

**SUR L'IMPORTANCE DES SQUALES FOSSILES
DANS L'ETABLISSEMENT DES SYNCHRONISMES DE FORMATIONS
A GRANDES DISTANCES
ET SUR LA REPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GEOGRAPHIQUE
DE QUELQUES ESPECES TERTIAIRES**

PAR

Maurice LERICHE (Bruxelles).

Les Lamnidés et les Carchariidés sont des Squalés éminemment nectiques, qui fréquentent indifféremment la zone côtière et la haute mer, et dont l'aire de dispersion est presque toujours fort étendue.

Aux époques géologiques, leur aire de répartition fut souvent fort vaste, et quelques espèces tertiaires, comme *Oxyrhina hastalis* L. Agassiz et *Carcharodon megalodon* L. Agassiz, ont vécu dans toutes les mers, à l'exception peut-être des mers froides.

Les Squalés fossiles ont, pour le géologue, une importance capitale, principalement en ce qui concerne l'ère tertiaire, car les grands groupes d'animaux pélagiques des époques antérieures ont disparu, et, mieux que les autres fossiles tertiaires, ils permettent d'établir des synchronismes entre des formations fort éloignées les unes des autres.

Pourtant, les géologues méconnaissent longtemps leur intérêt, et la réputation de « mauvais fossiles » qu'ils leur firent survivre encore dans quelques écrits récents.

Cette méconnaissance de la valeur stratigraphique des Squalés fossiles a plusieurs causes. Elle est due, pour une part, à la complexité de la denture chez cette classe de Poissons et au fait que les dents des Squalés fossiles étant presque toujours dispersées dans les couches, les espèces, établies sur des éléments insuffisants de la denture, n'ont pas été définies, à l'origine, d'une manière suffisamment précise. Elle est due, pour une autre part, à cet autre fait que les espèces les plus anciennement décrites — qui sont, en général, les plus communes — ont été fondées sur des dents dont la provenance est ou inconnue ou indiquée d'une manière vague ou même erronée.

**La complexité de la denture des Squales et les erreurs commises
dans l'établissement des espèces fossiles. — Nécessité, pour définir
exactement les espèces fossiles, de reconstituer leur denture.**

Les mâchoires des Squales sont garnies d'un grand nombre de dents, dont les caractères (forme générale et dimensions) varient suivant la mâchoire qui les porte, suivant la place qu'elles y occupent, suivant l'âge et parfois le sexe de l'individu.

Le squelette des Squales étant cartilagineux, les espèces fossiles ne sont guère connues que par leurs dents, que l'on trouve souvent en grand nombre, mais presque toujours disséminées dans les couches.

La plupart des espèces fossiles n'ont été établies que sur un petit nombre de dents, qui appartenaient soit à la mâchoire inférieure, soit à la mâchoire supérieure, et qui sont ou bien des dents antérieures, ou bien des dents latérales; de sorte que, dans bien des cas, les caractères spécifiques ont été confondus avec des caractères qui sont seulement en fonction de la situation qu'occupaient les dents sur les mâchoires. Des dents d'une même espèce, mais provenant de parties différentes des mâchoires, ont été ainsi décrites comme celles d'espèces distinctes, et, inversement, des dents d'espèces différentes, mais occupant, dans la denture, une position identique, ont été représentées comme celles d'une même espèce.

Un paléontologiste non averti trouvera fatalement des différences plus grandes entre des dents occupant des positions différentes sur les mâchoires d'une même espèce qu'entre des dents occupant une position semblable chez des espèces différentes.

Cette confusion des caractères a eu pour conséquence l'attribution d'une longévité extrême à des espèces artificiellement établies.

Parmi beaucoup d'exemples, je citerai celui de l'*Odontaspis macrota* L. Agassiz, qui est l'un des Requins les plus communs de l'époque éocène. L. Agassiz en a décrit les dents latérales de la mâchoire supérieure sous le nom d'*Otodus macrotus*, puis les dents antérieures des deux mâchoires et les dents latérales antérieures de la mâchoire inférieure, sous celui, beaucoup plus connu des géologues, de « *Lamna elegans* ». Or, A. Rutot⁽¹⁾ a insisté sur la grande extension verticale de « *Lamna elegans* », qui, d'après lui, aurait apparu dans le Crétacé supérieur, pour ne s'éteindre qu'à la fin du Rupélien⁽²⁾.

⁽¹⁾ A. RUTOT, Note sur l'extension de *Lamna elegans*, Ag. à travers les terrains crétacé et tertiaire. (*Annales de la Société géologique de Belgique*, t. II, Mémoires, pp. 34-41; 1875.)

⁽²⁾ En réunissant au « *Lamna elegans* » le « *Lamna contortidens* » d'Agassiz, — c'est-à-dire l'*Odontaspis acutissima*, lequel a vécu à partir de l'Oligocène jusque dans le Pliocène, — Le Hon faisait même durer l'*Odontaspis macrota* jusqu'à la fin des temps tertiaires. (Voir H. LE HON, Préliminaires d'un mémoire sur les Poissons tertiaires de Belgique, p. 12. Bruxelles, 1871.)

En réalité, *Odontaspis macrota* n'est connu ni dans le Crétacé supérieur, ni dans le Rupélien. Les seuls exemplaires de cette espèce qui ont été rencontrés dans l'Oligocène proviennent de la base du Tongrien, où ils se trouvent très probablement à l'état remanié.

L'*Odontaspis macrota* est une espèce essentiellement éocène. Elle débute dans le Paléocène par une petite prémutation, l'« *Otodus striatus* » de Winkler.

La forme typique apparaît dans l'Yprésien, et sa taille augmente à mesure qu'on s'élève dans l'Éocène proprement dit.

Pour caractériser exactement les espèces fossiles, il est de toute nécessité d'en reconstituer la denture. Il est alors possible de dégager nettement les caractères spécifiques des caractères qui sont liés à la position des dents sur les mâchoires.

À la décharge des auteurs qui ont confondu tous ces caractères, il faut bien reconnaître que la description de la denture des Squales actuels a presque toujours été négligée par les zoologistes, et, dans les travaux les plus récents auxquels ces Squales ont donné lieu, la denture, qui offre pourtant des caractères spécifiques de premier ordre, n'est encore, le plus souvent, que fort imparfaitement décrite et figurée. De sorte que le paléontologiste n'a souvent d'autre recours que l'étude directe de la denture des Squales actuels. Cette étude de même que la reconstitution de la denture des Squales fossiles font apparaître, chez les individus d'une même espèce, des différences assez sensibles, qui sont dues à l'âge.

Chez les Lamnidés et les Carchariidés, ces différences apparaissent surtout dans la forme plus ou moins élancée des dents : celles des individus jeunes sont relativement plus sveltes que les dents correspondantes des individus âgés.

C'est encore par la reconstitution de la denture que l'on peut déterminer les limites de la variabilité de l'espèce et caractériser les races.

Le Néogène de la Californie renferme une Oxyrhine dont Agassiz a décrit les dents de la mâchoire supérieure et de la mâchoire inférieure respectivement sous les noms d'*Oxyrhina plana* et *O. tumula*. Prises isolément, ces dents ne diffèrent pas ou ne se distinguent guère des dents des mâchoires correspondantes de l'*O. hastalis* du Néogène d'Europe. Mais si l'on reconstitue la denture, on aperçoit quelques très légères différences entre l'Oxyrhine de la Californie et celle de l'Europe ⁽¹⁾. Chez la première, les dents de la mâchoire inférieure sont, en général, un peu plus trapues, et la couronne des dents latérales de la mâchoire supérieure est parfois un peu plus recourbée vers les coins de la gueule.

(1) Voir la reconstitution de la denture d'*Oxyrhina hastalis* dans M. LERICHE, Les Poissons tertiaires de la Belgique (IV. Les Poissons néogènes), pp. 399-409, pl. XXXI, XXXII; 1926. (*Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, t. V. — Mém. n° 20.)

J'ai pu reconstituer la denture de l'Oxyrhine de la Californie, grâce à de nombreux matériaux qui me furent adressés par M. Charles Morrice, secrétaire d'une Compagnie pétrolifère à Oil City (Californie). Ces matériaux proviennent d'un gisement, Shark-tooth Hill, situé au Nord de la « Kern River », à quatre milles à l'Est d'Oil City.

Ces différences sont trop peu importantes pour leur donner une valeur spécifique, et l'« *Oxyrhina plana* » de la Californie, qui vivait à la même époque que l'*O. hastalis*, ne peut être considérée que comme une race de cette dernière espèce.

**L'insuffisance des données sur le gisement des types des espèces
les plus anciennement décrites. — Les types de Louis Agassiz.**

Presque tous les Squales fossiles les plus communs ont été nommés par Louis Agassiz, il y a un siècle.

L'illustre fondateur de la Paléichthyologie avait visité les musées d'Europe, où il avait puisé les matériaux mis en œuvre dans son célèbre ouvrage ⁽¹⁾.

Or, le fonds de ces musées était en grande partie constitué par des collections, — les cabinets d'histoire naturelle de la fin du XVIII^e siècle et des collections d'amateurs, — à la formation desquelles avait souvent présidé la seule curiosité ou un simple caprice. De plus, à cette époque, la Stratigraphie n'était encore qu'ébauchée, et la plupart des collectionneurs n'attachaient qu'un intérêt secondaire à l'âge des gisements qui leur livraient des fossiles.

Il ne faut donc pas s'étonner si l'origine exacte de la plupart des types d'Agassiz est inconnue ou n'est indiquée que d'une manière fort vague. Et dans le cas où les descriptions d'Agassiz sont accompagnées de renseignements apparemment précis sur la provenance des types ou sur l'âge de la formation qui les a fournis, il ne faut pas non plus être surpris des erreurs que ces renseignements peuvent contenir.

Je ne multiplierai pas ici les exemples; on les trouvera dans les mémoires que j'ai consacrés aux Poissons tertiaires. Le seul exemple de l'« *Otodus apiculatus* » montrera jusqu'à quel point peut aller la confusion, tant au point de vue stratigraphique qu'au point de vue systématique.

Ce nom a été donné par Agassiz à un lot de dents qui est conservé dans les collections paléontologiques du Muséum d'Histoire naturelle, à Paris, et que j'ai eu l'occasion d'étudier ⁽²⁾. Deux de ces dents, que L. Agassiz regardait comme les types de l'espèce, sont des dents d'*Oxyrhina hastalis*; elles proviennent probablement du Miocène du département des Landes. Parmi les autres se trouvent des dents d'espèces éocènes [*Odontaspis macrota* Agassiz, *Lamna verticalis* Agassiz, *L. Vincenti* (Winkler) A.-Smith Woodward] qui furent recueillies dans le Bassin de Paris, notamment dans le « Calcaire grossier » (Lutétien) de Vétheuil (Seine-et-Oise). C'est cette dernière provenance qui est indiquée par Agassiz pour l'« *Otodus apiculatus* » ⁽³⁾. De sorte que, d'après les indications d'origine données

⁽¹⁾ L. AGASSIZ, Recherches sur les Poissons fossiles, tomes I à V. Neuchâtel, 1833-1844. — Les Squales sont traités dans le tome III, qui est tout entier consacré aux « Placoïdes » (Poissons cartilagineux).

⁽²⁾ Les Poissons tertiaires de la Belgique (IV. Les Poissons néogènes), p. 407; 1926. (*Mém. Musée roy. Hist. natur. de Belgique.* — Mém. n° 32.)

⁽³⁾ L. AGASSIZ, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, p. 388. Explication des planches, p. 21.

par Agassiz, on pourrait conclure que l'*Oxyrhina hastalis* apparaît dès l'Éocène, alors que cette espèce est, comme on le verra plus loin, exclusivement néogène.

L'aire de dispersion de quelques espèces tertiaires.

La reconstitution de la denture des Requins fossiles, tout en mettant en évidence le caractère artificiel d'un grand nombre d'espèces anciennement établies, donne aux espèces véritables des critères précis qui les font aisément reconnaître. Elle permet d'écarter, dans l'établissement des espèces, le facteur géographique, qui a parfois motivé, à lui seul, la création de noms spécifiques nouveaux.

On reconnaît ainsi qu'un certain nombre d'espèces, surtout parmi les Lamnides, ont eu une aire de dispersion très grande.

Dans les cartes qui accompagnent le présent travail, j'ai essayé de déterminer, d'après les documents et les matériaux mis en œuvre jusqu'ici, l'aire de répartition de quelques-unes des espèces tertiaires les plus communes.

