

Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen.

Von
Th. Boveri.

Vor 13 Jahren (01) habe ich auf das Vorkommen von Rieseneiern bei *Sphaerechinus granularis* aufmerksam gemacht, damals aber die Frage nach der Herkunft und Entwicklungsfähigkeit dieser Eier nicht verfolgt. Bei Versuchen an Echinideneiern, die ich während des Winters 1911/12 angestellt habe, habe ich den Rieseneiern von neuem meine Aufmerksamkeit zugewendet; es sind mir aber nur drei, wieder von *Sphaerechinus*, zu Gesicht gekommen, die ich dazu benütze, jene Lücke soweit als möglich auszufüllen.

Ich konnte feststellen, dass die Rieseneier ziemlich genau doppelt so gross sind als die normalen und einen dementsprechend grösseren Kern besitzen. Bei Befruchtung mit *Sphaerechinus*-Samen entwickelte sich das eine zu einer Gastrula, das andere zu einem tadellosen Pluteus. Von dem dritten wird unten die Rede sein. Die Kernoberflächen dieser beiden Larven verhielten sich zu denen gleichalteriger Normallarven wie 3:2. Daraus war zu schliessen, dass das Riesenei die doppelte der normalen Chromosomenzahl besitzt, also sowohl hinsichtlich des Kerns wie des Protoplasmas doppelwertig ist.

Ich habe diese Beobachtungen nicht veröffentlicht, weil ich einen mir besonders wichtigen Punkt im Dunkeln lassen musste. Inzwischen hat vor kurzem *Bierens de Haan* (13) an einem viel reicheren Material die Schicksale solcher Eier eingehend beschrieben und ist zu den gleichen Ergebnissen gelangt wie ich. Meine soeben mitgeteilten Befunde dienen nunmehr den seinigen zur Bestätigung.

Nur in einem Punkt bin ich, freilich in der Hauptsache erst durch meine vor kurzem angestellten neuen Untersuchungen, zu einem anderen

Resultat gelangt. Während *Bierens de Haan* es als das Wahrscheinlichste ansieht, dass die Rieseneier durch nachträgliche Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Oocyten oder reifer Eier entstehen, kann ich nicht zweifeln, dass sie durch Unterdrückung einer Zellteilung, und zwar wohl der letzten Oogonienteilung zustande kommen. Die doppelte Grösse des Rieseneies beruht, wie ich aus meinen Beobachtungen schliessen muss, nicht auf der Vereinigung zweier ausgewachsener Plasmaleiber, sondern auf einem verstärkten Plasmawachstum, das in der, bei der unterdrückten Zellteilung verdoppelten Chromosomenzahl seine Ursache hat. Wir haben es hier mit einer ähnlichen Regulation zu tun, wie ich sie früher (02, 05) für die Furchung des Echinideneies beschrieben habe, dass nämlich die Zellgrösse sich nach der Chromosomenzahl reguliert. Der Unterschied liegt nur darin, dass diese Regulation bei der Furchung einfach dadurch geschieht, dass sich, je nach der Chromatinmenge, die Zellen öfter oder weniger oft teilen, wogegen in unserem jetzigen Fall ein über das normale Mass hinausgehendes Wachstum des Plasmas stattfindet, ganz so, wie es *Gerassimow* für die Spirogyrazellen mit abnorm grossem Kern nachgewiesen hat.

Die Beweise für diese Auffassung der Rieseneier werde ich an anderer Stelle erbringen. Hier sei nur erwähnt, dass nach dem Verhalten dieser Eier noch zwei Entstehungstypen unterschieden werden müssen. Bei dem einen scheint an Stelle des Amphiasters der letzten Oogonienteilung ein *Monaster* aufgetreten zu sein, wie ich (00, S. 160 und Fig. 37, Taf. III) solche abnorme Vorkommnisse für die Spermatogenese von *Astacus* beschrieben und abgebildet habe. Das Centrosoma ist, ohne sich zu teilen, in die karyokinetische Phase eingetreten, das Chromatin macht seine typische Metamorphose durch, die Chromosomen teilen sich und werden, da der Apparat für ihre Verteilung fehlt, alle wieder in einem einheitlichen Kern vereinigt. Alles Weitere läuft normal ab, nur dass die Oocyte auf die doppelte Grösse heranwächst und dass sie schliesslich nicht nur diese doppelte Grösse, sondern auch ihre doppelte Chromosomenzahl durch die Reifungsteilungen hindurch auf das Ei überträgt.

Hiervon unterscheidet sich der zweite Typus darin, dass es bei der unterdrückten Oogonienteilung nicht nur zu einer Chromosomenverdoppelung, sondern auch zu einer Teilung des Centrosoms gekommen ist. Die so entstandenen Oocyten sind in vollem Sinne doppelwertig. Bei Beginn der Eireifung treten nicht, wie normalerweise, zwei, sondern vier Centrosomen auf, und es muss, wie in allen mehr-

poligen Figuren, zu ganz unregelmässiger Chromosomenverteilung kommen. Ja, die besonderen Verhältnisse der weiblichen Reifungsteilungen, die Art, wie es hier auf die Bildung von jeweils einer riesig grossen und einer winzig kleinen Zelle abgesehen ist, scheinen bei Anwesenheit von vier Polen nicht selten eine solche Unordnung im Gefolge zu haben, dass nur ein oder gar kein Richtungskörper abgeschnürt wird, in welchem letzterem Fall alles Chromatin im Ei verbleibt. Ich habe wenigstens Rieseneier gesehen, deren ungemein grosser Kern und hohe, noch nicht genau festgestellte Chromosomenzahl zu dieser Annahme nötigt. Aber auch das Umgekehrte, dass bei der Reifung der doppelwertigen Riesen-Oocyten alle Chromosomen in die Richtungskörper gelangen, scheint vorzukommen, wie ich daraus schliesse, dass ich ein Riesenei gesehen habe, in dem keine Spur eines Kerns zu entdecken war.

Die Rieseneier des zweiten Typus sind also mehr oder weniger abnorm. Nur dann, wenn die unterdrückte Zellteilung schon so weit vorgeschritten war, dass die auseinander geführten Tochterchromosomen zwei selbständige und weit voneinander entfernte Kerne gebildet haben, kann vielleicht auch bei diesem zweiten Typus ein normales Riesenei entstehen. Es bleiben dann in der Oocyte zwei Keimbläschen bestehen, wie *Bierens de Haan* solche Fälle wirklich beobachtet hat, und es ist anzunehmen, dass bei der Reifung zwei selbständige erste und zweite Richtungsspindeln auftreten, die dem Ei den normalen Chromatinbestand (in doppelter Auflage) sichern. Da die Eicentrosomen nach erfolgter Reifung im Seeigeelei keine Rolle mehr spielen, sondern die Furchungscentren ausschliesslich vom Spermatozoon geliefert oder von ihm aus dem Eiplasma erzeugt werden, sollte ein solches Riesenei zu normaler Entwicklung befähigt sein. Die Frage wird nur sein, ob nicht vielleicht das doppelte Keimbläschen eine Spaltung der Eipolarität zur Folge hat, die die Entwicklung in abnorme Bahnen lenken könnte.

