

# Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel.

Von

**Oswald Seeliger**

in Berlin.

---

Mit Tafel XXIII—XXV und 10 Textfiguren.

---

Eingegangen am 27. März 1896.

In einer vor etwas mehr als einem Jahr erschienenen Untersuchung (13) habe ich den Nachweis erbracht, dass die Bastardlarven von *Sphaerechinus granularis* ♀ — *Echinus microtuberculatus* ♂ überaus variabel sind. Sieht man von gewissen abnormalen Formen ab, so bewegt sich die Variabilität innerhalb bestimmter Grenzen, die im Allgemeinen durch die Beschaffenheit der Larven der beiden bastardirten Arten gegeben sind. Allerdings fand sich die komplizirtere, durch Gitterstäbe ausgezeichnete Skeletform des mütterlichen vierarmigen Pluteus niemals bei den Bastardlarven vollkommen entwickelt, das einfachere Skelet der Larven der väterlichen Art dagegen konnte gar nicht so selten in voller typischer Reinheit nachgewiesen werden. Die Gesamtgrößen der Bastardlarven und die Kerngrößen zeigten sich auf gleichen Entwicklungsstadien überaus verschieden. Die Kerngrößen variirten in gleichalterigen Bastardlarven um mehr als das Doppelte der Volumina.

Diese Befunde sind von denen BOVERI's (1) wesentlich verschieden. Dieser Forscher hatte kleinere Bastardlarven des väterlichen Typus, die nach Bastardirung geschüttelter *Sphaerechinus*-Eier auftraten, auf kernlose Eifragmente zurückgeführt. Er that dies auf Grund seiner Beobachtungen, dass 1) die aus kernhaltigen Eiern gezüchteten Bastardlarven ohne Ausnahme eine von den beiden Eltern verschiedene Mittelform darstellten, und 2) die Larven mit reinem *Echinus*-Typus stets beträchtlich kleinere Kerne zeigten als

die gleichalterigen mit dem Bastardtypus. Da ich diese beiden Voraussetzungen als nicht zutreffend erwiesen habe, war BOVERI's Deutung als unbegründet dargethan. Natürlich konnte ich nicht so weit gehen, »kategorisch zu erklären, es sei die Bastardirung kernloser Eifragmente unmöglich,« nur erklärte ich sie für »in allerhöchstem Maße unwahrscheinlich«. Die weitgehenden Schlussfolgerungen aber, welche aus BOVERI's Befunden gezogen worden waren, schienen mir vollkommen widerlegt zu sein, insbesondere der Satz, dass die Vorgänge bei der Bastardirung der Echinodermen den sicheren Beweis dafür liefern, dass lediglich der Kern Vererbungsträger und das mütterliche Plasma auf die Form des kindlichen Organismus ohne jeden Einfluss sei.

Gegen meine Darlegungen wendet sich neuerdings BOVERI (3). Er hat diese letzte ausführliche Mittheilung seiner vorläufigen (1. folgen lassen, ohne zuvor Gelegenheit gefunden zu haben, seine alten Beobachtungen, die mit meinen Befunden so wenig übereinstimmen, neu zu prüfen. Auch eine neue Durchmusterung seiner im Jahre 1889 in Neapel gewonnenen Präparate war so gut wie bedeutungslos, da das Kalkskelet der Larven, das für die beregten Fragen von der entscheidendsten Wichtigkeit ist, sich als aufgelöst erwies. Somit beruht BOVERI's letzte Mittheilung im Wesentlichen auf den älteren, nunmehr nicht mehr kontrollirbaren Zeichnungen. Wenn ich auch nicht im geringsten bezweifle, dass diese korrekt ausgeführt worden sind, so habe ich mich doch gewundert, dass BOVERI seinen alten Abbildungen so weit vertraut, um zu glauben, aus ihnen einen vollständigen Einblick in die Mannigfaltigkeit der Larvenformen in den verschiedenen Zuchten noch jetzt erhalten zu können. Es bestehen nämlich, wie weiter unten aus einander gesetzt werden soll, in der That in allen Larvenzuchten gewisse Variabilitäten. Sie kommen hier als wesentlich in Betracht, denn ein guter Theil der kontroversen Punkte findet darin seine Erklärung, dass BOVERI jene Mannigfaltigkeiten nicht kennt.

Unter jenen Umständen konnte BOVERI natürlich in seiner letzten Veröffentlichung kein anderes Beweismaterial vorlegen als dasjenige, welches er bereits bei der Abfassung seiner vorläufigen Mittheilung gekannt hatte. Zahlreiche Einzelheiten aber, die aus der kurzen ersten Darstellung sich nicht entnehmen ließen, finden nunmehr eine eingehendere Behandlung. Zu meiner Überraschung zeigt es sich jetzt, dass die Larven von *Sphaerechinus* und *Echinus* in meinen und BOVERI's Zuchten ziemlich auffallend verschieden waren; und

auf diese Larvenverschiedenheit führt BOVERI zum großen Theil unsere abweichenden Befunde zurück. Ich hatte in Triest schon im Frühjahr 1893, als ich meine Untersuchungen über die Bastardlarven begann, die Larven so gesehen, wie ich sie im Sommer des folgenden Jahres wieder fand und zeichnete. Auch im letzten Jahre habe ich während eines zweimaligen Aufenthaltes an der Adria die Larven von *Echinus* und *Sphaerechinus* mehrfach wieder gezüchtet und sie genau so angetroffen, wie in den früheren Jahren. Aber nicht nur mit meinen, sondern auch mit den älteren Befunden von JOH. MÜLLER (11 und 12) und KROHN stimmen BOVERI's Abbildungen nicht überein. Ich dachte mir daher, was vor 40—50 Jahren in Triest, Nizza und Messina so war, wie ich es 1893—1895 in Triest gefunden habe, müsse auch in Neapel normaler Weise so sein und wandte mich an Professor CHUX mit der Bitte, mir Neapeler Larvenmaterial zur Untersuchung zu überlassen. Prof. CHUX hatte die Güte, mir je eine Serie verschiedener Stadien von *Echinus*- und *Sphaerechinus*-Larven zur Verfügung zu stellen. Das Material ist vor ungefähr 15 Jahren in Neapel durch künstliche Befruchtung gewonnen worden. Auf allen Stadien gleichen diese Neapeler Larven den meinigen auf ein Haar. Es ist also zweifellos, was ich übrigens sofort aus der Betrachtung der BOVERI'schen Abbildungen entnahm, dass unsere verschiedenen Befunde der reinen Larven der beiden elterlichen Arten lediglich darauf zurückzuführen sind, dass BOVERI 1) die Larven nicht weit genug züchten konnte und 2) überdies von *Sphaerechinus* abnormale Stadien erhalten hatte.

In der That müsste es auch wunderbar erscheinen, wenn zwischen den Larvenformen derselben zwei Species in Neapel und Triest so weitgehende konstante Unterschiede vorhanden wären, dass das, was an dem einen Orte beim Studium der Bastardbildung als ein Ergebnis von allgemeiner Tragweite sich darstellte, an dem anderen sich nicht bewahrheiten sollte. Solche lokale Naturgesetze kann es nicht geben. —

Zur Veröffentlichung der nachfolgenden Blätter veranlasst mich besonders die Erklärung BOVERI's, er müsse seine frühere Schlussfolgerung, »dass sich aus Eiern ohne Eikern Larven entwickeln, die keine mütterlichen Eigenschaften zur Schau tragen, einstweilen aufrecht erhalten« und beanspruche, dass Nachprüfungen seiner Versuche »an Seeigeln angestellt werden, deren Larven sich mindestens ebenso scharf von einander unterscheiden« als die von ihm in Neapel

verwendeten (3, pag. 436). Danach müsste der Leser meinen, es sei durch mich der Sachverhalt noch nicht genügend klar gestellt, und es bestände über den Kernpunkt der Frage mindestens noch Unsicherheit. Ich kann das nicht zugeben. Obwohl ich glaube, schon in meiner ersten Arbeit in einer Weise, die jedem vorurtheilslos Urtheilenden überzeugend erscheinen müsste, Klarheit geschaffen zu haben, möchte ich hier doch noch die Bedenken und Zweifel, die in Folge der letzten Publikation BOVERI's gegen meine Darlegungen entstehen könnten, vollkommen und endgültig zu beseitigen versuchen. Ich bin dabei übrigens nicht auf das Material beschränkt, das mir bei meiner ersten Untersuchung zur Verfügung stand, denn ich habe während eines zweimaligen Triester Aufenthaltes im Sommer und Herbst 1895 die Bastard-Frage weiter verfolgt und zahlreiche Versuche neu angestellt. Meine letzten Beobachtungen bestätigten lediglich meine früheren Befunde.

Eine vollständige, bis ins Einzelne gehende Klarstellung der abweichenden Befunde BOVERI's wird mehrfach dadurch erschwert, dass in dessen Mittheilungen Angaben über das Alter und die Größen der abgebildeten Larven fast gänzlich fehlen. Da aber in der letzten Publikation (3) wenigstens die angewendeten Vergrößerungen genannt sind, nehme ich an, es seien die Zeichnungen in einer solchen Distanz von der Camera entworfen worden, dass durch entsprechende Division von den Abbildungen auf die wirkliche Larvengröße geschlossen werden könne. Ich hoffe, dass hierdurch kein Missverständnis entstehen werde.

---

Bevor ich mich dazu wende, die differenten Punkte meiner und BOVERI's Darstellungen im Einzelnen zu behandeln, möchte ich einige Worte über die Untersuchungsmethoden vorausschieken. Die lebenden Larven der hier in Betracht kommenden Stadien sind so durchsichtig, dass sich ihr Bau leicht klar erkennen lässt; das Kalkskelet tritt in allen Theilen deutlich hervor. Für die Kenntniss der äußeren Form und Gestalt der Larven ist die Untersuchung des lebenden Objektes geradezu unerlässlich, da die Konservirung sehr häufig zu Veränderungen derselben führt. In Fig. 3 und 4 auf Taf. XXIII habe ich um die Abbildungen zweier in Alkohol konservirter *Echinus*-Larven die Kontouren der lebenden Thiere eingetragen, so dass die Formunterschiede scharf hervortreten. Im Besonderen möchte ich darauf aufmerksam machen, dass eine Annäherung

der Armspitzen erfolgte, während die Länge der Larven unverändert blieb.

Sehr getreu wird die Larvenform in Platinchlorid-Chrom-Osmiumsäure und in 10%igem Formol fixirt; doch löst sich dabei das Skelet vollkommen auf, so dass derartig behandelte Präparate für die hier zu erörternden Fragen nur wenig Bedeutung besitzen. Eine sichere Erhaltung des Larvenskelets bei gleichzeitig genügender Fixirung der histologischen Details in den Geweben erzielte ich nur mit Alkohol absol. und Überosmiumsäure. Bei der Fixirung mit Alkohol dürfen sich die lebenden Larven in einer nur äußerst geringen Wassermenge befinden, und das Übergießen muss rasch und mit einer reichlichen Masse erfolgen. Trotzdem treten sehr häufig derartige Formveränderungen, wie sie oben erwähnt wurden, auf. Sicherer gelingt die Fixirung mit Überosmiumsäure. Ich verfuhr dabei in der Weise, dass ich die leicht gebräunten Larven nicht länger als 20 Minuten in Aq. dest. auswusch und während dieser Zeit das Wasser mindestens zweimal wechselte. Dann wurde das Wasser mittels Pipette so weit entfernt, dass die auf dem Boden der tief ausgehöhlten Uhrschaale liegenden Thiere eben bedeckt blieben, und hierauf rasch mit einer größeren Menge absoluten Alkohols übergossen. Man wird sich durch dieses letztere Verfahren manche Verdrießlichkeit ersparen, denn bei einer allmählichen Steigerung der Stärke des Alkohols treten überaus häufig sehr bedeutende Schrumpfungen ein. Die fixirten Larven wurden in 96%igem Alkohol aufbewahrt, dem einige Tropfen Ammoniakwasser zugesetzt waren. Ich habe gefunden, dass dadurch das Kalkskelet sich resistenter erhält.

Gefärbt wurde, wo sich dies der Kerne wegen als nothwendig erwies, in Ammoniak-Karmin. Das bietet den Vortheil, dass gleichzeitig das Skelet vollkommen intakt erhalten bleibt.

Bei der Anfertigung von Dauerpräparaten wurde in Xylol-Balsam eingeschlossen. Es empfiehlt sich, diesen ziemlich dünnflüssig zu verwenden, da auf diese Weise Schrumpfungen und Einfaltungen des zarten Hautepithels der Plutei am sichersten vermieden werden. Nur muss man dann die fertig gestellten Präparate die erste Zeit aufmerksamer beobachten und die sich reichlicher bildenden Blasen häufig nachfüllen.

Zur eingehenden Untersuchung des Skelets der *Echinus*- und der Bastardlarven reichen ungefärbte Totalpräparate vollkommen aus. Dass, wie BOVERI meint, der häufig auftretende zweite Stab

der Analarme der Bastardlarven leicht übersehen« und dadurch eine *Echinus*-Ähnlichkeit vorgetäuscht werden könne, habe ich nicht gefunden. Kurze Stäbe können natürlich in gewissen Lagen von längeren verdeckt werden, aber Niemand wird in dieser wichtigen Frage urtheilen, ohne zuvor das Präparat gerollt und mindestens von zwei Seiten betrachtet zu haben. Ein Übersehen eines zweiten Analarmstabes ist dann ausgeschlossen.

Bei den *Sphaerechinus*-Larven handelt es sich hauptsächlich darum, festzustellen, ob die Gitterstäbe der Analarme aus drei oder, wie BOVERI angiebt, zahlreicheren Längsstäben sich zusammensetzen. Während die anderen kontroversen Punkte an Totalpräparaten leicht zu entscheiden sind, schien es mir angezeigt zu sein, über jenen auf einem anderen Wege Gewissheit zu erhalten. Erstlich habe ich Schnittserien durch die nicht entkalkten Larven angefertigt. Da aber diese zeitraubende Methode nur bei einer verhältnismäßig geringen Larvenzahl angewendet werden konnte, verfuhr ich, um möglichst viele Individuen daraufhin zu untersuchen, in der Weise, dass ich die Larven in einem Tropfen Alkohol auf den Objektträger brachte und im Wärmkasten einige Stunden lang eintrocknen ließ. Dabei zerbrechen sehr zahlreiche Gitterstäbe und gewähren, nachdem in Nelkenöl rasch aufgehell't und in Xylol-Balsam eingeschlossen worden ist, namentlich an den splitterigen Bruchstellen einen deutlichen Einblick in ihren Bau; doch zeigen diese Präparate in Folge der dem Skelet anhaftenden Gewebsetzen kein schönes Aussehen. Man erzielt dieses, wenn man die Larven zuerst in Kalilauge bringt. Nach ungefähr 36 Stunden liegen die reinen Skelette auf dem Boden des Gefäßes, und nachdem man die Lauge durch Alkohol ersetzt hat, verfährt man so, wie es eben für die ganzen Larven beschrieben wurde. Die reinen Skeletpräparate sind aber, obwohl ihre Herstellung beträchtlich zeitraubender ist, durchaus nicht instruktiver als jene anderen.

### 1. Die Larve von *Echinus microtuberculatus*.

Die *Echinus*-Larven in meinen und BOVERI's Zuchten waren sowohl in der Form als auch im Skelet verschieden. Obwohl die Unterschiede an sich nicht gerade erheblich erscheinen, sind sie doch deshalb hier von Wichtigkeit, weil sie zu einer verschiedenen Auffassung über gewisse Eigenthümlichkeiten der Bastardlarven führen. Ich finde nicht nur die Larven verschiedener Zuchten,

sondern auch die verschiedenen Individuen derselben Bruten variabel. In meiner ersten Arbeit, in welcher ich ausdrücklich erklärte: »von einer eingehenden Beschreibung der Larvenentwicklung von *Echinus*, *Sphaerechinus* und deren Bastarden sehe ich ich hier ab« (13, pag. 205), habe ich diese Variabilitäten nicht erst besonders erwähnt, sie aber in so fern in Berücksichtigung gezogen, als ich gewisse Bastardlarven ohne Weiteres dem *Echinus*-Typus zurechnete. BOVERI scheint eine solche Variabilität nicht zu kennen, sondern greift eine Larvenform heraus und erhebt deren individuelle Eigenthümlichkeiten zu allgemein gültigen Merkmalen der Larven der ganzen Species. Gewisse kleine Abweichungen von diesen Merkmalen genügen ihm, um in den Bastardlarven einen neuen Bastardtypus zu konstatiren, der mit keinem der beiden elterlichen verwechselt werden könne. Da aber einzelne Eigenthümlichkeiten, die nach BOVERI ausschließlich den Bastardtypus charakterisiren sollen, in Wirklichkeit bei den reinen *Echinus*-Larven nicht nur als individuelle Verschiedenheiten, sondern zum Theil auch auf bestimmten Stadien als beständige Merkmale auftreten, erfordern diese Verhältnisse hier eine eingehendere Behandlung.

a. Die Larvenformen. In meiner ersten Untersuchung habe ich einige verschiedene Stadien von *Echinus* abgebildet, um die wichtigsten Formveränderungen, welche die Larven während der Entwicklung bis zum ausgebildeten vierarmigen Pluteus erfahren, vorzuführen. BOVERI fand die Larven »auf allen Stadien etwas schlanker« als ich. Dass solche Formen neben den von mir gezeichneten vorkommen, ist richtig; aber nicht minder häufig finden sich auch noch plumper gebaute. In Fig. 1 und 2 habe ich eine derartige 71 Stunden alte Larve nach dem lebenden Zustand gezeichnet, und in Fig. 3 und 4 sind ebenfalls die Kontouren zweier lebenden 117 Stunden alten Plutei eingetragen. Diese untersetzter gebauten Larven sind übrigens durchaus nicht als abnormale Formen zu betrachten, denn sie fanden sich überwiegend auch in zwei Zuchten, die sich bis zum achtarmigen Pluteusstadium entwickelten.