Cet essai est basé : 1° sur les synonymies établies pour ces espèces dans des mémoires déjà publiés ⁽¹⁾ ou qui paraîtront prochainement ⁽²⁾; 2° sur quelques indications, non accompagnées de figures ⁽³⁾; 3° sur des matériaux dont l'étude est en cours.

ODONTASPIS MACROTA L. Agassiz (carte n° 1). — On a vu, plus haut, à la suite de quelles confusions cette espèce a pu être considérée comme ayant vécu à la fin du Crétacé et durant toute l'ère tertiaire. Elle est, en réalité, limitée à l'Éocène proprement dit (Yprésien à Bartonien inclusivement), mais elle fut précédée, pendant le Paléocène, par une prémutation (*O. striata* Winkler).

Les dents d'*O. macrota* qui ont été signalées dans des formations plus récentes que l'Éocène sont presque toujours roulées. Elles se trouvent dans ces formations à l'état remanié.

⁽¹⁾ M. LERICHE, Contribution à l'étude des Poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines. Lille, 1906. (*Thèse de doctorat et Mémoires de la Société géologique du Nord*, t. V.)

— Les Poissons tertiaires de la Belgique (I. Les Poissons paléocènes, 1902. — II. Les Poissons éocènes, 1905. — III. Les Poissons oligocènes, 1910. — IV. Les Poissons néogènes, 1926). (*Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*. — Mém. n°s 5, 11, 20, 32.)

— Les Poissons de la Molasse suisse; 1927. (*Mémoires de la Société paléontologique suisse*, vol. XLVI et XLVII.)

⁽²⁾ Les Poissons des Faluns néogènes de l'Ouest de la France (Bretagne, Cotentin, Anjou, Touraine). (*Mémoires de la Société géologique de France*.)

— Les Poissons tertiaires de la Belgique (Supplément). (*Mém. Musée roy. Hist. natur. de Belgique*.)

⁽³⁾ Ces indications sont données dans le texte explicatif des cartes; elles sont extraites des ouvrages dont on trouvera la liste plus loin, pp. 751-752.

ODONTASPIS CUSPIDATA L. Agassiz (carte n° 2). — C'est sous deux noms distincts que cette espèce est décrite dans l'ouvrage d'Agassiz : « *Lamna cuspidata* », — qui est appliqué à des dents antérieures des deux mâchoires et à des dents latérales de la mâchoire inférieure; « *Lamna denticulata* », — qui désigne des dents latérales de la mâchoire supérieure.

L'*Odontaspis cuspidata* est une espèce de grande taille qui a vécu durant l'Oligocène et le Miocène. Elle fut précédée dans l'Éocène proprement dit (de l'Yprésien au Bartonien inclusivement) par une prémutation de plus petite taille, le « *Lamna (Odontaspis) Hopei* » d'Agassiz.

ODONTASPIS ACUTISSIMA L. Agassiz (carte n° 3). — Agassiz a d'abord décrit, sous le nom de « *Lamna (Odontaspis) acutissima* », les dents latérales de la mâchoire inférieure, puis, sous celui, plus connu, de « *Lamna (Odontaspis) contortidens* », les dents antérieures des deux mâchoires et les dents latérales de la mâchoire supérieure.

L'*Odontaspis acutissima* apparaît dans l'Oligocène, où sa taille est relativement petite. Il devient commun dans le Miocène inférieur et moyen, commence à se raréfier dans le Sahélien (Miocène supérieur) et disparaît dans le Pliocène, où il est bientôt remplacé par une mutation de plus grande taille, le « *Lamna (Odontaspis) vorax* » de Le Hon.

LAMNA CATTICA Philippi (carte n° 4). — Cette espèce, dont le type provient du Chattien (Oligocène supérieur), se rencontre surtout dans le Miocène.

Sa petite taille et l'état fragmentaire — dû à sa fragilité — sous lequel on la rencontre généralement font qu'elle passe souvent inaperçue.

On la connaît du Miocène de l'Europe centrale et occidentale. Elle a été recueillie dans le Patagonien (Miocène inférieur) de la Patagonie. Son aire de dispersion a dû être fort étendue.

OXYRHINA HASTALIS L. Agassiz (carte n° 5). — La synonymie de cette espèce, commune dans le Néogène, est extrêmement riche. Toute une série de noms ont été proposés pour désigner les dents des diverses parties des mâchoires et des dents qui ne diffèrent que par la taille ou par la provenance.

Pour faire connaître cette espèce, Agassiz lui-même n'a pas employé moins de huit noms : *Otodus apiculatus*, *O. recticonus*, *Oxyrhina hastalis*, *O. xiphodon*, *O. leptodon*, *O. crassa*, *O. trigonodon*, *O. plicatilis*.

Les erreurs évidentes que contiennent les renseignements donnés par Agassiz sur les niveaux stratigraphiques d'où proviendraient les types se rapportant à ces différents noms sont la cause principale des méprises des auteurs sur l'extension verticale d'*Oxyrhina hastalis*.

Le « Calcaire de Vétéuil », qui serait, d'après Agassiz, le gisement de l'« *Otodus apiculatus* », appartient à la formation du « Calcaire grossier » (Lutétien) du Bassin de Paris. On a vu, plus haut, que les types de l'« *O. apiculatus* » provien-

ment, selon toute vraisemblance, du Miocène des Landes. Il va sans dire qu'aucune dent d'*Oxyrhina hastalis* n'a été rencontrée dans les terrains tertiaires du Bassin de Paris depuis que les récoltes de fossiles sont faites d'une façon méthodique.

Les types de l'« *Oxyrhina xiphodon* » sont indiqués, dans l'ouvrage d'Agassiz, comme provenant du Gypse des environs de Paris. Or, la formation du Gypse du Bassin de Paris, qui est une formation laguno-lacustre datant de la fin de l'Éocène et du début de l'Oligocène, n'a livré jusqu'ici aucun reste de Sélacien.

Mais, avec raison, Agassiz cite, comme autres gisements de l'« *O. xiphodon* », les environs de Dax (Landes) et l'île de Malte, où le Miocène renferme, en effet, l'*O. hastalis*.

A propos des gîtes d'*O. hastalis*, *O. crassa*, *O. trigonodon*, Agassiz mentionne les dépôts tertiaires de la vallée du Rhin. Plusieurs auteurs ont cru que les formations auxquelles Agassiz faisait allusion sont les dépôts oligocènes du Bassin de Mayence. Non seulement *O. hastalis* n'a pas été retrouvé dans l'Oligocène du Bassin de Mayence, mais il ne fut jamais rencontré dans l'Oligocène des régions voisines (Belgique, Suisse, Bassin de Paris), qui a été particulièrement bien exploré.

Il y a des raisons de croire que, sous la désignation vague de « dépôts tertiaires de la vallée du Rhin », parfois employée par Agassiz, il faut entendre la molasse miocène de la région du Rhin, en amont de Bâle.

OXYRHINA RETROFLEXA L. Agassiz (carte n° 6). — Cette espèce, qui est l'une des mieux caractérisées, a été souvent confondue avec l'*Oxyrhina hastalis*. Elle s'en distingue fort nettement (1).

C'est, comme *O. hastalis*, une espèce exclusivement néogène.

Elle est moins commune que l'*O. hastalis*. Ses gîtes, actuellement connus, sans être aussi nombreux que ceux de cette dernière espèce, sont très dispersés, de sorte que son aire d'expansion apparaît comme ayant été fort vaste.

CARCHARODON MEGALODON L. Agassiz (carte n° 7). — Les dents de cette espèce géante figuraient dans presque tous les anciens cabinets d'histoire naturelle. Scilla (2) en avait représenté des spécimens provenant de l'île de Malte, et les collectionneurs de la fin du XVIII^e siècle et du commencement du XIX^e désignaient ces dents, quelle que fût leur origine, sous le nom de dents maltaises.

C'est aussi sous des noms multiples que cette espèce a été décrite. *Carcharodon rectidens*, *C. subauriculatus*, *C. productus* (3), *C. polygyrus*, *C. semiser-*

(1) Voir M. LERICHE : Les Poissons tertiaires de la Belgique (IV. Les Poissons néogènes), pp. 409-411; 1926. — Les Poissons de la Molasse suisse, p. 75; 1927.

(2) A. SCILLA, De corporibus marinis lapidescentibus, pl. III, fig. 1, pl. V, fig. 2, pl. VI, fig. 1; 1747.

(3) Il y a sans doute une erreur dans la mention faite par Agassiz (Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, p. 253) de la présence de « *C. productus* » à Alzey (Bassin de

ratus, pour ne citer que les noms proposés par Agassiz, sont autant de synonymes de *C. megalodon*.

Comme *Oxyrhina hastalis*, *Carcharodon megalodon* est une espèce néogène, que l'on trouve, presque aussi communément que l'*O. hastalis*, dans le Néogène marin de presque toutes les régions du globe.

Elle apparaît dès l'Aquitainien. Sa taille, qui est relativement petite dans l'Aquitainien et le Burdigalien, croît progressivement à mesure qu'on s'élève dans le Miocène; elle devient fort grande dans le Miocène supérieur (Sahélien = Anversien) et dans le Pliocène.

Carcharodon megalodon vivait probablement encore à l'époque pléistocène. Les dragages exécutés au cours des expéditions du « Challenger » et de l'« Albatross » en ont ramené des dents provenant de l'argile rouge qui tapisse les grands fonds du Pacifique.

La carte de la répartition de *C. megalodon* (carte n° 7) — comme, d'ailleurs, celle indiquant la distribution d'*Oxyrhina hastalis* (carte n° 5) — montre, d'une manière frappante, les gîtes jalonnant l'ancienne Mésogée. Une solution de continuité — qui correspond à une lacune dans nos connaissances — se présente dans la région de l'Iran. On doit s'attendre à trouver dans le Miocène marin de cette région *Carcharodon megalodon*, *Oxyrhina hastalis* ainsi que tout le cortège des Requins (*Oxyrhina retroflexa*, *Galeocерdo aduncus*, *Hemipristis serra*, etc.) qui les accompagnent dans les gisements miocènes des autres régions méso-géennes.

CARCHARODON RONDELETI Müller et Henle (carte n° 8). — A cette espèce actuelle, qui vit dans toutes les mers tropicales et subtropicales, se rattache le *Carcharodon sulcidens* d'Agassiz, dont les types proviennent du « Tertiaire supérieur » (très probablement du Pliocène) d'Italie.

Carcharodon Rondeleti est apparu au Miocène, où il est rare; il est commun dans le Pliocène, où il tend à supplanter *C. megalodon*.

L. Agassiz a signalé « *C. sulcidens* » dans les formations éocènes des environs de Soissons (Aisne). Cette indication, basée sur une dent de la « collection Voltz », ne peut résulter que d'une méprise sur la provenance du fossile, car aucune dent de cette espèce n'a été recueillie, depuis Agassiz, dans les formations marines du Bassin de Paris, dont la plus récente — les Sables de Fontainebleau — appartient à l'Oligocène moyen (Rupélien).

GALEOCERDO ADUNCUS L. Agassiz (carte n° 9) — *Galeocерdo latidens* L. Agassiz et *G. aduncus* L. Agassiz sont les deux espèces les plus communes du genre.

Mayence), soit que la dent qu'il rapporte à cette espèce appartienne à une autre forme, soit que l'erreur porte sur la provenance indiquée. Aucune dent de *C. megalodon* n'a été trouvée dans l'Oligocène du Bassin de Mayence, pas plus, d'ailleurs, que dans l'Oligocène des régions voisines (Belgique, Suisse, Bassin de Paris).

Elles furent souvent confondues. La reconstitution de leur denture montre que des différences très nettes les séparent.

Elles caractérisent deux époques différentes : *G. latidens*, l'Éocène proprement dit (Yprésien à Bartonien inclusivement); *G. aduncus*, le Néogène et plus particulièrement le Miocène.

La distribution géographique de *G. aduncus* paraît avoir été la même que celle d'*Oxyrhina hastalis* et de *Carcharodon megalodon*.

HEMIPRISTIS SERRA L. Agassiz (carte n° 10). — Le genre *Hemipristis* n'est représenté, à l'époque actuelle, que par une seule espèce, *Hemipristis (Dirrhizodon) elongatus* Klunzinger. Celle-ci n'est elle-même connue que par l'holotype, lequel fut capturé dans la mer Rouge et se trouve conservé au Musée de Stuttgart.