Nach dieser Abschweifung gelange ich zu meinem eigentlichen Thema: der Bastardierung der Rieseneier. Ein vor zwei Jahren mit *Strongylocentrotus*-Samen befruchtetes Riesenei von *Sphaerechinus* entwickelte sich nicht über das Stadium einer krankhaften *Gastrula* hinaus. Es war jedoch kein Grund ersichtlich, warum Riesenbastarde nicht entstehen sollten, und so haben meine Frau und ich im vergangenen Winter diese Aufgabe von neuem in Angriff genommen und diesmal mit Erfolg. Gross allerdings war die Ausbeute auch diesmal nicht; denn es wurden nur fünf wohl entwickelte

Bastardplutei (*Sphaerechinus* × *Strongylocentrotus*), 3 aus einer Kultur vom 27. Februar, 2 aus einer Kultur vom 6. März erzielt. Aber die Übereinstimmung dieser fünf Larven untereinander erlaubt doch eine ganz bestimmte Aussage. Alle fünf sind unzweifelhafte Bastarde, d. h. der Einfluss des *Strongylocentrotus*-Männchens ist unverkennbar. Allein dieser Einfluss ist deutlich geringer als in den typischen Bastardlarven, oder, umgekehrt ausgedrückt: die Larven sind *Sphaerechinus*-ähnlicher als es bei typischen Bastardlarven vorkommt. Dies prägt sich an allen entscheidenden Stellen des Skeletts aus. Die Enden der Scheitelstäbe sind reich verästelt, die Analarms haben meist vier parallele Stäbe, die Oralstäbe sind in einem Fall mit kräftigen Scheitelästen ausgestattet. Aber niemals ist auch nur eine Annäherung an die Bildung eines Scheitelrahmens zu erkennen, und Brücken zwischen den Analstäben sind nur höchst spärlich oder unvollkommen ausgebildet. Abbildungen der 5 Riesen-Plutei nebst Bildern der am stärksten mütterlichen typischen Bastardlarven aus gleichen Zuchten wird die ausführliche Arbeit bringen.

Es liesse sich nun denken, dass der abweichende Charakter der Riesenplutei einfach aus deren abnormer Grösse zu erklären sei. Denn wenn wir mit einem Wort charakterisieren, worin der Unterschied besteht, so lässt sich sagen: die Skelettbildung der Bastarde aus den Rieseneiern ist reicher als bei denen aus den normal-grossen Eiern. Und es wäre eben denkbar, dass diese reichere Ausgestaltung nicht eine auf Vererbungseinflüssen beruhende Annäherung an den komplizierteren Skelettypus des *Sphaerechinus* ist, sondern eine Funktion der grösseren Substanzmenge. Eine solche Ansicht könnte darin eine Stütze finden, dass abnorme Substanz-Verkleinerung den Skelettypus in der Tat ärmer macht, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man Fragmente von *Sphaerechinus*-Eiern homosperm befruchtet. Je kleiner diese Fragmente sind, um so rudimentärer wird im allgemeinen das Skelett, und diese Reduktion bedingt eine gewisse, sozusagen „unechte“ Annäherung an das einfachere *Strongylocentrotus*- oder *Echinus*-Skelett. Ebenso liesse sich denken, dass nun umgekehrt überreiche Protoplasmamenge für sich allein zu einer komplizierteren Ausgestaltung des Skeletts und damit zu einer ebenso „unechten“ Annäherung an den *Sphaerechinus*-Typus führen würde.

Dieser Einwand lässt sich jedoch in zweierlei Weise entkräften. Wäre er zutreffend, so müsste sich die reichere Ausbildung des Skeletts in jeder Riesenlarve zeigen. Auch die reine *Strongylocentrotus*-Larve oder die reine *Sphaerechinus*-Larve, die aus einem Riesenei

stammen, müssten gegenüber derjenigen aus einem normalgrossen Ei eine reichere Skelettbildung aufweisen. Hiervon ist aber keine Spur zu bemerken. Wir besitzen mehrere sehr wohl entwickelte Riesenlarven von *Strongylocentrotus*; ihre Skelette weichen nicht im geringsten von dem bekannten Typus ab. Das Gleiche gilt für unsere *Sphaerechinus*-Riesenlarven. Und auch *Bierens de Haan* berichtet nichts über eine Abänderung des Skelettypus bei den von ihm gezüchteten Riesen¹⁾. Es ist also nicht einzusehen, warum gerade bei Bastardierung die übergrosse Substanzmenge den erblich bedingten Skelettypus verändern sollte.

Noch schlagender ist aber ein anderer Umstand. Bei zweien von den fünf in Rede stehenden Riesen-Eiern (*Sphaerechinus-Strongylocentrotus*) hatte sich die Dotterhaut zwar gebildet, aber gar nicht vom Ei abgehoben. Unter dem Druck des während der Furchung nach Ausdehnung strebenden Keims ist sie geplatzt und es sind bei beiden mehrere beträchtliche Extraovate entstanden, die später abgestossen wurden. Diese Keime entwickelten sich zu wohlgestalteten Plutei; aber der Substanzverlust war so gross, dass sie kaum grösser sind als die aus normalen Eiern entstandenen Bastardlarven der gleichen Zucht. Hier fällt also das Moment der beträchtlicheren Grösse weg, und trotzdem zeigen diese beiden Larven ganz ebenso die reichere Skelettbildung, wie die anderen aus Riesen-Eiern gezüchteten. Somit kann kein Zweifel bestehen, dass der besondere Skelett-Charakter der aus den Riesen-Eiern entstandenen Bastardlarven nichts mit der Grösse zu tun hat, sondern nur auf eine stärkere Wirkung der mütterlichen Vererbungstendenzen zurückgeführt werden kann.

Durch die Bastardierung der Riesen-Eier wird also etwas Ähnliches erreicht, wie das, was *Herbst* (06—13) durch Kombination von künstlicher Parthenogenese mit Bastardbefruchtung zu erzielen suchte und vielleicht in einzelnen Fällen wirklich erzielt hat. Ich muss eine eingehende Diskussion der ziemlich verwickelten *Herbsts*chen Ergebnisse auf die ausführliche Arbeit versparen. Nur in Kürze seien hier die Vor- und Nachteile der beiderlei Versuchsbedingungen gegen einander abgewogen.