Die Larven vom fünften Tage waren nicht alle gleich weit entwickelt. Meist waren sie ungefähr 0,45 mm lang, von der Scheitelspitze bis zum äußersten Ende eines Analarmes gemessen, viele maßen freilich nur 0,4 mm oder noch weniger, andere dagegen waren bis auf 0,5 mm herangewachsen. Die meisten glichen mehr oder minder der in Fig. 5 abgebildeten Larve vom sechsten Tage. Das Verhältnis der Entfernung der beiden analen Armspitzen zur

größten Larvenlänge erwies sich recht variabel. Häufig betrug es im lebenden Thier 1 : 1,5, doch fanden sich auch noch plumpere Formen. Zahlreicher freilich als diese letzteren waren die schlankeren Larven, die denjenigen ähnlich sahen, deren Abbildungen MORGAN nach BOVERI's Zeichnungen veröffentlicht hat (Textfig. 10, pag. 509). Diese Larven BOVERI's stammen vom fünften oder sechsten Tage und scheinen etwa 0,39 mm lang gewesen zu sein. Die Entfernung zwischen den beiden analen Armspitzen verhielt sich zur größten Länge wie 1 : 1,85.

Bei der beträchtlichen Variabilität dieser Relationen würde ich die verschiedenen Zahlen hier nicht erst besonders anführen, wenn nicht BOVERI diese Verhältnisse als wichtige Larvenmerkmale betrachtet und als Beweis für die Mittelstellung der Bastardlarven vorgebracht hätte. Es wird daher in einem späteren Abschnitte zu untersuchen sein, welche Larvenformen mit einander verglichen werden dürfen. Ein etwas weiteres Stadium als das zuletzt beschriebene hat neuerdings BOVERI (3) in Fig. 12 und 13 gezeichnet. Die betreffenden Larven stammen vom achten Tage und messen 0,48 mm. Sie zeichnen sich durch besondere Schlankheit aus, und die analen Armspitzen erscheinen einander so weit genähert, dass sich ihre Distanz zur Gesamtlänge der Larve wie 1 : 3,1 verhält. Ich besitze zwar eine Anzahl Präparate, welche eine so weite Annäherung der Arme zeigen, doch beweisen die besser konservierten gleichalterigen Larven derselben Zuchten, dass die schlankere Form ein Kunstprodukt ist. Es ist mir daher sehr zweifelhaft, ob in meinen Zuchten die gleichen Larvenstadien überhaupt jemals im lebenden Zustande trotz aller Variabilität jenes Zahlenverhältnis einhielten.

Es ist nicht ganz richtig, wenn BOVERI das von ihm in Fig. 12 und 13 gezeichnete Stadium als den ältesten »Zustand, den die Larve im Zuchtgefäß erreichen kann,« bezeichnet. Denn die größten, früher bereits von mir beschriebenen Larven waren zwar nur wenig älter, maßen aber 0,55—0,65 mm (13, pag. 207) und kennzeichneten sich überdies durch die längeren und schlankeren Pluteusarme als vorgerücktere Stadien. Im letzten Jahre ist es mir gelungen, die Larven über einen Monat lebend zu erhalten und von der vierten Woche an Plutei mit den Anlagen des dritten und vierten Armpaares zu erzielen. Auch die einzige Neapeler Larve vom 35. Tage, die mir Prof. CHUN übersandte, war ein sechsarmiger Pluteus, während das vierte Armpaar als warzenförmige Vorsprünge nur angedeutet erschien. Doch kann ich über die Formverschiedenheiten dieser



älteren Larven hier rasch hinweggehen, da sie mit den Bastardlarven weiterhin nicht mehr zur Vergleichung gelangen. Nur muss ich aufmerksam machen, dass die älteren Larven der dritten und vierten Woche in meinen Zuchten fast ausnahmslos schon auf dem vierarmigen Pluteusstadium den hohen und spitzen Scheitel verloren und überaus plump geformt erschienen (Fig. 6). Die gleichen pelagisch gefischten Stadien erwiesen sich fast durchwegs schlanker gebaut und besaßen längere Pluteusarme; schließlich schwindet aber auch bei diesen Larven, wenn alle acht Arme entwickelt sind, der spitze Scheitel vollkommen, und dem mächtig aufgetriebenen Magen liegt das Ektodermepithel als eine flach gewölbte Kuppel dicht genähert. Unverkennbar zeigten demnach die älteren Larven in den Zuchtgefäßen die Tendenz, plumpere, massige Formen anzunehmen. In ganz ähnlicher Weise ist dies auch bei den ältesten Bastardlarven der Fall; man wird daher bei diesen jene Eigenthümlichkeit als ein Erbtheil der mütterlichen *Sphaerechinus*-Species nicht mehr ohne Weiteres betrachten dürfen.

b. Das Larvenskelet. Bezüglich des Skelets der *Echinus*-Larven kommt nur ein einziger Unterschied in meiner und BOVERI's Darstellung hier als wesentlich in Betracht: die Form der Scheitelstäbe. BOVERI findet die freien Enden derselben »in durchaus konstanter Weise zu einer mächtigen Keule angeschwollen, die, wie die übrigen Skeletbereiche auch, mit Spitzen und Zacken besetzt ist, aber niemals eine Tendenz zur Verästelung zeigt«. Ich habe die gleichen Scheitelstäbe auf bestimmten Stadien in Mengen gesehen und zum Theil auch abgebildet, habe aber dieses Verhalten der Scheitelstabenden nicht erst besonders erwähnt, weil — wie BOVERI ganz richtig vermuthet — meine Larven in dieser Beziehung keine so typischen Unterschiede erkennen ließen, dass sie bei der Beurtheilung der Bastardlarven verwerthet werden könnten. Es scheint mir von Wichtigkeit zu sein, diesen Gegensatz hier vollkommen klar zu stellen.

Da muss ich zunächst betonen, dass in meinen sämtlichen Zuchten die Scheitelstäbe auf den hier in Betracht kommenden Stadien weitgehende Verschiedenheiten aufweisen. Um dieselben zu illustriren, habe ich in Fig. 8 bis 25 eine ganze Reihe verschiedener Formen gezeichnet. Fig. 8—14 stellen in kontinuierlicher Folge alle Zwischenglieder von der einfachen Stabform, die nach dem einen Ende zu nur sehr wenig anschwillt, um füglich wieder in eine Spitze auszulaufen, bis zur mächtigen Keule dar. Bemerkens-

werth erscheinen noch im Besonderen Fig. 10 und 11 wegen der Tendenz zur Verästelung des Scheitelstabendes. Auch noch stärkere Anschwellungen des freien Endes als das in Fig. 14 gezeichnete kommen vor, doch sind die extremen Glieder der Reihe naturgemäß weniger häufig als die mittleren.

Eine Verzweigung des Stabendes, die häufig schon in fünf und sechs Tage alten Larven, wie eben bemerkt wurde, aufzutreten beginnt, erscheint in älteren Stadien als ein konstantes Merkmal. Ich habe das bereits in meiner ersten Arbeit durch die Abbildung einer acht Tage alten Larve (13, Fig. 26 und 27) dargethan und gebe hier einige weitere Zeichnungen, welche das bestätigen. Fig. 15 beweist, dass bei Larven vom sechsten Tage eine ziemlich weit entwickelte Gabel gebildet sein kann, und Fig. 16 zeigt das geweihtartig verästelte Stabende einer neun Tage alten Larve. Im Einzelnen bietet die Art der Verästelung bei meinen Larven überaus große Mannigfaltigkeiten, die ausführlicher zu besprechen kaum der Mühe lohnen würde. Nur darauf möchte ich im Besonderen verweisen, dass häufig die Enden beider Scheitelstäbe sich gabeln und dass die beiden Gabeläste jederseits fast rechtwinkelig umknicken, um an dem sich abflachenden Scheitel einen mächtigen Querrahmen entstehen zu lassen (Fig. 25), der an eine ähnliche Bildung bei den *Sphaerechinus*-Larven erinnert.

Meine Beobachtungen über diese Verzweigungen der Scheitelstäbe stehen nicht isolirt. Bereits im April 1851 hatte JOH. MÜLLER in Triest die künstliche Befruchtung an *Echinus microtuberculatus* ausgeführt und bei den Larven vom 14. bis 16. Tage ganz ähnliche Bildungen beschrieben. In jüngeren Stadien sah er ganz zutreffend die Stäbe keulenförmig, später am Ende mit Zacken besetzt. In älteren Larven aber fand er »die zackigen Äste der Stäbe im Gipfel . . . . viel stärker und so stark geworden, dass sie dem Hirschgeweihe glichen. Diese Äste sind theils aufwärts, theils und zwar die stärksten abwärts rückwärts gerichtet« (11, pag. 25). Auch später noch kommt MÜLLER auf diese Eigenthümlichkeiten zurück und bezeichnet es als den durchgreifenden Unterschied der Larven von *Echinus microtuberculatus* und *Strongylocentrotus lividus*, dass die Scheitelstäbe der ersteren verästelt, der letzteren keulenförmig seien (12, pag. 4).

Ich reproducire nebenstehend zwei MÜLLER'sche Zeichnungen (11, Taf. VI, Fig. 5 und 6), in welchen die Verästelungen umfangreicher, als ich sie zumeist gesehen habe, dargestellt sind. Es fällt sofort

in diesen mehr als zwei Wochen alten Larven auf, dass alle vier Arme unverhältnismäßig kurz geblieben sind, während die Scheitelregion sich mächtig entwickelt zeigt. Wahrscheinlich steht die außerordentliche Entfaltung der Scheitelstäbe mit dem vollkommenen Stillstand in der Entwicklung der Pluteusarme in ursächlichem Zusammenhange.

Es würde nun für die Beurtheilung gewisser Eigenthümlichkeiten der Bastardlarven schon dieser Beweis, dass in den künstlichen Zuchten die älteren *Echinus*-Larven stets verzweigte Scheitelstabenden besitzen, genügen müssen. Doch schien es mir wünschenswerth, zu erfahren, ob nicht vielleicht die Verzweigungen nur bei den durch künstliche Befruchtung gewonnenen und immerhin unter nicht ganz natürlichen Bedingungen in Gefäßen aufgezogenen Larven aufträten. Ich habe daher eine große Anzahl älterer pelagisch gefischter Larven daraufhin untersucht und die wesentlich gleichen Erscheinungen angetroffen, wenngleich die Geweihentwicklung nie so umfangreich auftrat wie in den MÜLLER'schen Formen.

Unter solchen Umständen schien es mir kaum möglich zu sein, dass die Neapeler Larven sich stets durch das Fehlen jeder Verästelung der Scheitelstäbe scharf unterscheiden könnten. In der That ließ sich denn auch leicht der Nachweis führen, dass die wenigen Dutzend Neapeler Formen, die mir zur Verfügung stehen, mit den Triester völlig übereinstimmen. Fig. 17 bis 19 zeigen die Enden dreier Scheitelstäbe sechstägiger Larven; neben der typischen Keulenform macht sich hier schon die Tendenz zu Verästelungen bemerklich. Ähnlich verhalten sich, wie Fig. 20 bis 22 lehren, auch die acht Tage alten

Fig. 1.

Fig. 2.

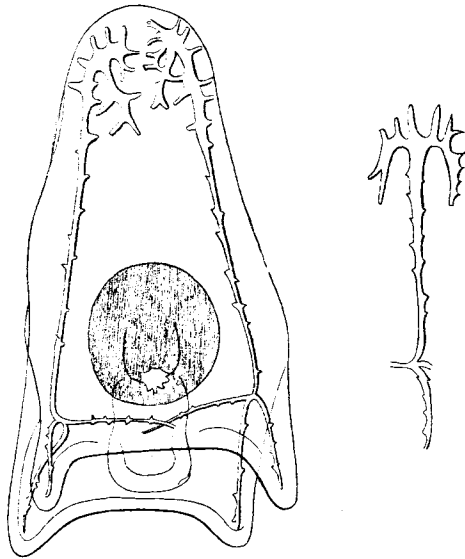


Fig. 1. Larve von *Echinus microtuberculatus* vom 16. Tage von der Analseite aus gesehen.

Fig. 2. Scheitelstab einer gleichalterigen Larve in seitlicher Ansicht.

Beide Figuren nach JOH. MÜLLER.

Larven. Im Besonderen muss ich auf Fig. 22 hinweisen, weil derartige Längsspaltungen der oberen Scheitelstabsenden auch bei den Bastardlarven vorkommen, allerdings weit häufiger als bei den reinen *Echinus*-Larven. Weit vorgeschrittenere Verzweigungen sieht man bei den elftägigen Larven in Fig. 23 und 24. Die eine Abbildung zeigt eine geweihartige Verästelung, die andere eine Gabelung in zwei Äste, von denen der eine abermals einen Seitenzweig entwickelt hat. Die Scheitelstäbe der noch älteren Larven erwiesen sich in einer ganz übereinstimmenden Weise gebildet.

Die Bedeutung dieser Befunde für die Beurtheilung der Bastardlarven liegt auf der Hand. Während BOVERI bei diesen jede Abweichung von der reinen Keulenform der Scheitelstäbe auf den Einfluss des mütterlichen Ahnenplasmas zurückführt, können nach meinen Beobachtungen auch verzweigte Stäbe der Bastarde den reinen *Echinus*-Typus repräsentiren. Da aber bei den *Echinus*-Larven selbst die Scheitelstäbe innerhalb sehr weiter Grenzen variiren, wird bei den Bastarden mit Sicherheit nicht zu entscheiden sein, wie viel auf Rechnung des väterlichen Einflusses zu setzen sei. —

Außer den bereits erwähnten Verschiedenheiten im Skelet der *Echinus*-Larven fand ich noch gewisse andere Besonderheiten, die hier nicht unerwähnt bleiben dürfen. Zuweilen tritt neben dem den Analarm durchsetzenden Stab noch ein zweiter kürzerer auf. Ich habe diese Bildung immer nur asymmetrisch auf einer Seite sich entwickeln sehen (Fig. 7) und schon in ziemlich jungen Stadien beobachten können. Das freie Ende des überzähligen Stabes verwächst zuweilen wieder mit dem Hauptstab des Analarmes, wie es in Fig. 26 zu sehen ist.

Manchmal habe ich auch an der Stelle, an welcher der horizontale Seitenstab in den Oralstab umbiegt, einen kurzen, in den Scheitel aufsteigenden Ast bemerkt. Bekanntlich tritt dieser Stab schon bei jungen *Sphaerechinus granularis*- und bei alten *Strongylocentrotus lividus*-Larven auf. Während er aber bei diesen regelmäßig rechts und links sich entwickelt, sah ich ihn bei *Echinus* immer nur unsymmetrisch einseitig auftreten. Hier entsteht er auf zwei verschiedene Weisen. Entweder setzt er sich als ein neugebildeter Stab an den in regelmäßiger Weise verlaufenden Kalkbogen an, oder es krümmt sich der horizontale Seitenstab sehr frühzeitig nicht nach abwärts in den Oralarm, sondern nach aufwärts gegen den Scheitel, während der Oralstab als eine neu auftretende Bildung sich anlegt (Fig. 27).

Beide abnorme Skelettbildungen der reinen *Echinus*-Larven, sowohl ein zweiter Analstab als ein abanaler Scheitelast, treten bei den Bastardlarven sehr häufig auf. Doch glaube ich, dass diese Erscheinung lediglich durch den Einfluss der mütterlichen Art bedingt ist und durch die abnormen Vorkommnisse bei den *Echinus*-Larven nicht zu erklären sei. Unter diesen letzteren dürften es nach meinen Zählungen kaum 20% sein, welche sich durch solche Abnormitäten auszeichnen. BOVERI hat ähnliche Missbildungen besonders häufig unter den Zuchten geschüttelter Eier angetroffen, und es mag sein, dass Eiquetschungen vielleicht auch in den von mir beobachteten Fällen die Veranlassung waren. Da ich aber ausschließlich mit solchem Eimaterial experimentirte, das durch die Genitalöffnungen ausgetreten war, könnten Druckwirkungen nur innerhalb des Ovariums oder im Momente des Austretens thätig gewesen sein.

## 2. Die Larve von *Sphaerechinus granularis*.

Der vierarmige Pluteus von *Sphaerechinus* wurde zuerst von JOH. MÜLLER (11) beschrieben, irrthümlicher Weise aber für ein jüngeres Spatangidenstadium gehalten. Nachdem KROHN die künstliche Befruchtung bei *Sphaerechinus* ausgeführt und die frühesten Larvenformen kennen gelehrt hatte (7), ergab sich sofort die richtige Deutung. Später hat MÜLLER (12) noch eine Anzahl älterer acht-armiger Stadien beschrieben, so dass seit mehr als 40 Jahren die hier in Betracht kommenden Eigenthümlichkeiten der *Sphaerechinus*-Larven als im Wesentlichen festgestellt betrachtet werden konnten. Meine eigenen Beobachtungen haben lediglich eine Bestätigung jener älteren ergeben. Ich war daher einigermaßen erstaunt, als BOVERI Zeichnungen, welche mit den älteren Befunden so wenig übereinstimmten, veröffentlichte ohne zu versuchen, eine Erklärung für seine abweichenden Larvenformen zu geben. Im Gegentheil stellt er die Forderung: »dass Nachprüfungen meiner Versuche an Seeigeln angestellt werden, deren Larven sich mindestens ebenso scharf von einander unterscheiden, als die von mir verwendeten« (3, pag. 436). Dieses Verlangen erscheint etwas befremdend, denn BOVERI's *Sphaerechinus*-Larven stellen in Körperform und im Skeletbau Missbildungen dar.

