellen, ob bei meinen früheren Versuchen die durch den Anstoß zur Parthenogenese zugunsten des Kernes verschobene Kernplasmarelation für die Verschiebung der Vererbungsrichtung verantwortlich zu machen ist. Da die Rieseneier durch Verschmelzung entstehen, so ist nämlich zu erwarten, daß sie nicht nur einen doppelt so großen Zelleib, sondern auch einen doppelt so großen Kern wie die normalen Eier besitzen. Die Kernplasmarelation wäre also bei ersteren gerade so groß wie bei letzteren. Die Individuen, welche aus Rieseneiern hervorgehen, dürften infolgedessen nicht der Mutter ähnlicher werden als Larven aus Eiern von normaler Größe, wenn für das der Mutter Ähnlicherwerden die Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des mütterlichen Kernes im Ei notwendig wäre.

2. Die Versuche.

Die ersten Bastardierungsversuche stellte ich im Frühjahr 1908 an. Es gelang mir damals 28 Rieseneier zu isolieren, doch zeigten dieselben eine sehr geringe Befruchtungsfähigkeit, so daß erst nach wiederholtem, reichlichen Samenzusatz die Befruchtung einiger Eier eintrat, unglücklicherweise aber in abnormer Manier. Es erfolgte Polyspermie, welche bekanntlich krankhafte Entwicklung zur Folge hat. Ich habe damals bereits darauf geachtet, ob dieses ungünstige Resultat der abnormen Größe der Eier vielleicht zuzuschreiben ist, aber durch Kontrollversuche mit Eiern von normaler Größe aus demselben Material dies nicht bestätigen können. Die schlechte Befruchtungsfähigkeit war einfach eine Eigenschaft der Eier der betreffenden Weibchen. In den beiden folgenden Frühjahren 1909 und 1910 kamen mir überhaupt keine Rieseneier zu Gesicht, und 1912 machte Herr J. A. BIERENS DE HAAN, den ich unter anderem mit dem gleichen Thema nach Neapel gesandt hatte, dieselbe Erfahrung. Man sieht also, daß die Ausführung meines lange gehegten Wunsches

nicht so einfach war. Erst im Frühjahr 1913 kam mir eine ziemlich bedeutende Menge Rieseneier unter die Hände. Ich konnte 120 davon isolieren und aus ihnen 22 wohlausgebildete Plutei aus monosperm befruchteten Eiern züchten. Die Rieseneier waren in diesem Frühjahr so häufig, daß ich leicht mehrere Hundert hätte isolieren können, wenn mein Aufenthalt nicht zu Ende gegangen wäre. Die Kreuzbefruchtung nahm ich mit Samen von *Strongylocentrotus lividus* vor.

Damit auch diejenigen, welche meine früheren Vererbungsstudien nicht sofort zur Hand haben, eine Vorstellung von den Larvenformen der Eltern und ihrer Nachkommen erhalten, will ich die Resultate meiner Versuche zuerst bildlich schildern und erst dann eine genaue Beschreibung der 22 Bastarde aus Rieseneiern und zum Vergleich von 22 anderen Larven aus Eiern von normaler Größe geben.

A. Die bildliche Darstellung der Resultate.

In Fig. 1 Taf. XXVIII ist eine Pluteuslarve von *Strongylocentrotus lividus*, der als Vater, und in Fig. 2 eine von *Sphaerechinus granularis*, der als Mutter benutzt wurde, abgebildet. Die hellen Stäbe in den Larven sind das Skelet derselben. Man sieht, daß in dem sogenannten Scheitelteil der Larve, welcher in den Figuren nach unten gekehrt ist, bei *Strongylocentrotus* zwei Stäbe hineingehen, welche am Ende keulenförmig angeschwollen sind. Bei *Sphaerechinus* sind dagegen vier Scheitelstäbe von ganz anderer Form und von geringerer Länge vorhanden, zwei auf der Anal- und zwei auf der oralen Seite der Larve (*asch* und *osch* in Fig. 2). Die vier Scheitelstücke sind am Ende gegabelt; diese Gabeläste treffen je zwei aufeinander und bilden so einen ungefähr viereckigen Rahmen. Die beiden Scheitelpalken mit den keulenförmigen Enden von *Strongylocentrotus* entsprechen den analen Scheitelpalken von *Sphaerechinus*, so daß also die oralen Scheitelpalken der ersteren Seeigelform fehlen. In die kurzen Fortsätze, welche über dem Munde (*m*) liegen, in die sogenannten Oralarme, gehen bei beiden Formen nur einfache Stäbe hinein. Diese Oralarmstützen entspringen von den horizontalen Querstäben (*hs*), von denen an derselben Stelle aber scheitelwärts die oralen Scheitelpalken bei *Sphaerechinus* ausgehen. Von der größten Bedeutung sind für uns die Stützen der Analfortsätze. Diese bestehen bei *Strongylocentrotus* in den typischen Fällen aus nur einem Stab, während bei *Sphaerechinus* in der Regel drei Stäbe vorkommen, die untereinander durch Querbrücken nach Art einer Leiter ver-

bunden sind. Diese drei Stäbe liegen nicht in einer Ebene, sondern sind im typischen Falle so angeordnet, daß sie im Querschnitt durch den Fortsatz in den Ecken eines Dreieckes liegen. Die Armstützen der Analarme sind also in der Regel dreikantig mit einer großen Anzahl von Querverbindungen. Neben den drei langen Stäben können auch noch kürzere vorkommen, ja es kann mitunter auch ein vierter Stab bis ans Ende des Fortsatzes reichen, wie das z. B. im rechten Analarm der in Fig. 2 dargestellten Larve der Fall ist. Wenn wir schließlich noch auf die verschiedenen Körperproportionen der beiden elterlichen Larvenformen hinweisen, so haben wir die hauptsächlichsten Differenzen zwischen beiden kennen gelernt. Wir gehen nun zunächst zu den

Betrachtungen der Bastarde aus kleinen Eiern

über, von denen fünf Stück in den Fig. 4—8 wiedergegeben sind. Die zu diesen Larven gehörige Eigröße ist in Fig. 3 zu erkennen, zu der als Vergleich Fig. 9 dient, welche zwei Rieseneier aus dem gleichen Eimaterial zur Darstellung bringt. Man kann im großen und ganzen sagen, daß die fünf Plutei eine Mittelstellung zwischen den beiden elterlichen Formen einnehmen. Das gilt namentlich in bezug auf die Beschaffenheit der Analarmstützen. In Fig. 4 ist auf der einen Seite überhaupt nur ein Kalkstab wie bei *Strongylocentrotus* vorhanden, während an der andern Seite zwei Stäbe zu sehen sind, von denen der eine nahe der Spitze einen kleinen seitlichen Auswuchs zeigt, der sich nach der Spitze des andern hin richtet. In Fig. 5 sind beiderseits zwei unverbundene parallele Stäbe vorhanden, und auf der linken¹⁾ Seite der in Fig. 6 dargestellten Larve ist die Zahl der langen Stäbe auf drei gestiegen, zu denen sogar noch ein kurzer vierter kommt. Einen Anfang von Gitterbildung bemerken wir in Fig. 7; auf der rechten Seite freilich erst in minimalster Weise am Ende des einen distalwärts verbreiterten Stabes, an der andern Seite aber bereits weiter ausgebildet, mit zwei vollständigen Querverbindungen und Ansätzen zu mehreren anderen. Am weitesten ist die Gitterbildung bei den Bastarden aus Eiern von normaler Größe in Fig. 8 ausgebildet, wo an der einen Seite sechs Querverbindungen zu zählen sind. Aber auch die Analarmstützen dieser Larve sind noch sehr von einem typischen dreikantigen Gitterarm von *Sphaerechinus* verschieden. Unter den zahllosen Larven aus kleinen

¹⁾ Die Larven sind dabei so orientiert zu denken, daß die Analseite dem Beschauer zu, und der sogenannte Scheitelteil nach unten gekehrt ist.

Eiern fand ich in den betreffenden Kulturen, aus denen die Rieseneier stammten, nicht eine Larve mit einer solchen gegitterten dreikantigen Armstütze auf.

Was die analen Scheitelbalken anbetrifft, so stellen dieselben, wenn man zunächst von ihrer Verzweigung am Ende absieht, auch ungefähr Mittelformen zwischen den langen Balken mit keulenförmigen Enden von *Strongylocentrotus* und den kurzen ohne Endanschwellung von *Sphaerechinus* vor. Was aber die eigenartig hirschgeweihartigen Verzweigungen am Ende anbelangt, so geht es doch wohl nicht an, dieselben als Mittelformen zwischen den ungegabelten väterlichen und den einfach gegabelten mütterlichen Scheitelbalken anzusehen, vielmehr ist hier aus den beiden elterlichen Eigenschaften ein neuartiges, eigenes Merkmal der Bastarde entstanden, das bei den einzelnen Individuen außerordentlich verschieden ist.

Die oralen Scheitelstäbe fehlen bei den abgebildeten Bastarden, die aus der Fülle aufs Geratewohl herausgegriffen wurden, bei vier Exemplaren vollständig und sind bei dem fünften auch nur als ganz kleine Vorrangungen angedeutet (Fig. 7).

Wir wenden uns nunmehr der

Betrachtung der Bastarde aus Rieseneiern

zu, von denen ebenfalls fünf Stück abgebildet sind (Fig. 10—14). Rieseneier selbst sind in Fig. 9 zu sehen, welche man mit den gleich vergrößerten Eiern von normaler Größe (Fig. 3) vergleichen möge.

An den fünf Pluteuslarven aus Rieseneiern fällt sofort die durchschnittlich bedeutendere Größe ins Auge. Die Größe der einzelnen Larven ist zwar sowohl bei den Larven aus normalgroßen Eiern wie bei denen aus Rieseneiern bedeutenden Schwankungen unterworfen, doch tritt der Größenunterschied zwischen den beiden Larvenkategorien ohne weiteres hervor. Nach BIERENS DE HAANS Untersuchungen¹⁾ sind die Plutei aus Rieseneiern dem Volumen nach doppelt so groß wie die aus Eiern von normaler Größe, doch kann dieses Resultat selbstverständlich nur dann rein hervortreten, wenn alle andern Bedingungen, die von Einfluß auf die Larvengröße sind, bei den Vergleichsobjekten die gleichen waren.