Unzweifelhaft im Vorteil sind unsere Bastardierungsversuche an den Rieseneiern darin, dass mit den Eiern nicht die geringste

¹⁾ Auch die *Drieschs*chen Riesenlarven (00), die er früher für Verschmelzungsbildungen gehalten hat, die aber ohne Zweifel aus Riesen-Eiern entstanden waren, zeigen nichts von einem reicheren Skelett-Typus.

abnorme Prozedur vorgenommen worden ist; die Verschiebung der Vererbungsrichtung kann also hier unmöglich auf etwas anderem beruhen als auf etwaigen im Riesenei von Haus aus gelegenen Abweichungen, oder dem dadurch bedingten anderen Mengenverhältnis zur väterlichen Substanz. Ein zweiter Vorzug unserer Ergebnisse liegt darin, dass wir es mit isoliert gezüchteten Objekten zu tun haben, über deren Natur volle Sicherheit besteht. Selbst bei denjenigen Larven, die sich infolge späteren Substanzverlustes nicht mehr durch ihre Grösse von den gewöhnlichen Larven unterscheiden, ist die Herkunft aus einem bestimmten Riesenei durch die isolierte Zucht sicher gestellt. Die Verfolgung der Befruchtung und der auf sie folgenden rechtzeitigen Furchung stellt es ausser Zweifel, dass das Ei sich nicht etwa parthenogenetisch, sondern unter dem Einfluss und unter Teilnahme des befruchtenden Spermatozoons entwickelt hat. Und selbst wenn man die streng beobachteten Kautelen zur Vermeidung des arteigenen Spermas nicht für genügend halten wollte, könnte doch der unverkennbare Strongylocentrotus-Einschlag in der Skelettbildung keinen Zweifel darüber walten lassen, dass in allen diesen Rieseneiern das befruchtende Spermium von dem zugesetzten Strongylocentrotus-Samen stammen muss. Endlich lehrt auch noch die Kerngrösse der Plutei auf Grund der von mir (05) festgestellten Proportion zwischen Kerngrösse der Larve und Chromosomenzahl der Ausgangszelle, dass der erste Furchungskern sich aus einem haploiden (vom Vater stammenden), und einem diploiden (von der Mutter stammenden) Kern kombiniert hat.

Demgegenüber sind die *Herbst*schen Larven aus Massenkulturen ausgesucht und es sind zur Feststellung ihrer Herkunft und speziell ihres Kernbestands eine Reihe von Hilfskriterien notwendig, die, wovon unten noch zu reden sein wird, durchaus nicht leicht zu gewinnen sind. Und ebenso muss noch durch besondere Hilfsversuche gezeigt werden, dass nicht etwa die Einwirkung der zur Einleitung der Parthenogenese angewandten Agentien an dem Effekt schuld ist. In der Tat hat sich ja durch die von *Herbst* ausgeführte cytologische Analyse gezeigt, dass ein Strongylocentrotus-Spermatozoon, das in ein zur Parthenogenese angeregtes Ei eingedrungen ist, im Lauf der Entwicklungsvorgänge mehr oder weniger schwere Schädigungen erleidet, so dass es in jedem Fall zunächst fraglich bleiben muss, ob in den Larvenkernen überhaupt noch Anteile des väterlichen Kerns enthalten sind. Auch bei den letzten *Herbst*schen Versuchen, die von *Hinderer* (14) eingehend beschrieben worden sind, ist, wie

Hinderer angibt, auf Grund der Chromosomenzählungen anzunehmen, dass schon bei der ersten Teilung des Eies ein beträchtlicher Teil der väterlichen Chromosomen unterdrückt wird, und ob nicht in den folgenden Teilungen eine noch weitere Elimination väterlicher Elemente stattfindet, kann niemand sagen. Hier liesse sich höchstens auf Grund der Grösse der Larvenkerne noch ein gewisser Schluss auf den vorhandenen Chromosomenbestand ziehen. Allein dieses Kriterium wird von *Hinderer* auffallenderweise unbenutzt gelassen, obgleich sich ein grosser Teil der Arbeit gerade mit den Kerngrössen und der Proportion zwischen Kerngrösse und Chromosomenzahl beschäftigt.

Und hier muss ich mit einigen Worten auf die Angriffe eingehen, die *Hinderer* gegen meine Angaben in dieser Frage gerichtet hat. Ich hatte durch Vergleichung von Seeigellarven, für die mir die Chromosomenzahl der Ausgangszellen bekannt war, festgestellt, dass nicht, wie man erwarten möchte, der Inhalt, sondern die Oberfläche der Gastrula- und Pluteuskerne der in ihnen enthaltenen Chromosomenzahl proportional ist. Die denkbar günstigsten Objekte für solche Kernvergleichung sind die von mir gezüchteten „dispermen Doppelspindel-Larven“, bei denen im gleichen Pluteus der eine Bereich haploide, der andere diploide Kerne enthält. Ich habe solche Objekte neuerdings wieder gezüchtet, genau mit dem nämlichen Resultat: die Kerne sind nicht in ihrem Inhalt, sondern in ihrer Oberfläche der Chromosomenzahl proportional. *Hinderer* hat diese von mehreren Forschern bestätigten Ergebnisse als irrtümlich erklärt und meinem Satz den anderen gegenübergestellt, dass die Inhalte der Kerne zur Chromosomenzahl in direktem Verhältnis stehen. Eine genauere Betrachtung der *Hinderer* schen Angaben lehrt jedoch, dass seine Behauptung der nötigen Grundlagen entbehrt. Erstens führt er vor allem Beobachtungen an Eikernen ins Feld, an Kernen also, über die ich nie zahlenmässige Aussagen gemacht habe und die für unser Problem belanglos sind. Es ist wohl möglich, dass sie sich anders verhalten wie die Kerne der Plutei; ja, nachdem durch meine Versuche über die Entwicklung dispermer Eier (07) gezeigt ist, dass die Chromosomenqualität im Ei und während der Furchung gleichgültig ist, nach Erreichung des Blastulastadiums dagegen von entscheidender Bedeutung, liegt der Gedanke sehr nahe, dass mit der veränderten physiologischen Beziehung zwischen Kern und Protoplasma auch die morphologischen Beziehungen sich ändern, der Art, dass die einzelnen Chromosomen des Kerns nach einem breiteren Kontakt mit dem Ei-

