

Aus dem Biologischen Institut der Universität Berlin.

Über künstliche Entwicklungserregung bei Amphibien.¹⁾

Von
Fritz Levy.

Hierzu 8 Textfiguren.

Im Jahre 1762 entdeckte der Genfer Naturforscher und Philosoph Bonnet die Parthenogenese bei der Reblaus *Phylloxera vastatrix*. Seine briefliche Mitteilung, die der berühmte Physiker Réaumur der Pariser Akademie vorlegte, erregte damals grosse Bedenken: „gegen eine Entdeckung, welche einem allgemeinen und durch alle bisherigen Erfahrungen einmütig bestätigten Gesetz entgegen wäre“. Seit dieser wichtigen Beobachtung haben sich viele Biologen mit den Vorgängen bei der Parthenogenese beschäftigt. Die Literatur ist auf botanischem wie zoologischem Gebiete beträchtlich angewachsen; aber erst in den letzten Jahrzehnten beginnt eine Klärung der Vorgänge einzutreten. Nach den grundlegenden Arbeiten von R. Hertwig, Loeb, Delage u. a. kam zu der bis dahin bekannten „natürlichen“ Parthenogenese auch noch die sogenannte „künstliche“ Parthenogenese. Die Untersuchungen darüber befassten sich fast alle mit Avertebraten, vorwiegend Echinodermen, dann auch Würmern und Mollusken. Ich darf es mir versagen, näher auf ältere Arbeiten über Parthenogenese bei Wirbeltieren, wie die von Schenk, Oellacher u. a. einzugehen, da es sich dort zumeist um Reifungserscheinungen des Eies handelt.

Bataillon, der sich schon seit vielen Jahren mit der künstlichen Entwicklungserregung bei Amphibien befasste, gelang es im Jahre 1910 diese Entwicklungserregung auszulösen. Nach ihm haben Dehorne, Henneguy, Brachet und McClendon diese Versuche wiederholt. Bis jetzt ist es anscheinend nur Delage bei seinen zwei Seeigeln gelungen, durch künstliche Entwicklungserregung erzeugte Embryonen durch das kritische

¹⁾ Nach einem in der Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin in der Sitzung vom 17. Dezember 1912 gehaltenen Vortrage.

Stadium der Metamorphose hindurchzubringen. Im Jahre 1912 gelang es mir, zwei nach der Methode von Bataillon erzeugte Frösche zu erzielen. Ich habe diese Versuche neben meinen Lichtversuchen über Teilentwicklungen aufgenommen, da mir die Versuchsanordnung die Aussicht zu bieten schien, in mancherlei Beziehung theoretisch wichtige Aufschlüsse zu geben. Leider sind die Versuche noch nach keiner Richtung hin vollständig abgeschlossen; trotzdem glaube ich, da meine bisherigen Ergebnisse in nicht unwesentlichen Punkten über die anderer Autoren hinausgehen, schon heute berechtigt zu sein, als vorläufige Mitteilung das zu veröffentlichen, was ich in diesem Jahre gefunden habe. Ich hoffe im nächsten Jahre bereits in der Lage zu sein, nach einem weit grösseren Materiale umfassendere und vielleicht auch zwingendere Angaben zu machen. Es wird aber, dessen bin ich mir wohl bewusst, noch vieler Versuche und Untersuchungen bedürfen, bis es gelingen wird, alle Lücken der Beweisführung in dem Bauplan auszufüllen, dessen Entwurf ich im Anschluss an meine Versuchsergebnisse versucht habe.

Methode.

Bei allen Versuchen wurde mit Einhaltung peinlichster Asepsis gearbeitet, nach den Vorschriften, wie sie in der operativen Medizin und Bakteriologie üblich sind. Alle Instrumente wurden durch Kochen, die Tücher und Glassachen durch strömenden Dampf sterilisiert. Die Versuchstiere trennte ich, sobald sie mir gebracht wurden, aus der Copula und bewahrte sie nach Geschlechtern getrennt bis zum Versuche auf. Zuerst wurden die Weibchen decapitiert, auf ein steriles Tuch gelegt und, wie es heute in der Chirurgie üblich ist, zu gründlicher Desinfektion und sicherer Abtötung aller Spermatozoen, die etwa am Leibe hafteten, über den ganzen Leib mit Jodtinktur angestrichen. Besondere Aufmerksamkeit wurde auf den Anstrich der Kloaken-gegend verwandt. Mit steriler Schere und Pinzette öffnete ich dann die Bauchhaut, mit einer zweiten sterilen Schere und Pinzette, die also sicher weder mit Spermatozoen, noch mit Jodtinktur an der Bauchhaut in Berührung gekommen waren, den sogenannten Uterus. Mit einem sterilen Glasstabe wurden 50—60 Eier in kleinen Gruppen auf einen sterilen Objektträger verteilt und unter einem binokularen Mikroskop angestochen.