Wir beginnen mit dem wichtigsten Merkmal der Tiere, mit dem Studium der Analarmstützen. In Fig. 10 treten bei denselben die mütterlichen Merkmale zwar noch verhältnismäßig wenig, aber doch schon viel deutlicher hervor, als bei sehr vielen der Bastarde aus

¹⁾ Zool. Anz. Bd. 24. Nr. 11. Sept. 13. 1913.

kleinen Eiern. Auf der einen Seite ist zwar nur einer langer, dicker Stab vorhanden, aber derselbe zeigt am Ende Ansätze von Gitterbildung, und neben dem langen Stab sind außerdem noch zwei kurze zu sehen. Da offenbart sich also doch schon ein augenfälligeres Hervortreten von mütterlichen Eigenschaften, als etwa bei den in Fig. 4 und 7 abgebildeten Larven aus kleinen Eiern. Einen weiteren Schritt zur Mutterähnlichkeit zeigen die Analarmstützen in Fig. 11. Hier ist die Stütze des rechten Fortsatzes bereits dreikantig, wenn auch die Querbrücken noch nicht ganz regelmäßig alle drei Stäbe verbinden, sondern zwischen zwei Stäben in größerer Zahl vorhanden sind, als zwischen dem einen dieser beiden Stäbe und dem dritten. Trotz den zu konstatierenden Abweichungen vom rein mütterlichen Typus sind aber die Stützen beider Analarme bereits mehr demselben genährt als jene der in dieser Beziehung mutterähnlichsten Larve aus kleinen Eiern, welche in Fig. 8 abgebildet ist. In Fig. 12 sind auf beiden Seiten dreikantige Gitterarme zu sehen, die freilich immer noch nicht dem reinen mütterlichen Typus entsprechen. Auf der rechten, in der Figur linken, Seite des Pluteus ist neben den drei langen noch ein kürzerer vierter Stab zu bemerken. Den ganz rein mütterlichen Typus repräsentieren schließlich die rechten Analarmstützen in Fig. 13 und 14¹⁾. Wie asymmetrisch übrigens die beiden Seiten in bezug auf die Ausbildung der Analarmstützen ausfallen können, zeigt der in Fig. 19 dargestellte Pluteus in sehr auffallendem Maße. Während links der Bastardcharakter noch recht deutlich in Erscheinung tritt, ist rechts nichts mehr davon zu sehen.

Ich habe bereits in einer der früheren Studien darauf hingewiesen, daß die mütterlichen Charaktere an den analen Scheitelbalken schwierig hervortreten. Das beweisen wieder die Riesenlarven, welche in der Ausbildung ihrer Analarmstützen sich der Mutter viel mehr nähern als die Bastardlarven aus kleinen Eiern, bei denen aber die analen Scheitelbalken, selbst bei den der Mutter ähnlichsten Larven, doch noch die Bastardnatur sichtbar zur Schau tragen. Trotzdem läßt sich häufig ein gewisser Unterschied zwischen den Scheitelbalken der Riesenlarven und denen der normalgroßen konstatieren. Es ist dies einmal die noch abenteuerlichere Verzweigung oder Hakenbildung am Ende der Scheitelbalken, welche allerdings gar nichts mit einer größeren Annäherung an den mütterlichen Typus zu tun hat, sondern eine Sache für sich ist. Dagegen läßt sich bei

¹⁾ In Fig. 14 ist der rechte Analarm im Bilde links zu sehen.

vielen Larven deutlich sehen, daß die Gabelungsstelle der analen Scheitelbalken verhältnismäßig näher an dem Ursprungsort der Analarmstützen liegt, was sicher als eine Annäherung an die gedrungenen Scheitelstäbe der Mutter aufzufassen ist. In den Fig. 12 und 13, wo die Gabelungsstelle mit *g* bezeichnet ist, kann man das gut sehen.

Wenden wir uns jetzt den oralen Scheitelbalken zu, so fällt die größere Mutterähnlichkeit der Riesenlarven wieder deutlich in die Augen. Bei allen fünf Larven sind zum mindesten kleine Ansätze davon vorhanden, wenn auch, wie in Fig. 12 und 13, nur auf einer Seite. In Fig. 11 sind aber beiderseits Anlagen, ja auf der rechten Seite sogar ein sehr langer Stab vorhanden, denn das mit *osch* bezeichnete, isolierte Stück ist offenbar einfach von dem Anfangsstück abgebrochen. In Fig. 14 findet sich auf der einen Seite ebenfalls ein sehr langer oraler Scheitelstab vor, und in Fig. 10 sind sogar auf beiden Seiten vollständig ausgebildete und am Ende gegabelte Stäbe vorhanden, wobei zu beachten ist, daß auch bei der rein mütterlichen Form die oralen Scheitelstäbe sich am Ende gabeln. Bei den fünf Larven aus kleinen Eiern sehen wir dagegen nur in einem Falle die Anlage der oralen Scheitelstäbe in Form von zwei kleinen Dornen (Fig. 7) angedeutet.

Bei den in Fig. 13 und 14 dargestellten Larven sieht man außerdem die analen Querbalken (*aqu*) sich am Ende nicht wie bei *Strongylocentrotus* überkreuzen, sondern in der Mitte, in den vorliegenden Fällen durch ein eigenartiges Zwischenstück, verbunden. Dadurch wird ein Auseinanderspreizen der beiden Skelethälften und damit eine größere Breite der Larven herbeigeführt. Auch das ist ein *Sphaerechinus*-Merkmal.

Damit auch der skeptische Leser beim Anblick der wenigen Figuren seinen Zweifel überwindet, sei am Ende dieser bildlichen Schilderung der Versuchsergebnisse noch ganz besonders darauf hingewiesen, daß man auch bei dem eifrigsten Suchen unter den vielen Tausenden der Bastarde aus kleinen Eiern in den betreffenden Kulturen nicht eine Pluteuslarve mit typischen dreikantigen Gitterstäben, wie bei den Larven Fig. 12—14, oder mit ebenso langen oralen Scheitelbalken auf beiden Körperseiten wie in Fig. 10 würde aufgefunden haben.

Bei dem Betrachten der beiden in Fig. 10 und 11 dargestellten Plutei fallen dem Kundigen

überzählige Skeletstücke

auf (*üsk*), deren Bedeutung zu erörtern zwar nicht gerade zu unserem Thema gehört, auf die wir aber doch anhangsweise kurz zu sprechen kommen wollen. Etwas Überzähliges ist der Anfang einer Verdopplung des Individuums. Doppelbildungen können nun nach unsern jetzigen Kenntnissen auf zweierlei Weise entstehen:

Erstens durch unvollständige Trennung oder durch Verlagern von Furchungszellen nach Ausbleiben nachträglicher vollständiger Regulation der Störung. Ich habe in einigen Fällen das Verdrehen von Furchungszellen bei Rieseneiern tatsächlich beobachtet. Man muß also mit dieser Erklärungsmöglichkeit sicher rechnen, zumal auch unter den normalgroßen Kontrollarven, allerdings nur in außerordentlich seltenen Fällen, solche überzählige Skeletstücke vorkamen, deren Entstehungsursache nur durch Verlagern der Furchungszellen und Ausbleiben vollständiger Regulation zu erklären ist.

Zweitens können aber überzählige Bildungen entstehen durch Verschmelzen von Eiern oder frühen Entwicklungsstadien nach Ausbleiben der vollständigen Regulation des Doppel- zum Einheitsbau. Diese Möglichkeit der Deutung der überzähligen Skeletstücke ist hier natürlich ohne weiteres gegeben, denn die Rieseneier entstehen sicher durch Verschmelzen von normalgroßen Eiern innerhalb des Ovariums. Ja, man kann sich versucht fühlen, hier sogar noch etwas weiter zu gehen und eine Erklärung für die Tatsache zu geben, daß nur bei manchen Larven überzählige Skeletstücke vorkommen. Nach BIERENS DE HAAN entstehen nämlich Rieseneier nicht nur durch Verschmelzung reifer, sondern auch unreifer Eier. Es ist nun bewiesen, daß der Eibau, wenn man seine Polarität auch schon vorher erkennen mag, erst bei der Reifung der Eier festgelegt wird. Verschmelzen Eier vor der letzteren, so kann bei derselben sehr leicht ein Einheitsbau aus den zwei Eiern resultieren. Solche Rieseneier liefern dann keine Larven mit überzähligen Bildungen. Verschmelzen aber Eier nach der Reifung, so können solche wohl auftreten, da mit dem Fortschreiten der Entwicklung die Regulationsfähigkeit abnimmt, wenn sie bekanntlich zunächst auch noch, wie bei den Echinodermen, eine auffallende Höhe bewahren kann. Die Plutei mit überzähligen Skeletstücken könnten also vielleicht z. T. auch aus Rieseneiern stammen, die erst nach der Reifung verschmolzen sind.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu unserem Thema zurück, so zeigen also bereits die Abbildungen, daß die Larven aus den

Rieseneiern, trotzdem sie untereinander große Verschiedenheiten aufweisen, doch der Mutter ähnlicher sind als die Bastardplutei aus kleinen Eiern, die unter sich ebenfalls die elterlichen Charaktere in verschiedener Weise zu Schau tragen. Wir wollen uns aber hiermit nicht begnügen, sondern an der Hand der Versuchsprotokolle die Vererbungsrichtung bei allen Riesenlarven noch genauer studieren und mit 22 beliebig herausgegriffenen Larven aus normalgroßen Eiern vergleichen.

B. Tabellarische Übersicht über die Vererbungsrichtung bei 22 Larven aus Riesen- und bei ebenso vielen aus kleinen Eiern.

An.-Armst. = Analarmstützen. An. Schb. = Anale Scheitelbalken.
Or. Schb. = Orale Scheitelbalken.

Plutei aus normalgroßen Eiern.	Plutei aus Rieseneiern.
1) An.-Armst. rechts 2 lange Stäbe mit 3 Verb. und 1 kürzerer Stab, links 1 langer Stab und 2 Stummel, An. Schb. am Ende gegabelt, Or. Schb. fehlen.	1) An.-Armst. rechts dreikantig mit 2 Verbindungen, links dreikantig mit 1—2 Verbindungen. Fortsätze kurz ¹⁾ , An. Schb. gerade, ohne Hirschge- weih am Ende, Or. Schb. fehlen.
2) An.-Armst. rechts 2 Stäbe ohne Verb., links 2 - - - An. Schb. am Ende Hirschgeweih, Or. Schb. fehlen.	2) An.-Armst. rechts vierstäbig, links dreikantig mit 3—4 Verbindungen, Fortsätze kurz, An. Schb. am Ende schwach ge- gabelt, Or. Schb. die Oralarmstäbe sind scheitelw. gewachsen.
3) An.-Armst. rechts zweiwurzellig, aber durch Gabelung drei- stäbig ohne Verb., links 1 langer, 1 kürzerer Stab und 1 Stummel, An. Schb. am Ende Hirschgeweih, Or. Schb. fehlen.	3) An.-Armst. rechts dreikantig mit 3—4 Verbindungen, links abnormes Verhal- ten: Eine Stütze erst gegabelt u. dann ein Ast der Gabel mit seit- lichem Gitter. Armst. v. Scheitelbalken ent- fernt. Fortsätze kurz, An. Schb. gegabelt, Or. Schb. rechts fehlend, links ziemlich lang.