plasma streben, was eben die in der constatierten Proportion sich ausdrückende Oberflächenvergrößerung zur Folge hätte. Zweitens hat *Hinderer* zwar auch die Kerne von Gastrulae verglichen, wo nach meinen Feststellungen bereits die gleiche Proportion besteht wie im Pluteus. Allein seine Angabe, dass er hierbei nur jeweils die kleinsten Kerne gemessen habe, nimmt diesen Messungen jede Bedeutung. Betrachtet man eine der von mir abgebildeten Gastrulae oder die Abbildungen und Beschreibungen, die *H. Schmidt* (04) von normalen Echinus-Gastrulae gegeben hat, so findet man, dass auf dem Gastrulastadium nur noch spärliche Zellteilungen stattfinden, die weitaus meisten Zellen dagegen sich im Ruhestadium befinden und Kerne von fast identischer Grösse darbieten. Es ist klar, dass nur diese Kerne zur Grössenvergleichung benützt werden dürfen; und sie ergeben eben das von mir formulierte Resultat. Vergleicht man dagegen die kleinsten Kerne, d. h. Kerne, die sich zweifellos im Wachstum befinden, so weiss man nie, welches Stadium des Wachstums man vor sich hat, und die Messungsergebnisse werden in hohem Grad vom Zufall abhängen. Überdies aber mag für die gerade entstandenen Gastrulakerne das Gleiche gelten, was oben für den Eikern gesagt worden ist, dass die Proportion zwischen Chromosomenzahl und Kernoberfläche, wie ich sie für ruhende Larvenkerne festgestellt habe, in ihnen noch nicht besteht.

Jedenfalls vermögen die von *Hinderer* mitgeteilten Beobachtungen meine auf weit sichererer Basis ruhenden Angaben nicht zu erschüttern. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass unter normalen und identischen Bedingungen die Oberflächen ruhender Pluteuskerns sich verhalten, wie die diesen Kernen zugrunde liegenden Chromosomenzahlen. Und falls *Hinderer*, worüber er sich nicht ausspricht, bei der Kernvergleichung der von ihm gegenübergestellten Plutei eine Proportion gefunden haben sollte, wo die Inhalte der beiderlei Kerne den von ihm vorausgesetzten Chromosomenzahlen entsprechen, so müsste daraus geschlossen werden, dass die Kerne seiner „grosskernigen“ Plutei erheblich weniger Chromosomen enthalten als er annimmt. Dies würde aber dafür sprechen, dass noch mehr Strongylocentrotus-Chromosomen unterdrückt oder eliminiert worden sind, als im Beginn der Furchung zu konstatieren war.

Damit gelangen wir zu einem weiteren beachtenswerten Punkt. Die auf Kombination von künstlicher Parthenogenese und Befruchtung zurückgeführten Plutei, die *Hinderer* nach *Herbsts* Zuchten abbildet, sehen wesentlich anders aus als die von uns durch Bastardierung der Rieseneier gewonnenen; sie nähern sich viel mehr dem reinen Sphaer-

echinustypus, ja es ist fraglich, ob sie von mangelhaft entwickelten Sphaerechinus-Plutei überhaupt zu unterscheiden sind. Wenn man Sphaerechinus-Eier fragmentiert und die Fragmente mit Sphaerechinus-Samen befruchtet, so erhält man Larven, deren Skelett mehr oder weniger defekt ist. Alle von *Hinderer* als Strongylocentrotus-Einschlag gedeuteten Reduktionen kommen bei solchen defekten reinen Sphaerechinus-Plutei vor und sind also durchaus nicht ohne weiteres als Ausdruck eines väterlichen Einflusses zu deuten. Man könnte demgegenüber sagen, dass *Hinderer* es ja nur mit Larven aus ganzen Eiern zu tun gehabt hat, wo kein Grund zu einer mangelhaften Skelettbildung gegeben sei. Allein alle fraglichen Plutei haben mindestens einen Monasterzustand durchlaufen, ein Umstand, der das ausgesprochene Bedenken sicherlich rechtfertigt. Denn wie ich früher gefunden habe, liefern homosperm befruchtete Eier, bei denen durch Schütteln nach der Befruchtung ein Monaster entstanden war, auf den dann ein normaler Amphiaster folgte, mehr oder weniger defekte Plutei, wie ich solche (07, S. 131, Fig. LVII) beschrieben und abgebildet habe. Es besteht also Grund genug, auch bei den *Hinderer*sehen Larven grössere oder geringere Mängel in der Skelettbildung vorauszusetzen, Defekte, die genügen würden, die anscheinende Annäherung an das Strongylocentrotus-Skelett auch bei reiner Sphaerechinus-Tendenz zu erklären. Für die früher von *Herbst* abgebildeten, gleichfalls durch Kombination von Parthenogenese mit Bastardbefruchtung erzielten Larven dürfte zum Teil das Gleiche gelten.

Endlich ist noch ein genereller Einwand gegen alle diese Versuche einschliesslich der in ihren Chromatinverhältnissen so besonders gut verfolgten Bastardversuche *Baltzers* (10) hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Vererbungsfrage zu erwähnen. Wenn jemand sagt, die Rolle des Spermakerns als Träger der väterlichen Anlagen folge schon aus den Erscheinungen der normalen Befruchtung und speziell aus den Erscheinungen und dem Effekt der normal verlaufenden Bastardbefruchtung, so wird ihm entgegen gehalten, das Spermatozoon führe doch auch protoplasmatische Teile ins Ei ein, und wenn auch das, was wir von diesem „Spermaprotoplasma“ eine Zeit lang verfolgen können, nämlich das Mittelstück, durch seinen Übergang in die eine Blastomere (*Meves*, 12) sicher nicht für die Übertragung der väterlichen Anlagen in Frage kommen kann, so könnten doch an protoplasmatische Teile, die unsere jetzigen Methoden nicht nachweisen lassen, die Vererbungstendenzen des Vaters ganz oder zum Teil gebunden sein. Wer diesen kaum anzufechtenden strengen Stand-

punkt vertritt, wird gegenüber den Versuchen von *Herbst* und *Baltzer* einen ähnlichen einnehmen und sagen müssen: Wenn sich am Chromatin zeigt, dass bei gewissen Bastardierungen das eingedrungene Spermatozoon überhaupt eine Schädigung erfährt, so dass es nicht in allen seinen Bestandteilen an der Entwicklung teilnimmt, dann ist nicht auszuschliessen, dass auch jenes unsichtbare Sperma protoplasma von dieser Schädigung getroffen wird und dass der geringe oder fehlende Einfluss des Vaters diesem Umstand zur Last zu legen ist. Und wer diesen Standpunkt vertritt, könnte dafür eine Stütze in dem von *Baltzer* bestätigten Befund *Godlewskis* (06) erblicken, dass bei der Bastardierung von Echinideneiern mit Crinoidensperma rein mütterliche Plutei entstehen, obgleich sich anscheinend alle väterlichen Chromosomen an der Entwicklung beteiligen.