Die abnormale Körperform erweist sich durch den völligen Mangel der Oralarme. Da, wo diese normaler Weise sitzen, erscheinen

die beiden äußeren Enden des Oralschirms sogar verkürzt, und »der mittlere Bereich ist sogar länger als die Seitentheile« (3, pag. 406). Auf den entsprechenden Stadien haben aber alle anderen Beobachter bereits die Oralarme angetroffen, sowohl bei den durch künstliche Befruchtung gewonnenen, als auch bei den pelagisch gefischten Larven. MÜLLER und KROHN fanden die Arme bei ihren Larven in Triest, Nizza, Marseille und Messina so, wie ich sie gezeichnet habe. In Neapel züchtete HERBST (5, pag. 194) die vierarmigen Plutei mit zwei langen analen und zwei kurzen oralen Armen, und ebenso scheint sie neuerdings MORGAN (10) gesehen zu haben. Die Neapeler Larven, die mir Prof. CHUN zur Verfügung stellte, stimmen, wie erwähnt, genau mit meinen Triester überein. BOVERI's Larven charakterisiren sich demnach in dieser Beziehung als Hemmungsmissbildungen.

Übrigens blieben BOVERI's älteste Larven auch in der Größe hinter den meinigen zurück, da sie nur 0,36 mm erreichten, während ich zahlreiche Larven bis auf 0,5 mm herangewachsen fand. Auffallend erscheint mir dagegen die bedeutende Größe des jungen 57 stündigen Stadiums, das BOVERI im *Americ. Naturalist* (2, pag. 227) gezeichnet hat. Unter der Annahme, dass die nämliche Vergrößerung wie bei den anderen Abbildungen angewendet worden ist, würde diese jüngste Larve 0,24 mm lang gewesen sein. Die Larven, die in meinen Zuchten eine so unvollkommene Gliederung des Urdarm ähnlichen Darmtractus besaßen, so wenig entwickelte Oralstäbe und die Analstäbe erst an drei Stellen durch Querbalken verbunden zeigten, waren dagegen nicht länger als 0,15 mm, meist sogar beträchtlich kleiner. Nur in einer einzigen Zucht fand ich am vierten und fünften Tage ganz ähnliche Larven wie die von BOVERI gezeichneten. Die künstliche Befruchtung war am 20. April ausgeführt worden, obwohl die Geschlechtsdrüsen durch ihre Kleinheit und auch durch ihre Färbung verriethen, dass die eigentliche Reifezeit noch nicht eingetreten war. Es entwickelten sich viele ganz monströs geformte Larven, aber auch die eben erwähnten symmetrisch gebauten blieben auf diesem Stadium stehen oder schritten nur ganz unerheblich weiter, bis sie alle wenige Tage später eingingen. Ich habe daher diese Larven, die bei verhältnismäßig bedeutender Größe ein niederes Entwicklungsstadium repräsentirten, als pathologische, hydropische aufgefasst und die ganze Zucht als misslungen betrachtet. Erst einen Monat später, als die volle Geschlechtsreife eingetreten war, erzielte ich befriedigende Ergebnisse.

Der Skeletbau der Larven BOVERI's weicht in mehrfacher Beziehung vom bekannten Typus ab. Die auffallende Kürze der Oralstäbe, die sich schon auf frühen Stadien bemerklich macht, steht im Zusammenhange mit dem Fehlen der Oralarne und erklärt sich demnach durch Entwicklungshemmung.

Die gegitterten Stäbe der Analarne bestehen nach BOVERI aus drei bis fünf, stellenweise sogar aus sechs in mehr oder minder regelmäßiger Weise durch Querbrücken verbundenen Einzelstäben. An ihren Wurzeln nehmen diese »einen geschwungenen oder gebogenen Verlauf«, »wobei sich durch sehr variable Gabelungen die Zahl gewöhnlich um einen Stamm vermehrt«. Am häufigsten fanden sich »vier parallele Stäbe, die gewöhnlich mit fünf Wurzeln dem Centralbereich des Skelets ansitzen« (3, pag. 409).

Die Gitterstäbe der pelagisch gefischten *Sphaerechinus*-Larven wurden zuerst von JOH. MÜLLER untersucht und, wie es auch sonst bei anderen Seeigellarven beobachtet worden ist, dreikantig befunden. Das äußerste Drittel der Analstäbe kann im ausgewachsenen achtarmigen Stadium der Gitterung entbehren und zu einem einfachen walzenförmigen Stabe sich verdünnen (12, pag. 5). Die Entstehung der analen Gitterstäbe aus drei, später durch Querbrücken sich verbindenden Längsstäben wurde in jungen Larven verschiedener Gattungen bereits zu wiederholten Malen beobachtet, so z. B. bei *Echinocardis aequituberculata* Des Moulins von BUSCH (4) und KROHN (8), bei *Echinocyamus pulsillus* O. F. Müller von THEËL (14).

BOVERI's Widerspruch gegen meine Angabe, dass bei *Sphaerechinus* die gegitterten Analstäbe aus drei Längsstäben sich zusammensetzen, hat mich veranlasst, nach den Eingangs erwähnten Methoden eine große Zahl Larven verschiedener Stadien zu untersuchen. Ich kann meine frühere Darstellung nur wiederholen. Fig. 31 Taf. XXIV zeigt den der Wurzel nahe liegenden Theil des dreikantigen Gitterstabes einer Larve von 78½ Stunden, und in Fig. 32 sind Querschnitte durch die Stäbe von drei 95stündigen Larven gezeichnet. In Fig. 32 *a* bis *c* sind die Stellen durchschnitten, an welchen sich die Querbrücken gebildet haben, *d* zeigt zwischen den letzteren die drei Stäbe isolirt.

Einige wenige Gitterstäbe verhielten sich davon etwas verschieden. Im Wurzelabschnitt trat zuweilen ein kurzer vierter Stab hinzu, manchmal wieder waren auf kurzen Strecken nur zwei vorhanden. Die Gesamtzahl dieser Abnormitäten schätze ich auf höchstens 2%. Solche unregelmäßige Bildungen aber, wie sie BOVERI namentlich in Fig. 25—27 zeichnet, sah ich nicht auftreten.

HERBST (5) gelang es jedoch ähnliche Abnormitäten künstlich hervorzurufen, wenn er die sich entwickelnden *Sphaerechinus*-Larven der Einwirkung von Lithiumsalzen aussetzte. Diese Lithiumlarven zeichneten sich ebenfalls durch Hypertrophien der analen Armstäbe aus, denn die Gitterstäbe setzten sich bis aus fünf Einzelstäben zusammen, während sie in normalen Larven nur zweigetheilt sein sollten. Doch beruht die letztere Angabe HERBST's offenbar auf einem Irrthum, denn der normale Gitterstab der Analarme ist dreikantig. BOVERI's Larven besaßen also ein abnormal gestaltetes anales Armgerüst, und es ist von Interesse, dass in diesem hypertrophe Kalkbildungen auftraten, während in den Oralstäben eine unverkennbare Atrophie Platz gegriffen hat. Das Material, das an der einen Stelle gespart wurde, kommt als überschüssig an einer anderen zur Ablagerung.

In den Zeichnungen der jüngeren *Sphaerechinus*-Larven hatte ich die drei Äste der Analstäbe aus den Wurzeln der Scheitelstäbe entspringen lassen. Ich that dies, ohne es allerdings besonders zu erwähnen, in der Annahme, dass damit das typische Verhalten zum Ausdruck gebracht würde. Nach einer neuen Durchmusterung meiner Präparate kann ich diese Auffassung nicht festhalten und glaube nunmehr, dass als die normale Insertionsweise diejenige zu gelten habe, bei welcher jeder Einzelstab des analen Armgerüsts von je einem verschiedenen Ast des primären Dreistrahlers ausgeht. In Fig. 33 habe ich dieses Verhalten gezeichnet, das mit THÉEL's Befunden an *Echinocyamus* vollkommen übereinstimmt. Abweichungen von diesem Vorkommen finden sich nicht selten, wie sich das schon aus meinen älteren Zeichnungen ergibt.

Von nicht wesentlicher Bedeutung ist der Unterschied im Verhalten der Scheitelstäbe in meinen und BOVERI's Larven. Wie schon aus den Abbildungen der älteren Autoren zu entnehmen war, sind die Stäbe in ihrem ganzen Verlauf von annähernd gleicher Dicke. Zwar kommt es zuweilen auch zu einer Verstärkung des frei endigenden Abschnittes, doch ist diese stets eine so geringe, dass trotzdem ein Unterschied zu den Scheitelstäben von *Echinus* bestehen bleibt. Für die Beurtheilung der Bastardlarven ist dieser Gegensatz aber nur in wenigen Fällen von praktischer Bedeutung, in so fern man nämlich von einem reinen *Sphaerechinus*-Typus des Bastardskelets nur dann sprechen darf, wenn die Scheitelstäbe gleichmäßig stark erscheinen. Bei den fast immer aber nach dem freien Ende zu sich verdickenden Stäben der Bastardlarven fehlt, wie oben pag. 488 schon angedeutet wurde, in Folge der Variabilität der *Echinus*-Larven ein genaueres Maß für die Bestimmung des



väterlichen Einflusses. Ein Bastardstab, der auf einem bestimmten Stadium z. B. das in Fig. 44 gezeichnete Aussehen besitzt, kann eben sowohl den reinen *Echinus*-Typus darstellen als auch durch Kombination des gleichmäßig dicken mütterlichen Scheitelstabes und eines väterlichen etwa vom Aussehen der Fig. 18 entstanden sein.

Wie bereits KROHN und MÜLLER beschrieben haben, verbinden sich die vier Enden der beiden Scheitelstäbe und der in den Scheitel aufsteigenden Äste der abanal Seite (abonale Scheiteläste) mit einander durch Queräste. So entsteht unter dem Scheitel ein vier-eckiger horizontal liegender Rahmen, den man am besten als »Scheitelrahmen« bezeichnet. Dass dessen analer und ab-analer Stab sich aus je zwei Hälften zusammensetzen, die von den Eckpunkten aus sich bildeten und in der Medianebene zusammenstießen, ging aus MÜLLER's und KROHN's Darstellung hervor und war auch aus meinen Zeichnungen zu entnehmen. Ich hatte geglaubt und meine auch jetzt noch, dass das zur Beurtheilung der Stellung der Bastardlarven genügen müsse, denn unsicher blieb nur, ob die Seitenstäbe des Scheitelrahmens sich nur von den Scheitelstäben der analen oder den Scheitelästen der abanal Seite oder von beiden, also von vier Eckpunkten aus, entwickeln. Wenn ich hier dennoch eine etwas eingehendere Darstellung der Bildung des Scheitelrahmens folgen lasse, so geschieht dies aus zwei Gründen: einmal, um den gegen mich erhobenen Vorwurf zu widerlegen, dass ich eine solche Eigenthümlichkeit der *Sphaerechinus*-Larve, die »bei Beurtheilung der Bastardlarven von der höchsten Bedeutung ist«, nicht beachtet hätte; und zweitens, um darzuthun, dass BOVERI's Larven auch bei der Entwicklung des Scheitelrahmens sich abnormal verhielten.

Zuerst bildet sich im Scheitelrahmen, wie schon aus meinen früheren Abbildungen hervorging, der Stab der analen Seite, indem die freien Enden der beiden Analstäbe knie- oder bogenförmig nach innen sich neigen und gegen einander zu wachsen. In der Medianebene kann sehr lange Zeit eine Lücke bestehen bleiben, füglich aber verwachsen hier die beiden Enden, entweder direkt mit ihren Spitzen (Fig. 28) oder nach vorhergegangener Kreuzung (Fig. 29). Bevor noch diese Vereinigung erfolgt ist, entwickelt sich jederseits an der Kniestelle ein horizontal verlaufender Querast, der gegen die Spitze des abanal Scheitelastes derselben Seite zuwächst. Es ist durchaus nicht immer der Fall, dass, wie BOVERI meint, jederseits der ganze Seitenstab des Scheitelrahmens aus diesem Querast sich bildet, sondern häufig genug wächst ihm eine Fortsetzung des sich

gabelnden abanalen Scheitelastes entgegen, um sich ihm zu verbinden. Die Suturen sind oft längere Zeit nachweisbar (Fig. 30). Der abanale Stab des Rahmens entsteht, wie bekannt, aus zwei Theilen von den Enden der beiden abanalen Scheiteläste aus, bleibt oft lange Zeit in der Medianebene unterbrochen, bis füglich die Verwachsung erfolgt. Die Sutura ist oft in alten Larven noch erkennbar (vgl. 13, Fig. 25).

JOH. MÜLLER hatte die vier Stäbe des Scheitelrahmens außerordentlich gleichmäßig und geradlinig gezeichnet. Dieses Verhalten kommt, wie schon KROHN richtig bemerkt hat, nicht gerade häufig vor, denn meist erscheinen die Stäbe mehr oder minder stark gekrümmt und auch etwas verschieden lang. Auch andere Unregelmäßigkeiten, so z. B. einseitige, unsymmetrische Entwicklung der Stäbe oder nur ein einziger medianer Querstab zwischen den dachförmig geneigten Scheitelstäben der analen und abanalen Seite, treten auf, kommen aber bei der Beurtheilung der Bastardlarven nicht in Betracht.

BOVERI lässt im Gegensatz zu meinen Befunden an die Enden der beiden Scheitelstäbe der Analseite normaler Weise drei Äste sich ansetzen. Diese bilden die beiden Seitenstäbe des Scheitelrahmens und, indem sie sich in variabler Weise mit einander verbinden, dessen analen Stab. Zur Bildung des Rahmens genügen aber, wie aus der oben gegebenen Darstellung ersichtlich ist, zwei Äste, und BOVERI betrachtet denn auch die zahlreicheren »als eine Art von Reservebildung«. »Denn wenn der Scheitelstab drei Äste, die wie Fühler ausgestreckt werden, entsendet, ist die Wahrscheinlichkeit größer, dass zwei von ihnen mit den entgegenwachsenden anderen Stäben zusammentreffen, als wenn nur zwei gebildet werden« (3, pag. 408). Man möchte denken, dass es sich hier um beträchtliche Entfernungen handelt, in Wirklichkeit betragen sie aber meist nicht mehr als 0,05—0,06 mm, und es würde daher eine seltsame Unsicherheit des Entwicklungsverlaufes bezeugen, wenn solche überflüssige Bildungen auftreten müssten. Zudem wird jederseits durch den Seitenstab des Scheitelrahmens die Verbindung mit dem abanalen Scheitelast derselben Seite hergestellt, ohne dass solche überschüssige Äste an dem letzteren auftreten, trotzdem die Entfernung zuweilen das Doppelte jener anderen beträgt. Die zahlreicheren Äste sind also lediglich abnormale hypertrophische Bildungen. Das beweist übrigens auch BOVERI's Befund, dass bei »den ältesten Larven diese freien Äste sehr kurz sind oder fast ganz fehlen«. Diese Thatsache

lässt sich nämlich nicht in der Weise erklären, dass, wie BOVERI meint, nach Herstellung der definitiven Verbindungen die überzähligen Äste allmählich resorbiert werden, denn Resorptionen von Skelettheilen finden auf so frühen Entwicklungsstadien normaler Weise niemals statt. Vielmehr ergibt sich als die naturgemäße Deutung die, dass der ausgebildete Scheitelrahmen in BOVERI's ältesten Larven sich überhaupt nicht aus derartigen unregelmäßig verzweigten Formen entwickelt hat, sondern in ähnlicher Weise entstanden ist, wie es hier dargestellt wurde. Jene jugendlichen Larven mit den unregelmäßig verzweigten Scheitelstäben wären demnach zu einer weiteren normalen Entwicklung unfähig.

---

Aus der vorstehenden Darstellung des Baues der *Echinus*- und *Sphaerechinus*-Larven ergibt sich in unzweideutiger Weise, dass der Standpunkt, den ich in meiner früheren Untersuchung eingenommen habe, in jeder Beziehung vollauf gerechtfertigt war. Es kommen nur diejenigen Eigenthümlichkeiten, die ich damals schon berücksichtigt, bei der Beurtheilung der Bastardlarven in Betracht. Sie mögen hier in übersichtlicher Weise zusammengestellt werden.

1. Die Form. Wie schon MÜLLER hervorgehoben, besteht auf den hier in Betracht kommenden jüngeren Stadien darin ein Gegensatz, dass die *Echinus*-Larve einen hohen pyramidalen Scheitel, die *Sphaerechinus*-Larve eine niedrige, rundlich abgeflachte Kuppel besitzt. Die Larve der letztgenannten Art zeichnet sich ferner dadurch aus, dass auf den gleichwerthigen Stadien die Analarme nach außen zu etwas stärker divergiren und die Oralarme anfänglich in ihrer Entwicklung etwas zurückbleiben. Bei der Variabilität der Larven lassen sich aber diese Gegensätze nicht durch einfache Nebeneinanderstellung bestimmter Zahlen zur Anschauung bringen.

2. Skelet der Analarme. Hierin besteht ein durchgreifender Unterschied, indem *Sphaerechinus* Gitterstäbe besitzt, die sich typisch aus drei einzelnen durch Querbrücken verbundenen Längsstäben zusammensetzen, während bei *Echinus* normal nur ein einziger Längsstab jeden Analarm durchsetzt.

3. Die Scheiteläste der abanal Seite. Sehr frühzeitig treten in der *Sphaerechinus*-Larve auf der abanal Seite, gegenüber den Scheitelstäben zwei weitere in den Scheitel hineinragende Stäbe (BOVERI's Scheiteläste der Oralstäbe) auf. Sie erreichen eine ansehnliche Größe und können sich am freien Ende gabeln, um nicht

nur, wie es stets der Fall ist, den abanalen Stab des Scheitelrahmens hervorgehen zu lassen, sondern auch an der Bildung der Seitenstäbe des letzteren sich zu betheiligen. Den *Echinus*-Larven fehlt normaler Weise dieses Kalkgebilde.