Das Hauptinstrument (Fig. 1) ist ein rechtwinklig gebogener Glasstab, dessen kürzerer Schenkel in eine kleine Kugel endet. In diese Kugel ist ein 20, 30 oder 50 μ dicker Draht aus Platin oder Platin mit 10 % Iridium eingeschmolzen. Bei einer grossen

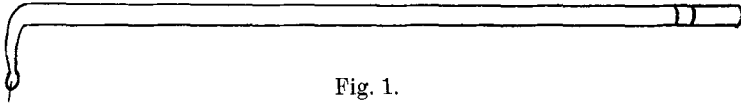


Fig. 1.

Anzahl von Versuchen wurden die Drähte in 0,3 % NaCl oder in Blut der Mutter eingetaucht. Bataillon glaubt dadurch günstigere Ergebnisse zu erzielen; ich kann darüber heute noch kein abschliessendes Urteil abgeben.

Nach dem Anstechen wurden die Eier in sterile Satten mit Leitungswasser abgespült. Das Leitungswasser habe ich nicht sterilisiert, da es sicher in den Leitungen keine lebenden Spermatozoen enthält. Eine Serie Kontrolleier wurde, ohne dass ihnen irgend etwas geschah, aus dem Uterus in Wasser gelegt, um zu beweisen, dass sicher an die Eier keine Spermatozoen herangekommen waren. Das erwies sich auch so; denn in keinem Versuche konnte ich in diesen Kontrollsatten auch nur eine Furchung sehen. Wenn bei den Eiern der Versuche und der Kontrolle die Gallerte schon stark aufgequollen war, legte ich eine zweite Kontrolle an. Die Eier dieser Serie wurden in üblicher Weise künstlich befruchtet, um einen Anhalt zu liefern, ob die Eier überhaupt entwicklungsfähig waren. Dieser zweiten Kontrolle verdankte ich die Erklärung, warum in einigen Versuchen die Resultate vollkommen negativ ausfielen. Erst wenn Furchungen aufgetreten waren, also nach etwa $3\frac{1}{2}$ —4 Stunden bei 15° C., legte ich zu besserer Durchlüftung Elodea in die Satten; so kann also die Elodea keine Spermatozoen übertragen haben.

Versuche und Ergebnisse.

Wir haben im ganzen etwa 8000 Eier¹⁾ angestochen von: *Rana temporaria* (fusca), *arvalis*, *esculenta*, *Bufo vulgaris*, *Triton cristatus* und *taeniatus*. Bei den Tritonarten war es wegen der Festigkeit der Gallerte nicht möglich, das Anstechen der Eier

¹⁾ Es wäre mir kaum möglich gewesen, die Versuche in diesem Umfange durchzuführen, wenn ich nicht die hingebende Unterstützung des Herrn stud. med. Heinrich Strohmann gehabt hätte, dem ich auch an dieser Stelle noch einmal meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.

ohne zu starke Schädigung auszuführen. Bei *Bufo vulgaris* erzielte ich einige Furchungen, die aber zumeist mehr oder minder Barockfurchungen waren. Die Schuld daran ist wohl zu nicht geringem Teil dem Umstande zuzuschreiben, dass die Eier beim Herausziehen der Schnüre etwas gezerrt werden. Die Froscheier stellten sich fast alle nach dem Anstich polar ein, von ihnen haben sich in manchen Versuchen bis zu 20 % gefurcht, in anderen 2 % oder auch fast gar nichts, durchschnittlich etwa 9,75 %. Diese Ergebnisse sprechen sehr dafür, wie es auch Delage bei Echinodermen annahm, dass das Ei Stadien hat, in denen es mit mehr

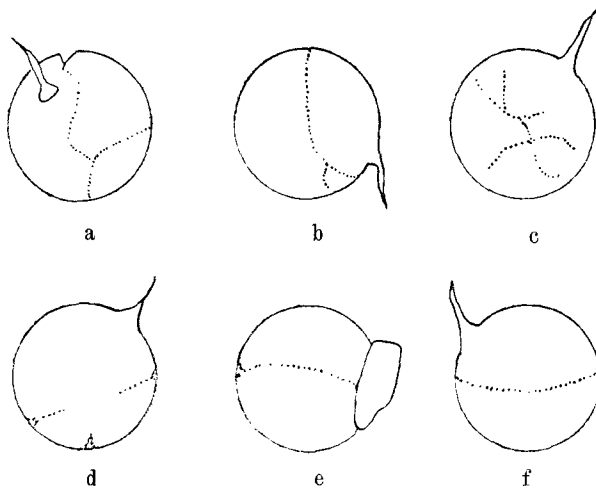


Fig. 2.