Alle diese Bedenken fallen gegenüber den Riesenbastarden weg. Denn dass das Spermatozoon sich bei ihrer Entwicklung ebenso verhält wie bei der Entwicklung von Bastarden aus normalgrossen Eiern, unterliegt keinem Zweifel. Aber ein anderes ebenso schweres Bedenken erhebt sich nun hier. Wohl lehren die Versuche, dass ein quantitatives Überwiegen mütterlicher Substanz die Larven mütterlicher macht. Allein es ist ja in diesen Fällen nicht nur der mütterliche Kern verdoppelt, sondern auch das mütterliche Protoplasma. Die Versuche lassen keine Aussage darüber zu, ob die Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite eine Wirkung der grösseren Kernmenge oder der grösseren Plasmamenge ist. Und es ist klar, dass, selbst wenn durch *Herbsts* Versuche der Nachweis als sicher geführt angesehen werden dürfte, dass ein quantitatives Übergewicht des mütterlichen Kerns die Vererbungsrichtung stärker nach der mütterlichen Seite drängt, doch die Frage offen bliebe, ob nicht durch Vermehrung des mütterlichen Protoplasmas das Gleiche zu erreichen wäre.

Die Frage wäre dadurch zu entscheiden, dass man das Riesenei in zwei Hälften zerschneiden und die kernhaltige Hälfte mit dem fremden Sperma befruchten würde. Ist die entstehende Larve ebenso viel stärker mütterlich als die aus den ganzen Rieseneiern gezüchteten Plutei, so kann der Grund nicht in der Verdoppelung des Plasmas, sondern nur in der des Kerns liegen¹⁾.

¹⁾ Auf den ersten Blick könnte es scheinen, als wäre das hier Postulierte durch die oben erwähnten beiden Fälle geleistet, in denen infolge von Substanzverlust während der Entwicklung aus bastardierten Riesen-Eiern Larven von nur etwa halber Grösse hervorgegangen waren. Allein diese Fälle sind für unser

Bei der geringen Zahl von Rieseneiern, die uns zur Verfügung standen, wollten wir uns auf eine solche Prozedur nicht einlassen, umso weniger, als ich früher aus Fragmenten, die ich durch Zerschneiden gewonnen hatte, nur krüppelhafte Larven hatte züchten können. Wir durften aber auf das Zerschneidungsverfahren deshalb verzichten, weil es ein anderes ebenso beweiskräftiges gibt, das überdies in grösserem Massstab durchführbar ist: das ist die Vergleichung von Bastarden aus ganzen Eiern mit denen aus kernhaltigen Eifragmenten. Von welcher Grösse diese Fragmente, die ja in ihrer Entwicklungsfähigkeit die Wertigkeit ganzer Eier besitzen¹⁾, auch sein mögen, sie stimmen alle untereinander und mit den ganzen Eiern darin überein, dass sie erstens die gleiche Menge mütterlicher Kernsubstanz besitzen und dass zweitens bei monospermer Befruchtung in allen die gleiche Menge väterlicher Substanz vorhanden ist. Variabel ist einzig die Menge des Eiplasmas.

Nachdem nun durch die Bastardierung der Rieseneier gezeigt ist, dass das, was die elterlichen Eigenschaften überträgt, ein quantitativ wirkendes Agens ist, muss, wenn dieses Agens von der mütterlichen Seite her im Eiprotoplasma seinen Sitz hat, die entstehende Larve in ihren Charakteren umso mehr nach der väterlichen Seite neigen, je weniger Eiprotoplasma sich bei der Befruchtung mit dem Spermatozoon vereinigt hat. Nun leidet aber dieser Versuch an dem oben schon berührten Mangel, dass Verminderung des Eiplasmas leicht zu Skelettdefekten führt; von einer gewissen Grössenstufe an wird das Skelett im allgemeinen umso rudimentärer, je kleiner das Fragment ist; und da das Rudimentärwerden zumeist ein Einfacher-Werden bedeutet und da ja die Strongylocentrotus-Larve, von welcher Spezies wir bei diesen Versuchen das Sperma benutzen, sich gerade durch ihre Einfachheit von der Sphaerechinus-Larve unterscheidet, kommt hier jene schon oben erwähnte Fehlerquelle einer nur scheinbaren Annäherung an die väterliche Larvenform sehr störend zur Wirkung.

Allein es gibt, von anderen Kriterien zu schweigen, einen Ausweg aus dieser Verlegenheit, auf Grund der folgenden Überlegung.

Problem deshalb bedeutungslos, weil der Substanzverlust nicht das Eiplasma betroffen hatte, vielmehr ein Teil der Blastomeren verloren gegangen war. Die übrigbleibenden Blastomeren, aus denen die Larve sich bildet, müssen aber das gleiche Substanzenverhältnis besitzen, wie es in dem befruchteten Riesen-Ei gegeben war.

¹⁾ Mit gewissen Ausnahmen, die uns hier nicht interessieren.

Wenn Ei- und Spermaprotoplasma die Substanzen sind, durch welche die elterlichen Eigenschaften übertragen werden, dann muss die gewaltige Menge des Eiplasmas auf die winzige Menge des Spermaprotoplasmas¹⁾ so abgestimmt sein, dass das normalgrosse Ei dem Spermatozoon in seiner Wirkung bei der Vererbung wie 1:1 gegenübersteht. Dieser Schluss wird gefordert durch die Mittelstellung der Bastarde. Dieses Stärkeverhältnis 1:1 muss aber vom Ei auf alle Zellen des neuen Individuums übergehen; denn sonst wären ja die uns allenthalben entgegentretenden Vererbungserscheinungen: gleichmässige Beeinflussung aller Körperstellen und speziell der symmetrischen Körperteile von seiten beider Eltern unmöglich. Und dieses Postulat ist ja auch leicht erfüllt zu denken; wenn überhaupt die beiderlei Substanzen trotz ihrer grossen Mengenverschiedenheit sich in ihrer Vererbungskraft im befruchteten Ei wie 1:1 verhalten, so brauchen sie beide nur halbiert zu werden, um sich in der $\frac{1}{2}$ -Blastomere wie $\frac{1}{2}:\frac{1}{2}$, d. h. wieder wie 1:1 gegenüberzustehen, und so fort durch die ganze Entwicklung.