Diesem Unterschiede im Bau der beiden elterlichen Larven hatte ich bei der Beurtheilung des Bastards eine Bedeutung beigemessen. BOVERI dagegen meint: in Bezug auf »das Vorhandensein oder Fehlen des Scheitelastes am Oralarm können die Bastardlarven nur dadurch eine Mittelstellung darbieten, dass dieser Ast bei einem Theil der Larven vorhanden ist, bei einem anderen fehlt« (3, pag. 415). »Fehlt es (jenes Merkmal), so gleicht die Larve in diesem Punkt der väterlichen Form und es folgt daraus, dass bei der Natur des Versuches diesem Merkmal für die Charakterisirung des Bastards nur eine Bedeutung zuzuerkennen ist, wenn dasselbe vorhanden ist« (pag. 434).

Ich kann diesen Standpunkt nicht theilen. Eine Mittelstellung im Bastard, so stelle ich mir vor, kommt auch in diesem Punkte in einer ganz anderen Weise zum Ausdruck als BOVERI meint. Da das Gebilde dem einen der Eltern fehlt, bei dem anderen zu einem großen sich gabelnden Ast herauwächst, können, je nachdem der väterliche oder der mütterliche Einfluss vorherrscht, alle möglichen Zwischenformen entstehen. Würde, was allerdings in meinen Zuchten niemals der Fall war, eine Bastardlarve bis in den Scheitel reichende, sich gabelnde und mit einander verbindende abanale Äste entwickeln, so käme der reine *Sphaerechinus*-Typus zum Ausdruck. Bleiben die Stäbe aber mehr oder minder klein, so zeigt sich der Einfluss der väterlichen Art. Fehlen die Stäbe vollständig, so bin ich nach wie vor der Ansicht, dass dieser Mangel positiv nur so gedeutet werden könne, dass der Bastard bezüglich dieser Eigenthümlichkeit dem Vater nachgeschlagen sei. Dies gilt natürlich nur unter dem Vorbehalt — ich habe bereits in meiner früheren Untersuchung (13, pag. 207) darauf hingedeutet —, dass in der Bastardlarve keine Rückbildung des complicirteren Skelets der mütterlichen Art erfolge.

Im Übrigen hält BOVERI selbst seinen Standpunkt dort nicht konsequent fest, wo es sich um die Beurtheilung der Unterschiede an den Enden der Scheitelstäbe handelt. Die Gegensätze sollen (wie aber oben bereits erörtert worden ist, stimmen meine Befunde damit nicht überein) darin bestehen, dass bei der *Sphaerechinus*-Larve drei Äste am Scheitelstabsende auftreten, die bei *Echinus* fehlen,

da hier die Scheitelstäbe nur keulenförmig endigen. Wenn nun, wie BOVERI meint, das Fehlen des abanalen Scheitelastes bei der Bastardlarve kein Beweis dafür ist, dass der reine *Echinus*-Typus zum Durchbruch gelangt ist, so kann es doch der Mangel der Äste am Scheitelstabende ebenfalls nicht sein. Daraus würde folgen, dass BOVERI von seinem eigenen Standpunkt aus nicht berechtigt ist, den einfachen keulenförmigen Scheitelstab beim Bastard als untrügliches Merkzeichen des reinen väterlichen Typus anzusehen, schon deshalb nicht, weil der gleichmäßig dicke Scheitelstab der mütterlichen und der keulenförmige der väterlichen Art unter allen Umständen durch einfache Kombination in der Bastardlarve immer wieder einen nach dem freien Ende zu sich verdickenden Stab ergeben müssen.

4. Die Scheitelstäbe und deren Verzweigungen. Dass die verschiedene Gestalt der Scheitelstäbe bei den *Echinus*- und *Sphaerechinus*-Larven für die Beurtheilung der Bastardlarven von nur untergeordneter Bedeutung ist, habe ich schon pag. 488 und 492 hervorgehoben. Nur das lässt sich sagen, dass der Bastard, der den mütterlichen Larventypus darthun soll, gleichmäßig dicke, der mit reinem väterlichen Typus jedenfalls an den Enden verdickte Scheitelstäbe besitzen muss. Wie stark die keulenförmige Anschwellung sein müsse, lässt sich, in Folge der Variabilität der *Echinus*-Larven, nicht bestimmen.

Da Verzweigungen bei beiden elterlichen Larven vorkommen, fehlt in den verzweigten Stäben der Bastarde ein Maß für die Feststellung des väterlichen oder mütterlichen Einflusses. Höchstens wird man in regelmäßigeren cylindrisch geformten Ästen ein Vorherrschen der *Sphaerechinus*-Eigenthümlichkeiten erkennen dürfen.

### 3. Die Bastardlarven von *Sphaerechinus granularis* ♀ — *Echinus microtuberculatus* ♂.

In meiner ersten Untersuchung habe ich nachgewiesen, dass die Bastardlarven in Form, Größe und Bau eine außerordentlich große Variabilität zeigen, deren Grenzen, von gewissen aberranten Individuen abgesehen, im Allgemeinen durch die Beschaffenheit der Larven der beiden bastardirten Arten bestimmt sind. Ich hatte angenommen, dass diese Variabilität in allen meinen Zuchten einen fundamentalen Gegensatz zu BOVERI's Funden bedeute. Denn abgesehen von dem Scheitelast der abanal Seite, der manchen

Bastarden zukommen, den meisten aber fehlen sollte, war die Organisation derselben als eine anscheinend starre und unveränderliche geschildert worden: »alle echten Bastarde, ohne eine einzige Ausnahme, repräsentiren sowohl in der Körpergestalt wie im Skelet eine ziemlich genaue Mittelform zwischen den beiden Eltern, eine neue durchaus charakteristische Form, welche sofort als solche zu erkennen ist und mit keiner der beiden elterlichen Larvenformen verwechselt werden kann« (1, pag. 78).

Obwohl BOVERI dieses Ergebnis im Wesentlichen noch jetzt festhält, zeigt seine neueste Untersuchung doch in so fern eine erfreuliche Annäherung an meine Befunde, als ebenfalls eine gewisse Variabilität der Bastardlarven nachgewiesen wird. Doch hält sich diese in engeren Grenzen als ich es beobachtet habe, denn es fehlen in der Reihe die Außenglieder, welche die Übergänge zu den Larven der beiden elterlichen Arten vermitteln.

Nur diese Übergangsformen sollen hier nochmals eine Besprechung erfahren, denn über die Mittelglieder, die sich in der Körperform und im Skelet von den beiden elterlichen Arten deutlich unterscheiden lassen, herrscht keine Unsicherheit und Meinungsverschiedenheit.

Zu beachten ist jedoch, worauf ich schon in meiner früheren Mittheilung hingewiesen habe, dass einerseits die Körperform, andererseits das Skelet der Bastarde unabhängig von einander variiren. Dadurch, dass diese beiden Arten Variationen mit einander »in Kombination treten, wird die Mannigfaltigkeit der Bastardlarven fast unerschöpflich« (13, pag. 211). Dazu kommt ferner, dass eine bestimmte Kombination väterlicher und mütterlicher Eigenschaften nicht immer in übereinstimmender Weise an den homotypen Körperstellen und Organen rechts und links zum Ausdruck gelangt. So entsteht eine große Anzahl unsymmetrischer Bastardformen. Diese können z. B. auf der einen Seite ein reines *Echinus*-Skelet, auf der anderen ein mehr oder minder mit der mütterlichen Art übereinstimmendes Kalkgerüst besitzen; oder es kommen rechts und links verschiedene Formen des durch Mischung der beiden elterlichen Eigenschaften entstandenen Bastardskelettypus zur Erscheinung. Auch mehr oder weniger auffallende Asymmetrien der äußeren Körperformen treten auf, ohne sich allerdings stets durch einseitig zum Durchbruch gelangende Eigenthümlichkeiten des Vaters oder der Mutter in völlig befriedigender Weise erklären zu lassen. Solche

vollständig unsymmetrisch und aberrant geformten Bastarde können nur als Missbildungen aufgefasst werden.

Eine vollständige Übereinstimmung mit den älteren mütterlichen *Sphaerechinus*-Larven kommt, wie ich früher schon betont habe, in meinen Zuchten nicht vor. Im Bastardskelet bleibt stets der Scheitelast der abanal Seite in der Entwicklung weit zurück, und ebenso kommt es nie zur Ausbildung eines vollständigen Scheitelrahmens. Auch das Skelet der Analarme erreicht nie die Vollkommenheit der Gitterstäbe von *Sphaerechinus*. Ich hatte früher bei den am meisten dem mütterlichen Typus sich nähernden Bastardlarven drei parallele Stäbe in jedem Analarm aufgefunden. Damit war eine principielle Übereinstimmung mit der *Sphaerechinus*-Larve nachgewiesen, denn es kommt bei gewissen Arten vor, dass der Gitterstab der Analarme durch drei Einzelstäbe vertreten wird. BUSCH hatte bei sieben Tage alten Larven einer *Echinocidaris* jederseits drei parallele, getrennt verlaufende, langgestreckte Analstäbe nachgewiesen (4, pag. 90), und KROHN fand später sowohl das gleiche Verhalten als auch in typischer Weise gegitterte Analstäbe bei den verschiedenen Larven der nämlichen Zuchten (8, pag. 211). Neuerdings habe ich noch eine weitere Annäherung der Analstäbe der Bastardlarven an die gegitterten *Sphaerechinus*-Stäbe bemerkt. Auf kurzen Strecken können nämlich zwei oder drei einfache Längsstäbe durch Querbrücken mit einander verbunden sein und das Aussehen von Gitterstäben zeigen (Fig. 34 und 35). Andeutungen ähnlicher Bildungen haben schon MORGAN und BOVERI gezeichnet. Eigenthümlicher Weise habe ich die wenigen gitterstabähnlichen Armgerüste nur bei solchen Bastardlarven aufgefunden, die in der Körperform dem väterlichen Typus in hohem Maße ähnlich sahen.

Der in Fig. 36 abgebildete Bastard gleicht in der Form einer jungen *Sphaerechinus*-Larve, nur ist er etwas größer als diese. Trotzdem er vom zwölften Tage stammt, hat sich die Mundbucht mit dem Entodermrohr noch nicht verbunden. Normaler Weise vollzieht sich dieser Process am dritten oder vierten Tage; man findet aber sehr häufig Bastardlarven, bei welchen noch in der zweiten Woche die Vereinigung nicht erfolgt ist. Vermuthlich unterbleibt sie dann auch ganz, und die rudimentäre Ausbildung des Darmtractus setzt der weiteren Larvenentwicklung ein frühes Ziel. Das Skelet ist in Fig. 36 unsymmetrisch entwickelt, ähnelt aber mehr dem der väterlichen Larvenart. Rechts unterscheidet es sich von diesem nur durch einen kurzen zweiten Stab für den Analarm; links fehlt dieser zwar,

aber vom reinen *Echinus*-Typus entfernt sich das Skelet durch den unregelmäßigen Verlauf des rudimentären Oralstabs.

Auch die beiden Larven in Fig. 38 und 39 stehen in den Körperformen *Sphaerechinus*-Larven recht nahe, während die Skelette Zwischenformen, die vielleicht mehr dem väterlichen Typus zuneigen, darstellen. Eine besondere Erwähnung verdient der in Fig. 39 den Scheitel quer von rechts nach links durchsetzende Balken. Ich hatte ihn anfänglich für ein neues, dem Bastard eigenthümliches Gebilde gehalten, das keiner der elterlichen Arten zukäme. Nunmehr aber habe ich mich überzeugt, dass es sich nur um ein frühzeitiges Auftreten des Kalkstabes handelt, der sich bei den achtermigen *Sphaerechinus*-Pluteis konstant vorfindet, nachdem der Scheitelrahmen der jugendlicheren Stadien eine Rückbildung erfahren hat.

Von weitgehenderer Bedeutung für die hier zu erörternden Fragen sind jedoch die Bastardlarven, die mehr oder minder ausgeprägt den *Echinus*-Typus aufweisen und den *Echinus*-Larven bis zum Verwechseln ähnlich sehen können. Die Übereinstimmung bezieht sich sowohl auf die Körperform als auch auf das Kalkgerüst.

a) Körperform. Ich werde erst jetzt auf eine Mittheilung VERNHOUT's (15) aufmerksam, in welcher bereits vor dem Erscheinen meiner ersten Untersuchung festgestellt wurde, dass die Bastardlarven die Charaktere typischer *Echinus*-Larven tragen können. Das ist vollkommen zutreffend; und wenn neuerdings BOVERI und, wie es scheint, auch MORGAN in Abrede stellen, dass eine Übereinstimmung in der Körperform vorkomme, so dürfte das zum Theil darauf beruhen, dass nicht immer streng gleichwerthige Stadien der beiden Larvenarten verglichen wurden. Im folgenden Kapitel werde ich die Art der Larvenvergleiche eingehender behandeln müssen und möchte hier nur betonen, dass man allerdings nicht erwarten darf, Bastardlarven zu begegnen, die in der Gestalt mit wohlentwickelten acht oder mehr Tage alten *Echinus*-Larven vollkommen übereinstimmen, denn diese letzteren repräsentiren ein vorgeschrittenes Stadium, das in meinen Bastardzuchten niemals erreicht wurde. Ich habe keine Bastardlarven aufgefunden, die in der Bildung der Oralarme das in Fig. 37 gezeichnete Stadium überschritten hätten. Man wird daher nur unter den jüngeren *Echinus*-Stadien vollkommen ähnliche Formen nachweisen können, dort aber solche antreffen, welche den Bastarden bis zur Kongruenz gleichen.

In Fig. 61 und 62 Taf. XXV habe ich um die Bastardlarven die



Kontouren zweier *Echinus*-Larven eingezeichnet, um die vollkommene Übereinstimmung deutlicher zur Anschauung zu bringen. Ebenso sind für die in Fig. 60 und 66 gezeichneten Larven, deren Skelette den Bastardtypus erkennen lassen, vollkommen übereinstimmende *Echinus*-Formen leicht aufzufinden. Die im Profil gesehenen Bastarde Fig. 65, 67 und 68 sind bestimmten *Echinus*-Larven kongruent, so dass ich die Umrisse der letzteren nicht erst einzutragen brauche. Ist auch das Skelet solcher Bastardlarven nach dem *Echinus*-Typus gebildet (Fig. 65, 68), so ist eine Unterscheidung von derartigen 96stündigen *Echinus*-Larven, wie ich sie in meiner ersten Untersuchung dargestellt habe, unmöglich.

Die weiter vorgeschrittenen Bastardstadien bewahren häufig den hohen spitzen Scheitel der *Echinus*-Larven, unterscheiden sich aber von diesen meist durch eine solch mangelhafte Entwicklung der Oralarme (Fig. 50), wie sie nur bei missgebildeten *Echinus*-Larven zuweilen vorkommt. Doch findet man immerhin auch noch entwickeltere Bastardlarven, welche den *Echinus*-Stadien ganz ähnlich sehen. In Fig. 64 Taf. XXV habe ich eine solche Form abgebildet. Die Kontouren des gleichwerthigen *Echinus*-Stadiums sind aber bei schwächerer Vergrößerung eingetragen worden, und es ergibt sich daraus, dass nur eine Ähnlichkeit und keine Kongruenz der beiden Larvenarten bestand und dass die Bastarde bei der weiteren Entwicklung im Wachsthum zurückbleiben. Kongruente Formen erhält man nur dann, wenn man aus den älteren *Echinus*-Zuchten der zweiten Woche die Larven auswählt, die in der Entwicklung zurückgeblieben sind (Fig. 69). Auch in der Verzweigung der Scheitelstäbe stimmen diese dann mit den älteren Bastardlarven vollkommen überein.

b) Larvenskelet. Meine Angabe, dass das Skelet der Bastardlarven häufig den reinen väterlichen Typus aufweise, hat bereits durch MORGAN'S (10) Beobachtungen an Neapeler Larven eine Bestätigung erfahren. MORGAN sah ein reines *Echinus*-Skelet bei ungefähr 20% der Bastarde auftreten. Ich würde daher auf diesen Punkt hier nicht mehr zurückzukommen haben, wenn nicht BOVERI den Angaben MORGAN'S jede Beweiskraft abgesprochen hätte, weil dessen Zeichnungen ungenügend und fehlerhaft seien: »Ganz abgesehen davon, dass MORGAN die so überaus scharfen, förmlich ausge-meißelten Skeletformen, die die Seeigellarven darbieten, so zeichnet, als wären sie aus einer weichen Masse gebildet . . . , sind drei von den vier Zeichnungen positiv fehlerhaft, indem MORGAN die vier Elemente, aus denen sich jede Skelethälfte zusammensetzt, in

einem Punkt zusammenlaufen lässt, was niemals der Fall ist (3, pag. 440).