L'*Hemipristis serra* est une espèce caractéristique du Miocène, où elle est commune. Elle a toutefois été signalée, par Lawley, dans le Pliocène de la Toscane, où elle serait très rare, et, par Jordan et Hannibal, dans le Pléistocène de San Diego (Californie). Il est possible qu'elle soit remaniée à San Diego.

Cette espèce n'a vécu que dans les mers chaudes, tropicales et subtropicales.

Dans l'hémisphère Nord, sa limite d'expansion, vers le Nord, ne dépasse guère le 49° parallèle : ses gîtes les plus septentrionaux sont ceux de l'Ouest de la France et de l'Allemagne du Sud.

L'*Hemipristis serra* n'a pas été rencontré dans le Miocène de la mer du Nord [Sud-Est de l'Angleterre, Nord de la France, Belgique, Pays-Bas, Nord-Ouest de l'Allemagne, Danemark]. Sa fréquence dans le Miocène de la Bretagne, opposée à son absence dans le Miocène de la Belgique, montre qu'aucune communication directe, par la Manche, n'existait, à l'époque miocène, entre la mer de Bretagne et celle de Flandre.

La plupart des Requins néogènes étudiés, dans les pages précédentes, au double point de vue de leur répartition stratigraphique et de leur distribution géographique : *Oxyrhina hastalis*, *Carcharodon megalodon*, *Galeocerdo aduncus*, *Hemipristis serra*, ont été signalés par Gibbes⁽¹⁾, en 1848-1849, dans l'Éocène de la Caroline du Sud. Ces indications de Gibbes ont été fidèlement répétées par les auteurs, et, dans des ouvrages récents, on voit encore l'apparition de ces espèces reportée à l'Éocène.

A priori, l'attribution à l'Éocène des couches de la Caroline du Sud qui ont livré ces fossiles pouvait être tenue pour inexacte, car il est difficile d'admettre que des Poissons aussi cosmopolites que les Requins aient pu rester cantonnés en un seul point du globe, pendant l'Éocène, qu'ils se soient ensuite réfugiés en

(1) R.-W. GIBBES, Monograph of the Fossil Squalidae of the United States. (*Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 2^e série, vol. I, pp. 143, 191, 194, 201-203.)

un autre endroit, inconnu, pendant l'Oligocène, pour ne se disperser dans presque toutes les mers qu'à l'époque miocène.

Les recherches auxquelles je me suis livré, au cours d'un récent voyage aux États-Unis, m'ont montré que les renseignements de Gibbes, concernant le gisement des espèces précitées, résultent effectivement d'une erreur dans la détermination de l'âge des couches de la Caroline du Sud qui ont fourni ces fossiles. Ces couches renferment bien des fossiles éocènes, et même des fossiles crétacés, mais ces fossiles, éocènes et crétacés, s'y trouvent à l'état remanié.

Les couches de la Caroline du Sud qui contiennent *Oxyrhina hastalis*, *Carcharodon megalodon*, *Galeocerdo aduncus*, *Hemipristis serra* sont miocènes, comme celles de la Caroline du Nord, de la Virginie et du Maryland, qui sont caractérisées par ces mêmes espèces.

**La valeur stratigraphique des Squales fossiles.
Leur importance dans l'établissement des synchronismes de formations
géologiques à grandes distances.**

On a vu, dans les pages précédentes, par des exemples pris parmi les formes fossiles les plus communes, que la prétendue persistance des mêmes espèces de Squales, pendant de longues périodes géologiques, est le résultat d'un manque de rigueur dans la définition originelle des espèces et d'erreurs dans les indications de gisement données par les premiers auteurs.

Les espèces fossiles qui, aujourd'hui, sont connues par leur denture entière et dont les caractères sont, en raison même de la complexité de celle-ci, nettement établis, n'ont pas eu la longévité excessive qu'on s'est plu à leur donner. Elles sont limitées à certains étages ou groupes d'étages, et, de ce fait, acquièrent un intérêt stratigraphique très grand.

Lorsqu'une espèce franchit plusieurs étages successifs, on voit généralement sa taille s'accroître à mesure que l'on s'élève dans ce groupe d'étages. C'est la « loi d'augmentation de taille dans les rameaux phylétiques » énoncée par Depéret ⁽¹⁾.

Dans des travaux antérieurs, j'ai montré, par de nombreux exemples, que cette loi s'applique nettement aux Squales fossiles ⁽²⁾; elle se vérifie, en particulier, pour *Odontaspis macrota*, *O. acutissima*, *O. Oxyrhina hastalis*, *Carcharodon megalodon*. De sorte que, par les dimensions des spécimens recueillis dans une formation donnée, il est parfois possible de préciser davantage l'âge de cette formation.

Les dents d'*Odontaspis macrota* que l'on recueille dans l'Yprésien sont plus petites que celles provenant du Lutétien. La taille d'*Odontaspis acutissima* est plus petite dans l'Oligocène que dans le Miocène. Les spécimens d'*Oxyrhina hastalis*

⁽¹⁾ CH. DEPÉRET, Les Transformations du Monde animal, pp. 199-210; 1907. Bibliothèque de Philosophie scientifique. Paris. Librairie Ernest Flammarion.

⁽²⁾ Il y a, cependant, quelques exceptions à la règle.

et de *Carcharodon megalodon* du Burdigalien n'atteignent pas les grandes dimensions des exemplaires du Miocène supérieur et du Pliocène.

On a vu, d'autre part, l'aire d'expansion immense de la plupart des espèces étudiées ici au point de vue biogéographique, et, en particulier, d'*Oxyrhina hastalis* et de *Carcharodon megalodon*. Aussi, mieux que les Mollusques et peut-être que les Mammifères, dont l'aire de dispersion est beaucoup moins étendue, les Requins, grâce à leur ubiquité, permettent-ils de déterminer l'âge de formations non datées encore, de préciser celui de couches dont la faune malacologique ou mammalogique présente un caractère local, et, enfin, d'établir des parallélismes entre des dépôts de régions fort éloignées les unes des autres.

Dans l'État de Parana, au Nord-Est de la République Argentine, une formation célèbre par ses fossiles — le Paranéen ou Entrerien — affleure sur les rives du Parana, dans la province d'Entre-Rios. Signalée déjà par d'Orbigny et par Darwin, elle fut, par la suite, étudiée par de nombreux auteurs (A. Bravard, A. Doering, H. Burmeister, A. Stelzner, Fl. Ameghino, G. De Alessandri, A.-Smith Woodward, A. Borchert, H. von Ihering), et classée tantôt dans l'Éocène, tantôt dans l'Oligocène ou le Néogène.

La faune ichthyologique du Paranéen consiste essentiellement en dents de Requins, dans lesquelles Sir A.-Smith Woodward ⁽¹⁾ reconnut quelques-unes des espèces caractéristiques du Néogène d'Europe : *Oxyrhina hastalis*, *Carcharodon megalodon*, *Hemipristis serra* ⁽²⁾. La présence de ces espèces dans le Paranéen l'amena à conclure que cette formation pouvait appartenir au Pliocène. On a vu, plus haut, que l'*Hemipristis serra* est une espèce essentiellement miocène. C'est sans doute dans le Miocène supérieur qu'il faut ranger le Paranéen.

C'est grâce aux Requins qu'a pu être déterminé encore l'âge précis du Patagonien ⁽³⁾. Cette formation marine du Sud de la République Argentine, dont l'âge a été longtemps discuté et que Fl. Ameghino rapportait à l'Éocène inférieur, est comprise entre de puissantes formations continentales, dont la faune mammalogique diffère considérablement des faunes correspondantes des autres parties du globe.

La faune du Patagonien lui-même est, en grande partie, composée d'éléments qui sont propres à cette formation. Les Squalés en sont à peu près les seuls éléments ubiquistes; la plupart appartiennent aux espèces néogènes des autres régions du monde.

⁽¹⁾ A.-SMITH WOODWARD, On some Fish-remains from the Parana Formation, Argentine Republic. (*Annals and Magazine of Natural History*, 7^e série, vol. VI, pp. 1-7; pl. I; 1900.)

⁽²⁾ Les dents du Paranéen attribuées par A.-Smith Woodward à « *Odontaspis elegans*, Ag. » sont, en réalité, des dents d'*O. acutissima* Agassiz.

⁽³⁾ M. LERICHE, Observations sur les Poissons du Patagonien récemment signalés par M. Fl. Ameghino. [*Annales de la Société géologique du Nord*, t. XXXVI (1907), pp. 129-137; 1907.]

Par les caractères — et notamment les dimensions relativement faibles — des spécimens d'*Oxyrhina hastalis* et de *Carcharodon megalodon* que l'on rencontre dans le Patagonien, on peut conclure que cette formation appartient au Miocène inférieur.

C'est aussi par la seule présence d'*Oxyrhina retroflexa* et de *Carcharodon megalodon* qu'a pu être mise hors de doute, dès 1909, l'existence du Miocène dans le Nord de Madagascar ⁽¹⁾.

C'est enfin l'étude des Squales rapportés de la région côtière du Congo — de l'enclave portugaise de Cabinda — qui a permis de signaler la présence, dans cette région, du Paléocène ⁽²⁾, de l'Éocène ⁽³⁾ et du Miocène ⁽⁴⁾.

Il faut s'attendre à des résultats analogues en d'autres points du globe, où l'âge de certaines formations tertiaires, marines, est resté indéterminé.

Il subsiste, dans la classification des couches tertiaires de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande, une grande confusion, et les principales divisions de l'époque néozoïque — l'Éocène, l'Oligocène et le Néogène — n'y sont pas encore nettement distinguées.

L'étude détaillée des Poissons tertiaires de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande, faite, non plus en bloc, mais dans l'ordre stratigraphique, niveau par niveau, permettra sans aucun doute d'établir, entre les formations tertiaires de ces régions et celles des autres parties du monde, un synchronisme beaucoup plus précis que ceux qui ont été tentés jusqu'ici. L'une des raisons pour lesquelles les géologues australiens et néo-zélandais n'ont pas tiré des Squales tertiaires tout le parti qu'on en peut attendre est la croyance, longtemps entretenue, que des formes nettement néogènes, comme *Oxyrhina hastalis*, *Carcharodon megalodon*, etc., se rencontrent, dans certaines régions, dès l'Éocène.

La comparaison des représentations qui ont été faites des Squales tertiaires de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande avec les espèces des autres parties du monde permet d'affirmer déjà que l'horizon de Kalimnan, dans la province de Victoria (Australie), et une partie — la partie supérieure — de l'« Oamaru formation », en Nouvelle-Zélande, sont néogènes et probablement miocènes.

⁽¹⁾ M. LERICHE, Observations sur les Poissons du Tertiaire supérieur de Madagascar. [Ann. Soc. géol. du Nord, t. XXXVIII (1909), pp. 5-6.]

⁽²⁾ M. LERICHE, Les Poissons paléocènes de Landana (Congo). Les gisements de Poissons paléocènes et éocènes de la côte occidentale d'Afrique. (Annales du Musée du Congo belge. Géologie, Paléontologie, Minéralogie, série III, t. I, pp. 79-80; 1913.)

⁽³⁾ M. LERICHE, Sur des Poissons fossiles de la région côtière du Congo et sur la présence de l'Éocène dans cette région. [Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences (Paris), t. CLXIX, p. 479; 1919.]

⁽⁴⁾ Voir E. DARTEVELLE, Note préliminaire sur la géologie de la région côtière du Congo. (Bulletin de l'Académie royale de Belgique, Classe des Sciences, 5^e série, t. XX, p. 257; 1934.)

EXPLICATIONS GENERALES DES CARTES 1 A 10.

I. — Les zones climatiques des mers (1).

En plus de l'équateur, les parallèles indiqués sur les cartes sont : les tropiques du Cancer et du Capricorne et les parallèles 45° et 60° N. et S.

Les *mers tropicales* sont celles situées entre les tropiques.

Les *mers subtropicales* sont limitées, dans chaque hémisphère, par le tropique (du Cancer ou du Capricorne) et par le 45° degré environ de latitude (N. ou S.).

Les *mers tempérées* s'étendent approximativement, dans chaque hémisphère, entre les 45° et 60° de latitude.

Les *mers froides* sont comprises, dans chaque hémisphère, à l'intérieur du parallèle de 60°. Les *mers polaires* sont les parties de ces mers situées à l'intérieur du cercle polaire (arctique ou antarctique). Les mers froides de l'hémisphère Sud ne sont pas représentées sur les cartes.