Kurz: sollen Ei- und Spermaprotoplasma als die Vererbungsträger in Anspruch genommen werden, so ist die Annahme unvermeidlich, dass die $\frac{1}{2}$ -Blastomere in bezug auf das Mengenverhältnis beider Substanzen dem befruchteten Ei völlig gleichwertig ist. Ist aber dieses Verhältnis hier 1:1, so verhält sich im Fragment von halber Eigrösse das Ei- zum Spermaprotoplasma nur wie $\frac{1}{2}:1$. Hier also hätten wir die für unser Problem nötigen Vergleichsobjekte: Differenzen in der relativen Plasmamenge von 1:1 und $\frac{1}{2}:1$ bei gleicher Larvengrösse, so dass also die in der Grössenverschiedenheit liegende Fehlerquelle vollkommen ausgeschaltet ist.

Auf Grund vorstehender Erwägung haben wir folgenden Versuch ausgeführt²⁾. Von einem Sphaerechinus-Weibchen wurde ein Teil der Eier durch Schütteln fragmentiert und mit Strongylocentrotus-Samen befruchtet. Ein anderer Teil wurde sofort mit Strongylocentrotus-Samen befruchtet und durch kurzes Schütteln nach der Befruchtung von der Dotterhaut befreit. Nachdem sich diese Eier zweigeteilt hatten, wurden nach der *Herbsts*chen Methode vermittelt kalkfreien Seewassers die beiden $\frac{1}{2}$ -Blastomeren voneinander gelöst und dann in normalem Seewasser weiter gezüchtet. Mit den Zwergplutei, die aus

¹⁾ Die folgende Betrachtung gilt in gleicher Weise, wenn wir für das Spermaprotoplasma das ganze Spermatozoon einsetzen.

²⁾ Der Versuch ist mehrmals wiederholt worden, aber nur einmal tadellos gelungen.

den $\frac{1}{2}$ -Blastomeren entstanden waren, wurden möglichst gleich grosse aus der Fragmentkultur verglichen. Neben einer kursorischen Vergleichung des Materials im ganzen war das Verfahren dieses, dass 20 beliebige Plutei aus $\frac{1}{2}$ -Blastomeren und 20 in der Grösse hierzu stimmende Plutei aus Fragmenten, im übrigen aber gleichfalls beliebig, genau gezeichnet wurden. Die Vergleichung lehrt, dass die Fragmentlarven nicht im geringsten mehr nach der väterlichen Seite neigen als diejenigen aus den $\frac{1}{2}$ -Blastomeren. Im einzelnen kommen, wie auch bei den Ganzlarven dieses Bastardierungsversuchs erhebliche Differenzen vor; es gibt Larven, die jederseits nur einen Analstab besitzen, neben solchen mit drei und sogar vier Stäben¹⁾. Aber nicht nur gibt es Zwergplutei mit nur einem Analstab jederseits auch unter den Larven aus den $\frac{1}{2}$ -Blastomeren (wie auch bei den Ganzlarven), sondern unter den 20 gezeichneten Exemplaren jeder Sorte sind solche stark väterlich aussehende Analarm-Skelette bei den Blastomerenlarven häufiger als bei den Fragmentlarven. Und wenn man die Gesamtzahl der Analstäbe in beiden Gruppen vergleicht, ergibt sich sogar ein kleines — sicherlich zufälliges — Plus bei den Fragmentlarven. Ebensowenig ist in der Endigungsweise der Scheitelstäbe eine stärkere Verschiebung nach der väterlichen Seite bei den Fragmentlarven festzustellen; auch in diesem Punkt verhalten sich im Durchschnitt die beiden Gruppen, trotz nicht unbedeutlicher Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen, gleich.

So sehr gewiss eine weitere Ausdehnung solcher Versuche erwünscht ist, betrachte ich doch schon das Resultat dieser einzigen Zucht als beweisend für den Satz, dass eine Herabsetzung der Eiplasma-Quantität gegenüber derjenigen des Spermatozoons, bis zur Hälfte herab, nicht die geringste Verschiebung der Larvencharaktere nach der väterlichen Seite bewirkt. Und da, wie uns die Bastardierung der Rieseneier gelehrt hat, die „Vererbungssubstanz“ des Eies durch ihre quantitative Wirkung charakterisiert ist, so kommen wir zu dem Schluss, dass das Eiprotoplasma diese Substanz nicht sein kann, sondern dass die grössere Ähnlichkeit der Riesenbastarde mit der mütterlichen Larvenform ausschliesslich auf Rechnung des diploiden Eikerns zu setzen ist.

Ein Bedenken allerdings könnte hier noch auftreten, dass näm-

¹⁾ Im letztgenannten Fall verteilen sich diese Analstäbe in ihrem Ursprung über die ganze Länge der Mittelstäbe, und ich glaube, dass es sich hier nicht mehr um eine starke Annäherung an den Sphaerechinus-Typus, sondern um Missbildungen handelt.

lich das Eiprotoplasma zwar nicht als Ganzes, aber in gewissen Bestandteilen als Vererbungsstoff fungiert. Denkt man sich diese Bestandteile gleichmässig verteilt, so gilt für sie natürlich das Gleiche, was soeben für das ganze Plasma gesagt worden ist. Nur dann hätte dieser Einwand eine Berechtigung, wenn angenommen werden könnte, dass jene Substanz um den Eikern herum angeordnet sei und im kernhaltigen Eifragment ebenso erhalten bleibe wie der Kern selbst. Erwägt man jedoch, dass der Eikern im Protoplasma keine fixe Lage hat, sondern herumwandert, derart, dass man ihn in Strongylocentrotus-eiern, wo der Pigmentring eine Orientierung erlaubt, innerhalb einiger Stunden an weit entfernten Stellen finden kann, so scheint mir eine Struktur, wie sie hier postuliert wird, undenkbar.

Alle Erfahrungen sprechen dafür, dass das Protoplasma des Eies, wenn es auch zum Zweck richtigen Zusammenwirkens mit dem Kern von ganz bestimmter Beschaffenheit sein muss ¹⁾, ein wesentlich gleichartiges, relativ indifferentes Material ist. In ihm wird das bei der Befruchtung hergestellte Kerngemisch durch die aufeinander folgenden Teilungen immer weiter in identische Portionen zerlegt, bis schliesslich jeder Kern eine seiner Grösse entsprechende Plasmamenge um sich hat. Es lässt sich verstehen, dass wenn in diesen Kernen väterliche und mütterliche Substanz sich wie 1:1 verhalten, der Vererbungseffekt ein anderer ist, als wenn der mütterliche Anteil doppelt so gross ist als der väterliche.