Mich hat die letztere Behauptung doch einigermaßen verwundert, denn BOVERI zeichnet selbst auf der rechten Seite seiner Fig. 40 bei einer aus einem Eifragment entstandenen Bastardlarve das gerügte Verhalten. Überdies ist nicht recht ersichtlich, worauf BOVERI seine Kritik, in so weit sie sich auf die nach *Echinus*-Art nur mit einem Analstab versehenen Bastarde bezieht, gründet, da er ja ausdrücklich behauptet, solche Larven aus ganzen kernhaltigen Eiern niemals erhalten zu haben, und demnach nicht wissen kann, dass sie so, wie MORGAN sie zeichnet, nicht aussehen können. Sodann aber ist das Urtheil BOVERI's ungerechtfertigt, denn solche Larven, bei welchen die vier Stäbe jederseits von einem Punkte ausgehen, kommen positiv vor. Um diese Frage hier endgültig zu erledigen, verweise ich auf Fig. 49 und 51 Taf. XXIV, in welchen dieses Verhalten zu sehen ist, und ferner habe ich in Fig. 52 und 53 die Wurzelstellen des Kalkgerüstes aus einer dritten Larve bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet, so dass kein Zweifel mehr bestehen kann. Ob MORGAN ähnliche Larven, die übrigens gar nicht so selten vorkommen, beobachtet hat, weiß ich freilich nicht. Häufig nähert sich auch nur die Ansatzstelle des Analstabes so beträchtlich der Wurzelstelle des primären Dreistrahlens, dass bei mäßig starken Vergrößerungen in der Frontalansicht ähnliche Bilder zu Stande kommen, wie sie MORGAN gezeichnet hat. Wenn ich es auch durchaus nicht für zweckentsprechend erachten möchte, dass MORGAN derartige Larven ausgewählt hat, so scheint es mir doch andererseits ganz ungerechtfertigt, desshalb an seiner bestimmten Behauptung zu zweifeln, dass das Skelet der Neapeler Bastardlarven reinen *Echinus*-Typus tragen könne. Ich halte diese letztere Thatsache vielmehr für erwiesen.

Nur auf ein Verhalten im Bastardskelet möchte ich noch im Besonderen hinweisen: auf die Endigungsweise der Scheitelstäbe. Auf ganz jungen Stadien herrscht die glatte, nach dem freien Ende zu mäßig verdickte Stabform vor. In älteren Larven kann das Ende unter Auftreten von dornen- und hakenförmigen Fortsetzungen keulenartig anschwellen (vgl. Fig. 40—47), in ganz ähnlicher Weise, wie es bei den *Echinus*-Larven der Fall ist. So wie bei diesen treten in der zweiten Woche, häufig auch noch früher, außerordentlich variabel gestaltete Verzweigungen auf, die bereits früher von mir gezeichnet wurden und auch auf den Abbildungen dieser Abhandlung zu sehen sind. Sie gleichen durchaus den Verästelungen der älteren

*Echinus*-Stäbe. Gegen Ende der zweiten Woche finden sich nur noch vereinzelte Bastardlarven mit unverzweigten Scheitelstäben.

Die Scheitelstäbe der Bastarde gleichen also durchweg in hohem Maße denen der *Echinus*-Larven und sind zum Theil denselben vollkommen kongruent. Doch lässt sich, wie ich oben schon (pag. 493) ausgeführt habe, in Folge der Variabilität der *Echinus*-Stäbe beim Bastard nicht feststellen, ob eine Mischform oder reine väterliche Form des Skelets vorliegt. In der Regel — mit seltenen Ausnahmen — verzweigen sich die Stäbe normaler *Echinus*-Larven erst auf dem wohlentwickelten vierarmigen Pluteusstadium, während beim Bastard, der ein vollkommen gleichwerthiges Stadium meist überhaupt nicht erreicht, die Verzweigung früher auftritt. Die Verästelung der Scheitelstabenden erweist sich damit als ein allgemeines Alterszeichen der Bastardlarven, das auch dann auftritt, wenn das Formstadium auf einer niederen Stufe zurückbleibt. Beim *Echinus* ist es ebenso, und die in der Entwicklung zurückgebliebenen älteren Larven (Fig. 69) besitzen bei verzweigten Scheitelstäben Skelette, die denen mancher Bastarde kongruent sind.

Ziemlich häufig erscheinen die Scheitelstabenden der Bastardlarven gabelig gespalten (Fig. 48). Ich hielt das anfänglich für eine neue, nur dem Bastard zukommende Eigenthümlichkeit, habe mich später aber, und zwar zuerst bei Neapeler Larven (Fig. 22), davon überzeugt, dass ein ähnliches Verhalten, wenn freilich auch nur selten, bei den *Echinus*-Larven vorkommt.

---

Überblickt man die verschiedenen Formen der Bastardlarven, so zeigt sich, wie ich früher schon nachdrücklich betont habe, dass die Variabilität nicht ziel- und regellos schwankt, sondern in bestimmten Grenzen, die durch die Beschaffenheit der beiden elterlichen Larvenarten gegeben sind, sich bewegt. Wirklich neue Merkmale, die keiner der elterlichen Formen zukommen und die auch nicht nach Kombination der elterlichen Eigenschaften als Mittelwerthe entstanden sein könnten, fand ich bei den Bastardlarven nicht. Die gespaltenen Scheitelstäbe und der Querstab im Scheitel mancher Bastarde (vgl. oben und pag. 500), die ich anfänglich in dieser Weise gedeutet hatte, erklären sich als Erbstücke der väterlichen und mütterlichen Art. Ich habe daher die Variationen dadurch erklärt, dass die väterlichen und mütterlichen Eigenschaften durch Vererbung in der verschiedensten Weise auch in verschiedenen Körperregionen und

Organen derselben Bastardlarve zur Herrschaft gelangen. In einer Bastardlarve können gewisse Organe ganz dem Vater, andere ganz der Mutter nachschlagen, andere wieder eine Mittelstellung darbieten.

BOVERI will dem Einfluss väterlicher oder mütterlicher Vererbungstendenzen »nur eine untergeordnete Bedeutung für die Variationen« zuerkennen und meint: »der Hauptsache nach beruhen diese Verschiedenheiten, meines Erachtens, darauf, dass die Bastardlarve vor die Aufgabe gestellt ist, einen Kompromiss zwischen väterlichen und mütterlichen Eigenschaften durchzuführen, der in verschiedener Weise möglich ist« (3, pag. 416). Ich kann in dieser Ausführung keinen Gegensatz zu meinem Standpunkte erkennen, denn einen »Kompromiss« nehme auch ich an, aber es fragt sich eben, wie dieser zu Stande kommt. BOVERI bleibt bei der Vorfrage stehen, ohne eine Erklärung der Erscheinungen zu geben. Ich sehe für die Variabilität der Bastardlarven keine andere Deutung als die von mir versuchte und stelle diese Erscheinungen in Vergleich mit den Vererbungsvorgängen, die bei der normalen geschlechtlichen Zeugung durch ein derselben Species angehörendes Elternpaar sich abspielen. Während bei dieser Zeugung nur die individuellen Eigenschaften der Eltern in Betracht kommen, handelt es sich bei der Bastardirung in erster Linie um die Vermengung von Species- oder Gattungsmerkmalen, die, wie in dem hier behandelten Falle, zum großen Theil unter dem Mikroskope scharf zu bestimmen sind. So lässt sich der Nachweis führen, dass sich die Gattungsscharaktere der Eltern im kindlichen Bastard nicht immer zu einem harmonischen Gesamtbild mischen, sondern häufig recht ungeordnet neben einander lagern, so dass Monstra zu Stande kommen, deren Entwicklung auf einem sehr frühen Stadium abbricht.

#### 4. Die Vergleichung der Larvenformen.

In meiner früheren Untersuchung hatte ich den Einwand erhoben, dass BOVERI in seiner vorläufigen Mittheilung ungleichwerthige Larvenstadien neben einander gestellt hätte und zwar eine junge Larve von *Sphaerechinus*, eine ältere von *Echinus* und ein Zwischenstadium der Bastardlarve. Da BOVERI eine Beschreibung der Larven nicht gab, sondern lediglich auf die drei Abbildungen verwies, schien mir in der Ungleichwerthigkeit der gewählten Larven zwar nicht der einzige, aber doch einer der wichtigsten Gründe dafür zu liegen, dass

die abgebildete Bastardlarve in ihrem Habitus zwischen der väterlichen und mütterlichen Larve die Mitte hielt. Gegen diese meine Ausführungen wendet sich BOVERI mit besonderem Nachdruck, nachdem er erklärt hat, er müsse meine Angaben über seine Bilder »richtig stellen«. Ich freue mich, dass er meine Kritik nicht in der Weise deutet, ich hätte ihm vorwerfen wollen, durch bewusst unberechtigte Auswahl der verschiedenen Larven die wahre Sachlage zu verschleiern. Eine derartige Auffassung lag mir völlig fern, und ich wüsste überhaupt Niemanden, dem ich Ähnliches zutrauen möchte. In der Sache selbst kann ich aber kein Wort meines geäußerten Einwandes zurücknehmen.

Dass die abgebildeten *Echinus*- und *Sphaerechinus*-Larven ganz verschiedene Stadien repräsentiren, giebt BOVERI zu. Die erstere stamme vom fünften oder sechsten Tage, die letztere sei ein Stadium »zwar nicht, wie SEELIGER meint, von 47 Stunden, aber doch etwa von 57 Stunden«. Dazu muss ich berichtigend hinzufügen, dass ich nur behauptet habe, die fragliche *Sphaerechinus*-Larve »dürfte der von mir in Fig. 1 oder 3 Taf. VIII gezeichneten 47 Stunden alten ziemlich ähnlich sein« und »von dem folgenden, in Fig. 4 Taf. VIII abgebildeten Stadium war BOVERI's Larve noch ziemlich weit entfernt« (13, pag. 205). Das ist doch zweifellos richtig, und wenn BOVERI das betreffende Stadium erst nach 57 Stunden auftreten sah, so haben sich, was übrigens hier unwesentlich ist, seine Larven langsamer entwickelt als diejenigen, welche ich abgebildet habe (vgl. auch wegen dieser Larve oben pag. 490).

Die Auswahl eines jungen *Sphaerechinus*-Stadiums versucht jetzt BOVERI durch zwei Gründe zu rechtfertigen. Erstlich würde die Abbildung einer älteren Larve »dem Verständnis erhebliche Schwierigkeiten bereitet haben«, und »nur mit Rücksicht darauf, dem Leser das Verständnis der Skeletverhältnisse zu erleichtern« hätte er jene Wahl getroffen. Zweitens aber hätte ihn dazu der folgende Umstand bestimmt: »Die Mittelstellung des Bastardlarvenskelets auf dem frühen Stadium schließt für das spätere eine erhebliche Annäherung an das fertige *Sphaerechinus*-Skelet ganz aus, und es muss auf den späteren Stadien den Anschein gewinnen, als habe die Bastardlarve viel mehr Neigung zur väterlichen als zur mütterlichen Form. . . . . Eine einfache Nebeneinanderstellung der drei erwachsenen Larven allein würde dagegen zu irrigen Vorstellungen führen müssen« (3, pag. 414).

Bezüglich des ersten Punktes scheint mir BOVERI doch etwas

gar zu ängstlich gewesen zu sein, und ich meine, er hätte immerhin dem Leser zumuthen dürfen, den vierarmigen *Sphaerechinus*-Pluteus zu begreifen, zumal da es sich um nichts Neues handelte, und dieses Larvenstadium schon längst von KROHN und JOH. MÜLLER beschrieben worden ist. Schlimmsten Falles hätte eine erläuternde Textzeile hinzugefügt werden müssen.

Der zweite Grund zeigt einen Standpunkt, den ich nicht theilen kann, und die Behauptung im Besonderen, dass die Nebeneinanderstellung gleichwerthiger älterer Larvenstadien zu irrigen Vorstellungen hätte führen müssen, ist meines Erachtens ganz ungerechtfertigt.

Doch will ich darüber hier nicht rechten, denn ich habe nicht die Auswahl einer jungen *Sphaerechinus*-Larve an sich, sondern nur die Nebeneinanderstellung ungleichwerthiger Stadien beanstandet. Wenn also BOVERI aus diesem oder jenem Grunde glaubte, eine junge *Sphaerechinus*-Larve wählen zu sollen, so hätte er auch ein junges und nicht ein altes Stadium von *Echinus* zur Vergleichung heranziehen müssen. Jedenfalls musste der Leser, der mit der Entwicklung dieser beiden Seeigelarten nicht völlig vertraut ist, zu falschen Vorstellungen gelangen, wenn es im Hinblick auf die Abbildungen der beiden ungleichwerthigen Stadien (vgl. weiter unten Textfig. 3 und 4) heißt: »die Unterschiede in der Körperform, besonders aber im Skelettbau, werden durch die beiden Figuren in völlig genügender Weise zur Anschauung gebracht« 1. pag. 77.

Meine Bemerkung, dass die Bastardlarve (vgl. unten Textfig. 5 ein Zwischenstadium darstelle, versucht dagegen BOVERI durch folgende Erklärung zurückzuweisen: »Im Übrigen aber wird SEELIGER's Behauptung schon dadurch hinfällig, dass die von mir abgebildete Bastardlarve nicht wie SEELIGER sagt, ein Zwischenstadium zwischen den abgebildeten Originallarven repräsentirt, sondern dass sie von den drei abgebildeten Larven sogar die älteste ist, was am besten daraus erhellt, dass sie — ich reproducire sie in Fig. 6 und gebe in Fig. 5 die zugehörige Frontalansicht — fast genau mit SEELIGER's Larve Fig. 36 vom zwölften Tage übereinstimmt« (3, pag. 412). Trotz dieser kategorischen Zurückweisung hält es nicht schwer, die Berechtigung meines Einspruchs nachzuweisen, denn die Zahl der Lebenstage einer Larve ist doch nicht mit ihrem Entwicklungsstadium identisch. Gerade die Bastardlarven, die sich ohnehin schon langsamer entwickeln als die reinen Larven der elterlichen Arten, bleiben sehr häufig auf einem frühen Stadium stehen und leben noch viele Tage weiter. Eine genauere Vergleichung der

fraglichen Bastard- und *Echinus*-Larve war seiner Zeit auf Grund der schematischen Profilansichten, welche BOVERI's vorläufige Mittheilung bot, nicht möglich. Sie lässt sich nunmehr aber leicht ausführen, da jetzt genauere Seiten- und Frontalbilder von beiden Larvenstadien vorliegen (2, pag. 226; 3, Taf. XXIV Fig. 5 und 6). Wer sich die Mühe nehmen will, die Abbildungen neben einander zu halten, den wird ein vorurtheilsloser Blick überzeugen, dass die

Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

Fig. 3. Larve von *Echinus microtuberculatus*.Fig. 4. Larve von *Sphaerechinus granularis*.

Fig. 5. Bastardlarve.

Alle drei Abbildungen nach BOVERI.

Fig. 6.

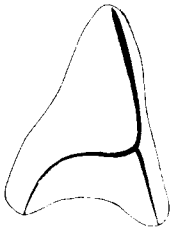


Fig. 7.

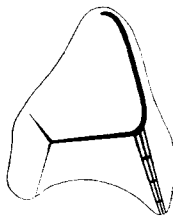
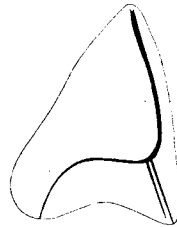


Fig. 8.

Fig. 6. Larve von *Echinus microtuberculatus*, 45 Stunden alt.Fig. 7. Larve von *Sphaerechinus**granularis*, 47 Stunden alt. Fig. 8. Bastardlarve, 72 Stunden alt.

Vergroßerung für alle drei  $\frac{250}{1}$ , hernach auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

Bastardlarve ein unzweifelhaft jüngeres Entwicklungsstadium darstellt als die *Echinus*-Larve<sup>1)</sup>. Darauf, dass die letztere schon durch bedeutendere Größe auffällt, will ich hier gar kein besonderes Gewicht legen; dass sie aber ein vorgeschrittenes Stadium repräsentirt, beweisen in erster Linie und unwiderleglich die Analarme. Es ist mir daher unverständlich, dass BOVERI die Bastardlarve für das ältere Stadium hält.

<sup>1)</sup> Eine verkleinerte Reproduktion von BOVERI's Zeichnung dieser *Echinus*-Larve ist Textfig. 10 pag. 509. Textfig. 9 stellt dagegen eine »ausgewachsene« Bastardlarve dar, die entwickelter ist als die oben erwähnte, von BOVERI 3, Fig. 5, 6 als »nicht ganz ausgewachsen« bezeichnete.

Um in dieser Frage jeden weiteren Zweifel zu beseitigen, stelle ich hier (Textfig. 3—8) den drei Larven, die BOVERI in seiner ersten Mittheilung abbildete, drei thatsächlich gleichwerthige Stadien entgegen, die BOVERI's jüngster *Sphaerechinus*-Larve ziemlich genau entsprechen. Danach wird wohl Niemand mehr meine Kritik der ersten Abbildungen BOVERI's für ungerechtfertigt erachten können.

---

Auch in seiner neuesten Untersuchung begeht BOVERI genau den gleichen Fehler und bringt wiederum völlig ungleichwerthige Stadien zur Vergleichung. Sein Irrthum scheint diesmal um so verhängnisvoller, als die Merkmale der verschiedenwerthigen Larvenformen in einer Tabelle neben einander gestellt werden. Diese soll erweisen, dass die Bastardlarve eine Mittelform darstelle und mit keiner der beiden elterlichen Larven verwechselt werden könne. Wer diese Tabelle (pag. 416) liest, muss allerdings meinen Standpunkt völlig unbegreiflich finden, denn so klar und scharf treten die Larvenverschiedenheiten hervor. Einer näheren Prüfung halten aber die tabellarischen Angaben nicht Stand. Um gleich den Kernpunkt herauszugreifen, in so weit er die beiden Larven der elterlichen Arten betrifft, heißt es in der vierten Querreihe: »Ausschnitt des Orallappens: tief (bei *Echinus*); fehlend (bei *Sphaerechinus*).« In die gebräuchliche Terminologie übertragen bedeutet das: *Echinus*-Larve mit zwei Oralarmen, ein vierarmiger Pluteus; *Sphaerechinus*-Larve ohne Oralarme, ein zweiarmer Pluteus. Da nun dieser letztere stets weiterhin zu einem vierarmigen sich entwickelt, erweisen sich die von BOVERI neben einander gestellten Larven als ganz verschiedenwerthige Stadien. Wenn diese trotzdem im Einzelnen auf ihre Körperproportionen und besonderen Merkmale hin verglichen werden, um die Verschiedenheiten der Larven der beiden Species zu erweisen, so scheint mir dieses Verfahren, wenn ich den von BOVERI gewählten Vergleich heranziehen soll, in der That nicht viel anders, als wenn man von zwei Batrachiern eine zweibeinige und eine vierbeinige Larve in Parallele stellen wollte. Damit ist eigentlich schon die Bedeutung der Tabelle als illusorisch erwiesen.