¹⁾ Die Bemerkung »Fortsätze kurz« weist darauf hin, daß auf die geringe Zahl von Querverbindungen, die in der Regel erst etwas entfernt von der Basis an auftreten, nicht viel Gewicht zu legen ist.

Plutei aus normalgroßen Eiern.	Plutei aus Rieseneiern.
4) An.-Armst. rechts 2 am Ende verschmolzene Stäbe, links 2 lange u. 1 kürzerer unverbunden, An. Schb. rechts gegabelt, links Haken mit Zacken, Or. Schb. fehlen.	4) An.-Armst. rechts z. gr. T. dreistäbig mit 6 ¹⁾ Verbindungen, links vierwurzelig, Ende dreistäbig, 6 Verb., An. Schb. gegabelt u. Haken mit Zacken, Or. Schb. rechts lang, links kurz. Abgebildet in Fig. 11.
5) An.-Armst. rechts 1 langer Stab u. 1 Stummel mit 1 Verb., links 2 Stäbe ohne Verb., An. Schb. am Ende Hirschgeweih, Or. Schb. fehlen.	5) An.-Armst. rechts 2 Stäbe mit 2 Verb., links 2 - - 5 - Fortsätze kurz, An. Schb. gerade, unverzweigte Stäbe, Or. Schb. beiderseits Stummel.
6) An.-Armst. rechts { links } 1 Stab, An. Schb. am Ende Hirschgeweih, Or. Schb. fehlen.	6) An.-Armst. rechts dreikantig mit 2 Verbindungen, links zweiwurzelig, bald aber dreikantig mit 2 Verb. Fortsätze kurz, An. Schb. schwach gegabelt, Or. Schb. rechts Stummel, links fehlend.
7) An.-Armst. rechts { 2 Stäbe u. 1 Stummel links } mel ohne Verb., An. Schb. rechts stark gegabelt u. verzweigt, links mehr nach <i>Strong.</i> , d. h. am Ende dicker und unverzweigt, Or. Schb. rechts ganz kleiner Ansatz, links fehlend.	7) An.-Armst. rechts zweistäbig mit 8 Verb., davon eine ganz lange Brücke, links 1 langer, dicker Stab am Ende mit Gitterbildung u. 2 kurze, An. Schb. rechts Krücke am Ende, links gegabelt; außerdem quer am Scheitel liegender überzähliger Balken, Or. Schb. rechts lang, am Ende schwach gegabelt, links 1 langer, am Ende schwach gegabelt und 1 kurzer, durch Brücke mit langem verbunden.
8) An.-Armst. rechts 2 kurze Stäbe ohne Verbindungen, links 3 kurze Stäbe ohne Verbindungen,	In Fig. 10 abgebildet. 8) An.-Armst. rechts 2 kurze Stäbe ohne Verbindungen, links 2 kurze Stäbe ohne Verbindungen,

¹⁾ Gibt es wegen Vorhandensein von 3 oder 4 Stäben 2 oder auch 3 Reihen von Querverbindungen, so wird immer nur diejenige mit der größten Anzahl von Querverbindungen angeführt.

Plutei aus normalgroßen Eiern.	Plutei aus Rieseneiern.
An. Schb. rechts schwach verzweigt, links Haken,	An. Schb. rechts verästelt, links kaum,
Or. Schb. rechts Stummel, links etwas länger, letzteres weil Oralstab scheidelwärts gebogen u. Oralarmstütze ihm nur als Zacke aufsitzt.	Or. Schb. beiderseits kleine Stummel, die Fortsätze des Pluteus recht kurz.
9) An.-Armst. rechts 2 Stäbe ohne Verb., links 2 lange Stäbe und 1 kurzer ohne Verb.	9) An.-Armst. rechts dreistäbig ohne Verbindungen, links 2 mit 1 Verb.,
An. Schb. schwach verzweigt,	An. Schb. rechts Hirschgeweih, links Haken,
Or. Schb. fehlen.	Or. Schb. rechts fehlend, links ziemlich lang.
10) An.-Armst. rechts 2 Stäbe ohne Verbindungen, links 1 Stab,	10) An.-Armst. rechts dreikantig mit 9 Verb. u. 1 kurzer Stab, links dreikantig mit 7 Verb.
An. Schb. Ende ziemlich breit, schwach gegabelt,	An. Schb. tief gegabelt, links auch mit Haken,
Or. Schb. rechts kurzer Zacken, links fehlend.	Or. Schb. links Stummel, sehr schöner in Fig. 12 abgebildeter Pluteus mit langen Fortsätzen.
11) An.-Armst. rechts 2 Stäbe mit 2 Verb., links 2 - - 5 -	11) An.-Armst. rechts 2 Stäbe mit 2 Verb., links typisch dreikantig mit 9 Verbindungen.
An. Schb. gegabelt,	An. Schb. verästelt, außerdem überzähliges Skeletstück am Scheitel,
Or. Schb. rechts kurzer Zacken, links fehlend.	Or. Schb. rechts kleiner Stummel, links Oralarmstütze scheidelwärts gebogen.
	Rechte Seite des Pluteus etwas krüppelig, sonst gut.
12) An.-Armst. rechts 2 lange Stäbe mit 1 Verb. (?) u. 1 kurzer Stab, links 2 Stäbe ohne Verb.	12) An.-Armst. rechts dreikantig mit 5 Verb., aber erst ganz am Ende, neben den 3 Stäb. kurzer vierter, links dreikantig mit 13 Verbindungen,
An. Schb. gegabelt,	An. Schb. verästelt,
Or. Schb. rechts doppelter kurzer Stab, links fehlend.	Or. Schb. beiderseits lang. Sehr schönes Tier.

Plutei aus normalgroßen Eiern.	Plutei aus Rieseneiern.
<p>13) An.-Armst. rechts 2 Stäbe mit 1(?) Verbindung, links 2 Stäbe mit 2 Verb., An. Schb. rechts gekrümmt, beide gegabelt, Or. Schb. fehlen.</p>	<p>13) An.-Armst. rechts 3 lange Stäbe mit 1 Verb. u. 1 kurzer Stab, links dreikantig mit 2 Verb. und 1 Stummel, An. Schb. gewöhnliche Bastardver- ästelung, Or. Schb. rechts fehlend, links Oral- armstab scheidelwärts gewachsen.</p>
<p>14) An.-Armst. rechts 2 Stäbe ohne Verb., links 2 - - - , aber einer von $\frac{3}{4}$ an gegabelt, An. Schb. gegabelt, Or. Schb. rechts Ansatz, links fehlend.</p>	<p>14) An.-Armst. rechts dreikantig mit 12 Verb. zwischen allen 3 u. 2 Verb. zwischen nur 2 Stäben, links 2 Stäbe mit 1 Verb., 1 Stab weiter oben mit Gabelast. An. Schb. gegabelt und mit starken Haken, Or. Schb. rechts kurz, links fehlend. Sehr schöner in Fig. 13 abgebildeter Pluteus.</p>
<p>15) An.-Armst. rechts 2 lange Stäbe ohne Verb. und 1 kurzer, links ebenso, An. Schb. gegabelt, Or. Schb. beiderseits kleine An- sätze.</p>	<p>15) An.-Armst. rechts zwei-, am Ende dreistäbig mit 8 Verb., links dreikantig mit 7 Verb. und 1 Stummel, An. Schb. der gewöhnliche ge- gabelte Bastardtypus, Or. Schb. rechts fehlend, links ziemlich lang. Schönes Tier.</p>
<p>16) An.-Armst. rechts } 2 Stäbe ohne links } Verbindungen, An. Schb. Ende breit mit Dornen, Or. Schb. rechts fehlend, links Ansatz.</p>	<p>16) An.-Armst. rechts zweiwurzellig, aber bald dreikantig mit 9 Verbindungen, links abnormes Verhal- ten: 1 Stab steht weit ab, ist aber trotzdem mit 2 Verb. mit dem andern verb. Der and- ere ist bald nach Ur- sprung gegabelt u. hat 8 Verb. Der abstehende besteht eigentlich aus 2 Stäben, die aber bis auf 2 Fenster ver- schmolzen sind. Au- ßerdem 1 Stummel,</p>

Plutei aus normalgroßen Eiern.	Plutei aus Rieseneiern.
	An. Schb. gegabelt. Außerdem überzähliges Skelet- stück am Scheitel, Or. Schb. fehlen. Guter Pluteus von gedrungener Form.
17) An.-Armst. rechts 1 Stab, nahe Basis gegabelt, ohne Verb., links 2 Stäbe ohne Verb., An. Schb. Haken, namentl. rechts, Or. Schb. rechts fehlend, links Ansatz.	17) An.-Armst. rechts 2 lange Stäbe mit 2 Verb., einer mit einem Gabelast nahe an Basis, links zweiwurzelig, aber streckenweise durch Gabel dreistäbig mit 10 Verb. u. 2 Stummel, An. Schb. rechts kleine Gabel, links großer Haken, außer- dem überzähliges Ske- letstück am Scheitel, Or. Schb. rechts ziemlich lang, links kürzer. Sehr schöner Pluteus.
18) An.-Armst. rechts 2 Stäbe mit 3 Verb. und 1 Stummel, links 2 Stäbe mit 2 Verb. An. Schb. gegabelt, Or. Schb. rechts Ansatz, links fehlend.	18) An.-Armst. rechts zweistäbig, aber durch Gabelung im unteren Drittel am Ende dreistäbig ohne Verbindungen, links 3 weit entfernte lange und 1 kürzerer Stab ohne Verb., An. Schb. rechts kurz, unverästelt, links Gabelung kaum angedeutet. Außerdem überzähliges Skelet- stück am Scheitel, Or. Schb. rechts kurz, links fehlend.
19) An.-Armst. rechts 2 Stäbe mit 5 Verb. Am Ende des einen kurzer Gabelast, links 2 Stäbe mit 7 Verb., An. Schb. gegabelt, Or. Schb. rechts kurzer Zacken, links länger, aber auch noch kurz.	19) An.-Armst. rechts dreikantig mit 14 Verbindungen, links zweiwurzelig, durch Gabelung bald drei- kantig mit 16 Verb. An. Schb. rechts gegabelt, links Haken, Or. Schb. rechts sehr lang, links kleiner Ansatz, Sehr schöner in Fig. 14 abgebild. Plut.
20) An.-Armst. rechts } 2 Stäbe ohne links } Verbindungen, An. Schb. Enden breit mit Zacken, Or. Schb. rechts Zacken, links nur Dornen.	20) An.-Armst. rechts vierstäbig bis zu Ende mit 9 Verb. und 1 kürzerer Stab, links 3 lange Stäbe mit 8 Verb. u. 1 kürzerer,