Man fragt sich hier, ob nicht auch das Gegenstück zu den Riesenbastarden erreichbar ist, nämlich Bastarde, deren Kerne aus einem einfachen Eikern und einem doppelten Spermakern kombiniert sind. Einen Weg, auf dem dies möglich erscheint, habe ich schon früher (07) angegeben. Nachdem ich gefunden hatte (02), dass Schütteln der Eier kurz nach der Befruchtung nicht selten die Teilung des Spermocentrums unterdrückt, so dass in monospermen Eiern ein Monaster, in dispermen ein Triaster entsteht, war nicht zu bezweifeln, dass in manchen geschüttelten dispermen Eiern nicht nur die Teilung des einen, sondern auch die des zweiten Spermocentrums unterbleibt und dass auf diese Weise der „disperme Amphiaster“ entsteht, der von einer normalen ersten Furchungs-

¹⁾ Ich komme auf diesen Punkt demnächst in einem Aufsatz über merogonische Bastardierung zurück.

spindel nicht zu unterscheiden wäre, ausser durch die Bestimmung seiner Chromosomenzahl. In der Tat hatte ich in derartigem Material ein Zweizellenstadium in Vorbereitung zur Teilung gefunden, wo in jeder Blastomere ungefähr die triploide Chromosomenzahl, das ist eben die für den dispermen Amphiaster zu erwartende Zahl, festzustellen war (07, pag. 24—27, Fig. VII).

Wir haben nun solche Versuche bei der Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ und *Sphaer.* ♀ × *Echinus* ♂ wieder aufgenommen, aber trotz vieler darauf verwendeter Zeit ohne nennenswerten Erfolg, was wenigstens zum Teil auf die sehr ungünstige Beschaffenheit des Seeigel-Materials während der uns zur Verfügung stehenden Arbeitszeit zurückzuführen ist. Dass disperme Amphiaster auch bei Bastardierung vorkommen, ist gewiss. Wenn in einer solchen Kultur reichlich disperme Eier, kenntlich an ihrer simultanen Vierteilung, vorhanden sind, und wenn das Schütteln anstatt solcher vierteiliger Eier dreiteilige entstehen lässt und dementsprechend in vielen monospermen Eiern Monaster auftreten, so ist es nicht denkbar, dass nicht in einzelnen dispermen Eiern die Teilung beider Spermocentren hintangehalten worden ist. Überdies haben wir den vollen Beweis für dieses Vorkommnis dadurch erhalten, dass in allen Zuchten dieser Art „Doppelmonaster“ aufgetreten sind; das sind, wie die Untersuchung der konservierten Objekte ergibt, disperme Eier, in denen der eine Spermakern mit dem Eikern verschmolzen, der andere selbständig geblieben ist, wo aber nun nicht, wie es im ungeschüttelten Ei der Fall ist, die beiden Spermaphären sich geteilt haben („Doppelspindeltypus“), sondern als Monaster fortbestehen¹⁾. Ein solcher Doppelmonaster ist im Prinzip das Gleiche, wie der uns interessierende disperme Amphiaster, nur dass im letzteren Fall die beiden Sphären durch das Chromatin der drei Vorkerne gekoppelt sind, wogegen beim Doppelmonaster die eine Sphäre die Elemente des Eikerns und des einen Spermakerns, die andere die Chromosomen des andern Spermakerns in einer Kugeloberfläche um sich angeordnet hat.

Allein wenn man auch sicher sein kann, dass in einer bestimmten Zucht disperme Amphiaster vorkommen, so besitzen wir doch bis jetzt kein Mittel, sie als solche zu erkennen. Der Umstand, dass die dispermen Triaster sich häufig später teilen als die normalen Eier, liess mich vermuten, dass die dispermen Amphiaster gleichfalls

¹⁾ Diese Doppelmonaster haben sich in allen von uns verfolgten Fällen pathologisch entwickelt.

durch ihr spätes Auftreten von den monospermen zu unterscheiden seien. Allein diese Erwartung hat sich nicht bestätigt, wenigstens insofern nicht, als das Schütteln in vielen monospermen Eiern eine Verlangsamung der Sphärenentwicklung verursacht, so dass auch solche, in Entstehung und weiterem Schicksal ganz normale Eier hinter den zur rechten Zeit sich teilenden mehr oder weniger stark nachhinken¹⁾.

Das Vorkommen eines dispermen Amphiasters kann also vorläufig nur am konservierten Objekt, sei es durch Chromosomenzählung, sei es durch Kernmessungen nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht werden. Ausser diesen Kennzeichen aber wäre nach den Erfahrungen an den Riesenbastarden zu erwarten, dass die aus solchen Eiern entstehenden Bastard-Plutei bedeutend stärker als die gewöhnlichen Bastarde der väterlichen Form genähert wären.

Dieses letztere mutmassliche Merkmal, auf Grund dessen wir aus den Kulturen die am stärksten väterlich gebildeten Plutei ausgesucht und auf ihre Kerngrösse geprüft haben, hat völlig versagt. Auch diejenigen Plutei, welche in Form und Skelett den reinen Strongylocentrotus- oder Echinus-Larven am nächsten kamen, waren, wie ihre Kerngrössen ergaben, aus monospermen Eiern entstanden.

Erst als wir die unvollkommen entwickelten Larven prüften, wie sie in den Kulturen der verspätet zweigeteilten Eier erscheinen, trafen wir Objekte an, die nach ihrer Kerngrösse zu schliessen, aus dispermen Amphiastern hervorgegangen sein können und kaum anders erklärbar sind. Die bestentwickelten dieser Larven stimmten darin überein, dass sie sich nicht zu richtigen Plutei entwickelt, sondern auf jenem geblähten Prismenstadium ihr Ende erreicht hatten, wie es die von mir (05, Taf. I, Fig. 1 a und 2 a) abgebildeten Echinus-Larven aus einem kernhaltigen und einem kernlosen Eifragment zeigen. Auch der Skelettcharakter der Larven wird durch die genannten Bilder fast getreu wiedergegeben, d. h. das Skelett könnte als das einer reinen Strongylocentrotus- oder Echinus-Larve gelten. Aber ausser den einfachen Analstäben besitzt eben eine solche rudimentäre Larve kein Kennzeichen, welches über die Vererbungsrichtung eine Aussage gestatten würde, und da einfache Analstäbe und überdies ziemlich väterlich ausgebildete Scheitelstäbe in den gleichen Kulturen auch an monospermen Bastardlarven nicht selten vorkommen, so beweisen jene,

¹⁾ Bei sehr beträchtlicher Verzögerung der Teilung entwickeln sich solche Eier pathologisch.

aller Wahrscheinlichkeit nach auf disperme Amphiaster zurückzuführenden Larven in unserer Frage nichts.