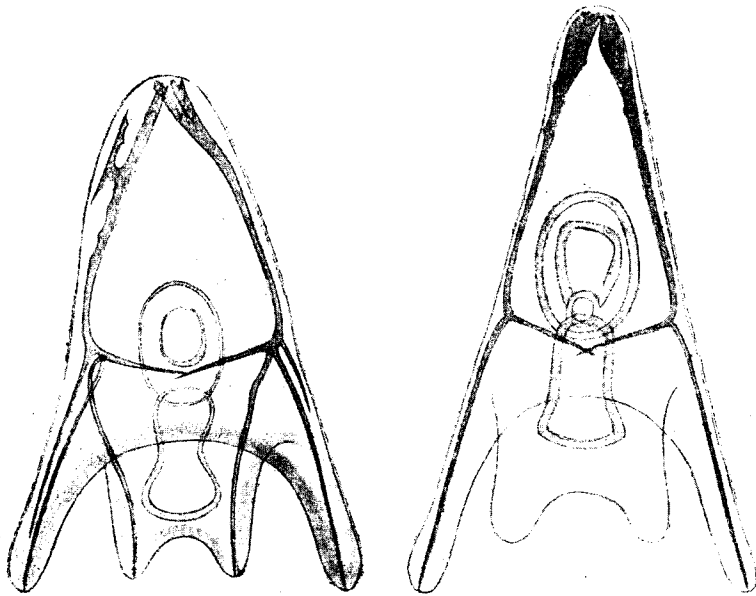
Da es aber von besonderer Wichtigkeit ist, festzustellen, wie groß die Verschiedenheiten der Bastard- und der *Echinus*-Larven sind, möge eine Prüfung der Tabelle auch in diesem Punkt gestattet sein. Besonders überzeugend dürfte sich wohl dem Leser die Eigenart der Bastardlarve aus BOVERI's Angaben in der zweiten Querkolonne



ergeben, wo es heißt: »Verhältnis zwischen Entfernung der Analarme und Höhe der Larve: 1 : 3,1 (bei *Echinus*); 1 : 1,7 (beim Bastard).« Ich habe im ersten Abschnitte dieser Abhandlung betont, wie bei *Echinus* im Laufe der Entwicklung das Verhältnis zwischen diesen beiden Körpermaßen wechselt und auch auf den gleichen Stadien variabel ist. Es erhebt sich daher die Frage, ob die Auswahl der Larvenform, die BOVERI getroffen hat, gerechtfertigt ist. Die *Echinus*-Larve (3, Fig. 12) besitzt vier schlanke Arme und misst 0,48 mm; die zur

Fig. 9.

Fig. 10.



»Ausgewachsene« Bastardlarve.

Fünftägige *Echinus*-Larve.

Nach BOVERI. 310/1, hernach auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

Vergleichung gewählte Bastardlarve zeigt alle Arme auf einem beträchtlich unfertigeren Zustand und ist nur 0,35 mm lang. Diese Verschiedenheiten legen es nahe, zu prüfen, wie die kleineren und noch jüngeren *Echinus*-Larven sich zu jener Bastardlarve verhalten. Zieht man zunächst die Larve vom fünften oder sechsten Tage heran, die BOVERI früher bereits abgebildet hat (2, pag. 226), so zeigt sich sofort eine außerordentlich viel größere Übereinstimmung (vgl. Textfig. 9 u. 10). Diese Larve ist 0,39 mm lang, die Entfernung der Analarme zur größten Länge verhält sich wie 1 : 1,85. Die Analarme erweisen sich durch die schlankere Form immer noch in der Entwicklung etwas weiter

vorgeschritten als bei der Bastardlarve. Hätte BOVERI eine um etwa einen halben Tag jüngere *Echinus*-Larve abgebildet, so ließe sich leicht der Nachweis führen, dass die Ähnlichkeit derselben mit der fraglichen Bastardlarve bezüglich Form und Größe noch weiter geht. Unter diesen jüngeren und nicht unter den ältesten *Echinus*-Larven hat man daher nach dem jener Bastardlarve gleichwerthigen Stadium zu suchen.

Bei der Variabilität meiner Larvenformen habe ich mehrfach Bastarde mittlerer Stadien aufgefunden, welche den vier bis fünf Tage alten *Echinus*-Larven in Form und Größe bis zur Kongruenz gleichen. Ich habe oben (pag. 501) bei der Besprechung der Bastardlarven bereits auf diese Fälle hingewiesen. Dass in anderen Fällen die gleichen Bastardstadien in ihrer Form erheblich abweichen und mehr der mütterlichen Larvenart sich nähern können, ist ebenfalls früher schon von mir zur Genüge erörtert worden.

Die entwickeltsten Bastarde, die ich in meinen Zuchten antraf, waren ungefähr 0,4 mm lang und zeigten alle vier Arme wohl ausgebildet (vgl. 13, Fig. 34). Sie waren also weiter vorgeschritten als die ältesten, die BOVERI beobachtete, und repräsentirten ein Stadium, das meine *Echinus*-Larven nach ungefähr fünf bis sechs Tagen, manchmal wohl noch etwas früher erreichten. Die in Fig. 5 gezeichnete *Echinus*-Larve von 141 Stunden entspricht meinen ältesten Bastardlarven, unterscheidet sich aber von ihnen durch die bedeutendere Größe von 0,45 mm. Es giebt zwar auch kleinere *Echinus*-Larven des gleichen Stadiums, doch habe ich hier eine solche abgebildet, deren Größe als normal betrachtet werden kann, um ersichtlich zu machen, dass die Bastardlarven auf den letzten Entwicklungsstadien, die sie in meinen Zuchten erreichten, im Wachstum zurückblieben. Durch die verästelten Enden der Scheitelstäbe und einen mächtigen kugelförmig aufgetriebenen Magen verriethen aber häufig die Bastarde, dass sie ein höheres Alter erreicht hatten als die ähnlich geformten Larven der väterlichen Art.

Diesen wesentlichen und durchgreifenden Unterschied in meiner und BOVERI's Vergleichungsweise der Larven kann ich mir nur daraus erklären, dass BOVERI die verschiedenen Formwerthe der Larven übersieht und kurzer Hand die Stadien, welche sich in seinen Zuchten als die ältesten nachweisen ließen, als gleichwerthig betrachtet und neben einander stellt. Dass ein solches Verfahren unstatthaft ist, wird durch meine vorliegende Untersuchung, wie ich hoffe, als bewiesen betrachtet werden dürfen. Wollte ich nach diesem

Grundsatz verfahren, so müsste ich jetzt, nachdem ich den achtarmigen *Echinus*-Pluteus gezogen habe, während die gleichzeitigen Bastardzuchten sich umgekehrt nicht mehr ganz bis zu den im Jahre vorher erzielten Endstadien entwickelten, vollkommen heterogene Stadien mit einander vergleichen.

##### 5. Über die Unzulässigkeit, aus der Kerngröße der Bastardlarven auf ein kernloses Eifragment zu schließen.

Als einen »schärferen Beweis« für die Herkunft der Zwergbastardlarven mit *Echinus*-ähnlichem Skelet von bastardirten kernlosen *Sphaerechinus*-Eifragmenten führte BOVERI die Kerngröße an: »Man kann es nämlich einer abgetödteten und gefärbten Larve noch ansehen, ob ihr ein kernhaltiges oder kernloses Ei zu Grunde liegt, und zwar an der Größe ihrer Kerne. Bei den befruchteten kernlosen Eifragmenten ist der erste Furchungskern, da er ja nur vom Spermakern gebildet wird, halb so groß als ein normaler erster Furchungskern, und dieser Größenunterschied erbt sich auf alle Nachkommen der Eizelle bis zum Larvenstadium fort. Wenn man nun von den mit *Echinus*-Samen befruchteten *Sphaerechinus*-Eiern und Eifragmenten gleichalterige Larven mit dem Bastardtypus und mit reinem *Echinus*-Typus abtödtet, so zeigen die letzteren stets beträchtlich kleinere Kerne als die ersteren« (1, pag. 79).

Ich habe dem gegenüber den Nachweis geführt, dass die Kerne gleichalteriger Bastardlarven, die aus ganzen kernhaltigen Eiern hervorgegangen sind, in ihren Größen überaus variiren und dass die Unterschiede im Volumen der Kerne bei verschiedenen Larven häufig mehr als das Doppelte betragen (13, pag. 213 u. fg.). Da früher bereits MORGAN (9) gefunden hatte, dass die aus kernhaltigen Eifragmenten hervorgegangenen Furchungsstadien kleinere Kerne besitzen als die gleichwerthigen aus ganzen Eiern stammenden Stadien und dass demnach eine Abhängigkeit der Kerngröße von der Zellgröße bestehe, schien mir BOVERI'S »Beweis« endgültig widerlegt zu sein.

Seltsamer Weise hält aber BOVERI in seiner letzten Abhandlung an seinem Standpunkt fest: »Ich habe nun« — so äußert er sich — »diesen Einwänden gegenüber vor Allem geltend zu machen, dass ich bei Feststellung des fraglichen Verhältnisses in so fern den beiden genannten Autoren gegenüber auf einem viel festeren Boden stehe, als ich Larven aus kernlosen Bruchstücken von *Echinus*

*microtuberculatus* wirklich in größerer Zahl gezüchtet hatte und also vergleichen konnte, wie sich die Größe ihrer Kerne zu der Kerngröße von Larven aus kernhaltigen Fragmenten verhält« (3, pag. 42S). Dass *Echinus*-Larven, die aus kernlosen Eistücken stammen, kleinere Kerne besitzen können als solche, die sich aus kernhaltigen Fragmenten entwickelt haben, ist von mir weder bestritten noch bezweifelt worden, und ich weiß nicht, wie BOVERI dazu kommt, mir eine solche Ansicht zuzuschreiben. Hier handelt es sich aber doch darum, ob die kleineren Kerne der Bastardlarven nur durch Bastardirung kernloser Eifragmente erklärt werden könnten. Und da muss ich vor Allem betonen, dass ich BOVERI gegenüber in so fern auf einem viel festeren Boden stehe, als ich eine große Anzahl aus ganzen Eiern stammender Bastardlarven auf ihre Kerngrößen geprüft und jene außerordentliche Variabilität festgestellt habe, die im Fehlen oder Vorhandensein der weiblichen Kernsubstanz nicht ihren Grund haben konnte.

Nun will allerdings BOVERI meine Ausführungen nicht als überzeugend gelten lassen, da ich, wie er meint, nicht die richtigen Bastardlarven auf ihre Kerngrößen hin geprüft hätte; man dürfe nämlich nur gleich alte und »gleich große Larven von genau gleichem Entwicklungsstadium vergleichen« und ich stelle »die Kerne verschieden großer Larven neben einander (Fig. 35 und 36), was nach den oben gegebenen Erörterungen unstatthaft« sei (pag. 430). Im Hinblick auf meine Vergleichung heißt es ferner: »dass man dabei nicht Larven beliebiger Größe und beliebigen Alters vergleichen darf, diese Forderung schien mir so selbstverständlich, dass ich sie bei jener kurzen ersten Berichterstattung gar nicht erwähnte« (pag. 42S).

Den Vorwurf, dass ich das, was aus der Natur der Sachlage sich als selbstverständlich ergeben musste, nicht beachtet hätte, muss ich auf das nachdrücklichste zurückweisen. Ich bitte daher, nur die am Eingange dieses Kapitels wörtlich citirte Stelle aus BOVERI's vorläufiger Mittheilung aufmerksam durchzulesen. Es werden daselbst nicht nur die verschiedenen Kerngrößen ausschließlich auf das Vorhandensein oder Fehlen des Eikerns zurückgeführt, sondern auch ausdrücklich solche Bastardlarven gleichen Alters verglichen, die aus »befruchteten *Sphaerechinus*-Eiern und Eifragmenten« hervorgegangen sind. Nun sind aber nach BOVERI selbst die gleichalterigen Bastardlarven, die aus Eifragmenten sich entwickelt haben, stets kleiner als die anderen. Hat also, was ich nicht bezweifeln will, BOVERI bereits bei der Abfassung seiner vorläufigen

Mittheilung im Jahre 1859 an die jetzt erhobene Einschränkung, dass nicht nur gleich alte, sondern gleichzeitig auch nur genau gleich große Bastardlarven auf ihre Kerngröße hin verglichen werden dürften, gedacht, so hat er das Gegentheil von dem, was er im Sinne hatte, niedergeschrieben, und nicht mich kann ein Vorwurf treffen, wenn ein Missverständnis entstanden ist.

Übrigens glaube ich, dass einige meiner Abbildungen auch der neuen Forderung BOVERI's nach gleicher Größe hätten genügen sollen. Die Larven Fig. 35 und 36 (13) sind gleich alt und von annähernd gleichem Volumen; die erstere aber ist, in Folge der schlank ausgezogenen Analarme, länger als die letztere, die bei mächtigerem Oralschirm durch eine gedrungene Körperform ausgezeichnet ist. Die eine Larve besitzt große und die andere beträchtlich kleinere Kerne. Ähnliche Unterschiede der Kerngrößen zeigen die sehr frühe Stadien darbietenden Larven Fig. 32 und 33 (13). Obwohl die eine sieben, die andere dreizehn Tage alt ist, habe ich doch keinen Anstand genommen, beide neben einander zu stellen, da die ältere Larve sechs Tage früher, als sie sieben Tage alt war, bereits ebenso ausgesehen haben muss. Die Volumina der beiden Larven sind ansehnlich verschieden, die Längen aber sind genau die gleichen: 0,17 mm.

Auch meine ganz bestimmte Behauptung, dass die Größenverschiedenheit der Kernvolumina der zur Vergleichung herangezogenen Larven mehr als das Doppelte beträgt, findet BOVERI durch meine Darstellung nicht genügend bewiesen. Meine Ausführungen, so meint er, »leiden an dem Mangel, dass eine zu kleine Zahl von Kernen aus den verschiedenen Larven zum Vergleich dargeboten wird, so dass von der einen zufällig gerade besonders große, von der anderen besonders kleine genommen sein könnten; überdies ist nicht angegeben, ob die zum Vergleich gestellten Kerne aus genau entsprechender Körperregion stammen« (pag. 430). Eine etwas sorgfältigere Durchsicht meiner Darlegungen wird Jeden überzeugen müssen, dass ein derartiger Verdacht gänzlich ungerechtfertigt ist.

Die überaus strengen Anforderungen, die an meine Beweisführung gestellt wurden, machten mich darauf gespannt, wie BOVERI den Nachweis führen werde, dass die Zwergbastardlarven mit reinem *Echinus*-Typus kleinere Kerne besitzen als die gleich alten, gleich großen und dasselbe Entwicklungsstadium darbietenden Bastarde, die nach dem Bastardtypus gebaut sind. Mich hat BOVERI's Art der Beweisführung nicht nur nicht befriedigt, sondern, im Hinblick auf die an mir geübte Kritik, auch aufs höchste befremdet. Das ganze

Beweismaterial, das dem Leser zur Prüfung vorgelegt wird, besteht in zwei Abbildungen von — reinen *Echinus*-Larven und nicht etwa Bastarden. In die Kontouren zweier Scheitelspitzen sind 1—1½ Dutzend Kerne eingezeichnet, die deutliche, wenn auch nicht so bedeutende Größenunterschiede, wie sie von mir bei Bastardlarven beobachtet worden sind, zeigen. Die eine Larve stammt aus einem kernhaltigen, die andere aus einem kernlosen Eifragment.

Bezüglich der Bastardlarven begnügt sich BOVERI damit, einfach zu versichern, »dass die Kerne der Bastardlarven mit Bastardtypus deutlich größer sind als die Kerne gleichstehender Larven mit *Echinus*-Typus« (pag. 431). Damit wird jede weitere Kritik unmöglich gemacht. Ich möchte aber auf eine solche denn doch nicht ganz verzichten und ersuche daher BOVERI, uns die verschiedenen Bastardlarven, die er auf ihre Kerngrößen verglichen hat, in Abbildungen vorzuführen. Ist die eine Larve wirklich durch die außerordentlich schlanke Körperform, durch den hohen und spitzen Scheitel ausgezeichnet, wie es BOVERI für den reinen *Echinus*-Typus fordert, die andere dagegen von der plumperen Gestalt des Bastardtypus, dann lassen sich gegen BOVERI'S Zusammenstellung genau die gleichen Einwendungen machen, die er mir gegenüber erhoben hat, denn es müssen entweder bei gleichem Volumen die Körperlängen, oder bei gleichen Längen die Volumina verschieden sein. Die Bedingungen, dass die zu vergleichenden Bastardlarven gleich alt, von gleichem Volumen und gleicher Länge sein, dasselbe Entwicklungsstadium repräsentieren und trotzdem nach verschiedenen Typen gebaut sein sollen, sind unerfüllbar, und BOVERI'S Kritik meiner Ausführungen erscheint damit als gegenstandslos.

Um aber hier nochmals und zwar in einer Jeden überzeugenden Weise den Nachweis zu liefern, dass die Schlussfolgerungen, die BOVERI aus den Verschiedenheiten der Kerngrößen gezogen hat, unzulässig sind, habe ich eine größere Anzahl Kerne aus dem Hautepithel und Darmtractus abgebildet. Ich bin dabei von dem früheren Verfahren in so fern abgewichen, als ich nur solche Bastardlarven, die nach demselben Typus geformt sind, neben einander gestellt habe, so dass sich die Bedingungen gleichen Alters, vollständig gleicher Größe (Volumen und Länge, bei gleichem Entwicklungsstadium erfüllen lassen.