(1) Voir M. LERICHE : Les Poissons tertiaires de la Belgique (II. Les Poissons éocènes), p. 226; 1905. (*Mém. Musée roy. Hist. natur. de Belgique*, t. III. — Mém. n° 11.). — Contribution à l'étude des Poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines, p. 124; 1906. (*Thèse de doctorat et Mém. Soc. géol. du Nord*, t. V.)

II. — Abréviations employées pour désigner les étages qui, dans les colonnes ci-dessous, sont indiqués dans l'ordre chronologique, de bas en haut.

	ÉOCÈNE	OLIGOCÈNE		NEOGÈNE
	6. Bartonien — Ba.	3. Chattien — C.		7. Amstélien (1).
ÉOCÈNE PROPREMENT DIT	5. Lédien — Le.	2. Rupélien — R.	PLIOCÈNE . . .	6. Scaldisien — Sc.
	4. Lutétien — Lu.	1. Tongrien — T.		5. Diestien — D.
	3. Yprésien — Y.			4. Sahélien — Sa. (= <i>Anversien</i>).
PALÉOCÈNE . . .	2. Landénien — La.		MIOCÈNE . . .	3. Vindobonien — V. (= <i>Boldérien</i>).
	1. Montien — M.			2. Burdigalien — Bu.
				1. Aquitanien — Aq.

(1) Les noms en italique sont ceux des divisions du Néogène de la mer du Nord, et plus particulièrement de la Belgique. L'Amstélien est continental en Belgique. La répartition des Requins dans les différents niveaux du Pliocène anglais n'est pas encore connue.

**III. — Liste des travaux auxquels renvoient les indications bibliographiques
du texte explicatif des cartes.**

M. COLLIGNON et J. COTTREAU.

1927. *Paléontologie de Madagascar. — XIV. Fossiles du Miocène marin.* [Annales de Paléontologie, t. XVI, pp. 133-171 (Poissons, pp. 163-164).]

L. JOLEAUD.

1908. *Note sur quelques dents de Poissons fossiles du Rio de Oro (Sahara occidental).* [Bulletin de la Société géologique de France, 4^e série, t. VII (1907, pp. 514-516.)]

D.-S. JORDAN et H. HANNIBAL.

1923. *Fossil Sharks and Rays of the Pacific Slope of North America.* (Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, vol. XXII, pp. 27-63.)

G. LECOINTRE.

1926. *Recherches géologiques dans la Meseta marocaine.* [Thèse de doctorat et Mémoires de la Société des Sciences naturelles du Maroc, n^o XIV. Volume de 158 pages, 18 planches, 1 carte géologique. (Déterminations de Squales néogènes par C. ARAMBOURG, p. 62.)]

M. LERICHE.

1906, a. *Revision de la Faune ichthyologique des Terrains néogènes du Bassin du Rhône.* [Association française pour l'Avancement des Sciences. Compte rendu de la 35^e session (Lyon), Notes et Mémoires, pp. 335-352, pl. III, fig. 9, 10.]

— b. *Note sur les Vertébrés éocènes de la Loire-Inférieure.* (Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France, 2^e série, t. VI, pp. 179-183.)

1908. *Les Vertébrés du Nummulitique de l'Aude* [in L. DONCIEUX. *Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault (Corbières septentrionales)*]. [Annales de l'Université de Lyon, nouvelle série, I (Sciences, Médecine), fascicule 22, pp. 1-19, pl. I.]

1909. *Observations sur les Poissons du Tertiaire supérieur de Madagascar.* [Annales de la Société géologique du Nord (Lille), t. XXXVIII (1909), pp. 5, 6.]

1910, a. *Note sur les Poissons néogènes de la Catalogne.* [Bull. Soc. géol. de France, 4^e sér., t. X (1910), pp. 471-474.]

— b. *Note sur les Poissons stampiens du Bassin de Paris.* [Ann. Soc. géol. du Nord, t. XXXIX (1910), p. 334, note infrapaginale.]

1933. *Sur un Myliobate (Myliobatis Bellardii Issel) du Calcaire à Astéries (Rupélien) des environs de La Réole (Gironde).* [Bull. Soc. géol. de France, 5^e sér., t. II (1932), p. 375, note infrapaginale 2.]

F. PRIEM.

1907. *Note sur les Poissons fossiles de Madagascar.* [Bull. Soc. géol. de France, 4^e sér., t. VII (1907), p. 465 (Poissons tertiaires).]

W. WEILER.

1933. *Zwei oligozäne Fischfaunen aus dem Königreich Ungarn. II. Die Fischreste aus dem Kisceller (Kleinzeller) Ton.* (Geologica Hungarica, Series Palaeontologica, fascicule XI, pp. 23-35, 42-43.)

A.-SMITH WOODWARD.

1889. *Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum*, vol. I.

Cartes 1 à 10

Odontaspis macrota L. Agassiz, 1843.

Origine du type. — Le type provient probablement du « Calcaire grossier » (Lutétien) du Bassin de Paris.

Lieu de conservation du type. — Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Abréviations : BA = Bartonien. — LE = Lédien. — LU = Lutétien. — Y = Yprésien.

Gîtes éocènes :	EUROPE :	EUROPE :
	Angleterre : Bassins de Londres et du Hampshire (Y, Lu, Le, Ba).	Italie : Piémont.
	Belgique : (Y, Lu, Le, Ba).	Russie méridionale : Ukraine (Probablement remanié à la base de l'Oligocène).
	France { Nord de la France (Y, Lu, Le). Bassin de Paris (Y, Lu, Le). Loire-Inférieure (Lu) (M. LERICHE, 1906, b, p. 181). Aude (Lu) (M. LERICHE, 1908, p. 14).	AFRIQUE :
	Pays-Bas : Provinces d'Overijsel et de Gueldre (Remanié à la base de l'Oligocène).	Tunisie.
	Allemagne { État de Brunswick (Remanié à la base des couches à nodules phosphatés). Bavière : Kressenberg (Lu).	Algérie.
		Sénégal.
		Angola : District de Mossamedes.
		Egypte (Lu).
		AMÉRIQUE :
		États-Unis : Versant atlantique : Maryland, Virginie, Caroline du Sud, Alabama.

Odontaspis macrota L. Agassiz, prémutation *striata* Winkler, 1874.

Origine des types. — « Heersien » (Landénien inférieur) d'Orp-le-Grand (Belgique).

Abréviations : LA = Landénien. — M = Montien.

Gîtes paléocènes :	EUROPE :	AFRIQUE :
	Angleterre : Bassin de Londres (La).	Togo.
	Belgique (M, La).	Nigeria : Sokoto.
	France { Nord de la France (La). Bassin de Paris (M, La).	Congo : Enclave portugaise de Cabinda (M).
	Danemark (La).	

Odontaspis cuspidata L. Agassiz, 1844.

Origine des types. — Molasse miocène de la Suisse.

Lieu de conservation des types. — Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel (Suisse).

Abréviations : BU = Burdigalien. — C = Chattien. — R = Rupélien. — SA = Sahélien (= Anversien). — T = Tongrien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîte pliocène : France : Hérault (Montpellier).

Gîtes miocènes :	EUROPE :	EUROPE :	AFRIQUE :
Belgique (V, Sa).	Autriche { Bassin intraalpin de Vienne. Burgeland.	Rio de Oro (L. JOLEAUD, p. 514).	
France { Ouest de la France (V, Sa). Bassin d'Aquitaine (Bu). Bassin du Rhône (Bu, V) et Hérault (V). Corse.	Hongrie : Comitat de Nograd.	Egypte : Isthme de Suez (Remanié dans le Pliocène).	
Suisse (Bu, V).	Espagne : Catalogne (V) (M. LERICHE, 1910 a, p. 473).	AMÉRIQUE :	
Allemagne du Sud { Pays de Bade (Bu, V). Wurtemberg (V).	Italie { Piémont et Ligurie. Emilie. Sicile.	Etats-Unis : Versant atlantique : Maryland.	
		République Argentine : Patagonie.	
Gîtes oligocènes :	EUROPE :	EUROPE :	EUROPE :
Belgique (T, R).		Allemagne { Westphalie (C) (M. LERICHE, 1910 b, p. 334, note infrapaginale). Bassin de Mayence (R). Pays de Bade (R). Haute-Bavière (R).	
France { Bassin de Paris (R). Bassin d'Aquitaine (R) (M. LERICHE, 1933, p. 375, note infrapaginale 2). Territoire de Belfort (R).		Hongrie : Environs de Budapest (R) (W. WEILER, p. 23).	
Pays-Bas : Provinces d'Overijsel et de Gueldre (T ou R).			
Suisse (R).			

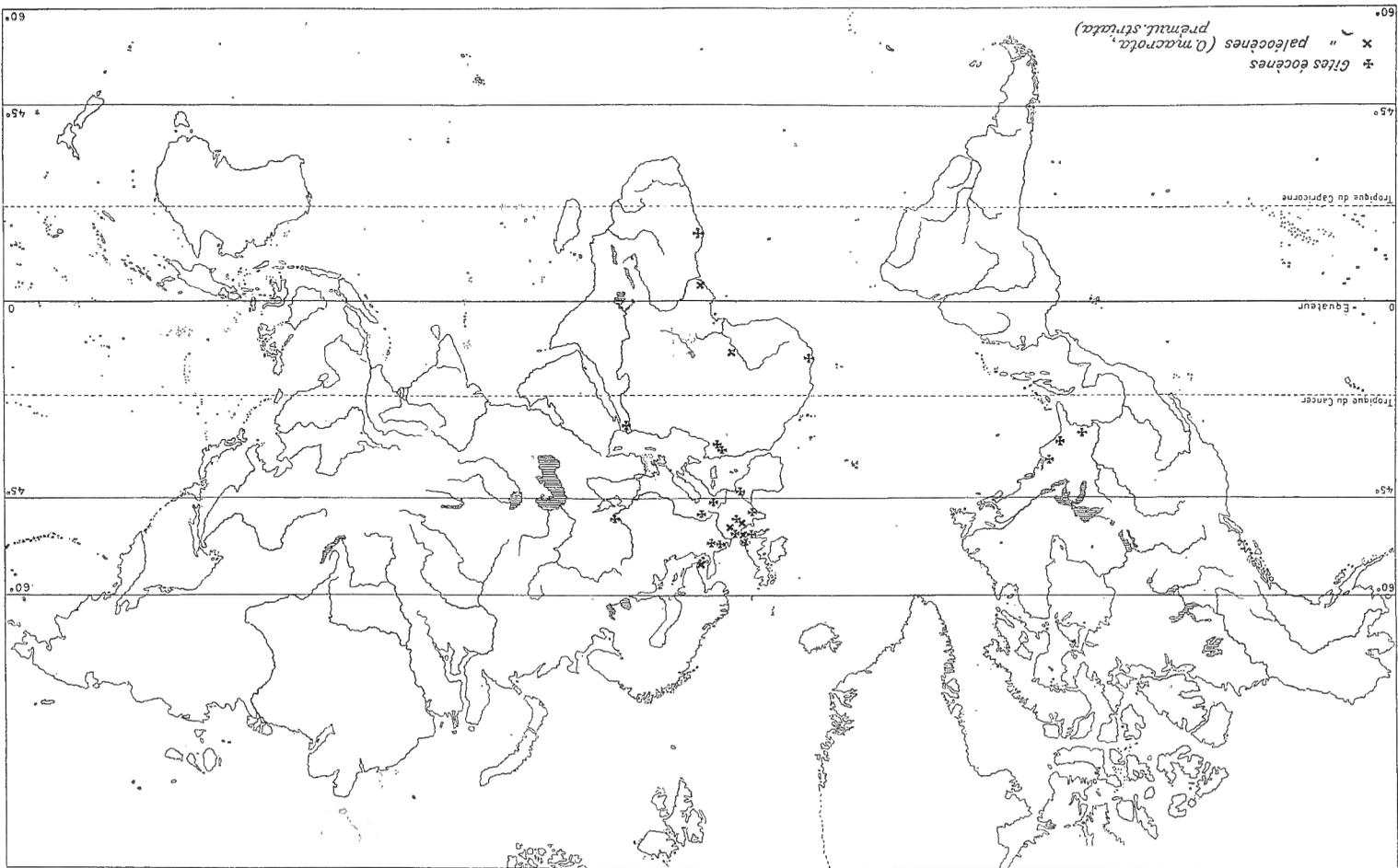
Odontaspis cuspidata L. Agassiz, prémutation **Hopei** L. Agassiz, 1844.