Erfolg als in anderen zu künstlicher Entwicklungserregung gebracht werden kann. So erhielt ich etwa 800 Furchungen, von denen viele anscheinend normal, die übrigen aber barock gestaltet

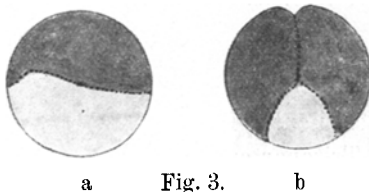


Fig. 3.

waren. Fig. 2 und 3 geben davon einen Überblick. Die kleinen Spitzen in Fig. 2 sind Extraovate, die immer an den Stichstellen austreten und später wie Fremdkörper durch die Gallerte ausgestossen werden. Fig. 2 f zeigt

eine bis auf das Extraovat vollkommen normal aussehende Furchung; es erhellt daraus auch, dass das Extraovat nichts mit der ersten Furchungsebene zu tun zu haben scheint. In Fig. 3 habe ich zwei

sehr interessante Barockfurchungen bei *Rana esculenta* skizziert. Bei 3 a verläuft die erste Furchungsebene gerade an der Grenze von animale und vegetativem Pol, bei 3 b hat sich nur der animale Pol gefurcht. Im ganzen haben sich 24 Embryonen über die Gastrula hinaus entwickelt, aber nur 11 von ihnen verliessen die Gallert-hülle und wurden frei schwimmende Kaulquappen, die auch mehr oder minder bald starben. Es zeigten sich verschiedene Missbildungen, wie *Spina bifida*, Verkrümmungen u. a. Eine Kaulquappe starb während der Metamorphose, als die Hinterbeine schon gut entwickelt waren und Stummel von Vorderbeinen gerade sichtbar zu werden anfangen. Zwei wurden Frösche, die an Land gingen, davon eine *Rana temporaria* (*fusca*) und eine *Rana esculenta* var. *ridibunda*. Die *Rana esculenta* lebte nur drei Tage auf dem Lande und starb als sie noch einen kleinen Schwanzstummel hatte. Die *Rana temporaria* lebte etwa einen Monat als Frosch. Die Aufzucht dieser Jungfrösche ist ungemein schwer, so habe ich zwar Kontrolltiere von *Rana temporaria*, die jetzt noch leben, aber leider keine von *Rana esculenta*. Die Aufzucht wurde mir sehr erleichtert durch Anlegen einer Anzahl Kulturen von *Drosophila*.¹⁾



a Fig. 4. b

Rana temporaria (*fusca*). Am 21. März 1912 a in üblicher Weise künstlich befruchtet, b durch Anstich des Eies mit einem in das Blut der Mutter eingetauchten Platindraht von 20 „ Durchmesser erzeugt. Am 26. Juli 1912 unmittelbar nach dem Tode in natürlicher Grösse photographiert.

Wie Fig. 4 zeigt, ist der durch künstliche Entwicklungserregung erzeugte Frosch nur etwa halb so gross als das gleich

¹⁾ Für die freundliche Sendung der Stammkultur bin ich Herrn Dr. Paul Kammerer in Wien zu grossem Danke verpflichtet.

alte Kontrolltier. Schon während der ganzen Entwicklung als freilebende Kaulquappen wurde an ihnen die Beobachtung gemacht, dass die Versuchstiere hinter den Kontrollen an Grösse zurückblieben. Die Tiere stammen aus reifen Eiern, d. h. aus Eiern, die durch Reduktionsteilungen ihre Kernmasse auf die Hälfte vermindert haben. Es ist natürlich von grossem Interesse, zu erfahren, ob sich die Chromosomenzahl reguliert, und ob die Chromatinmasse ergänzt wird, ob also die künstlich erzeugten Embryonen dieselben Kerngrössen wie die normalen Kontrolltiere haben. Zur Bestimmung der Chromosomenzahl schnitt ich von einigen der oben erwähnten 11 Kaulquappen wie den gleichalterigen Kontrollen die äusserste Schwanzspitze ab. Dieser kleine Eingriff erwies sich als vollkommen harmlos. Es stösst auf grosse Schwierigkeiten, genaue Chromosomenzahlen anzugeben, ich glaube aber doch nach mehreren günstig liegenden Äquatorialplatten sagen zu können, was auch Bataillon angibt, dass in den Versuchstieren kaum mehr als 12, sicher aber nicht etwa 24 wie bei den Kontrollen zu sehen waren. Nach Boveri steht die Zahl der Chromosomen im direkten Verhältnis zur Kerngrösse. Zur richtigen Deutung der Messungsbefunde ist eine kleine mathematische Erwägung nötig. Der Kern ist aller Wahrscheinlichkeit nach zumeist als ein körperliches und nicht als ein flächenhaftes Gebilde zu