In Fig. 54A ist ein Stück der ektodermalen Leibeswand und des Magens der in Fig. 54 abgebildeten Larve gezeichnet worden. Die Kerne sind durchweg klein und stehen ziemlich spärlich in ver-

hältnismäßig weiten Abständen von einander. In Fig. 56 sieht man dieselbe Region des Ektodermepithels aus einer vollkommen ähnlich geformten Larve, deren Skelet auf der einen Seite nach dem *Echinus*-Typus gebaut ist, auf der anderen aber zwei Analstäbe besitzt. Die Ektodermkerne sind zwar ebenfalls klein, stehen aber viel dichter als im vorher beschriebenen Fall. Der Darmtractus war in die bekannten Abschnitte gegliedert und besaß Mund- und Afteröffnung, zeigte sich aber viel weniger umfangreich entwickelt als in der Larve Fig. 54, so dass er ganz im basalen Larvenabschnitt lag. Fig. 55 endlich zeigt Ektoderm und Magen einer ganz gleich gestalteten Larve mit typischem Bastardskelet. Die Kerne fallen durch ihre bedeutende Größe und starke Färbbarkeit in allen Theilen auf; die Differenz der Kernvolumina gegenüber den beiden anderen Larven beträgt im Durchschnitt mehr als das Doppelte.

Ein weiter vorgeschrittenes Stadium ist in Fig. 57 abgebildet. Die Größen der Kerne der Leibeswand und des Magens ersieht man aus Fig. 57 A. Zum Vergleiche stelle ich Fig. 58, welche die Kerne des Magens und Ektodermepithels einer vollständig ähnlich geformten Larve zeigt. Die Größenunterschiede der Kerne bedürfen keiner weiteren Erläuterung.

Fig. 59 zeigt eine Bastardlarve mit rudimentärem Darmkanal. After, Magen und Enddarm sind zwar vorhanden, aber die ektodermale Mundbucht hat sich mit dem Entodermrohr gar nicht verbunden. Das letztere ist eine in der Bastardentwicklung recht häufig eintretende Erscheinung. Die Kerne der Larve (Fig. 59 A) sind verhältnismäßig recht klein, und das ist häufig, wenn freilich auch nicht immer, der Fall, wenn die Darmentwicklung zurückbleibt.

Die nach dem reinen *Echinus*-Typus gebaute Larve Fig. 65 zeichnet sich durchweg durch ansehnlich große Kerne aus (Fig. 65 A). Andere vollständig übereinstimmend geformte Bastarde besitzen dagegen kleine Kerne, die den oben beschriebenen (Fig. 54 A, 56, 57 A, 59 A) so vollkommen gleichen, dass ich davon absehen kann, sie durch weitere Zeichnungen zu illustriren.

Schließlich möchte ich nur noch auf die beiden in der Körperform den *Sphaerechinus*-Larven nahe stehenden Bastarde Fig. 38 und 39 Taf. XXIV aufmerksam machen, die in der Gesamtgröße und Länge allerdings ein wenig von einander verschieden sind. Die eine Larve (Fig. 38) zeigt einen wohlausgebildeten Darmtractus und recht große Kerne (Fig. 38 A), die andere (Fig. 39) besitzt einen nur unvollkommen entwickelten Darm und ziemlich kleine Kerne

des Hautepithels (Fig. 39 A). Die Kerngrößen schwanken auch hier um mehr als das Doppelte des Volumens.

Die Schlussfolgerungen, die aus den mitgetheilten Thatsachen zu ziehen sind, ergeben sich von selbst. Aus ganzen kernhaltigen Eiern entwickeln sich Bastardlarven, deren Kerne auf allen Stadien außerordentliche Größenverschiedenheiten erkennen lassen. Auch Bastarde mit reinem *Echinus*-Typus können durch verhältnismäßig sehr große oder auch kleine Kerne ausgezeichnet sein, und es ist daher durchaus nicht, wie BOVERI noch zuletzt behauptet hat, »erwiesen, dass die Bastardlarven, die die reine väterliche Form darbieten, aus kernlosen Fragmenten stammen müssen« (3, pag. 431. Vielmehr entstehen kleinkernige Bastardlarven mit reinem *Echinus*-Typus unzweifelhaft auch aus ganzen, kernhaltigen Eiern.

#### 6. Bastardlarven aus geschüttelten Sphaerechinus-Eiern.

Nachdem ich den Nachweis geführt habe, dass Bastardlarven mit reinem *Echinus*-Typus aus ganzen Eiern entstehen können, liegt für mich keine weitere Veranlassung vor, die Mannigfaltigkeit der Larvenformen, die aus geschüttelten bastardirten Eiern hervorgehen, hier eingehender zu behandeln. Ich habe auch zum Zwecke dieser Abhandlung meine Larven keiner erneuerten Durchsicht unterzogen und stehe daher genau auf dem früher von mir (13, pag. 214 u. fig.) fixirten Standpunkt. Übrigens besteht auch, so viel ich sehe, in den thatsächlichen Beobachtungen zwischen mir und BOVERI kaum ein Gegensatz, sondern dieser bezieht sich lediglich auf die Deutung der *Echinus*-ähnlichen Zwergbastarde. Es liegt nämlich für mich — nach meinen Befunden an bastardirten ganzen Eiern — kein einziger Grund vor, diese Larvenformen auf kernlose Eifragmente zurückzuführen.

Einige der neuerdings von BOVERI beschriebenen Zwergbastarde, die mit den Larven in meinen Zuchten durchaus übereinstimmen, scheinen mir interessant und wichtig genug, um sie hier noch von einem anderen Gesichtspunkte aus zu betrachten. Ich meine die Larven, deren eine Skelethälfte nach dem reinen *Echinus*-Typus geformt ist, während die andere, mehr oder minder deutlich ausgeprägt, den Bastardtypus aufweist. Ähnliche Bastarde mit halbem *Echinus*- und halbem Bastardskelet habe ich zahlreich genug auch in den Zuchten ungeschüttelter ganzer Eier angetroffen und früher



bereits beschrieben. Auch MORGAN fand in Neapel die gleichen Larvenformen in normalen Bastardzuchten, während sie BOVERI, wie es scheint, niemals aus ganzen Eiern, sondern stets nur aus geschüttelten Fragmenten sich bilden sah und mit Recht auf kernhaltige Eifragmente zurückführt. Die *Echinus*-ähnlichen Theile des Skelets beruhen ihm »auf Missbildung des Bastardtypus, und zwar auf mangelnder oder ungenügender Entfaltung gewisser Theile« (pag. 424).

Damit ist zugegeben, dass auch solche Bastardlarven, welche väterliche und mütterliche Kernsubstanz zu gleichen Theilen führen, wenigstens auf einer Seite ein reines väterliches Skelet tragen können. Warum aber ein solches immer nur einseitig unsymmetrisch auftreten können soll, ist mir schlechterdings unbegreiflich, und mir scheinen gerade diese halbseitigen *Echinus*-ähnlichen Formen die Auffassung nahe zu legen, dass auch die beiderseits den väterlichen Typus tragenden Bastarde nur in der gleichen Weise gedeutet, das heißt auf kernhaltige *Sphaerechinus*-Eier oder Eifragmente zurückgeführt werden müssten.

Von den Zwergbastarden mit reinem *Echinus*-Typus, die aus kernlosen Eifragmenten stammen sollen, bildet BOVERI zwei Individuen ab. Das kleinere, das in seiner größten Länge etwa 0,23 mm misst, ist in zwei verschiedenen Ansichten dargestellt, so dass ein klarer Einblick in den gesammten Bau gewonnen werden kann. Der wohl entwickelte, gegliederte Darmtractus und die stark verdickten Scheitelstabsenden verrathen, — leider fehlt eine Altersangabe — dass es sich nicht mehr um eine ganz junge, sondern in der Entwicklung zurückgebliebene Larve handeln dürfte.

Die größere, als »ausgewachsene Zwerglarve« bezeichnete Larve, auf der eigentlich die weittragenden Ergebnisse allein beruhen, ist leider nur in einer so wenig vortheilhaften Stellung wiedergegeben, dass sich gar nicht sicher entnehmen lässt, in wie weit sie im Einzelnen in ihrer Körperform sich von BOVERI's reinem *Echinus*-Typus entfernt. Denn dass sie einen solchen nicht trägt, geht schon aus der folgenden Angabe hervor: »Die Körperform der Larve Fig. 10 ist allerdings etwas gedrungener, als es normaler Weise bei *Echinus* der Fall ist« (pag. 426). Unter der Annahme, dass die Verbindungslinien der vier Armspitzen dieser Bastardlarve ein ähnliches Trapez bilden wie bei BOVERI's reiner *Echinus*-Larve in Fig. 12 und 13, lässt sich aus der Abbildung berechnen, dass die Entfernung der beiden Analarme ungefähr die Hälfte der Höhe der

Bastardlarve beträgt, ein Verhältnis, das nach BOVERI's eigenen Angaben der typischen Bastardform sehr nahe steht. Wäre also die fragliche Larve wirklich aus einem kernlosen Eifragment entstanden, so hätte BOVERI von seinem eigenen Standpunkt aus, meines Erachtens, genau entgegengesetzt schließen müssen, als er es gethan hat. Denn da es ihm nur gelungen war, ein reines *Echinus*-Skelet, nicht aber eine reine *Echinus*-Form in seinen Bastarden zu erzielen, hätte doch gefolgert werden müssen, dass trotz des Fehlens der mütterlichen Kernsubstanz dennoch die mütterliche Zellsubstanz die Bastardbildung so weit beeinflusse, um die reine väterliche Larvengestalt nicht zur Erscheinung gelangen zu lassen.

Es ist mir ferner aufgefallen, dass in der Abbildung der fraglichen Larve der Darmtractus fehlt. Sollte er vielleicht nur in einem ähnlich unvollkommenen Zustand vorhanden gewesen sein, wie z. B. bei der in Fig. 59 von mir abgebildeten Larve, so würden sich die kleineren Kerne, welche jener Bastard besessen haben soll, leicht verstehen lassen. Die größte Länge des etwas unsymmetrischen Körpers beträgt 0,32 mm. Das ist eine Größe, welche hinter 0,36 mm, der bedeutendsten von BOVERI bei Bastarden überhaupt beobachteten Länge, nicht erheblich zurücksteht, und ich habe in meinen Zuchten Larven des gleichen Stadiums mit allerdings ausgesprochenem Bastardtypus (vgl. meine Fig. 37) zu Dutzenden angetroffen, die nur die Länge von 0,31 mm erreichten, also hinter der »ausgewachsenen Zwerglarve« noch zurückblieben und doch zweifellos aus ganzen Eiern entstanden waren. Es liegt also für mich gar kein zwingender Grund vor, die fragliche Larve überhaupt aus einem Eifragment abzuleiten, obwohl ich natürlich weit entfernt bin, die Möglichkeit in Abrede zu stellen, dass dem doch so sein könne. Stammt sie in der That aus einem Eibruchstück, dann kann dasselbe an Größe vom ganzen Ei nicht wesentlich verschieden gewesen sein, und bei der schon von BOVERI mit Recht hervorgehobenen Schwierigkeit, von *Sphaerechinus*-Eiern überhaupt nur größere kernlose Eifragmente zu erhalten, ist schon aus diesem Grunde, von allen anderen abgesehen, die Wahrscheinlichkeit, dass jene »ausgewachsene Zwerglarve« auf ein kernloses Eifragment zurückzuführen sei, eine verschwindend kleine.

Die Versuche, aus isolirten kernlosen *Sphaerechinus*-Eifragmenten Bastardlarven zu züchten, sind bisher nicht geglückt. Ich für meinen Theil werde solche Versuche nicht wiederholen, weil nach meinen Ergebnissen an bastardirten ganzen Eiern auch ein eventueller Er-

folg, meines Erachtens, dem übergroßen Aufwand an Zeit, der erforderlich ist, nicht entsprechen würde. Jedenfalls, und das möchte ich hier noch betonen, wird man nicht streng nach der von BOVERI angegebenen Methode verfahren dürfen, um einwandsfreie Ergebnisse zu erlangen.

In meiner ersten Mittheilung hatte ich angegeben, dass »mir die Untersuchung der lebenden Eitheile keine genügende Gewähr dafür zu bieten schien, dass in der That weder Centrosom noch abgetrennte Kernpartikelchen in dem Eibruchstück vorhanden seien« (13, pag. 215). Nach den übereinstimmend lautenden Befunden des letzten Jahres kann ich natürlich meine Bedenken wegen des Eicentrosomas nicht mehr aufrecht erhalten. Bezüglich der abgetrennten Kernpartikelchen bemerkt BOVERI, dass er es nach seinen Erfahrungen für ausgeschlossen halten müsse, dass von dem Kernbläschen sich Theile abspalten könnten. An eine Zerstückelung des Kernbläschen habe ich aber auch gar nicht gedacht, vielmehr waren meine Bedenken anderer Art, und ich will nicht unterlassen, dieselben hier genauer zu begründen.

Es ist mir nämlich niemals gelungen, nur reife zur Befruchtung völlig vorbereitete *Sphaerechinus*-Eier zu erhalten. Selbst dann, wenn durch ein Bohrloch in der Mundregion eine Glasröhre gesteckt wird und durch starkes Blasen die Eier zum Austritt durch die Genitalpori veranlasst werden, entfallen neben ganz reifen Eiern eine große Menge unreifer. Experimentirt man gar, wie es BOVERI gethan hat, mit dem »gesamten Inhalt strotzend gefüllter *Sphaerechinus*-Ovarien«, so sind die unreifen Eier weitaus in der Überzahl, und unter ihnen finden sich zahlreich genug alle Stadien der Richtungskörperbildung. Dass während des Reifungsvorganges »Kernpartikelchen« beim Schütteln der Eier abgespalten werden könnten, scheint mir nun a priori gar nicht so unwahrscheinlich zu sein, und ich glaube, dass sich solche Theile im lebenden Objekte kaum werden nachweisen lassen. Ich habe versucht, durch die Untersuchung des konservirten Materials darüber Gewissheit zu erlangen; ich verfüge aber nur über solche *Sphaerechinus*-Eier, die 65 und 67 Minuten nach Beendigung des Schüttelns in Pikrin-Essigsäure oder Alkohol-Essigsäure fixirt worden waren. Nach dieser Zeit fand ich nämlich fast ausnahmslos alle Eifragmente bereits wieder zu kugelförmlichen Körpern abgerundet und habe dann gewöhnlich gleich die Befruchtung und Bastardirung vorgenommen. BOVERI hat bei seinen Versuchen mit *Echinus microtuberculatus* zwei Stunden abgewartet, und es mag sein,

dass diese längere Zeit geeigneter ist, um ein eventuell im Eibruchstück vorhandenes Kernfragment erkennen zu lassen.

Die 65 und 67 Minuten nach dem Schütteln konservierten Eifragmente wurden nach den üblichen Methoden in Schnitte zerlegt und in Hämatoxylin gefärbt. In den zahlreichsten Stücken ließ sich überhaupt kein Kern nachweisen, in vielen, namentlich größeren, glaubte ich den unverletzten Eikern erkennen zu können, in anderen war das Keimbläschen entweder peripher gelagert, in mehr oder minder weit vorgeschrittener Umbildung zu den Richtungsspindeln begriffen, oder es lag mehr central als deutlich kugelähnliches Gebilde. Ich habe aber in den Fragmenten nur nach solchen Kernen gesucht, die mir nicht ganze Eikerne, sondern Theilstücke derselben zu sein schienen.

In Fig. 70 *E* ist ein winziges Eifragment abgebildet, das einen deutlich bläschenförmigen, im ruhenden Zustand befindlichen Kern besitzt, dessen Durchmesser weniger als  $\frac{1}{3}$  des Eikerns beträgt. *C* und *F* zeigen etwas größere Eifragmente mit winzigen Kernen, die sich nur schwer wahrnehmbar vom Plasma abheben und einige Chromatinkörner und kurze Chromatinstäbchen führten, deren Zahl nicht sicher festzustellen war, aber 6—8 nicht übertroffen haben dürfte. Eifragmente dieser Größe treten beim Schütteln in überaus großer Anzahl auf, doch sind sie fast immer kernlos. Mir scheint es am wahrscheinlichsten, dass die Kerne dadurch in die Fragmente gelangt sind, dass die betreffenden Eier gerade während der Bildung der Richtungskörperchen geschüttelt wurden. Ob die Kernzerlegungen dann aber in der normalen Weise eingetreten seien, ist mir für diese Fälle sehr zweifelhaft. Das winzige Eifragment 70 *D* führt nur drei etwas unregelmäßig gestaltete Chromosomen; sie liegen in einer kugeligen Plasmazone, die vom übrigen Zellkörper nur durch etwas hellere Färbung sich abhebt, ohne durch eine Membran abgegrenzt zu sein. Ich glaube, dass dieses Verhalten am besten sich dadurch erklären lässt, dass man eine durch das Schütteln bedingte Zersplitterung des Kerns während der Richtungskörperbildung annimmt. Ob in diesen Fällen die Kernfragmente noch zu einem ruhenden Eikern sich gestaltet hätten, wenn die Konservierung später erfolgt wäre, wird kaum zu entscheiden sein.