Plutei aus normalgroßen Eiern	Plutei aus Rieseneiern
<p>21) An.-Armst. rechts 1 Stab, links 1 gegabelter Stab mit 1 Brücke, An. Schb. gegabelt, Or. Schb. rechts kurzer Stab, links fehlend.</p> <p>22) An.-Armst. rechts 2 Stäbe mit 1 Verb., links 2 - ohne - An. Schb. gegabelt, Or. Schb. fehlen.</p>	<p>An. Schb. gegabelt, Or. Schb. rechts lang, links kürzer. Sehr schöner Pluteus.</p> <p>21) An.-Armst. rechts 3 lange Stäbe, da- von einer von nahe der Basis an gegabelt mit etwa 8 Verb. und 2 kurze Stäbe, links 2 Stäbe mit 10 Verb., An. Schb. rechts kurz, dafür hier überzähliges Skelet- stück mit sehr großen, unregelmäßigen Ha- ken; links Haken, Or. Schb. rechts lang, links fehlend. Gut ausgebildetes Tier, aber Form wegen Skeletabnormität etwas ab- weichend.</p> <p>22) An.-Armst. rechts unten drei-, oben zweistäbig mit 10 Verb. (langer Fortsatz), links 1 langer dicker u. 1 dünnerer Stab mit 4 Verb. und ein kurzer, dessen Ende mit an- derem verlötet. (Kurze Fortsätze.) An. Schb. Hirschgeweih, Or. Schb. rechts Oralarmstütze lang, scheidelwärts gekrümmt, links kurz. Im Innern des gut ausgebildeten Pluteus dünnwandiger Schlauch, der als rudimentärer, überzähliger Darmansatz gedeutet werden könnte.</p>

Die Tabelle wurde so gewonnen, daß es vollkommen dem Zu-
fall überlassen war, welche von den untersuchten Larven aus normal-
großen Eiern jedem Riesenpluteus zuerteilt wurde. Es wurden nämlich,
nachdem die Plutei aus Rieseneiern studiert worden waren, ganz be-
liebige, aber ebenso viele Larven aus kleinen Eiern untersucht, nu-
meriert und den entsprechenden Nummern der Riesenbastarde gegen-
übergestellt. Trotzdem also die paarweise Anordnung der 44 Larven
ganz vom Zufalle abhing, ist doch von den 22 Paaren in 20 Fällen

der Partner aus den Rieseneiern mutterähnlicher als aus den Eiern von normaler Größe. Das 8. und 18. Paar bilden nämlich nur Ausnahmen, und auch hier wäre die Übereinstimmung mit der Regel eingetreten, wenn z. B. von den kleinen Pluteuslarven der 8. mit dem 6. und der 18. mit dem 16. vertauscht worden wäre. Dann würde durchgängig von jedem Paar die Riesenlarve der Mutter ähnlicher sein. Man kann also auch zu den weniger der Mutter ähnlichen Riesenlarven unter den normalgroßen Larven immer Partner finden, die der Mutter noch viel weniger gleichen. Daraus ergibt sich, daß die Vererbungsrichtung der Riesenlarven, wenn sie auch im einzelnen großen Schwankungen unterworfen ist, viel mehr nach der Mutter hin liegt als diejenige der Larven aus Eiern von normaler Größe.

Das wird noch augenfälliger, wenn wir unsere Tabelle in bezug auf die einzelnen Merkmale noch genauer betrachten.

Wenden wir uns zunächst den Analarmen zu, so finden wir unter den Larven aus kleinen Eiern nicht eine mit mindestens dreiständigen bzw. dreikantigen Armstützen mit Querverbindungen, während unter den Riesenlarven 17 Plutei mit diesem *Sphaer-echinus*-Charakteristikum vorkommen.

Die größte Zahl von Querverbindungen zwischen den Analarmstäben beträgt bei den kleinen Larven 7, bei den Riesenlarven 16.

Auf beiden Seiten der Larven kommen Analarmstützen ohne Verbindungen unter den kleinen Tieren bei 12, unter den großen aber nur bei 2 Individuen vor. Hierbei ist zu beachten, daß von den 2 Riesenlarven mit parallelen unverbundenen Stäben die eine ganz stummelförmige Fortsätze hatte, so daß auf das Fehlen von Querbrücken nicht viel zu geben ist, denn dieselben beginnen in der Regel erst in einiger Entfernung von der Basis der Armstützen, wie bereits oben erwähnt wurde.

Sehr auffallend ist ferner der Unterschied in bezug auf die oralen Scheitelbalken, welche unter den kleinen Larven bei 9, unter den großen dagegen bei nur 2 Stück beiderseits fehlen. Rechnen wir jede Skelethälfte eines Pluteus für sich, so weisen von den 44 Hälften der kleinen Larven nur 17, von denen der großen dagegen 33 Ansätze von oralen Scheitelbalken auf. Diese Ansätze sind bei den normalgroßen Pluteis durchweg minimal oder kurz, während unter den Riesenlarven bei 11 Stück auf einer oder beiden Seiten lange Oralscheitelbalken vorkommen.

Diese Tatsachen zeigen auf das Allerdeutlichste, daß die Nachkommen aus Rieseneiern der Mutter viel ähnlicher sind als die aus Eiern von normaler Größe.

3. Die Schlußfolgerungen aus den bis jetzt festgestellten Tatsachen.

Die Tatsache der größeren Mutterähnlichkeit der Nachkommen aus Rieseneiern gibt uns nun schon Antwort auf zwei Fragen, welche wir uns im Anfang gestellt hatten.

Erstens nämlich beweist sie die Abhängigkeit der Vererbungsrichtung von der Quantität der Substanzen der Keimzellen, wenn wir bis jetzt auch noch nicht mehr sagen und keinesfalls eine bestimmte Keimsubstanz durch ihre Vermehrung für die größere Mutterähnlichkeit der Riesenlarven verantwortlich machen dürfen, denn es ist nicht nur das Kernmaterial, sondern auch das Ooplasma bei den großen Eiern verdoppelt worden, sodaß man für die Verschiebung der Vererbungsrichtung bei den Riesen sowohl die Verdopplung der Kernsubstanz wie diejenige des Plasmas, als auch die aller beider verantwortlich machen könnte. Erst in Verbindung mit den Resultaten der vorhergehenden Vererbungsstudien werden unsere neuen Resultate zur Entscheidung der Frage von Wichtigkeit werden, welche Eisubstanzen vermehrt sein müssen, damit eine Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der Mutter möglich ist.

Zweitens aber ergibt sich aus der größeren Mutterähnlichkeit der Riesenlarven, daß zur Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite ein Anstoß zur Parthenogenese nicht unbedingt notwendig ist, sondern daß dieselbe auch durch Verschmelzen zweier Eier zu einem vor der Befruchtung zustande kommen kann.

4. Die Kerngrößen der Eier und Larven und die verschobene Kernplasma-relation als Ursache der Verschiebung der Vererbungsrichtung.

A. Einleitung.

Da BIERENS DE HAAN festgestellt hat, daß sich in den Kernen der Rieseneier doppelt so viele Chromosomen befinden wie in denen normalgroßer Eier, und da selbstverständlich die Menge des Cytoplasmas eines Eies, das durch Verschmelzung von zwei Eiern vor oder nach dem Reifungsprozeß entstanden ist, ebenfalls doppelt so groß ist wie die eines einfachen Eies, so ergibt sich, daß das Ver-

hältnis von Kern- zu Plasmagröße bei den Eiern von normaler und von doppelter Größe das- selbe sein muß. Und es ist hierbei ganz gleich- gültig, daß BIERENS DE HAAN angibt, es verhiel- ten sich nicht die Volu- mina der Kerne von Ein- fach- und Rieseneiern wie 1 : 2, sondern die Ober- flächen derselben, denn der für die Vererbung wichtige Bestandteil des Kernes sind die Chromo- somen, die in den Riesen- eiern sich in doppelter Anzahl vorfinden. Da wir nun in den vorhergehen- den Abschnitten bewiesen haben, daß bei den Rie- seneiern die Vererbungs- richtung nach der Mutter hin verschoben ist, so kann man daraus den Schluß ziehen, daß zum

Ähnlicherwerden der Nachkommen mit der Mut- ter es nicht notwendig ist, daß die Kernplasmarela- tion im Ei vor der Be- fruchtung zugunsten des Kernes verschoben ist, wie man nach meinen frühe- ren Resultaten vielleicht hätte vermuten können. So wäre die wichtige Frage, die wir am Anfang unserer Arbeit aufwarfen, rasch und eindeutig entschieden. Zwar werden wir am Ende des ganzen Abschnittes wieder zu demselben Schlusse gelangen, doch

Fig. 16.

werden wir einen langen Weg dazu brauchen, denn so einfach, wie es nach der Arbeit von BIERENS DE HAAN der Fall zu sein scheint, liegen die Verhältnisse leider nicht.

In Fig. 15 *A—C* habe ich ein Ei von normaler Größe (15 *A*) und zwei Rieseneier (*B* und *C*) nach den lebenden Objekten mittels Zeichenapparates wiedergegeben. Vergleichen wir von den drei Eiern *A* und *B* miteinander, so ergibt sich, daß bei *B* das Verhältnis von Kerngröße zu Plasmagröße keinesfalls zugunsten des Kernes *A* gegenüber verschoben ist. Ziehen wir dagegen *C* zum Vergleich heran, so fällt ohne weiteres der viel größere Kern in diesem Riesenei dem Betrachter in die Augen, während der Zelleib in keinem andern Verhältnis zu *A* steht wie *B*. Es gibt also Rieseneier mit verschiedener Kerngröße.

B. Die verschiedenen Kerngrößen der Rieseneier und die Möglichkeiten ihrer Entstehung.

a. Die verschiedenen Kerngrößen.