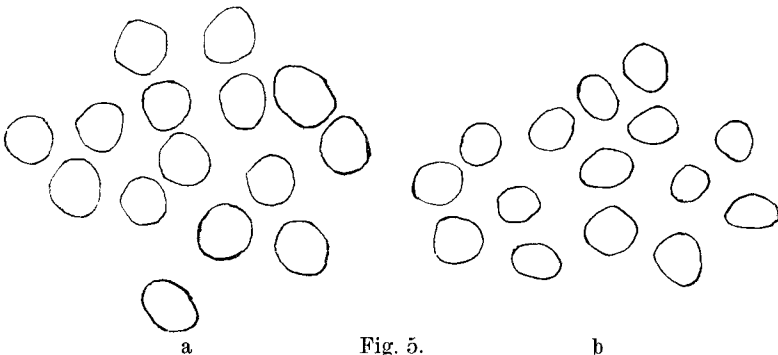


Fig. 5.
Knorpelkerne. 1000fache Vergröss. a = Kontrolltier, b = Versuchstier.

betrachten. Wenn man sich die Kerne, um sich die Verhältnisse klarzumachen, der Einfachheit halber als Kugeln vorstellt, wobei ϱ den Radius im Kerne des Kontrolltieres, r den Radius im Kerne des Versuchstieres bezeichnen möge, so ergibt sich folgende Berechnung:

Angenommen, die Kernvolumina verhalten sich

$$\frac{4\pi}{3} r^3 : \frac{4\pi}{3} q^3 = \frac{1}{2}$$

dann ist $\frac{r^3}{q^3} = \frac{1}{2}; r = \sqrt[3]{\frac{q^3}{2}} = \frac{q}{2} \sqrt[3]{4} = q \cdot 0,7937$

$$\frac{r}{q} = 0,7937$$

$$\frac{r^2}{q^2} = 0,6299$$

$$\frac{r^3}{q^3} = 0,5$$

Aus dieser Berechnung ergibt sich nun praktisch: Wenn die Kerne sich in ihrer Gestalt der Kugelform nähern, verhalten sich die Durchmesser etwa wie 4:5. Bei der Zeichnung wie

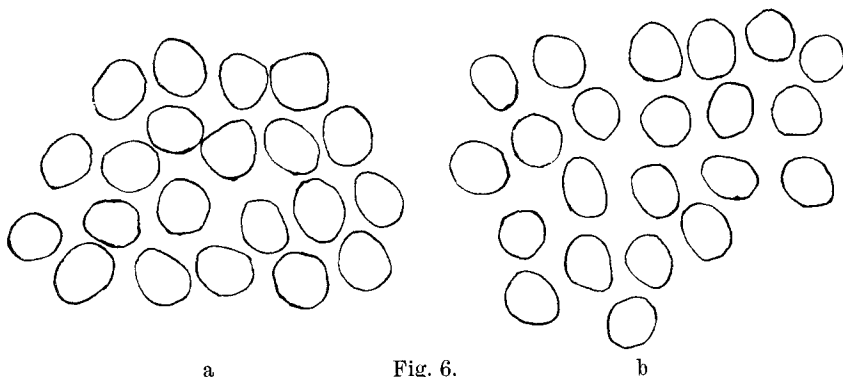


Fig. 6.

Kerne aus der den Ependymzellen am nächsten liegenden Kernschicht der grauen Substanz des Rückenmarkes. 1000fache Vergrößerung.

a = Kontrolltier, b = Versuchstier.

bei der Photographie kann ein einzelner Kern, sei es ungünstig liegen, sei es im Schnitt oder in der photographischen Einstellung nicht mit seinem grössten Umfange getroffen sein. Bei den Zeichnungen haben wir von jedem Kern immer den grössten Umfang gezeichnet, bei der Mikrophotographie ist natürlich nur auf eine Ebene scharf eingestellt. Die wahren Vergleichswerte ergeben die Integrale über die Gesamtheit der Flächen auf jeder Seite. Die Zeichnungen sind mit Zeiss' Apochromat-Immersion 2 mm N. A. 1,30 und Kompensationsokular 8 bei einem Abstand von 25 cm vom Okular zur Zeichenfläche mit Hilfe des Edinger-