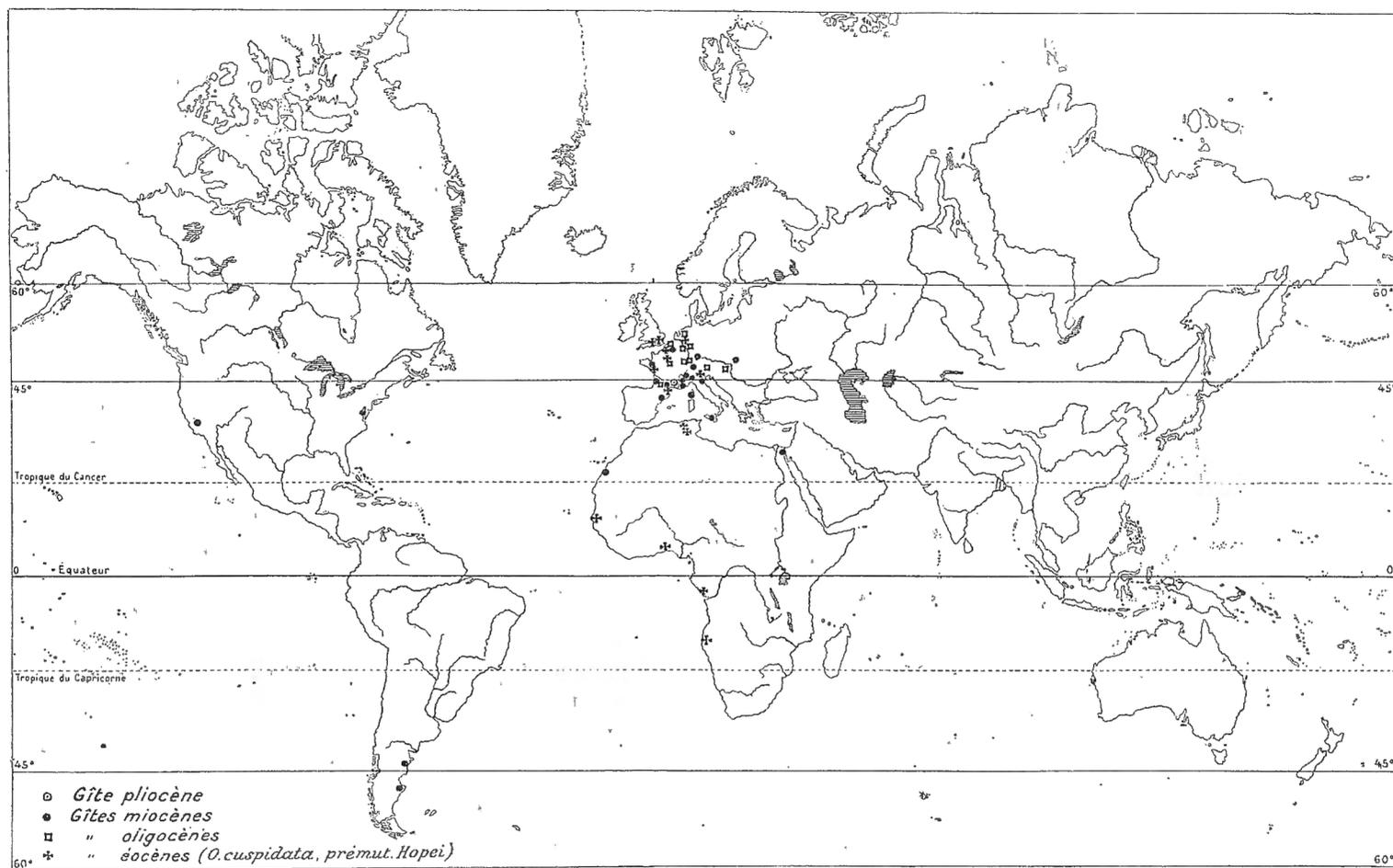
Origine des types. — « London Clay » (Yprésien) de l'île de Sheppey (Kent).

Abréviations : BA = Bartonien. — LE = Lédien. — LU = Lutétien. — Y = Yprésien.

Gîtes éocènes :	EUROPE :	EUROPE :	AFRIQUE :
Angleterre : Bassins de Londres et du Hampshire (Y, Lu, Le, Ba).	Pays-Bas : Province de Gueldre (Remanié à la base de l'Oligocène).	Tunisie, Algérie.	
Belgique (Y, Lu, Le, Ba).	Italie : Vénétie (Lu).	Sénégal.	
France { Nord de la France (Y, Lu, Le). Bassin de Paris (Y, Lu, Le). Loire-Inférieure (Lu). Aude (Lu).		Togo.	
		Congo : Enclave portugaise de Cabinda.	
		Angola : District de Mossamedes.	

CARTE No 1. — Distribution stratigraphique et géographique d'Odontaspis macrota et de sa prémuation striata.





CARTE N° 2. — Distribution stratigraphique et géographique d'*Odontaspis cuspidata* et de sa prémutation Hopei.

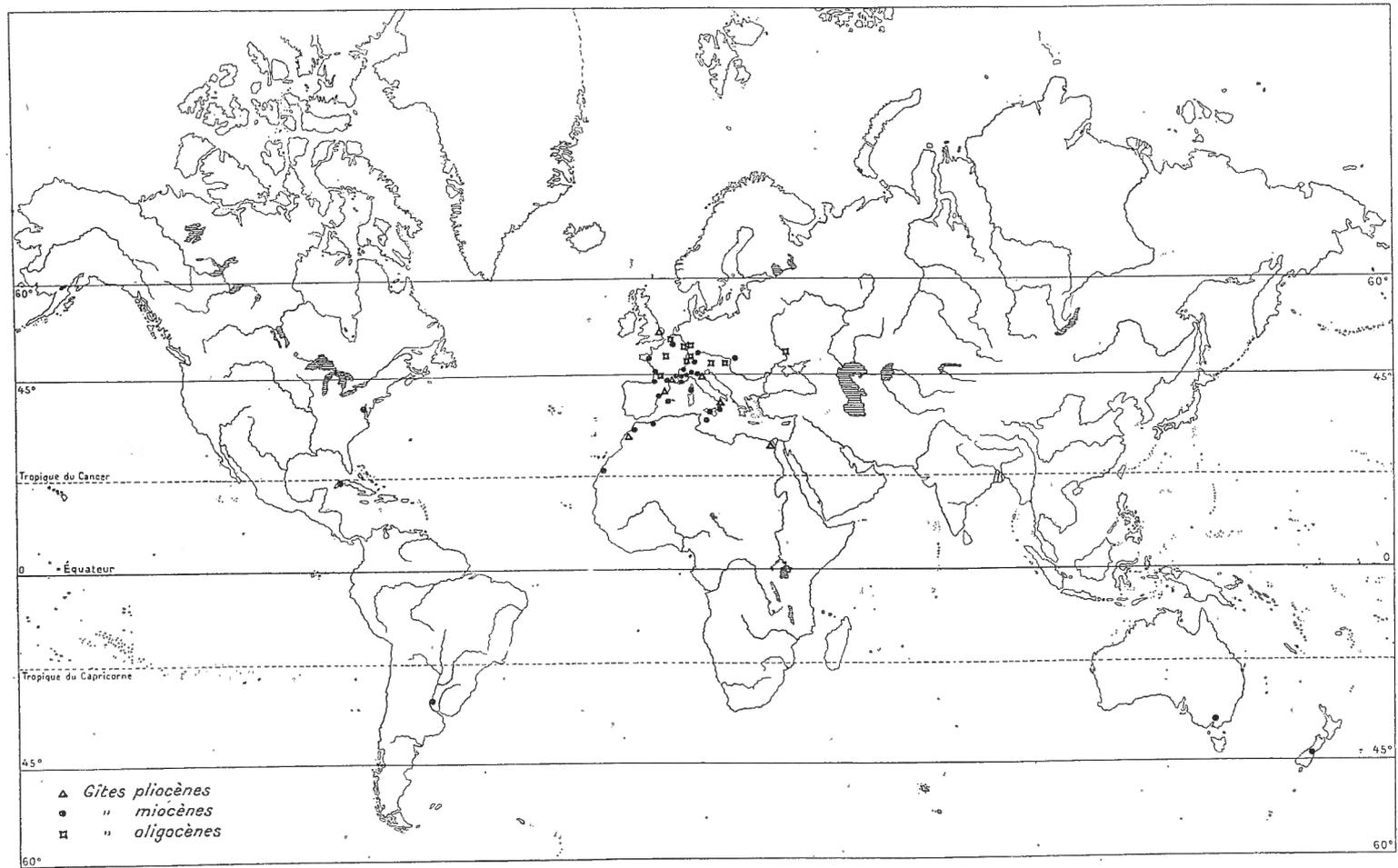
Odontaspis acutissima L. Agassiz, 1844.

Origine des types. — L'un des deux types (L. AGASSIZ, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, pl. XXXVIIa, fig. 34) provient de la Molasse burdigalienne de Berthoud (Suisse). La provenance de l'autre type (Ibidem, t. III, pl. XXXVIIa, fig. 33) est inconnue.

Abréviations : BU = Burdigalien. — C = Chattien. — R = Rupélien. — SA = Sahélien (= Anversien). — T = Tongrien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîtes pliocènes :	EUROPE : Angleterre : Suffolk. Belgique? France : Hérault (Montpellier).	EUROPE : Espagne : Catalogne. Italie { Emilie. Calabre.	AFRIQUE : Maroc : Environs de Casablanca (1). Basse-Egypte.
Gîtes miocènes :	EUROPE : Belgique (V, Sa). France { Ouest de la France (V, Sa). Bassin d'Aquitaine (Bu). Bassin du Rhône et Hérault (Bu, V). Corse. Suisse (Bu, V). Allemagne du Sud { Pays de Bade (Bu). Wurtemberg (V). Autriche : Vorarlberg (V). Hongrie : Comitat de Nograd.	EUROPE : Espagne { Catalogne (Bu, V) (M. LERICHE, 1910 a, p. 473). Iles Baléares (Majorque). Italie { Piémont et Ligurie. Emilie. Calabre (V). Sicile. Malte.	AFRIQUE : Algérie (Sa). Maroc. Rio de Oro (L. JOLEAUD, p. 514). AMÉRIQUE : Etats-Unis : Versant atlantique : Maryland. Grandes Antilles : Cuba. République Argentine : Parana (Province d'Entre-Rios). Océanie : Australie : Victoria. Nouvelle-Zélande : Ile du Sud.
Gîtes oligocènes :	EUROPE : Belgique (T, R). France { Bassin de Paris (R). Bassin d'Aquitaine (R) (M. LERICHE, 1933, p. 375, note infra-paginale 2). Territoire de Belfort (R).	EUROPE : Suisse (R). Allemagne { Westphalie (C) (M. LERICHE, 1910 b, p. 334, note infrapaginale). Bassin de Mayencé (R, C). Pays de Bade (R). Haute-Bavière (R).	

(1) D'après des matériaux communiqués par feu L. Gentil.



CARTE N° 3. — Distribution stratigraphique et géographique d'*Odontaspis acutissima*.

Lamna cattica Philippi, 1864.

Origine du type. — Chattien (Oligocène supérieur) de Wilhelmshöhe, près Cassel (Hesse-Nassau).