BIERENS DE HAAN sind wie auch mir in der Regel nur zweierlei reife Rieseneier zu Gesicht gekommen, solche mit zwei Kernen von der normalen Größe der Kerne der kleinen Eier und solche mit einem doppelt so großen Kern. Von dieser Regel machte jedoch das Material eines Weibchens eine Ausnahme, das am 16. April 1913 von mir aufgefunden wurde und das besonders reich an Rieseneiern war, so daß die Mehrzahl der Bastardplutei, die ich aus Rieseneiern erhalten habe, von diesem Weibchen stammen. Die beiden in Fig. 15 *B* und *C* gezeichneten Rieseneier stammen aus diesem Material. Es gab aber darunter auch Exemplare mit noch größerem Kern, als das in *C* dargestellte Ei zur Schau trägt, und auch diese noch größeren Kerne gehörten reifen Eiern an, denn Nucleolen waren in ihnen nicht vorhanden. Die Zeichnung der Kerne nach dem lebenden Objekt ist außerordentlich ungenau, da sich die Kernumrisse gerade bei stärkerer Vergrößerung nicht scharf vom Ooplasma abheben. Ich habe deshalb den Rest des Eimaterials, der mir nach Aussuchen der 85 isolierten Rieseneier und nach Ansetzen einer großen Bastardramschkultur übrig blieb, mit Osmiumsäure konserviert und in Schnitte von 10 μ zerlegt. Nach meinen Erfahrungen ist dieses die beste Methode, um in Eiern die Kerngröße auf möglichst exakte Weise festzustellen. Die Kerne heben sich dabei als helle Blasen deutlich von dem dunkel gefärbten Ooplasma ab. Ich konnte auf den Schnitten noch 72 Rieseneier auffinden, von denen zwei Stück je zwei Kerne von der Größe

der kleinen Eier aufwiesen, während die übrigen einheitliche Kerne von verschiedener Größe besaßen. Nachdem die Kerne alle gezeichnet worden waren, konnte man dieselben leicht in vier Größenkategorien

Fig. 16 Kerne von Eiern normaler Größe. Fig. 17—21 Kerne von Rieseneiern aus demselben Eimaterial wie die in Fig. 16 wiedergegebenen Kerne und bei derselben Vergrößerung gezeichnet, nämlich bei Zeiss Apochr. 4 mm, Ok. 12 und eingeschobenem Tubus. Fig. 17 zeigt zwei Kerne von normaler Größe, die in dem Riesenei dicht beieinander (dichter als in der Abbildung) lagen. Fig. 18 zeigt vier einheitliche Rieseneikerne 1., Fig. 19 vier 2., Fig. 20 vier 3. und Fig. 21 vier 4. Größe.

einteilen, wie die Fig. 18—21 erkennen lassen. Die Berechnung der Volumina und Oberflächen der vier Größenkategorien ergab folgende Werte:

1. Kerngröße: $r = 6,25 \text{ mm}^1$ i. D.
 $V = 1023$
 $O = 490$
2. Kerngröße: $r = 8$ i. D.
 $V = 2144$
 $O = 804$
3. Kerngröße: $r = 8,7$ i. D.
 $V = 2758$
 $O = 951$
4. Kerngröße: $r = 9,78$ i. D.
 $V = 3918$
 $O = 1200$

Wer Kerngrößen gezeichnet und berechnet hat, der weiß, daß die vorstehenden Werte keinen Anspruch auf vollkommene Exaktheit gewähren, sondern daß sie nur annähernd richtig sein können, da die Fehlerquellen beim Einstellen der Kernumrisse, beim Zeichnen und Messen ziemlich groß sind.

Die vier Kernsorten kamen keineswegs gleich häufig vor; es waren vielmehr die Rieseneier mit Kernen von der ersten Größenkategorie bei weitem am häufigsten, wie folgende Tabelle zeigt, in welche auch die zwei Exemplare mit je zwei Kernen von normaler Größe aufgenommen worden sind. Es repräsentierten von der Gesamtanzahl an Rieseneiern

die Eier mit zwei kleinen Kernen	2,8%
- - - Kernen der 1. Größe	65,3%
- - - - - 2. -	15,3%
- - - - - 3. -	5,5%
- - - - - 4. -	11,1%.

Betrachten wir nun die erste Tabelle, so ergibt sich, daß sich die Inhalte der Kerne erster, zweiter und vierter Größe ungefähr wie 1:2:4 verhalten, während die Oberflächen der drei Kerngrößen keineswegs in diesem Verhältnis stehen. Die Kerne dritter Größe scheinen zunächst gar nicht in diese Reihe zu passen. Vergleichen wir dagegen ihre Oberfläche mit derjenigen der Kerne erster Größe, so ergibt sich, daß erstere doppelt so groß ist als letztere.

Durch die mitgeteilten Zahlenwerte glaube ich zu der Annahme berechtigt zu sein, daß die Kerne zweiter Größe die doppelte und die Kerne vierter die vierfache Chromatinmenge²⁾ der Kerne erster

¹⁾ Gezeichnet bei ZEISS Apochr. 4 mm und Ok. 12 mit eingeschobenem Tubus.

²⁾ Ich halte es mit JANINA BURY (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 36. 1913) für besser, von der Chromatinmenge eines Kernes zu sprechen und nicht von seiner Chromosomenzahl und erstere mit der Kerngröße in Beziehung zu setzen. Da

Größe enthalten. Von den Kernen zweiter Größe hat aber ein Teil durch einen Faktor, der neben der Chromatinmenge von Einfluß auf die Kerngröße ist, eine Vergrößerung bis zu dem Grade erfahren, daß jetzt nicht mehr die Volumina, sondern die Oberflächen doppelt so groß sind wie bei den Kernen erster Größe. Nach dieser Auslegung der gefundenen Werte für die Kerngrößen würde es also in bezug auf die Chromatinmenge nicht vier, sondern nur drei Kernkategorien bei den Rieseneiern geben. Die in der Tabelle als dritte bezeichnete fällt mit der zweiten zusammen. Ich bin hiernach betreffs der Frage nach der Proportionalität von Chromatinmenge und Kerngröße zu Resultaten gelangt, die teilweise mit den Angaben HINDERERS, teilweise mit denen BOVERIS in Einklang stehen. Die Befunde des ersteren der beiden Forscher geben sicher den Proportionalitätsatz von Chromatinmenge und Kerngröße in vollkommener Reinheit wieder, da HINDERER zu seinen Messungen nur Kerne in ihrem Jugendzustand benutzte, denn von den Eiern mit verschiedenen großen Kernen wählte er nur solche mit blassen Keimbläschen, und von den Kernen von parthenogenetischen oder von Larven aus geschüttelten Eiern nur immer die kleinsten von jeder Sorte aus, um auf diese Weise auszuschließen, daß Larvenkerne mit gemessen wurden, welche als Vorbereitung für die nächste Teilung bereits wieder eine Größenzunahme erfahren hatten. Es scheint aber, daß es, abgesehen von der Kernvergrößerung, welche einer Teilung vorhergeht, noch eine andere gibt, welche mit letzterer nichts zu tun hat und welche so weit gehen kann, daß nicht mehr die Kerninhalte, sondern die Kernoberflächen der Chromatinmenge proportional sind. Die Befunde von GÜNTHER HERTWIG¹⁾ an Amphibienlarven weisen ja ebenfalls auf die Existenz einer solchen zweiten Art von Kernvergrößerung hin.

Nachdem wir im vorstehenden die vier verschiedenen Kerngrößen der Rieseneier, die aber im Grunde nur drei sind, kennen gelernt haben, müssen wir noch feststellen, in welchem Verhältnis die Rieseneierkerne der ersten Kategorie zu den Kernen der normalgroßen Eier stehen.

Nach den in Fig. 15 *A* und *B* gegebenen Abbildungen scheinen

kommt man auch um die Schwierigkeit herum, daß die Blastulakerne der Echiniden trotz der gleichen Chromosomenzahl doch kleiner sind als die ersten Furchungskerne, denn die Chromosomen nehmen an Größe ab, wie RH. ERDMANN (Arch. f. Zellforsch. Bd. 2. 1908) zeigte.

¹⁾ Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 81. Abt. II. 1913.

die Kerne der Rieseneier der ersten Kategorie dem Inhalte nach doppelt so groß zu sein wie die Kerne normalgroßer Eier, doch halte ich die Zeichnungen nach dem lebenden Objekt wegen nicht scharfer Sichtbarkeit der Kernmembran für nicht exakt genug, um sichere Schlüsse auf ihnen aufzubauen. Das mit Osmiumsäure fixierte und geschnittene Material scheint mir unter Anwendung der notwendigen Vorsicht, stets nur den größten Kerndurchschnitt zu zeichnen, zuverlässigere Resultate zu liefern. Ich fand für das Volumen der Kerne der kleinen Eier den Wert 383 und für die Oberfläche 254. Vergleichen wir diese Zahlen mit den Werten für die erste Kerngröße der Rieseneier, so ergibt sich, daß nicht die Inhalte der Kerne erster Größe der Rieseneier doppelt so groß sind wie die der Kerne normalgroßer Eier, sondern daß sich die Kernoberflächen beider Eisorten wie 1:2 verhalten. Das stimmt mit dem Resultate von BIERENS DE HAAN und mit BOVERIS Formulierung seines Satzes von der Proportionalität von Kerngrößen und Chromosomenzahl überein.

b. Die Möglichkeiten der Entstehung von Rieseneiern mit verschieden großen Kernen.

Zunächst könnte man vielleicht denken, die verschiedenen Kerngrößen der Rieseneier hätten überhaupt keine wesentliche Bedeutung, sondern es seien nur manche durch irgendeine unbekannte Einwirkung abnorm stark aufgebläht, doch sind die Zahlen, welche wir für die Größenverhältnisse der verschiedenen Kerne gefunden haben, zu regelmäßig, als daß eine solche Möglichkeit ernsthaft diskutiert zu werden brauchte.

An die zweite Möglichkeit wird der Leser vielleicht schon selbst gedacht haben, denn sie ist die allernächst liegendste: Da die Rieseneier durch Verschmelzung von Eiern von normaler Größe, sei es vor, sei es nach der Reifung, entstehen, so sollte man doch denken, daß nicht nur zwei, sondern mitunter auch drei, vier, kurz eine größere Anzahl von Eiern miteinander verschmelzen und somit Rieseneiern mit Kernen von z. B. vier- und achtfacher Größe im Vergleich zur Norm den Ursprung geben können. Da sich nun die Volumina der Riesenkernkerne erster und vierter Größe, wie wir vorn sahen, wie 1:4 verhalten, so müßten auch die Zelleiber solcher Eier in demselben Verhältnis stehen, wenn die Riesenkernkerne vierter Größe einfach durch die Vereinigung der Kerne von acht Eiern von normaler Größe, also von der vierfachen Anzahl wie die Rieseneier mit Kernen erster Größe entstanden wären. Die Messungen ergaben nun aber ein ganz anderes

Resultat. Ich erhielt nämlich für das Volumen der Rieseneier mit Kernen erster Größe die Zahl i. D. 5575¹⁾ und für dasjenige der Eier mit Kernen vierter Größe i. D. 5884, während das Volumen der letzten Sorte Eier 22300 hätte betragen müssen, wenn sie aus der Verschmelzung von acht kleinen Eiern von der normalen Größe entstanden wären. Die Differenz von 309 kommt einmal auf Rechnung der mit dem Messen verbundenen Fehlerquellen, dann aber auch auf den Unterschied in Kerngröße und vielleicht auf das Ausbleiben der Abschnürung der beiden Richtungskörperchen, falls die Möglichkeit, welche zuletzt erörtert werden soll, das Richtige treffen sollte. Übrigens sei betont, daß ich auch mit der Methode der Messung des Kerndurchmessers mittels des Okularmikrometers fand, daß die Inhalte der Rieseneikerne erster und vierter Größe sich wie 1:4 verhielten. Bei denjenigen Rieseneiern, deren Kerninhalte doppelt so groß waren wie die der Riesenkerne erster Größe, konnte ich in bezug auf den Zelleib überhaupt keinen Unterschied von den Rieseneiern erster Sorte konstatieren. Somit ist also auch die zweite Möglichkeit der Erklärung der verschiedenen Kerngrößen der Rieseneier ausgeschlossen.