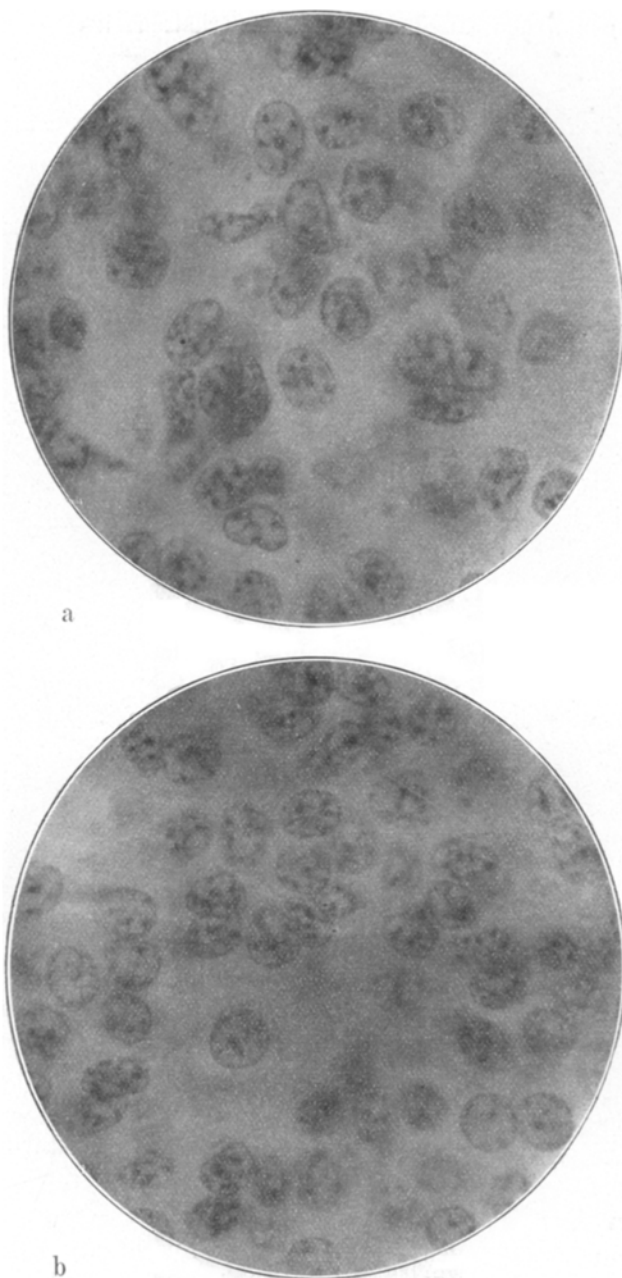


Fig. 7.

Mikrophotographien von Kernen aus der den Ependymzellen am nächsten liegenden Kernschicht der grauen Substanz des Rückenmarkes. 1000 fache Vergr. a = Kontrolltier, b = Versuchstier. Es ist beachtenswert, dass bei gleich grossem Gesichtsfeld bei b bedeutend mehr Kerne sichtbar sind als bei a.

schen Zeichenapparates entworfen; die Vergrößerung ist also etwa 1000fach. Auch Fig. 7, eine Mikrophotographie aus der den Ependymzellen am nächsten liegenden Kernschicht der grauen Substanz des Rückenmarkes, die auch bei etwa 1000facher Vergrößerung hergestellt ist, bestätigt bei Berücksichtigung aller Fehlerquellen wie die Zeichnungen die Annahme, dass die durch Anstich mit dem Platindraht erzeugten Tiere nur die halbe Kernmasse enthalten. Fig. 8 stellt ganze Erythrozyten mit ihren

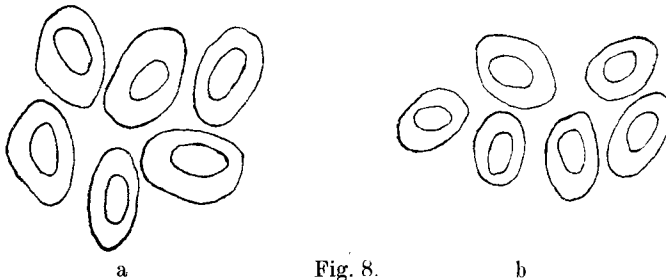


Fig. 8.
Erythrozyten mit ihren Kernen. 1000fache Vergröss. a = Kontrolltier, b = Versuchstier.

Kernen dar. Die Zellgrößen bei Kontroll- und Versuchstieren verhalten sich infolge der von Richard Hertwig beschriebenen Kernplasmarelation wie die Kerngrößen. Wenn ich diese Befunde unter Berücksichtigung der Boverischen Regel mit den gesehenen Mitosenbildern zusammen betrachte, glaube ich mit Sicherheit annehmen zu dürfen, dass die Versuchstiere nur die halbe Chromosomenzahl haben, also „haploid“ sind. Die in dieser Arbeit abgedruckten Photographien und Zeichnungen sind nach Schnitten durch die in Fig. 4 abgebildeten Frösche gemacht. Natürlich habe ich auch eine grosse Anzahl Zeichnungen von anderen Versuchstieren gemacht, die entsprechende Werte ergeben.

Besprechung.