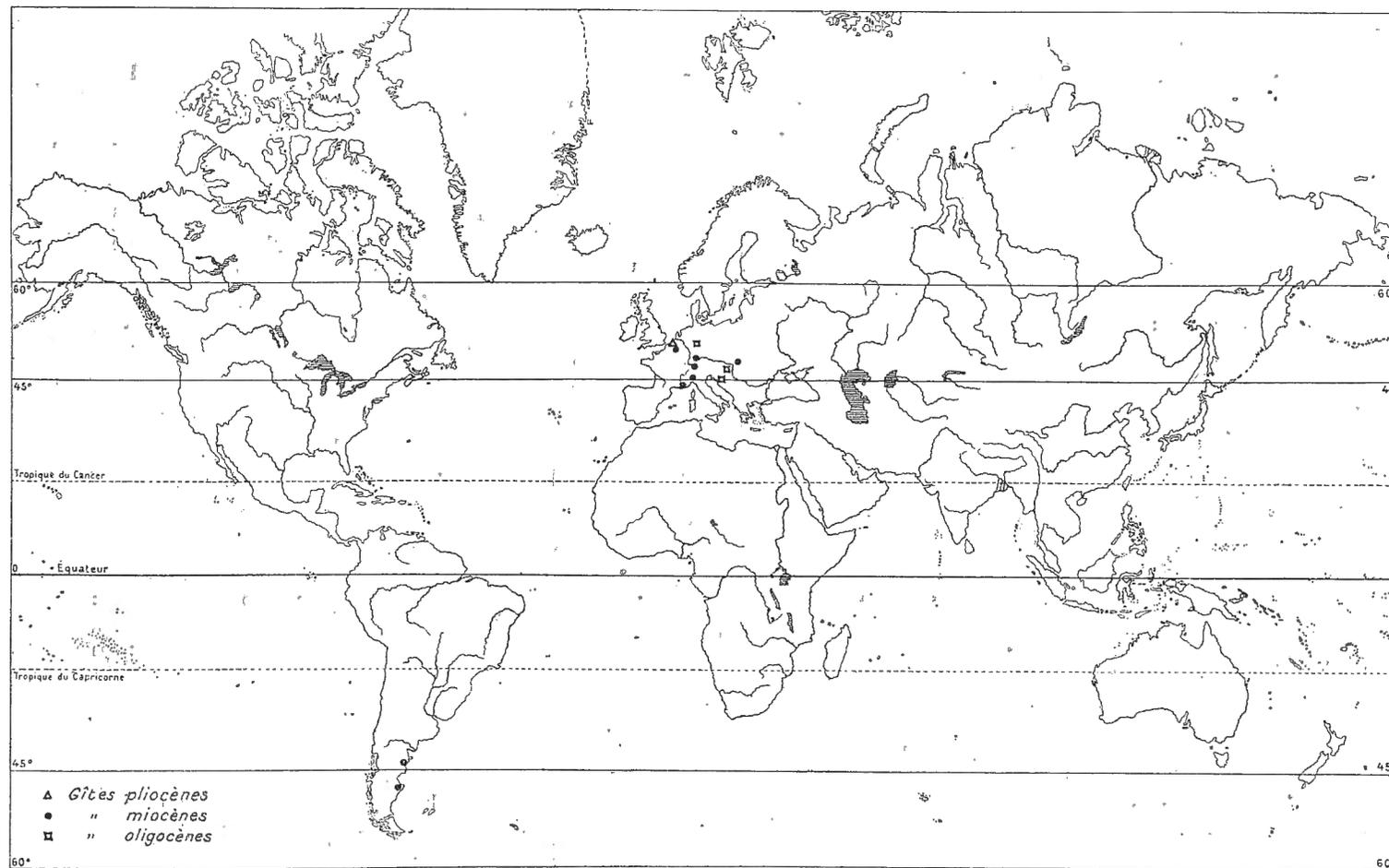
Abréviations : BU = Burdigalien. — C = Chattien. — R = Rupélien. — SA = Sahélien (= Anversien). — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîte pliocène : Belgique (Anvers)?

Gites miocènes :	EUROPE :	EUROPE :	AMÉRIQUE :
	Belgique (V, Sa) et Limbourg hollandais (V).	Allemagne du Sud : Wurtemberg (V).	République Argentine : Patagonie.
	France : Bassin du Rhône ⁽¹⁾ (Bu).	Italie ⁽²⁾ : Piémont?	
	Suisse (Bu, V).	Hongrie : Comitat de Nograd.	
Gites oligocènes :	EUROPE :		
	Allemagne : Hesse-Nassau (C).		
	Hongrie : Environs de Budapest (R).		
	Yougoslavie : Croatie (C).		

⁽¹⁾ M. LERICHE. Les Poissons de la Molasse suisse, p. 67, note infrapaginale 1; 1927.

⁽²⁾ M. LERICHE. Les Poissons tertiaires de la Belgique (IV. Les Poissons néogènes), p. 397; 1926.



CARTE N° 4. — Distribution stratigraphique et géographique de *Lamna cattica*.

Oxyrhina hastalis L. Agassiz, 1843.

Origine des types. — Probablement la Molasse miocène de la Souabe.

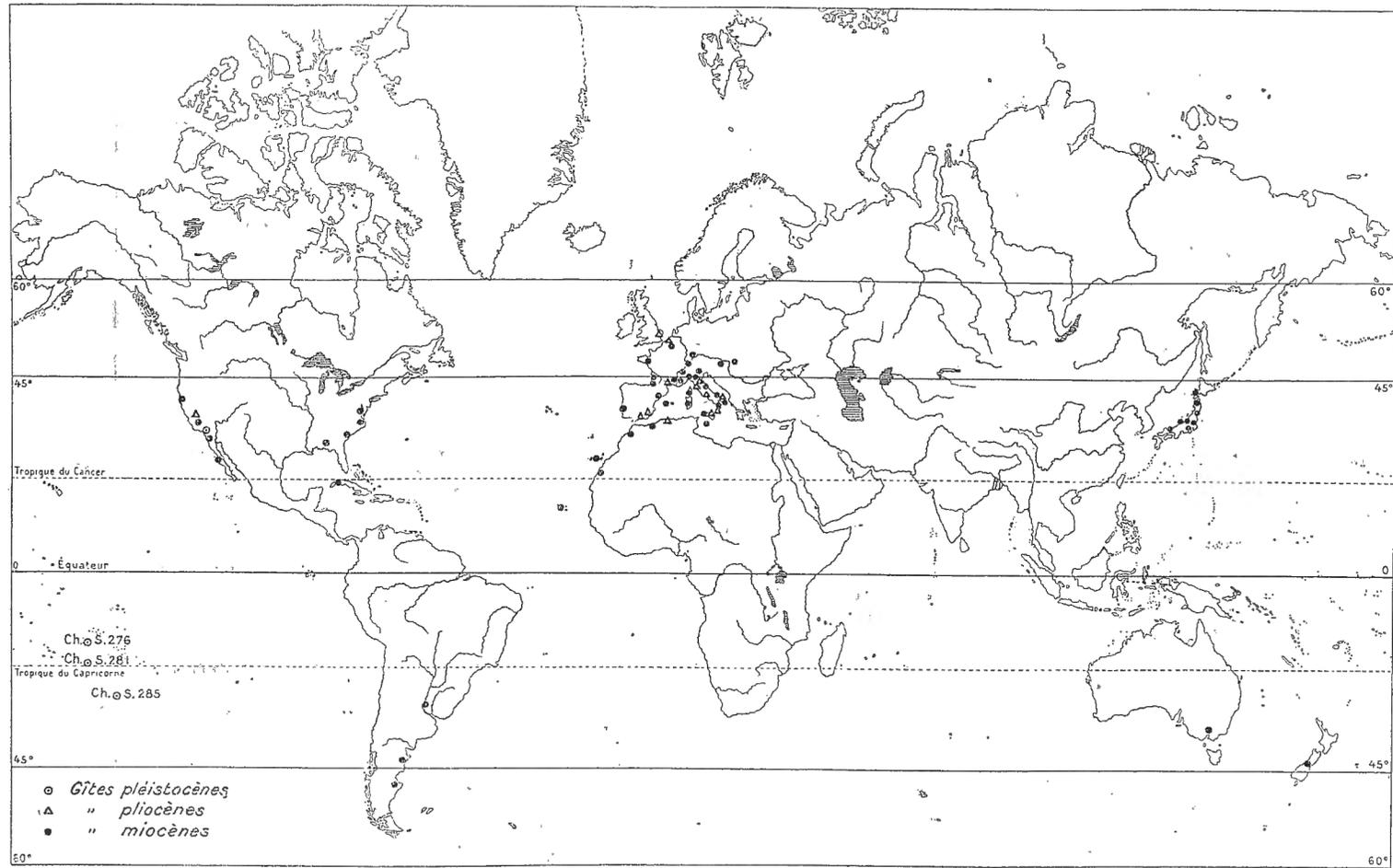
Lieux de conservation des types. — Musée de Stuttgart et Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel (Suisse).

Abréviations : BU = Burdigalien. — D = Diestien. — SA = Sahélien (= Anversien). — SC = Scaldisien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîtes pléistocènes?	AMÉRIQUE :		OCÉAN PACIFIQUE (Dans l'argile rouge des grands fonds) :			
	Etats-Unis : Californie (Région de Los Angeles).		Dragages du « Challenger » { Station 276. — Profondeur : 4298 mètres. Station 281, près des îles Tubuaï. — Prof. : 4361 mètres. Station 285. — Profondeur : 4343 mètres.			
Gîtes pliocènes :	EUROPE :		EUROPE :		AFRIQUE :	
	Angleterre : Suffolk. Belgique (D, Sc). France : Hérault (Montpellier). Espagne méridionale (Malaga).		Italie { Versant adriatique des Apennins : Emilie, Pouilles. Versant tyrrhénien des Apennins : Toscane, Rome. Calabre. Sicile.		Algérie : Environs d'Alger.	
Gîtes miocènes :	EUROPE :		EUROPE :		AMÉRIQUE :	
	Belgique (V, Sa) et Limbourg hollandais (V). France { Ouest de la France (V, Sa). Bassin d'Aquitaine (Bu, V). Bassin du Rhône et Hérault (Bu, V). Corse (1). Suisse (Bu, V). Allemagne du Sud { Pays de Bade (Bu, V). Wurtemberg (V). Autriche { Bassin intra alpin de Vienne. Burgenland. Hongrie : Comitat de Nograd. Portugal : Environs de Lisbonne. Espagne { Catalogne (Bu, V) (M. LERICHE, 1910 a, p. 473). Îles Baléares (Majorque).		Italie { Piémont et Ligurie. Vénétie. Versant adriatique des Apennins : Emilie(2), Pouilles (V). Calabre (V). Sicile (V). Malte. AFRIQUE Algérie (Oran) (Sa). Maroc (Région de Rabat) (V) (C. ARAMBOURG in G. LECOINTRE, p. 62). Îles Canaries : Grande Canarie. Rio de Oro (L. JOLEAUD, p. 514). Îles du Cap Vert (A.-S. WOODWARD, vol. I, p. 387).		Etats-Unis { Versant atlantique : Maryland, Virginie, Caroline du Nord, Caroline du Sud, Alabama. Versant pacifique : « Coast ranges » de l'Oregon et de la Californie. Mexique : Basse-Californie. Grandes Antilles : Cuba. République Argentine { Parana (Province d'Entre-Rios). Patagonie. ASIE. Japon : Yéso, Hondo. OCÉANIE : Australie : Victoria. Nouvelle-Zélande : Île du Sud.	

(1) D'après des matériaux provenant de Bonifacio et appartenant à la collection Peron (Muséum d'Histoire naturelle, Paris).

(2) Le Calcaire de Bismantova (Emilie), que G. DE STEFANO [*Bollettino della Società Geologica Italiana*, vol. XXX (1911), p. 356; 1912] considérait, d'après sa faune ichthyologique, comme étant oligocène ou même plus ancien, est en réalité miocène.



CARTE N° 5. — Distribution stratigraphique et géographique d'*Oxyrhina hastalis*.

Oxyrhina retroflexa L. Agassiz, 1843.

Origine du type. — Provenance exacte inconnue, peut-être la Molasse miocène du Wurtemberg ou de la Suisse.

Lieu de conservation du type. — Musée de Carlsruhe (Pays de Bade).

Abréviations : BU = Burdigalien. — D = Diestien. — SA = Sahélien (= Anversien). — SC = Scaldisien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

**Gîtes
pliocènes :**

EUROPE :
Belgique (D, Sc).
Italie : Sicile.

**Gîtes
miocènes :**

EUROPE :
Belgique (V, Sa) et Limbourg hollandais (V).
France { Ouest de la France (V).
 { Bassin d'Aquitaine (Bu).
 { Bassin du Rhône.
Suisse (Bu, V).
Allemagne du Sud { Pays de Bade (Bu).
 { Wurtemberg (V).
Autriche { Bassin intraalpin de Vienne.
 { Burgenland.
Hongrie : Comitat de Nograd.
Espagne : Ile Majorque (?).

EUROPE :

Italie { Piémont.
 { Vénétie?
 { Sicile (V).
Malte.