Diese außerordentlich kleinen Eifragmente kommen aber weiterhin direkt gar nicht mehr in Betracht, da sie unfähig sind, zu Bastardlarven sich zu entwickeln. Immerhin aber scheint mir doch durch sie die Möglichkeit erwiesen zu sein, dass auch in größeren Eifragmenten nur Bruchstücke des Eikerns vorhanden sind. Zwei

größere Eifragmente, deren Durchmesser nicht viel weniger als  $\frac{2}{3}$  des normalen Eies beträgt, zeigen Fig. 70 *A* und *B*. Die Kerne beider sind nur sehr wenig deutlich umgrenzt und lassen vier bis sechs Chromosomen erkennen, die ich ebenfalls nur so erklären möchte, dass sie während der Richtungskörperbildung abgetrennt wurden und zu einem ruhenden Kern sich noch nicht vollkommen umgebildet haben. Die außerordentliche Kleinheit und wenig scharfe Sonderung der Kerne lässt es sehr unwahrscheinlich erscheinen, dass von diesen Gebilden im lebenden Objekte etwas wahrgenommen werden könnte.

Obwohl ich mir nicht verhehle, dass sich gegen die unbedingte Zuverlässigkeit einer derartigen Untersuchung der Chromosomenzahl an Schnittpräparaten Mancherlei einwenden lässt, da es sich eben um unvollständige Kerne handelt, die nur bei einer verhältnismäßig kleinen Zahl von Eifragmenten auftreten, glaube ich doch hiermit den Nachweis geführt zu haben, dass eine Zerstückelung der Kernsubstanzen auf bestimmten Entwicklungsstadien bei der Zerlegung des Zellkörpers in einzelne Fragmente durch starkes Schütteln hervorgerufen werden kann. Dem lässt sich nur so vorbeugen, dass man unter den aus dem Eierstock entleerten Eiern eine sorgfältige Auswahl trifft und nur diejenigen in Fragmente zerschüttelt, welche nach Ausstoßen der Richtungskörper den  $\varnothing$  Vorkern gebildet haben.

Bei den Versuchen BOVERI's, isolierte kernlose *Echinus*-Eifragmente in normaler Weise zu befruchten, können derartige Bedenken nicht erhoben werden. Denn da ungefähr die Hälfte der als kernlos bestimmten Bruchstücke zu kleinen Pluteis sich entwickelte, ist es nicht gut möglich, dass dies nur solche Fragmente gewesen seien, welche kleine, im lebenden Objekte nicht sichtbare Kernbruchstücke enthalten hätten. Anders liegt der Fall bei der Bastardirung anscheinend kernloser *Sphaerechinus*-Eifragmente. Gelingt schon die Bastardirung ganzer Eier in verhältnismäßig nur wenigen Fällen, so wird man bei kernlosen Eibruchstücken noch ungünstigere Verhältnisse erwarten müssen, und da könnten es sehr wohl gerade die wenigen nur scheinbar kernlosen Fragmente sein, bei welchen die Bastardirung glückt.

---

In den vorliegenden Ausführungen glaube ich alle Bedenken und Einwendungen, die BOVERI gegen meine Angaben und meine

Auffassung erhoben hat, in allen Punkten widerlegt zu haben und hoffe, dass die hier behandelten Fragen, in so weit sie die von mir untersuchten Seeigellarven betreffen, nicht mehr als unaufgeklärt und noch zweifelhaft, sondern als erledigt betrachtet werden können. Ich hatte mich freilich schon nach der Vollendung meiner ersten Untersuchung dieser Hoffnung hingegeben, wurde in ihr aber getäuscht, als BOVERI durch Gründe, die mir völlig überraschend kamen, meine ganze Beweisführung als unzulänglich darzustellen versuchte. Wenn BOVERI meint, ich hätte andeuten wollen, es sei durch rationelle Bastardirungsexperimente die Frage, ob es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften gäbe, nicht zu lösen, so hat er offenbar meine Ausführungen auf pag. 218 und 219 überlesen. Bezüglich aber der von BOVERI als Beweis herangezogenen Bastardstadien wollte ich das nicht nur andeuten, sondern ich glaubte bewiesen zu haben, dass es mit ihnen nicht geht. Das ist noch jetzt mein Standpunkt, denn die Vorbedingungen, die bei der Lösung dieses Vererbungsproblems vorhanden sein müssen, treffen bei den untersuchten Gattungen nicht zu.

Es ist unrichtig, dass »die Bastardbefruchtung intakter Eier oder kernhaltiger Bruchstücke stets Larven liefert, welche zwischen den Larvenformen der elterlichen Arten die Mitte halten« 1, pag. 79. Die Bastardirung kernloser *Sphaerechinus*-Eifragmente ist völlig unerwiesen, obwohl ich, wie ich schon in meiner ersten Mittheilung wörtlich bemerkt habe, weit davon entfernt bin, kategorisch zu erklären, sie sei unmöglich. Wenn also BOVERI sagt, es ist »jeder Zweifel beseitigt, und es darf als feststehend ausgesprochen werden«: im Gegensatze zu normalen Bastarden »tragen die aus kernlosen Eifragmenten erzeugten Larven ausschließlich Charaktere der väterlichen Species zur Schau«, so muss dem mit vollstem Nachdruck entgegengehalten werden, dass diese Aussprüche lediglich den Werth unerwiesener Vermuthungen haben.

---

### Litteraturverzeichnis.

1. BOVERI. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Berichte d. Gesellschaft f. Morph. u. Physiol. München 1889. pag. 73.
2. BOVERI. An organism produced sexually without characteristics of the mother. Übersetzung von MORGAN mit 8 Originalfiguren im Text. American Naturalist. Bd. XXVII. pag. 222. 1893.

3. BOVERI, Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardirung. Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. II. Heft 3. pag. 394. 1895.
4. BUSCH, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. 1851.
5. HERBST. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. II. Theil. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung. Mitth. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. XI. pag. 136. 1893.
6. KROHN. Über einige niedere Thiere. Archiv f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1853. pag. 137.
7. KROHN, Über die Larve des *Echinus brevispinosus*. Ibid. 1853. pag. 361.
8. KROHN, Beobachtungen über Echinodermenlarven. Ibid. 1854. pag. 208.
9. MORGAN. Experimental Studies on Echinoderm-eggs. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. pag. 141. 1894.
10. MORGAN, The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm-eggs. Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. II. pag. 268. 1895.
11. JOH. MÜLLER, Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. 4. Abhdlg. 1852. *Echinus microtuberculatus*: Taf. VI Fig. 1—6. *Sphaerechinus granularis*: Taf. VIII Fig. 5—8.
12. JOH. MÜLLER, Über die Gattungen der Seeigellarven. 7. Abhdlg. 1855. *Sphaerechinus granularis*: Taf. I.
13. SEELIGER, Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. I. pag. 203. 1894.
14. THÉEL. On the development of *Echinocyamus pulsillus* (O. F. Müller). Upsala 1892.
15. VERNHOUT, Verslag van de werkzaamheden, verricht door VERNHOUT aan de Nederlandsche tafel van het Zoölogisch Station te Napels. Nederl. Staatszeitung. 1893.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Buchstabenbezeichnung.

<i>Aa</i>	Analarme.	seite gerichtete Stäbe; von Manchen den Oralstäben zugerechnet.
<i>AO</i>	Oralarme.	
<i>a</i>	After.	<i>Kb</i> , Oralstäbe. Kalkstäbe der oralen Arme, Fortsetzungen von <i>Kb</i> .
<i>d</i>	Darm.	
<i>ec</i>	Ektoderm resp. Kerne der Ektodermzellen.	<i>Kc</i> anale Querstäbe, Mittelstäbe BOVERI's.
<i>g</i>	Gabelungsstelle der drei ältesten Äste des Kalkgerüsts <i>Ka</i> , <i>Kb</i> und <i>Kc</i> .	<i>Kd</i> Analstäbe. Kalkgerüst der Analarme.
<i>Ka</i>	Scheitelstäbe, auf der analen Seite verlaufend.	<i>Ke</i> abanale Scheiteläste, in den Scheitel aufsteigende Äste, abanal an den Wurzeln der Oralstäbe entspringend.
<i>Kb</i>	horizontale Seitenstäbe, seitlich und horizontal gegen die Abanal-	

<i>Kf</i>	analer Stab des Scheitelrahmens. Verbindung zwischen den beiden Scheitelstäben.	<i>Kh</i>	abanalaler Stab des Scheitelrah- mens. Verbindung zwischen den beiden abanalalen Scheitelstäben.
<i>Kg</i>	seitliche Stäbe des Scheitelrah- mens, Verbindungen zwischen den Scheitelstäben und den ab- analalen Scheitelstäben.	<i>m</i>	Mund.
		<i>mg</i>	Magen.
		<i>mz</i>	Mesodermzellen.
		<i>pz</i>	Pigmentzellen.
		<i>W</i>	Wimperschnur.

Die angewendeten Vergrößerungen sind neben jeder Figur eingetragen. Die natürlichen Größen (Entfernungen der äußersten Enden der Analarme von der Scheitelspitze, der Larven sind in der Tafelerklärung in Klammern beigefügt. Übrigens sind die Zeichnungen mittels der Camera in einer solchen Entfernung entworfen worden, dass die wirklichen Größen zu erfahren sind, wenn die Bildgrößen durch die angewendeten Vergrößerungen dividirt werden.

### Tafel XXIII.

#### Larven von *Echinus microtuberculatus*.

- Fig. 1. Larve von 71 Stunden von der Abanalseite aus gesehen; nach dem lebenden Objekt gezeichnet (0,19 mm). 267/1.  
 Fig. 2. Dasselbe Thier im Profil. 267/1.  
 Fig. 3. 117stündige Larve von der Abanalseite aus gesehen, nach Konservierung mit Alk. absol. Die Kontouren eines ganz gleichen Thieres sind nach dem lebenden Zustand punktirt eingezeichnet (0,42 mm). 145/1.  
 Fig. 4. Ein ähnliches Larvenstadium im Profil nach Alkoholbehandlung und Kontouren eines lebenden Thieres (0,47 mm). 145/1.  
 Fig. 5. Larve von 141 Stunden von der Abanalseite aus gesehen. Osmiums. (0,45 mm). 195/1.  
 Fig. 6. 24 Tage alte Larve im Profil. Osmiums. (0,54 mm). 145/1.  
 Fig. 7. Skelet und Kontouren einer 93stündigen Larve (0,27 mm). 267/1.  
 Fig. 8 und 9. Scheitelstäbe zweier 126stündigen Larven von der Abanalseite gesehen. 396/1.  
 Fig. 10. Scheitelstab einer 141 Stunden alten Larve im Profil. 396/1.  
 Fig. 11. Scheitelstab einer fünf Tage alten Larve im Profil. 396/1.  
 Fig. 12—14. Scheitelstäbe dreier sieben Tage alten Larven von der Abanal-  
 seite. 396/1.  
 Fig. 15. Scheitelstab einer 141stündigen Larve im Profil. 396/1.  
 Fig. 16. Rechter Scheitelstab einer neun Tage alten Larve im Profil. 396/1.  
 Fig. 17—19. Scheitelstäbe von drei sechstägigen Neapeler Larven. 396/1.  
 Fig. 20—22. Scheitelstabsenden von drei achttägigen Neapeler Larven. 396/1.  
 Fig. 23 und 24. Scheitelstabsenden von zwei elf Tage alten Neapeler Larven,  
 von der Abanalseite aus gesehen. 396/1.  
 Fig. 25. Verzweigung der Scheitelstäbe einer 20 Tage alten Larve von der  
 Scheitelspitze aus gesehen. 396/1.  
 Fig. 26. Doppelwurzel eines Analstabes einer 117stündigen Larve von der  
 Analseite aus gesehen. 396/1.  
 Fig. 27. Abnormale Ausbildung des horizontalen Seitenstabes und der Wurzel  
 des Oralstabes bei einer 141stündigen Larve. 267/1.



## Tafel XXIV.

Larven von *Sphaerechinus granularis*.

- Fig. 28 und 29. Skelette zweier 95stündigen Larven von den Analseiten aus gesehen. 396/1.  
 Fig. 30. Skelet einer gleich alten Larve im Profil. 396/1.  
 Fig. 31. Stück aus dem gegitterten Analstab einer 78½stündigen Larve. 733/1.  
 Fig. 32. Querschnitte durch Gitterstäbe von drei 95stündigen Larven. 733/1.  
     *a, b, c* Schnitte durch die Querbrücken.  
     *d* Schnitt zwischen zwei Querbrücken geführt.  
 Fig. 33. Insertion des Gitterstabes am Hauptgerüst bei einer 47stündigen Larve, vom Larvenscheitel aus gesehen. 396/1.

Bastardlarven von *Sphaerechinus granularis* ♀ — *Echinus microtuberculatus* ♂.

- Fig. 34. Gitterstabähnliche Ausbildung auf einer kurzen Strecke des linken Analstabes einer sieben Tage alten Larve. 733/1.  
 Fig. 35. Gitterstabähnliches Ende eines Analstabes einer gleich alten Larve. 733/1.  
 Fig. 36. Larve vom zwölften Tage im Profil (0,18 mm). 267/1.  
 Fig. 37. Eine gleich alte Larve von der Analseite aus gesehen, nach dem lebenden Objekte gezeichnet (0,31 mm). 195/1.  
 Fig. 38. Eine gleich alte Larve im Profil (0,31 mm). 267/1.  
     *A* Stück des Hautepithels bei stärkerer Vergrößerung. 504/1.  
 Fig. 39. Eine gleich alte Larve von der Abanalseite aus gesehen (0,27 mm). 267/1.  
     *A* Stück des Hautepithels bei stärkerer Vergrößerung. 504/1.  
 Fig. 40—42. Scheitelstäbe aus drei sechs Tage alten Larven. 396/1.  
 Fig. 43—45. Scheitelstäbe aus drei elf Tage alten Larven. 396/1.  
 Fig. 46. Scheitelstab einer sieben Tage alten Larve. 396/1.  
 Fig. 47. Scheitelstab einer sechs Tage alten Larve. 396/1.  
 Fig. 48. Rechter Scheitelstab derselben Larve, deren linker in Fig. 42 abgebildet ist. 396/1.  
 Fig. 49. Kontouren und Skelet einer Larve vom zwölften Tage von der Analseite aus gesehen (0,29 mm). 267/1.  
 Fig. 50. Sieben Tage alte Larve von der Abanalseite aus gezeichnet (0,4 mm). 267/1.  
 Fig. 51. Kontouren und Skelet einer Larve vom zwölften Tage von der Abanalseite aus gesehen (0,3 mm). 267/1.  
 Fig. 52 und 53. Die Insertionsstellen der beiden Analstäbe am Hauptgerüst einer gleich alten Larve. 396/1.

## Tafel XXV.

Bastardlarven von *Sphaerechinus granularis* ♀ — *Echinus microtuberculatus* ♂.

- Fig. 54. Larve vom zwölften Tage von der Abanalseite aus gesehen (0,24 mm). 267/1.  
     *A* Stück des Ektodermepithels bei stärkerer Vergrößerung. 504/1.  
 Fig. 55. Stück des Hautepithels und Magens einer gleich großen und gleich alten Larve. 504/1.

- Fig. 56. Die gleiche Körperregion einer gleich alten und gleich großen Larve. 504/1.
- Fig. 57. Larve vom zwölften Tage im Profil gesehen (0,31 mm). 267/1.  
A Stück des Hautepithels und Magens stärker vergrößert. 504/1.
- Fig. 58. Hautepithel und Magen einer gleich alten und gleich großen Larve bei Ansicht von der Abanalseite. 504/1.
- Fig. 59. Larve mit rudimentärem Darmkanal vom zwölften Tage von der Abanalseite aus gesehen (0,34 mm). 267/1.  
A Stück des Hautepithels. 504/1.
- Fig. 60. Larve vom fünften Tage von der Abanalseite aus gesehen (0,24 mm). 267/1.
- Fig. 61. Larve vom zwölften Tage; die punktirten Linien bezeichnen die Kontouren einer gleich orientirten 93½stündigen *Echinus*-Larve (0,22 mm). 267/1.
- Fig. 62. Sieben Tage alte Larve; die punktirten Linien bezeichnen die Kontouren einer gleich orientirten 96stündigen *Echinus*-Larve (0,27 mm). 267/1.
- Fig. 63. Fünf Tage alte Larve von der Abanalseite gesehen (0,29 mm). 267/1.
- Fig. 64. Sechs Tage alte Larve; die punktirten Linien bezeichnen die Kontouren einer gleich orientirten, bei 195facher Vergrößerung gezeichneten *Echinus*-Larve (0,33 mm). 267/1.
- Fig. 65. Larve vom zwölften Tage im Profil (0,27 mm). 267/1.  
A Stück des Darmtractus und Hautepithels. 504/1.
- Fig. 66. Vier Tage alte Larve von der Abanalseite gesehen (0,16 mm). 267/1.
- Fig. 67. Larve vom sechsten Tage im Profil (0,27 mm). 267/1.
- Fig. 68. Larve vom zwölften Tage im Profil (0,29 mm). 267/1.

Larve von *Echinus microtuberculatus*.

- Fig. 69. Im Wachstum zurückgebliebene *Echinus*-Larve vom elften Tage im Profil (0,27 mm). 267/1.
- Fig. 70. Schnitte durch sechs Eifragmente von *Sphaerechinus granularis*; 65 bis 67 Minuten nach dem Schütteln zu kugelhähnlichen Körpern abgerundet. Homog. Immers. 1300/1.  
A Eifragment von 0,06 mm Durchmesser. Alkoh.-Essigsäure, Hämatoxylin.  
B Etwas größeres Fragment mit excentrisch gelagertem Kern. Pikrin-Essigsäure.  
C Kleines Fragment von 0,02 mm Durchmesser. Pikrin-Essigsäure.  
D Kleinstes Fragment mit drei Chromosomen. Pikrin-Essigsäure.  
E Kleinstes Fragment mit ruhendem, bläschenförmigem Kern. Pikrin-Essigsäure.  
F Fragment mit etwas chromatinreicherem Kern. Alkoh.-Essigsäure.