Bisher war es gelungen, im normalen Befruchtungsvorgange zwei Faktoren zu erkennen: die Entwicklungserregung und die Vererbung elterlicher Erbmassen. Die erfolgreichen Versuche mit künstlicher Entwicklungserregung und die zytologischen Befunde weisen uns, glaube ich, noch auf einen dritten recht wesentlichen Faktor hin: die Erhaltung der Fortpflanzungsfähigkeit. Genaue und zwingende Erörterungen über künst-

liche Entwicklungserregung, Parthenogenese und normale Befruchtung können nur bei Tierarten gemacht werden, bei denen wir die Kerngeschichte, den normalen Verlauf der Reifungsvorgänge in den Geschlechtszellen genau kennen. Aus diesem Grunde habe ich auch die Spermiogenese der verschiedenen Rana-Arten zu untersuchen unternommen. Leider sind diese Untersuchungen erst für eine Art, *Rana esculenta*, soweit gefördert, dass ich hoffe, sie in wenigen Wochen veröffentlichen zu können. Es würde zu weit führen, hier auch nur eine kurze Darstellung des Reduktionsproblems, um das es sich hier handelt, zu geben. Die Literatur ist bereits ins Ungemessene gewachsen. Vortreffliche Zusammenstellungen darüber finden sich bei Korschelt und Heider, bei Fick und in Oskar Hertwigs Allgemeiner Biologie. Ich möchte hier nur kurz aus meiner demnächst zu veröffentlichenden Mitteilung vorwegnehmen, dass bei *Rana*, ähnlich wie es King bei *Bufo* beschreibt, nach dem Synapsisstadium sich je zwei Chromosomen Ende an Ende zusammenfinden. Diese ringförmigen Tetraden gehen in eine nach Flemmings Bezeichnung „heterotypische“ Mitose; diese zeigt die sogen. „Tonnenform“. Aus ihr gehen durch Querteilung Dyaden hervor. Die Dyaden bilden keinen Ruhekern, sondern gehen gleich wieder in Mitose, aus der Monaden entstehen. Betreffs der Einzelheiten verweise ich auf meine demnächst in diesem Archiv erscheinende Arbeit.

Wir fanden, dass die durch künstliche Entwicklungserregung erzeugten Kaulquappen und Frösche in ihren Kernen haploid sind. Dieselbe Beobachtung beschreibt Günther Hertwig. Bei seinen Versuchen mit Radiumschädigungen von Ei oder Sperma hat er bis zu 10 Tage alte Larven bekommen, die, wie er angibt, haploide Kerne hatten. Er sagt dazu: „Der haploide Kern kann sowohl von der Mutter, als auch vom Vater geliefert werden.“ Der erste Fall entspricht meinen Versuchen, der zweite dem Vorgange, den wir mit Delage als Merogonie zu bezeichnen pflegen. Auch Oppermann hat, wie er mir freundlichst mitteilte, bei seinen Bestrahlungen an Forelleneiern ähnliche Befunde wie Günther Hertwig erhoben. Hier müssen noch zwei Arbeiten in Erwägung gezogen werden, die von Kupelwieser: „Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma“, und die von G. Hertwig: „Über das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins“.

Auf das Verhältnis der normalen Parthenogenese komme ich später zu sprechen. Bei Günther Hertwigs und Oppermanns Versuchen geht der Spermakern aus wenig geschädigten Spermatozoen noch eine Amphimixis ein; G. Hertwig weist mit Recht darauf hin, dass wir es hier mit ähnlichen Verhältnissen zu tun haben wie bei den Bastarden. Aber lediglich die Tiere, die aus schwach geschädigtem Sperma entstanden sind, entsprechen den echten Bastarden, denn Günther Hertwig gibt ferner an, dass das stark beschädigte Spermachromatin ausgeschieden wird, wie bei Kupelwieser der Mytilusspermakern. Dadurch haben wir in diesen Fällen praktisch auch eine asperme Entwicklungserregung. Die Tiere entwickeln sich rein monokaryotisch. Mit vollem Recht glaube ich, können wir dazu auch noch die Meroгонie rechnen, die ja durch das Fehlen des Eikerns auf dasselbe herauskommt. Leider liegen keine neueren Untersuchungen über die Reifeteilungen bei Echinodermen vor. Nach meinen Befunden bei der Spermiogenese bei *Rana* glaube ich, dass es nicht allzu gewagt ist, folgende Hypothese, die ich vorläufig aber selbst noch als Arbeitshypothese betrachte, aufzustellen:

Eikern wie Spermakern sind gleichwertige Gebilde, die jedes für sich bei Vorhandensein einer geeigneten Plasmamenge durch verschiedene zur Zeit ihrer Wirkung nach unbekannt Reize zur Entwicklung eines Embryo mit haploiden Kernen angeregt werden können. Tritt im normalen Verlauf der Reifeteilungen bei der betreffenden Tierart eine Reduktion ein, so muss das Tier, das schon in den Somazellen haploide Kerne hat (was wenig wahrscheinlich ist), unter Änderung des Reifungsmodus die Reduktion ausfallen lassen oder es wird nicht geschlechtsreif. Leider ist es mir bisher nicht gelungen, einen Frosch bis zu dem Alter zu bringen, in dem er geschlechtsreif werden müsste, ich hoffe dabei in späteren Versuchen mehr Glück zu haben. Als Einwand könnte gegen diese Hypothese erhoben werden, dass der eine Seeigel von Delage Spermatozoen entwickelt hat. Dagegen ist zu bemerken, dass bei Echinodermen vielleicht auch normal Parthenogenese vorkommt; ihre Spermiogenese ist zudem nicht genügend bekannt. Im Gegensatze zu Wilson, Morgan u. a. beschreibt Delage, dass seine durch künstliche Entwicklungs-

erregung erzeugten Seeigel diploid waren. Kernmessungen hat er nicht vorgenommen, wie er mir mitzuteilen, die Liebenswürdigkeit hatte. Über die Verhältnisse bei normaler Parthenogenese verweise ich auf die einschlägige Literatur. Mit vortrefflicher Klarheit hat jüngst Schleipp die Resultate der Untersuchungen über Reifeteilungen bei Parthenogenese zusammengestellt:

„Obligatorisch parthenogenetische Eier, d. h. solche, die nicht befruchtet werden können, verhalten sich bei ihren Reifungsteilungen verschieden; stets aber unterbleibt die Reduktion der Chromosomenzahl. Fakultativ parthenogenetische Eier, d. h. solche, die sich befruchtet oder unbefruchtet entwickeln können, erfahren stets eine Zahlenreduktion; sie entwickeln sich mit der halben Chromosomenzahl zu Männchen, in deren Spermatogenese dann die Reduktion der Chromosomenzahl ausfällt. Bei jeder ist nicht nur eine fortdauernde Verminderung der Chromosomenzahl schlechtweg, sondern auch der Zahl der verschiedenen Chromatin-einheiten verhütet, falls eine Verschiedenheit zwischen denselben besteht.“

In ähnlicher Weise äussern sich die Botaniker. Eine Aufregulierung in der Art, wie sie Brachet gesehen zu haben glaubt, erscheint mir wenig wahrscheinlich. Es ist sicher recht schwer, nach Schnitten die genaue Chromosomenzahl zu bestimmen, da durch Anschneiden der Schleifenchromosomen oder Überdeckungen leicht Irrtümer möglich sind. Unverständlich bleiben mir Dehornes Befunde, der beim normalen Frosch zwölf, bei den durch Anstechen gewonnenen Larven sechs gezählt hat. Aus der hoch interessanten Arbeit von Kostanecki über *Macra* ersehen wir, ähnlich wie aus Bataillons Arbeiten, wie seltsame, meist wohl als pathologisch aufzufassende Mitosenformen bei der Bildung von Larven durch künstliche Entwicklungserregung auftreten. Er hat sicher recht, dass es ebenso wichtig ist, den Weg zur Larve, wie deren Kernverhältnisse kennen zu lernen. Weder bei Tieren noch bei Pflanzen ist bis jetzt ein Fall von Aufregulierung sichergestellt.

Die Anschauung von Loeb und vielen anderen Autoren bringt die künstliche Entwicklungserregung in Verbindung mit der Parthenogenese. Diese hängt sicher eng mit der normalen Befruchtung zusammen aus der sie wohl auch hervorgegangen ist. Bestätigt es sich nun weiterhin, dass auch bei den meta-

morphosierten Fröschen die Kerne haploid bleiben und dass diese Frösche nicht einen neuen Reifungsmodus einführen, sozusagen „ihre Spermiogenese umlernen“, dann haben wir es hier nicht mit einer „künstlichen Parthenogenese“ zu tun. Bei der echten Parthenogenese bleibt das normale Chromatinverhältnis gewahrt; deswegen können diese Tiere alle auch zeugungsfähige Nachkommen liefern. Bei der Bastardbildung kommt es durch Amphimixis auch zur Erhaltung der normalen Chromatinmasse, hier treten aber oft in der „Intimfusion“ (Haecker) in der Reifung Störungen auf. Ich verweise hier auf die grundlegenden Arbeiten von Haecker und Poll. Ihrer Kernmasse nach könnten die Bastarde geschlechtsreif werden, wenn sie die Schwierigkeiten bei der Intimfusion überwinden. Die durch stammfremdes Sperma erzielten Tiere sind aber keine Bastarde. Sie entwickeln sich, wie oben besprochen, rein monokaryotisch, praktisch gehören sie also zur aspermen Entwicklungserregung. Wenn nun aus dem oben angeführten Grunde die F₁-Generation bei aspermer Entwicklungserregung und Befruchtung mit stammfremdem Sperma nur aus Abortivformen besteht, die nicht geschlechtsreif werden können, dann haben wir es hier nicht mit einer künstlichen Parthenogenese, sondern mit einer degenerativen Entwicklungserregung zu tun. Diese ist auch etwas Grundverschiedenes von der „generativen“, haploiden Parthenogenese, denn sie liefert, wie z. B. bei Apis, wegen des veränderten Reifungsmodus geschlechtsreife Nachkommen.