Wir beabsichtigen, diese Experimente bei günstigerer Jahreszeit und mit gewissen Modifikationen fortzusetzen, um vor allem zu versuchen, ob es nicht gelingt, aus dispermen Amphiastereiern vollkommen ausgebildete Plutei zu erhalten. Doch bezweifle ich, ob, selbst im Fall des Gelingens, aus dieser Kombination so bündige Schlüsse gezogen werden können, wie aus den oben mitgeteilten Versuchen, in denen mit einer verschiedenen Menge der mütterlichen Substanzen immer die gleiche Menge väterlicher verbunden war. Denn die Annäherung an die väterliche Larvenform ist bei den Bastardierungen *Sphaerechinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ und *Sphaerechinus* ♀ × *Echinus* ♂ in den meisten Zuchten wenigstens in einzelnen Larven so gross, dass eine Zwischenstufe zwischen solchen Larven und den reinen *Strongylocentrotus*- oder *Echinus*-Larven kaum abzugrenzen sein dürfte.

In Kürze sei hier noch die Frage berührt, wie sich die mitgeteilten Resultate zu denen über die Entwicklung dispermer Eier verhalten. Meine Dispermieversuche (02, 07) hatten mich zu dem Schluss geführt, dass die einzelnen Chromosomen des haploiden Kerns verschiedene Wertigkeit besitzen, so dass zur Herstellung eines normalen Kerns eine bestimmte Kombination von Chromosomen nötig ist. Auf ganz anderem Weg hat dann *Baltzer* (10) eine physiologische Verschiedenheit zwischen den Chromosomen haploider Kerne insofern nachgewiesen, als er zeigen konnte, dass von den 20 *Sphaerechinus*-Chromosomen in fremdem Eiplasma nur 4 imstande sind, in typischer Weise an den Mitosen teilzunehmen.

In welcher Art die einzelnen Chromosomen funktionell differenziert sind, lässt sich aus den Dispermieversuchen nicht entnehmen; nur so viel werden wir behaupten dürfen, dass jede Chromosomenart immer die nämliche Funktion im Haushalt des Kerns zu erfüllen hat.

Wenn wir es nun nach den oben mitgeteilten Ergebnissen als feststehend betrachten dürfen, dass die Chromosomen des Eikerns das Substrat sind, an das die Vererbung der spezifischen mütterlichen Eigenschaften geknüpft ist, so bleibt es ungewiss, ob diese Funktion nur etwa einem einzigen Chromosoma zugeteilt ist, oder ob sie an das Zusammenwirken einiger oder aller Chromosomen geknüpft ist, oder ob vielleicht alle Chromosoma neben ihrer besonderen Funktion die nämliche Rolle bei der Vererbung zu

spielen haben, so dass der sichtbare Effekt einen Kompromiss zwischen den Wirkungen aller — in dieser Hinsicht gleichwertigen — Chromosomen darstellt. Obgleich ich diese hier aufgezählten Möglichkeiten durchaus nicht für gleich wahrscheinlich halte, führe ich sie doch als gleichwertige Alternativen an, um zu konstatieren, dass sie alle neben dem Ergebnis über die quantitative Wirkung der Vererbungssubstanz bestehen können. Denn mag nun nur ein bestimmtes Chromosoma des Eikerns die spezifischen Eigenschaften der Mutter übertragen, oder mögen sich alle in gleicher Weise hieran beteiligen, oder mag das gesetzmässige Ineinanderwirken bestimmter Chromosomen dazu nötig sein, unter allen Umständen ist die wirksame Substanz im diploiden Eikern des Rieseneies doppelt so reichlich vertreten als im haploiden eines gewöhnlichen Eies. Und dies genügt.

Die wesentlichen Resultate der mitgeteilten Versuche fasse ich folgendermassen kurz zusammen:

1. Die Bastardierung der Rieseneier lehrt, dass das Substrat, welches die mütterlichen Eigenschaften überträgt, quantitativ wirkt. Ist die Menge dieses Substrats verdoppelt, so sind die mütterlichen Merkmale in der entstehenden Bastardlarve viel stärker ausgeprägt als in einer gewöhnlichen Bastardlarve.

2. Die Riesenbastarde geben keine Auskunft, ob der Eikern oder das Eiprotoplasma jenes Substrat darstellen, da im Riesenei beide in gleicher Weise verdoppelt sind.

3. Aus der Vergleichung von Bastarden aus $\frac{1}{2}$ -Blastomeren, die in ihrer Vererbungstendenz die Wertigkeit ganzer Eier besitzen, mit Bastarden aus Fragmenten von halber Eigrösse geht hervor, dass Quantitätsunterschiede des Eiplasmas im Verhältnis von 1:2 die Vererbungsrichtung unverändert lassen.

4. Hieraus folgt, dass auch im Riesenbastard nicht das verdoppelte Eiplasma für die Verschiebung nach der mütterlichen Seite verantwortlich gemacht werden kann, sondern nur der verdoppelte Eikern.

Literatur.

- F. Baltzer*, Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellforschung. Bd. 5. 1910.
- J. A. Bierens de Haan*, Über bivalente Eier von *Sphaerechinus granularis* und die Grössenverhältnisse bei den aus diesen sich entwickelnden Larven. Zool. Anz. Bd. 42. 1913.
- Th. Boveri*, Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1895.
- Derselbe*, Zellen-Studien IV. Über die Natur der Centrosomen. Jena 1900.
- Derselbe*, Über die Polarität des Seeigel-Eies. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 34. 1901.
- Derselbe*, Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 35. 1902.
- Derselbe*, Zellen Studien V. Über die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena 1905.
- Derselbe*, Zellen-Studien VI. Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Jena 1907
- H. Driesch*, Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 10. 1900.
- C. Herbst*, Vererbungsstudien I—VIII. Arch. f. Entw.-Mech. und Sitz. Ber. der Heidelb. Ak. d. Wiss. Math.-nat. Kl. 1906—1913.
- Th. Hinderer*, Über die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluss von Kohlensäure. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 38. 1914.
- E. Goldlewski jun.*, Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilien. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 20. 1906.
- F. Meves*, Verfolgung des sogenannten Mittelstücks des Echinidenspermiums im befruchteten Ei etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 80. Abt. II. 1912.
- H. Schmidt*, Zur Kenntnis der Larvenentwicklung von *Echinus microtuberculatus*. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 36. 1904.