AFRIQUE :

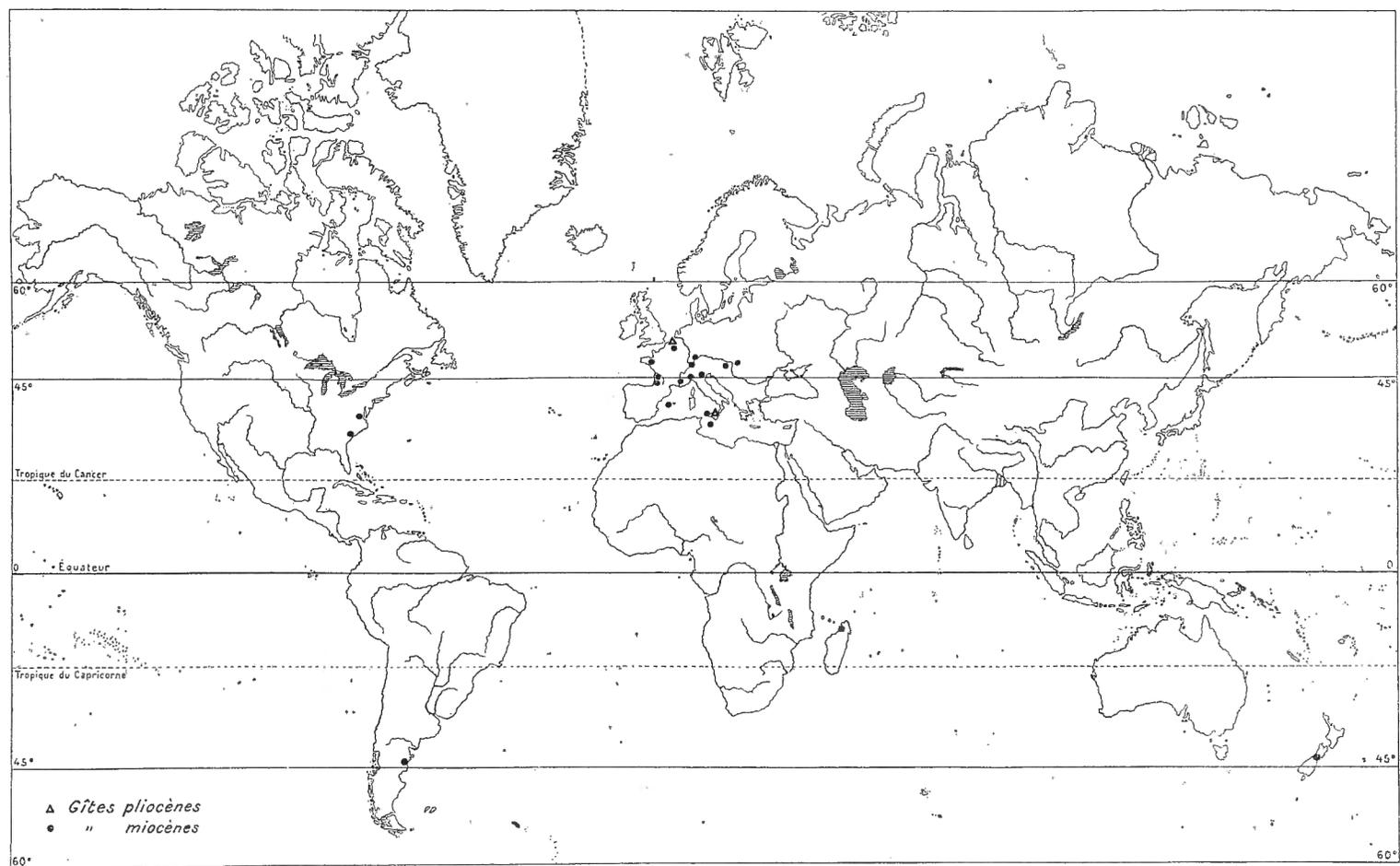
Madagascar : Région septentrionale (M. LERICHE, 1909, p. 6).

AMÉRIQUE :

Etats-Unis : Versant atlantique : Virginie, Caroline du Sud.
République Argentine : Patagonie.

OCÉANIE :

Nouvelle-Zélande : Ile du Sud?



CARTE N° 6. — Distribution stratigraphique et géographique d'*Oxyrhina retroflexa*.

Carcharodon megalodon L. Agassiz, 1843.

Origine des types. — L'un des types (L. AGASSIZ, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, pl. XXIX, fig. 6) provient du Miocène de la Styrie. La provenance des autres types est inconnue.

Lieux de conservation des types. — Musée de Carlsruhe (Pays de Bade), Musée de Strasbourg, Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) et collection Bronn.

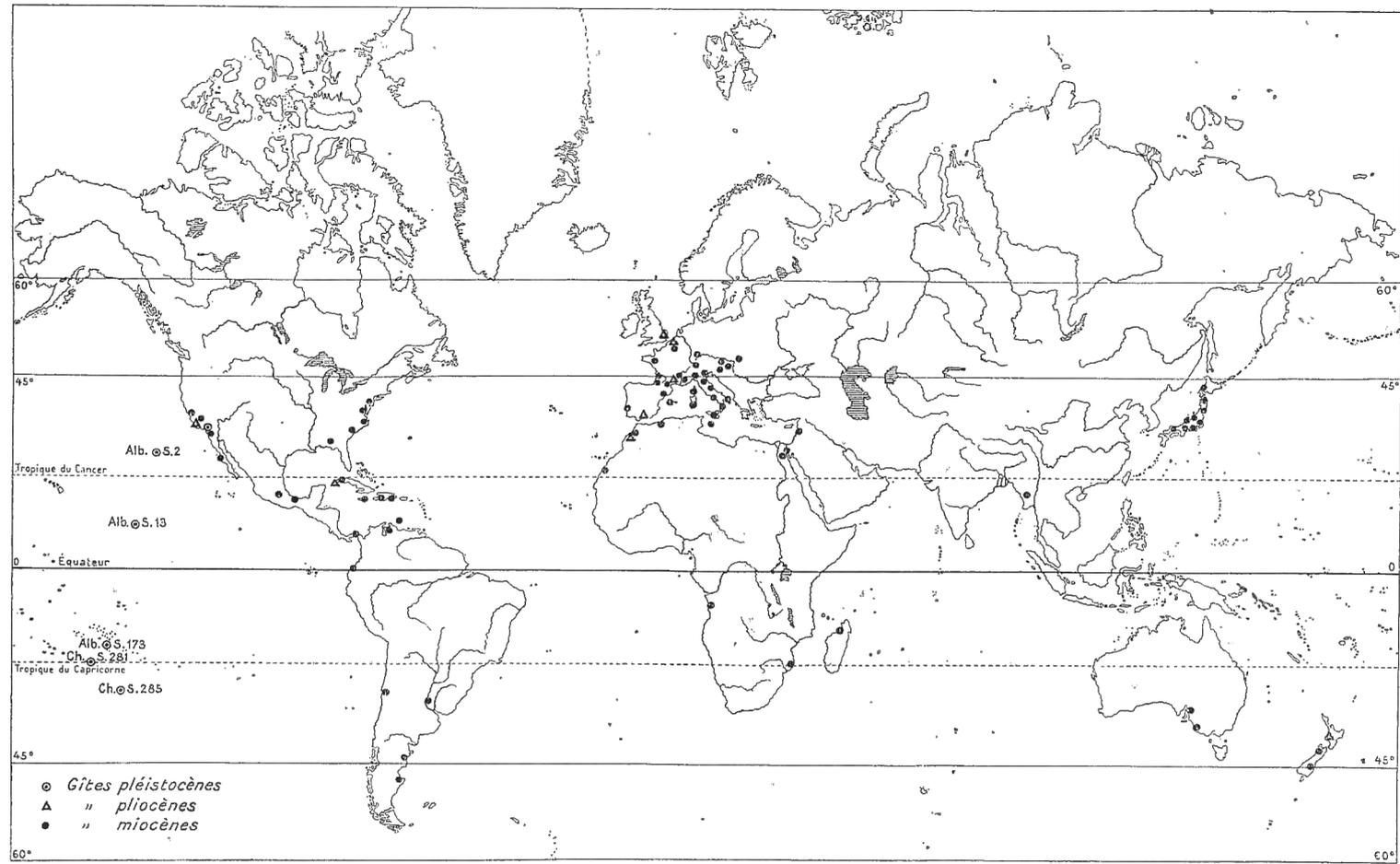
Abréviations : Aq = Aquitanien. — Bu = Burdigalien. — D = Diestien. — Sa = Sahélien (= Anversien). — Sc = Scaldisien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîtes pléistocènes?	AMÉRIQUE :	Océan Pacifique (Dans l'argile rouge des grands fonds) :
	Etats-Unis : Californie : Région de Los Angeles [D.-S. JORDAN et H. HANNIBAL, p. 55 (<i>C. leviathan</i>)].	Dragages du « Challenger » { Station 281, près des îles Tubuai. — Profond. : 4361 m. Station 285. — Profondeur : 4343 mètres. Dragages de l'« Albatross » { Station 2. — Profondeur : 4331 mètres. Station 13. — Profondeur : 4919 mètres. Station 473, au S.-E. de l'île de Taïti. — Prof. : 4462 m.
Gîtes pliocènes :	EUROPE :	AFRIQUE :
	Angleterre : Suffolk. Belgique (D, Sc). France : Hérault (Montpellier). Espagne méridionale (Malaga). Italie : Versant adriatique des Apennins (?)	Maroc : Environs de Casablanca (1).
		AMÉRIQUE :
		Etats-Unis : Californie [D.-S. JORDAN et H. HANNIBAL, p. 54 (<i>C. branneri</i>)]. Grandes Antilles : Cuba. Océanie : Nouvelle-Zélande : Ile du Nord.
Gîtes miocènes :	EUROPE :	EUROPE :
	Belgique (V, Sa) et Limbourg hollandais (V). France { Ouest de la France (V, Sa). Bassin d'Aquitaine (Bu, V). Bassin du Rhône et Hérault (Bu, V). Corse (2). Suisse (Bu, V). Allemagne du Sud { Pays de Bade (V). Wurtemberg (V). Hohenzollern (V). Autriche { Bassins extra- et intra alpin de Vienne. Styrie (Bassin de Graz) (V). Hongrie : Comitat de Nograd. Portugal : Environs de Lisbonne. Espagne : Catalogne (Bu, V) et Iles Baléares (M. LERICHE, 1910 a, p. 473).	Piémont (Aq, V). Vénétie. Versant adriatique des Apennins : Emilie(3), Pouilles (V). Italie { Versant tyrrhénien des Apennins. Calabre (V). Sicile (V). Sardaigne. Malte (Bu, V).
		AFRIQUE :
		Algérie (Sa). Maroc : Région de Rabat (V) (G. ARAMBOURG in G. LECOINTRE, p. 62). Rio de Oro (L. JOLEAUD p. 514). Angola : Saint-Paul de Loanda (Bu). Afrique orientale portugaise : District d'Inhambané. Madagascar : Région septentrionale (F. PRIEM, p. 465). Egypte { Isthme de Suez (Remanié dans le Pliocène). Nord du Désert Arabique.
		AMÉRIQUE :
		Etats-Unis { Versant atlantique : New-Jersey, Maryland, Virginie, Caroline du Nord, Caroline du Sud, Alabama. Versant pacifique : Californie. Basse-Californie. Mexique { Environs de Mexico (Remanié dans le Pléistocène). Isthme de Tehuantepec (Bu) et Etat de Tabasco. Cuba. Grandes Antilles { Jamaïque. Haïti, Saint-Domingue. Petites Antilles : Ile Bonaire. Amérique centrale : Panama. Amérique du Sud { Venezuela : Etat de Falcon (Bu). Equateur. République Argentine : Parana (Province d'Entre-Rios), Patagonie. Chili (Sa).
		ASIE :
		Syrie (V). Birmanie (V). Japon : Yéso, Hondo. Océanie : Australie : Australie méridionale et Victoria. Nouvelle-Zélande : Ile du Sud.

(1) D'après des matériaux communiqués par feu L. Gentil.

(2) D'après des matériaux provenant de Bonifacio et appartenant à la collection Peron (Muséum d'Histoire naturelle, Paris).

(3) Voir la note infrapaginale 2 du tableau explicatif de la carte n° 5 (*Oxyrhina hastalis*).



CARTE N° 7. — Distribution stratigraphique et géographique de *Carcharodon megalodon*.

Carcharodon Rondeleti Müller et Henle, 1841.