Vorläufig ist das hier Entwickelte nur eine Hypothese, ich hoffe aber bald nach weiteren und umfassenderen Versuchen mehr Material zur Klärung der Verhältnisse beizubringen.

Literaturverzeichnis.

- Bataillon, E.: Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogenèse traumatique. Arch. de Zool. expér., 5e sér., T. V, 1910. (Viel Literaturhinweise!)
- Boveri, Th.: Zellenstudien V. Über die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena 1905.
- Brachet, A.: Etudes sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'oeuf parthénogénétique de *Rana fusca*. Arch. de Biologie, XXVII, 1911.
- Clendon, Mc.: The relation of permeability change to cleavage in the Froggs egg. Science, XXXIII, 1911.
- Dehorne, A.: Le nombre des chromosomes chez les Batraciens et chez les larves parthénogénétique de Grenouille. C. r. ac. d. sc., 1910.
- Delage, Y.: Les vraies facteurs de la parthénogenèse expérimentale. Élevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite. Arch. de Zool. expér., T. VII, 4e sér., 1908.
- Fick, R.: Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 16, 1907.
- Haecker, V.: Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Festschrift f. Weismann. Zool. Jahrb., Suppl. 7, 1904.
- Henneguy, E.: Sur la parthénogenèse expérimentale des Amphibiens. C. R. de l'acad. d. sc., 1911.
- Hertwig, Günther: Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, 1911.
- Derselbe: Über das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, Abt. II, 1912.
- Hertwig, Oskar: Allgemeine Biologie, 4. Aufl., Jena 1912.
- Hertwig, Richard: Über Korrelation von Zell- und Kerngrössen und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralbl., Bd. 23, 1903.
- King, Helen Dean: The spermatogenesis of *Bufo lentiginosus*. Americ. Journal of anatomy, Vol. VII, 1907.
- Korschelt und Heider: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Allgemeiner Teil.
- v. Kostanecki, K.: Über künstliche Befruchtung und künstliche parthenogenetische Furchung bei *Mactra*. Bull. ac. soc., Krakau 1912.
- Derselbe: Über parthenogenetische Entwicklung der Eier von *Mactra* mit vorausgegangener oder unterbliebener Ausstossung der Richtungskörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 78, 1911.
- Kupelwieser, H.: Versuche über Entwicklungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Biolog. Zentralbl., Bd. 26, 1906.
- Derselbe: Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27, 1909.

- Levy, Fritz: Untersuchungen über den Einfluss ultravioletter Strahlen auf Sperma und Eier von Amphibien. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 13, 1911.
- Loeb, J.: Untersuchungen über künstliche Parthenogenese. Übers. von Schwalbe. Leipzig 1906.
- Derselbe: Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies (künstliche Parthenogenese). Berlin 1909.
- Poll, H.: Mischlingsstudien V. Vorsamenbildung bei Mischlingen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, 1911.
- Schleipp, W.: Die Reifung des Eies von *Rhodites rosae* L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung. Zool. Anz., Bd. 35, 1909.
- Winkler, H.: Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1908.
- Dieses Literaturverzeichnis enthält nur die in der vorliegenden Arbeit angeführten Arbeiten

Anmerkung bei der Korrektur: Während der Drucklegung wurden mir die folgenden für hier behandelte Fragen wichtige Arbeiten zugänglich. Ich muss es auf eine spätere Mitteilung versparen, näher auf sie einzugehen.

- Bataillon, E.: La parthénogénèse et la „fécondation chimique“ de Loeb. Annales d. sc. natur., 9^e sér., 1912.
- Conclin, E. G.: Cell-size and body-size. Journal of Morphology, Vol. 23, 1912.
- Derselbe: Cell-size and nuclear-size. Journ. of experiment. Zoology, Vol. 12, 1912.
- Erdmann, Rh.: Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem, experimentell verändertem und pathologischem Wachstum. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. XX, 2. Hälfte, 1912.
- Erhard, H.: Studien über Nervenzellen. I. Allgemeine Grössenverhältnisse, Kern, Plasma und Glia. Arch. f. Zellforsch., Bd. VIII, 1912.
- Hertwig, Günther: Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, Abt. II, 1913.
- Hertwig, Paula: Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Sperma-chromatins im Froschei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, Abt. II, 1913.
- Kupelwieser, H.: Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurm Sperma. Arch. f. Zellforsch., Bd. VII, 1912.
- Morgulis, S.: Studies of inanition in its bearing upon the problem of growth. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 32, 1911.