Die dritte Möglichkeit beruht auf folgender Überlegung: Wie die Verschmelzung einer männlichen Geschlechtszelle mit einer weiblichen die Entwicklung der letzteren in Gang setzt, wäre es so nicht auch möglich, daß die Verschmelzung zweier reifer Eier, wenigstens in einzelnen Fällen, auch zum mindesten einen Ansatz zur Entwicklung im Auftreten eines oder zweier aufeinanderfolgender Monaster zur Folge haben kann? Ich selbst habe von *Echinus microtuberculatus* viele Eier verschmelzen sehen und von *Sphaerechinus* einige und im letzteren Falle auch einmal die Kerne, aber nie trat eine Kernveränderung infolge der Verschmelzung ein. Auch DRIESCH hat keine beobachtet, und bei BIERENS DE HAAN findet sich ebenfalls keine Angabe darüber vor. Ich glaube infolgedessen nicht, daß die Verschmelzung je zweier reifer weiblicher Geschlechtszellen bei den Echiniden den Beginn der Entwicklung, selbst nicht in der Gestalt von ein paar Monastern, zur Folge haben kann. Es lassen sich aber, abgesehen von der Tatsache des Niebeobachtetseins eines Entwicklungsbeginns nach erfolgter Verschmelzung zweier reifer unbefruchteter Eier, auch noch Einwände anführen, die bei Besprechung der vierten Möglichkeit zur Sprache kommen sollen.

¹⁾ Gemessen bei ZEISS Apochr. 4 mm und Ok. 12.

Die vierte Möglichkeit ist die, daß das Eimaterial aus irgendeinem unbekannten Grund einen geringfügigen Anstoß zur Parthenogenese erhalten hatte, der sich nach meinen Untersuchungen bei *Sphaerechinus* in der Regel im Auftreten von ein paar Monastern äußert. Träfe diese Möglichkeit das Richtige, so würde natürlich diese Arbeit überhaupt keinen Fortschritt gegenüber den vorhergehenden Nummern meiner Vererbungsstudien bedeuten, und wäre auch der Satz falsch, mit welchem wir oben den dritten Abschnitt vorliegender Abhandlung abschlossen. So schlimm steht es nun aber mit unserem Unternehmen doch nicht, denn erstens ist ein Ansatz zu Parthenogenese ohne angebbaren Grund bis jetzt nie innerhalb des Ovariums, sondern immer erst einige Zeit nach dem Herausnehmen aus demselben im Meerwasser beobachtet worden, die Rieseneier aber zeigten die verschiedenen großen Kerne gleich nach dem Herausnehmen aus den Keimdrüsen. Zweitens trug das ganze Material gar nicht den Charakter einer Kultur zur Schau, in welcher die unbefruchteten Eier einen Anstoß zur Entwicklung erhalten haben. Auch in den allerbesten Fällen der Kohlensäure- und Ammoniakewirkung¹⁾, welche die Entstehung von Eiern mit verdoppeltem, vervierfachtem oder gar verachtfachtem ruhenden Kern durch ein- bzw. mehrmalige Monasterbildung zur Folge haben kann, sind nämlich die durch den Faktor affizierten Eier nicht ausschließlich durch solche mit vergrößertem, einheitlichem ruhenden Kern vertreten, sondern es finden sich daneben auch Eier mit mehreren Kernbläschen, ferner auch einzelne Furchungsstadien vor. Davon war aber in dem Eimaterial, in dem sich die Rieseneier mit verschiedenen großen Kernen vorfanden, nicht die Spur zu sehen. Endlich ist gar nicht einzusehen, warum durch den unbekannten Faktor gerade die Rieseneier affiziert worden seien, denn fast nur unter ihnen kamen verschiedene Kerngrößen vor. Nur ein paar Eier von normaler Größe wiesen unter den vielen Tausenden größere Kerne als in der Norm auf. Aus diesen verschiedenen Gründen glaube ich nicht, daß die Eier innerhalb des Ovariums einen Anstoß zur Parthenogenese erhalten hatten.

Somit bleibt nach meinem Dafürhalten nur die fünfte Möglichkeit übrig, um die verschiedenen Kerngrößen der Rieseneier zu erklären. Ich halte es nämlich für äußerst wahrscheinlich, daß die verschiedenen Kerngrößen der Rieseneier durch Unterbleiben der Bildung des zweiten oder in manchen Fällen sogar beider Richtungskörperchen zustande gekommen sind. Unterbleibt die Bildung des

1) Vererbungsstudien VIII u. IX.

zweiten Polkörperchens und verschmilzt sein Kern wieder mit dem Eikern, so muß ein Kern von doppelter Größe im reifen Ei resultieren, wird aber auch der erste Richtungskörper mit seinem Kern nicht vom Ei abgeschnürt, sondern tragen seine Chromosomen mit zur Bildung des weiblichen Vorkernes bei, so muß letzterer viermal so groß werden wie in der Norm, da der Kern des ersten Polkörpers die doppelte Anzahl Chromosomen wie der weibliche Vorkern oder der Kern des zweiten Richtungskörpers enthält. Seit O. HERTWIGS¹⁾ Beobachtungen an *Astropecten* wissen wir, daß bei Echinodermen zum mindesten der zweite Richtungskörperkern im Ei zurückbleiben und sich wieder mit dem Eikern vereinigen kann, und man findet bei genauer Durchmusterung des Eimaterials der Echinidenweibchen gar nicht so selten Eier mit zwei Kernen von gleicher Größe, die sicher als weiblicher Vorkern und als im Ei gebliebener Kern des zweiten Richtungskörpers zu deuten sind. Daß durch Einwirkung von Kälte das Zurückbleiben des Kernes des zweiten Richtungskörpers im Ei bei *Strongylocentrotus lividus* erzielt werden kann, geht aus den Untersuchungen von JANINA BURY²⁾ hervor, und BIERENS DE HAAN, der die unreifen Rieseneier entdeckt hat³⁾, beobachtete zweimal den Ablauf der ersten Reifeteilung von Riesenoocyten, während die zweite ausblieb. Ist auch auf diese beiden letzteren Befunde nicht viel zu geben, weil die Reifung hier außerhalb des Ovariums, also in einem abnormen Milieu erfolgte, so zeigen sie doch wenigstens, daß in Echinideneiern Störungen in der Ausstoßung der Richtungskörperkerne vorkommen können. Während sich gegen die vier ersten Möglichkeiten verschiedene Bedenken vorbringen ließen, wüßte ich nicht, was man Stichhaltiges gegen diese fünfte einwenden könnte, die ich deswegen zwar nicht für bewiesen, aber doch für außerordentlich wahrscheinlich halte. Übrigens sei zum Schlusse noch ganz besonders betont, daß auch die Rieseneier mit der größten Kernsorte reife Eier waren, denn ein Nucleolus fand sich nicht mehr in den Kernen vor.

C. Die Kerngrößen der Bastardplutei aus Rieseneiern.

Oggleich ich die Möglichkeit, die verschiedenen Kerngrößen der Rieseneier könnten einem Anstoß zur Parthenogenese, der ein- oder

¹⁾ Experimentelle Studien am tierischen Ei usw. Jena 1890.

²⁾ Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 36. 1913. S. 537.

³⁾ Mir selbst sind bis jetzt noch keine unreifen Rieseneier unter die Hände gekommen. Ich halte mich also hier ganz an BIERENS DE HAAN.

zweimalige Monasterbildung zur Folge hatte, ihre Entstehung verdanken, oben abgelehnt habe, soll der Exaktheit wegen angenommen werden, die vierte abgelehnte Möglichkeit sei doch richtig. Vermögen wir auch so zu einem klaren Resultate in betreff unserer Frage zu gelangen, ob zur Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite die Verschiebung der Kernplasmarelation im unbefruchteten

Fig. 22–26 Kerne aus den Scheitelteilen der fünf Riesenbastarde, welche in den Fig. 10–14 auf Taf. XXVIII dargestellt sind. Zum Vergleich damit je vier Kerne aus zwei Bastarden aus normalgroßen Eiern (Fig. 27). Alle gezeichnet bei Zeiss Obj. $\frac{1}{12}$, Ok. 12 und Tubuslänge 160.

Ei zugunsten des Kernes notwendig sei? Angesichts der Tatsache, daß die Anzahl der Rieseneier mit einer bedeutenderen Kerngröße als die doppelte eines Kernes eines normalgroßen Eies kaum $\frac{1}{3}$ der gesamten Zahl an Rieseneiern ausmachte, ist diese Frage entschieden mit »Ja« zu beantworten, denn wir brauchen nur zuzusehen, ob auch bei den Bastardpluteis aus den Rieseneiern mit einheitlichen Kernen erster Größe die Vererbungsrichtung nach der Mutter zu verschoben ist. Das Studium der mit neutralem Formol abgetöteten und mit Pikromagnesiakarmin gefärbten Larven ergab nun nicht nur, daß das letztere der Fall ist, sondern es stellte sich sogar her-

aus, daß sich unter den Bastardriesenpluteis nur solche befanden, die aus Rieseneiern mit einheitlichen Kernen erster Größe hervorgegangen waren, die also sicher keinen Anstoß zur Parthenogenese erhalten hatten, mochten auch die andern mit größeren Kernen einen solchen erfahren haben. Alle Bastardplutei aus Rieseneiern, welche ich auf den Präparaten auffinden konnte, hatten dieselbe Kerngröße, gleichgültig, ob ihre

Vererbungsrichtung mehr oder weniger nach der Mutter hin verschoben war, wie die Fig. 22—26¹⁾ zeigen, welche aus den Scheitelteilen der in Fig. 10—14 abgebildeten Riesenbastarde stammen.

Durch diese Tatsache ist eindeutig bewiesen, daß die Verschiebung der Kernplasmarelation im unbefruchteten Ei zugunsten des Kernes zum größeren Mutterähnlichwerden der Larven nicht erforderlich ist, denn bei den Rieseneiern mit einheitlichen Kernen erster Größe ist die Kernplasmarelation nicht in wesentlicher Weise zugunsten des weiblichen Vorkernes verschoben.

Daß die von mir beobachteten Riesenbastarde alle aus den Rieseneiern mit der ersten Kernsorte stammten, damit ist nun freilich noch nicht gesagt, daß aus den andern mit größeren Kernen nicht auch Plutei entstehen können. Für die Rieseneier mit doppelt so großem Kern wie die mit einheitlichem Kern erster Größe ist dies auch nach den Untersuchungen von mir (V. Studie) und von HINDERER²⁾ in einzelnen Fällen noch möglich, denn die Kerne solcher Rieseneier entsprechen Kernen normalgroßer Eier, die zwei Monaster hinter sich haben; und solche Eier können gelegentlich noch Plutei mit kurzen Fortsätzen erzeugen. Von normalgroßen Eiern, die vor der Befruchtung ihren Kern durch dreimalige Monasterbildung vergrößert haben und somit einen Kern besitzen von vierter Größe der Rieseneier, ist dies aber nicht bekannt. Wir dürfen daraus allerdings noch nicht ohne weiteres schließen, daß auch die Rieseneier mit Kernen vierter Größe keine Plutei mehr aus sich hervorgehen lassen können, denn dieselben besitzen ja einen doppelt so großen Zelleib als die normalgroßen Eier mit achtfach vergrößertem Kern. Mit einem reichlicheren Material, als das mir zur Verfügung gewesene, welches mir überhaupt nur 22 Riesenbastarde lieferte, läßt sich diese Frage vielleicht einmal entscheiden.

Es erübrigt nun noch, das Verhältnis der Kerngröße von normalgroßen und Riesenbastarden festzustellen. Nach BIERENS DE HAAN verhalten sich die Oberflächen der Kerne von Pluteis aus normalgroßen und aus doppelt normalgroßen Eiern von *Sphaerechinus* nach homogener Befruchtung wie 2:3. Ganz dasselbe Verhältnis fand ich nun auch beim Vergleich der Kerngrößen von Bastardpluteis aus normalgroßen und aus Rieseneiern auf. Es ergab sich mir nämlich

¹⁾ Man beachte, daß die Kerne der Plutei bei anderer Vergrößerung als die in Fig. 16—21 wiedergegebenen Eikerne gezeichnet wurden, daß also beide nicht ohne weiteres vergleichbar sind.

²⁾ Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 38. 1914. S. 187 ff.

für die Oberfläche der Kerne der gewöhnlichen Bastarde die Zahl 163 und für diejenigen der Kerne der Riesenbastarde die Zahl 254, die sich ungefähr wie 2:3 verhalten, während das für die Volumina (195 und 381) nicht gilt. Man könnte sich versucht fühlen, aus den hohen Zahlen zu schließen, daß in den Kernen der Riesenbastarde das gesamte väterliche Chromatin erhalten geblieben ist, doch wollen wir in dieser Beziehung uns nicht auf die Kerngrößen verlassen, sondern abwarten, bis uns künftige cytologische Untersuchungen¹⁾ über das Schicksal der väterlichen Chromosomen in den bastardierten Rieseneiern aufklären.

5. Der Vergleich der gewonnenen Ergebnisse mit den bei Kombination von Parthenogenese und Befruchtung erhaltenen und seine Bedeutung für die Frage nach der Ursache der Verschiebung der Vererbungsrichtung.

Es wurde bereits vorn darauf hingewiesen, daß die an bastardierten Rieseneiern gewonnenen Resultate für sich allein kein Licht auf die Frage werfen, ob die daraus hervorgehenden Mischlinge ihre größere Mutterähnlichkeit dem Überwiegen des Kernes oder des Plasmas über das normale Maß verdanken. Die Sachlage wird aber sofort anders, wenn wir die neuen Befunde mit den Resultaten meiner früheren Studien oder mit den Ergebnissen von HINDERERS Arbeit vergleichen. In diesen Arbeiten war u. a. gezeigt worden, daß die Nachkommen dann der Mutter ähnlicher werden, wenn der Eikern vor der Befruchtung durch Monasterbildung verdoppelt worden ist. Solche Eier haben dem Chromatingehalte nach ebenso große Kerne wie die Rieseneier mit einheitlichem Kern erster Größe, welche sicher keinen Anstoß zur Parthenogenese vor der Befruchtung erhalten hatten. Das, was die beiden Eisorten, aus denen im Gegensatz zu normalgroßen und normalkernigen Eiern mutterähnlichere Larven hervorgehen, gemeinsames unter sich haben, ist nur die verdoppelte Kernsubstanz. In ihr ist demnach in beiden Fällen die Ursache für die Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite zu suchen. Das ist jetzt als ein gesichertes Ergebnis unserer Forschungen an-

¹⁾ Ich habe dieselben deshalb bis jetzt noch nicht ausgeführt, weil ich erst alle isolierten Rieseneier zur Züchtung von Riesenbastarden benützen wollte, bis ich von letzteren 50 Stück erhalten haben würde. Wie man aus der Zahl der erhaltenen Riesenbastarde ersieht, konnte ich sogar diesen ersten Teil des Programmes nur teilweise ausführen.

zusehen. Damit soll aber keineswegs gesagt sein, daß dem Plasma der beiden Eisorten überhaupt kein Anteil an den beobachteten Phänomenen zukommt, werden wir doch im folgenden noch eine Möglichkeit kennen lernen, wie sich auch das Ooplasma am Bestimmen der Vererbungsrichtung beteiligen kann, und halte ich es doch für wahrscheinlich, daß für das spezielle Verhalten des Spermakernes, der in Eier mit Anstoß zur Parthenogenese eingedrungen, aber nicht mit dem Eikern verschmolzen ist, der Zustand des Ooplasma zum mindesten mit verantwortlich zu machen ist. HINDERER¹⁾ hat den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von den Ursachen der Verschiebung der Vererbungsrichtung vielleicht am besten ausgedrückt, indem er sagte, daß die größere Mutterähnlichkeit der Bastardlarven bei seinen und meinen Untersuchungen, soweit der Kern überhaupt in Betracht kommt, der größeren mütterlichen Kernmenge zuzuschreiben sei. Damit soll gesagt sein, daß immerhin noch andere Faktoren bei der Bestimmung der Vererbungsrichtung beteiligt sein mögen, soweit aber der Kern dabei in Betracht kommt, entscheidet dessen Quantität.

Angesichts einer Untersuchung von MASING²⁾ über den Nucleinsäuregehalt von ungefurchten Eiern und späten Furchungsstadien müssen wir aber dieses Resultat noch etwas präzisieren. Nach den Angaben dieses Forschers ist nämlich der Gehalt an Nucleinsäure in beiden Fällen derselbe, so daß es sich bei der Kernvermehrung während der Furchung im wesentlichen um eine Verlagerung von Substanzen aus dem Plasma in den Kern hinein handelt, wozu immerhin auch noch chemische Veränderungen kommen mögen. Auf Grund dieser Befunde müssen wir sagen, daß dann die Nachkommen der Mutter ähnlicher werden, wenn vor der Befruchtung die Substanzen im Kerninnern dadurch vermehrt worden sind, daß entweder durch die Kernvergrößerung, welche der Monasterbildung vorhergeht, kernbildende Stoffe aus dem Plasma in den Eikern hineinbefördert wurden, oder daß zwei Kerne von normaler Größe zu einem einheitlichen Riesenkern verschmelzen, wie das bei dem Material, das zu vorstehender Arbeit verwendet wurde, der Fall war. Die Kernsubstanzen, welche die Vererbungsrichtung bestimmen, sind also diejenigen, welche im Kerne in gesetzmäßiger Weise angeordnet sind. Nur sie

¹⁾ l. c.

²⁾ Zeitsch. f. physiol. Chemie. Bd. 67. 1910. Wir setzen im folgenden natürlich die Richtigkeit der MASINGSchen Resultate voraus, an denen zu zweifeln trotz der Einwendungen ROBERTSONS (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 37. S. 485) bis jetzt noch kein Grund vorliegt.

sind in dieser Hinsicht im aktiven Zustande, denn wären in demselben auch die kernbildenden Stoffe im Ooplasma, so dürfte die Verdopplung der Kerngröße durch Monasterbildung vor der Befruchtung nicht von Einfluß auf die Vererbungsrichtung sein.

6. Welches Licht werfen die bisher durch das Experiment gewonnenen Ergebnisse auf das Schwanken der Vererbungsrichtung in der Natur?

Es ist bekannt, daß die Bastarde der Kombinationen $\frac{\textit{Strongylocentrotus} \text{ ♂}}{\textit{Sphaerechinus} \text{ ♀}}$ und $\frac{\textit{Echinus} \text{ ♂}}{\textit{Sphaerechinus} \text{ ♀}}$ auch bei gleicher Temperatur, deren Schwanken nach DONCASTERS¹⁾ und meinen Untersuchungen²⁾ von einem gewissen Einfluß auf die Ausgestaltung der Bastardlarven sein kann, eine individuell sehr verschiedene Vererbungsrichtung zur Schau tragen können. Diese größere oder geringere Mutterähnlichkeit erklärt sich nur z. T. durch die Resultate meiner Arbeiten über die Kombination von Parthenogenese und Befruchtung und über die Bastardierung von Rieseneiern. Es sind nämlich nur die wirklich ausgesprochen der Mutter ähnlichen Formen mit dreikantigen Gitterstäben oder gar mit annähernd reinem *Sphaerechinus*-Skelet, die dadurch in ihrer Entstehung aufgeklärt worden sind. Solche Larven können in der Natur auf verschiedene Weise entstehen:

Erstens einmal, wenn ein Teil der Eier, wie das gelegentlich beobachtet worden ist, von selbst, d. h. ohne beabsichtigte Behandlung, einen Anstoß zur Parthenogenese erhalten hat. Dann müssen sich Ei- und Spermakern genau so verhalten, wie das in meinen beiden cytologischen Untersuchungen und in der Arbeit HINDERERS geschildert worden ist. Sodann aber kann in seltenen Fällen das Vorhandensein von Rieseneiern für das Auftreten von sehr mutterähnlichen Larven in unbehandelten Kulturen verantwortlich sein; und endlich ist auch die Möglichkeit gegeben, daß eine Kernvergrößerung in Eiern von gewöhnlicher Größe durch das Unterbleiben der Ausstoßung des zweiten Richtungskörperkernes und dadurch eine Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der Mutter zustande kommen kann.

Zur vollständigen Erklärung des Schwankens der Vererbungsrichtung bei den Bastardlarven genügt aber die auf die eine oder andere Weise zustande gekommene Kernvergrößerung vor der Be-

¹⁾ Phil. Trans. Royal Soc. London. Series B. Vol. 196. 1903. p. 119.

²⁾ Vererbungsstudien II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 21. 1906. S. 177.

fruchtung deswegen nicht, weil aus Eiern mit Kernen von anscheinend derselben Größenordnung doch der Mutter verschieden ähnliche Nachkommen entstehen können. Das zeigt sich z. B. deutlich, wenn wir die in dieser Arbeit abgebildeten Bastarde aus normalgroßen und aus Rieseneiern unter sich vergleichen. Wohl sind die letzteren der Mutter viel ähnlicher als die ersteren, aber untereinander sind sie doch wieder in verschiedenem Maße dem mütterlichen Typus genähert; und auch die Bastarde aus normalgroßen Eiern zeigen in dieser Hinsicht ein Schwanken, wenn es ihnen auch nicht gelingt, der Mutter so ähnlich zu werden, wie im allgemeinen die Riesenslarven.

Die Betrachtung der Abbildungen in HINDERERS Arbeit lehrt das gleiche. Auch da gibt sich bei den Bastarden, die aus Eiern mit Kernen von doppelter als normaler Größe stammen, ein recht verschieden starkes Hervortreten der mütterlichen Merkmale zu erkennen, wenn auch die Vererbungsrichtung der großkernigen Larven bedeutend mehr nach der Mutter hin liegt, als bei den Larven aus normalkernigen Eiern.

Wie ist dieses Schwanken der Vererbungsrichtung, das bei Tieren aus Eiern mit Kernen von anscheinend derselben Größenordnung vorkommt, zu erklären?

Es liegt natürlich am nächsten, hierfür die geringfügigen Schwankungen in der Kerngröße, die auch bei Kernen von einer und derselben Größenordnung zu erkennen sind, nicht nur der Eier, sondern auch der Spermaköpfe — denn daß die Spermakerne ebenso wie die Eikerne in Frage kommen, ist selbstverständlich ¹⁾ — verantwortlich zu machen. Ich stehe jedoch dieser Alternative, zum mindesten was die Eikerne anbetrifft, skeptisch gegenüber, da es erstens zweifelhaft ist, ob die geringen individuellen Schwankungen in der Eikerngröße wirklich auf einem verschiedenen Chromatingehalt und nicht vielmehr auf irgendwelchen für die Vererbung gleichgültigen Nebenumständen beruhen, und da es zweitens gar nicht feststeht, ob die kleineren individuellen Größenschwankungen der Eikerne, selbst wenn sie einen verschiedenen Chromatingehalt zur Grundlage haben, von einem deutlichen Einfluß auf die Vererbungsrichtung sein können;

¹⁾ Bei den verschiedensten Tieren sind bekanntlich neben normalen auch Riesenspermatozoen aufgefunden worden, die ihre Entstehung der Unterdrückung der einen oder beider Reifungsteilungen verdanken. Solche großkernige Spermatozoen müßten meiner Meinung nach sehr vaterähnliche Nachkommen ergeben, falls mit ihnen Bastardierung gelänge.

fand ich doch früher¹⁾, daß bei einer Vergrößerung des Kerndurchmessers von 3,9 auf 4,2 Teilstriche²⁾ i. D. eine deutliche Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der Mutter noch nicht zu konstatieren war, die sich dagegen in auffallender Weise zu erkennen gab, wenn der Durchmesser 4,4 Teilstriche i. D. erreicht hatte.

Halte ich demnach diese erste Erklärungsmöglichkeit für zweifelhaft, so glaube ich mit der folgenden Hypothese, die sich auf das Vorkommen von kernbildenden Substanzen im Ooplasma stützt, eher das Richtige zu treffen. Sie besteht in der Annahme eines verschiedenen großen Vorrates an diesen Stoffen in den einzelnen Eiern. Diejenigen Eier, welche mehr davon besitzen, sind offenbar beim Aufbau ihrer Kerne den andern mit einem geringeren Vorrat gegenüber im Vorteil und werden bei Bastardbefruchtung infolgedessen mutterähnlichere Larven liefern als letztere. So würden sich die geringfügigeren Schwankungen der Vererbungsrichtung bei den Bastarden aus sonst gleichartigem Eimaterial erklären, also sowohl das verschiedene Aussehen der Larven aus normalgroßen Eiern mit einfachem Kern, wie das jener aus normalgroßen Eiern mit verdoppeltem Kern oder das Schwanken der Mutterähnlichkeit bei den Riesenbastarden.

Unsere Gesamtansicht von der Bestimmung der Vererbungsrichtung bei den Seeigelbastarden würde sich somit dahin zusammenfassen lassen, daß man dieselbe für abhängig erklärt erstens von dem Größenverhältnis der beiderlei Geschlechtskerne, wobei angesichts der bis jetzt vorliegenden Resultate zu beachten ist, daß letztere beträchtlich an Größe differieren müssen, und zweitens, soweit die Eier in Betracht kommen, auch von den im Ooplasma vorhandenen Mengen an kernbildenden Stoffen. Dabei würden die größeren Schwankungen in der Vererbungsrichtung, die in der Natur nur verhältnismäßig selten zu treffen sind, durch den ersten, die kleineren überall vorkommenden durch den letzteren Faktor hervorgerufen werden. Von diesen beiden Schlußfolgerungen ist die erste keine Hypothese mehr; es bleibt dagegen der Zukunft überlassen, auch aus der zweiten eine Tatsache zu machen³⁾.

¹⁾ Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 24. 1907. S. 191.

²⁾ 1 Teilstrich = $\frac{1}{400}$ mm.

³⁾ Meine Hypothese von der Bedeutung der Menge kernbildender Stoffe im Ooplasma für die Vererbungsrichtung kommt mir wahrscheinlicher vor als die eben in vorläufiger Mitteilung publizierte von OTTO KOEHLER (Ber. Naturf. Ges. Freiburg. Bd. 20. 1914), der für die Vererbungsrichtung das Alter der Ge-

7. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1) Die Rieseneier von *Sphaerechinus granularis* bringen nach Kreuzbefruchtung mit Samen von *Strongylocentrotus lividus* Larven hervor, welche der Mutter viel ähnlicher sind als Larven aus normalgroßen Eiern.

2) Zur Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite ist ein Anstoß zur Parthenogenese nicht unbedingt notwendig, es kann dieselbe vielmehr auch durch das Verschmelzen zweier Eier zu einem vor der Befruchtung zustande kommen.

3) Die Verschiebung der Kernplasmarelation im unbefruchteten Ei zugunsten des Kernes ist zum größeren Mutterähnlichwerden der Larven nicht erforderlich.

4) Die Rieseneier und die normalgroßen, welche ihren mütterlichen Vorkern durch Monasterbildung verdoppelt haben, weisen beide nur das eine Gemeinsame auf, daß sie einen doppelt so großen Kern als die gewöhnlichen Eier besitzen. Da nun beide der Mutter ähnlichere Larven liefern als letztere, so muß der Grund hierfür in der Verdopplung der mütterlichen Kernsubstanzen gesucht werden.

5) Nur diejenigen Kernsubstanzen sind in bezug auf die Bestimmung der Vererbungsrichtung im aktiven Zustand, die im Kerne in gesetzmäßiger Weise angeordnet sind.

6) Trotzdem mögen auch jene kernbildenden Stoffe, welche im Ooplasma vorhanden sind, von Einfluß auf die Vererbungsrichtung sein, insofern jene Eier mit einem Mehr an diesen Stoffen beim Auf-

schlechtszellen verantwortlich macht. Gegen diese Vermutung KOEHLERS sprechen nicht nur meine eigenen Erfahrungen, sondern vor allen Dingen die Resultate der KOEHLERSchen Versuche selbst. Wenn er fand, daß durchschnittlich jüngere Gameten die elterlichen Merkmale entweder gerade so stark oder stärker oder schwächer als ältere Geschlechtszellen vererben, so würde ich daraus schließen, daß zwischen dem Alter der Geschlechtszellen und ihrer Fähigkeit, die elterlichen Merkmale zu übertragen, überhaupt kein gesetzmäßiger Zusammenhang besteht. Diesen gesetzmäßigen Zusammenhang bringt KOEHLER deshalb auch nur durch die Einführung einer Hypothese zustande, nämlich durch die Annahme, daß »die vererbende Kraft« der Geschlechtszellen mit zunehmendem Alter derselben bis zu einem bestimmten Maximum ansteigt und dann wieder allmählich absinkt. Von einer »beobachteten« Abhängigkeit der Vererbungsrichtung vom Alter der Geschlechtszellen kann also gar keine Rede sein, sondern nur von einer Vermutung, die mir persönlich recht unwahrscheinlich vorkommt. Die Sachlage wird auch dadurch nicht besser, wenn man für das Wort »Alter« das Wort »Reifegrad« verwendet; die Hypothese bleibt auch so, was sie war. Nachtrag vom 4. V. 14.

bau der mütterlichen Anteile der Furchungskerne günstiger daran sind als die mit einem Weniger.

Heidelberg, den 21. Februar 1914.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

<i>aqu</i>	anale Querstäbe,	<i>m</i>	Mund,
<i>asch</i>	anale Scheitelbalken,	<i>md</i>	Mitteldarm,
<i>ast</i>	Analarmstützen,	<i>osch</i>	orale Scheitelbalken,
<i>ed</i>	Enddarm,	<i>ost</i>	Oralarmstützen,
<i>g</i>	Gabelungsstelle der analen Scheitelbalken,	<i>isk</i>	überzählige Skeletstücke,
<i>hs</i>	horizontale Seitenstäbe,	<i>vd</i>	Vorderdarm.

Tafel XXVIII.

- Fig. 1. Pluteus von *Strongylocentrotus lividus*. Väterliche Form.
 Fig. 2. Pluteus von *Sphaerechinus granularis*. Mütterliche Form. Die beiden Figuren sind Kopien aus der IV. Vererbungsstudie.
 Fig. 3. *Sphaerechinus*-Eier von normaler Größe aus einem Versuch vom 1. IV. 13. Gezeichnet bei ZEISS Obj. C und Ok. IV mit eingeschobenem Tubus.
 Fig. 4—8. Fünf Bastarde der Kombination $\frac{\text{Str. } \delta}{\text{Sph. } \varphi}$ aus Eiern von normaler Größe.
 Fig. 9. Rieseneier von *Sphaerechinus* aus derselben Kultur wie die in Fig. 3 bei gleicher Vergrößerung abgebildeten Eier von normaler Größe.
 Fig. 10—14. Fünf Bastarde der Kombination $\frac{\text{Str. } \delta}{\text{Sph. } \varphi}$ aus Rieseneiern. Gezeichnet ebenso wie Fig. 4—8 bei ZEISS Obj. C und Ok. II.

Fig. 4.

Fig. 6.

Fig. 12.