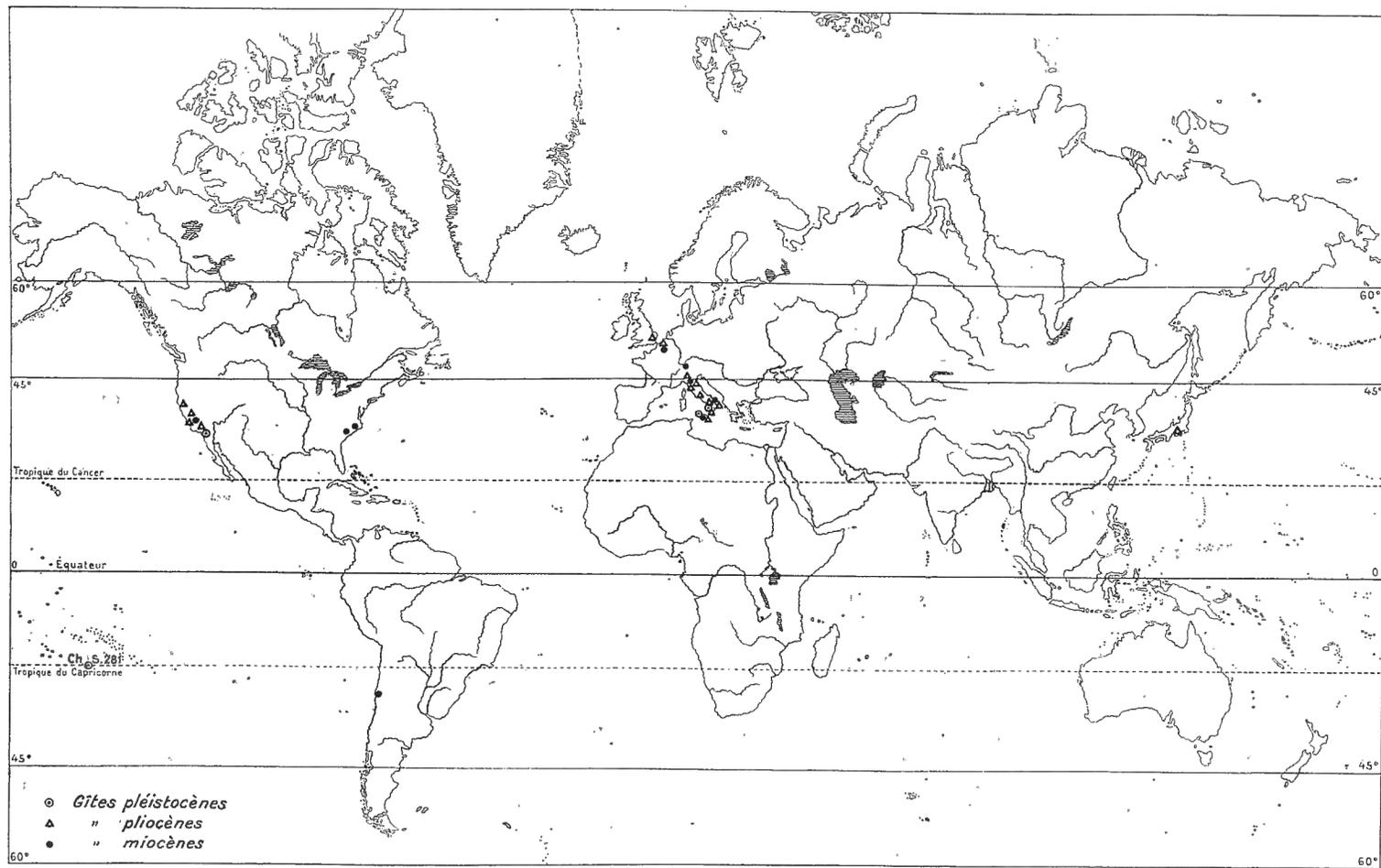
Origine des types. — Des types de la forme fossile [« *C. sulcidens* » Agassiz (L. AGASSIZ, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, pl. XXXa, fig. 3-7; 1843)], ceux dont l'origine est connue proviennent du « Tertiaire supérieur » de l'Italie.

Lieux de conservation des types. — Collection du comte de Münster, Musée paléontologique de Munich, collection Bronn et Musée de Strasbourg.

Abréviations : BU = Burdigalien. — D = Diestien. — SA = Sahélien (= Anversien). — SC = Scaldisien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Habitat actuel : Toutes les mers tropicales et subtropicales.

Gîtes pléistocènes :	EUROPE : Italie { Calabre. Sicile.	AMÉRIQUE : Etats-Unis : Californie (Région de Los Angeles).	OCÉAN PACIFIQUE (Argile rouge des grands fonds) : Dragages du } Station 281, près des îles Tubuai. — Profon- « Challenger » } deur : 4361 mètres.
Gîtes pliocènes :	EUROPE : Angleterre : Suffolk. Belgique (D, Sc).	EUROPE : Piémont. Versant adriatique des Apennins : Pié- mont oriental, Emilie, Pouilles. Italie { Versant tyrrhénien des Apennins : Tos- cane, Italie centrale. Basilicate. Calabre. Sicile.	AMÉRIQUE : Etats-Unis : Californie (de la région de San-Fran- cisco à celle de Los Angeles). ASIE : Japon : Hondo.
Gîtes miocènes :	EUROPE : Belgique (Sa). Suisse (Bu, V).	EUROPE : Italie { Versant adriatique des Apennins : Emilie, Pouilles (V). Sicile (Sa).	AMÉRIQUE : Etats-Unis { Versant atlantique : Caroline du Nord (Sa), Caroline du Sud (Sa). Versant pacifique : Californie? Amérique du Sud : Chili (Sa).



CARTE N° 8. — Distribution stratigraphique et géographique de *Carcharodon Rondeleti*.

Galeocerdo aduncus L. Agassiz, 1843.

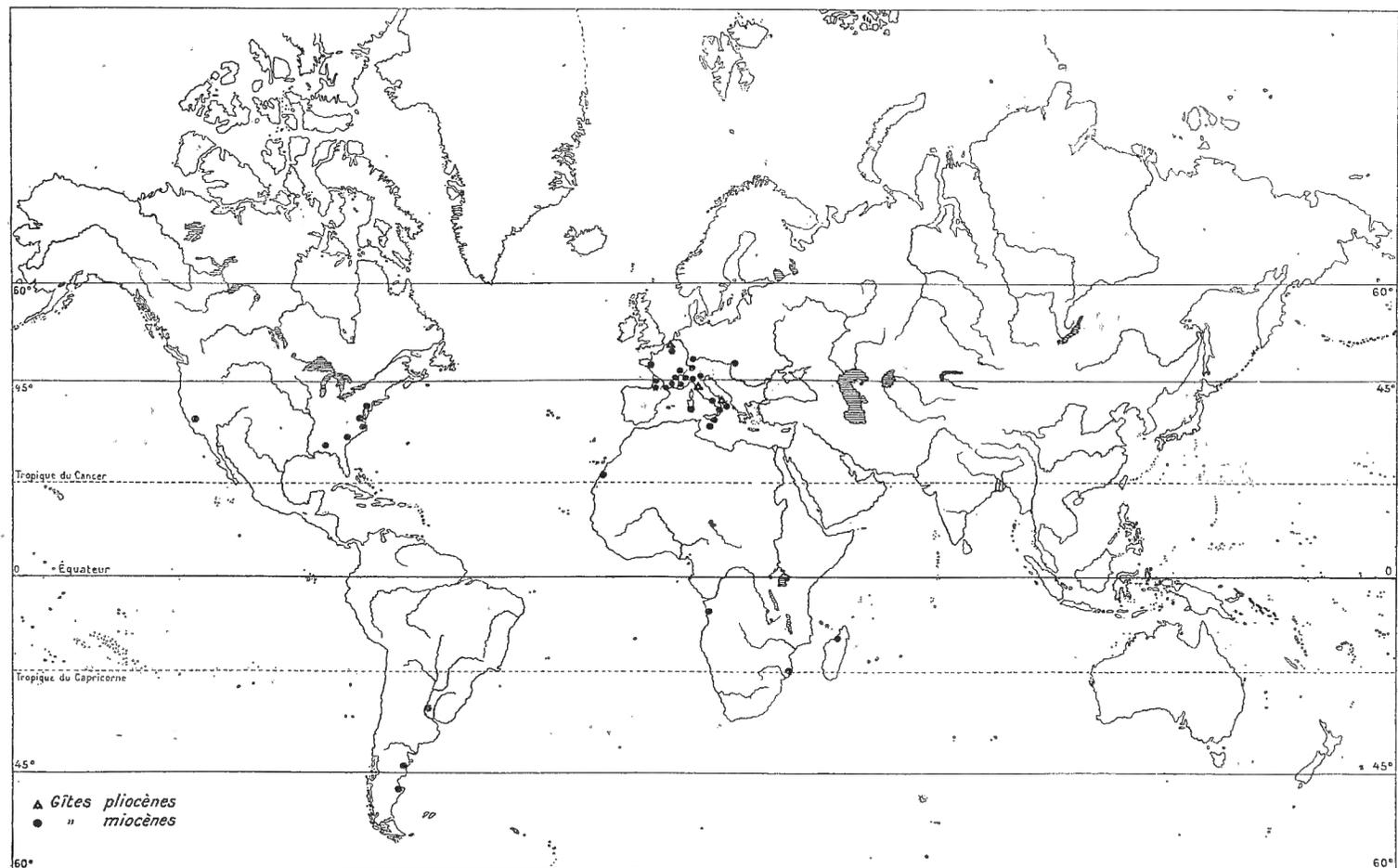
Origine des types. — L'un des deux types (L. AGASSIZ, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, pl. XXVI, fig. 25-28) provient de la Molasse miocène de la Souabe. La provenance de l'autre type est inconnue.

Lieu de conservation du premier type. — Musée de Carlsruhe (Pays de Bade).

Abréviations : BU = Burdigalien. — D = Diestien. — SA = Sahélien (= Anversien). — SC = Scaldisien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîtes pliocènes :	EUROPE :	EUROPE :
Belgique (D, Sc).	Italie {	Versant adriatique des Apennins : Pouilles. Versant tyrrhénien des Apennins : Toscane.
Gîtes miocènes :	EUROPE :	AFRIQUE :
Belgique (V, Sa) et Limbourg hollandais (V).	France {	Rio de Oro (L. JOLEAUD, p. 514).
Ouest de la France (V).	Bassin d'Aquitaine (Bu).	Angola : Saint-Paul de Loanda (Bu).
Bassin du Rhône et Hérault (Bu, V).	Suisse (Bu, V)	Afrique orientale portugaise : District d'Inhambané.
Allemagne du Sud {	Pays de Bade (V).	Madagascar : Région septentrionale (M. COLLIGNON et J. COTTREAU, p. 32).
Wurtemberg (V).	Hongrie : Comitat de Nograd.	AMÉRIQUE :
Italie {	Piémont et Ligurie (V).	Etats-Unis {
Vénétie.	Pouilles (V).	Versant atlantique : New-Jersey, Maryland, Virginie, Caroline du Nord, Caroline du Sud, Alabama.
Calabre (V).	Sicile (V).	Versant pacifique : Californie.
Sardaigne (1).	Malte (Bu, V).	République Argentine {
		Parana (Province d'Entre-Rios). Patagonie.

(1) D'après des dents qui proviennent de Cagliari et qui sont conservées dans les collections paléontologiques de l'Université de Lausanne. Bassani, dans son mémoire de 1891 [voir, pour la bibliographie, M. LERICHE, Les Poissons tertiaires de la Belgique (IV. Les Poissons néogènes), p. 437], a figuré deux dents incomplètes qui avaient été recueillies dans le Miocène de la Sardaigne.



CARTE N° 9. — Distribution stratigraphique et géographique de *Galeocерdo aduncus*.

Hemipristis serra L. Agassiz, 1843.

Origine des types. — Les types dont l'origine est connue (L. AGASSIZ, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, pl. XXVII, fig. 18, 20, 27) proviennent de la Molasse miocène du Wurtemberg.

Lieux de conservation des types. — Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel (Suisse) ⁽¹⁾, Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), Musée de Stuttgart, « Musée du grand-duc » (Florence), Collection Klausning (Carlsruhe), Musée de Carlsruhe.

Abréviations : BU = Burdigalien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîte pléistocène? :

AMÉRIQUE :

Etats-Unis : Californie : Environs de Los Angeles [D.-S. JORDAN et H. HANNIBAL, p. 42 (*H. heteropleurus*)].

Gîte pliocène? :

EUROPE :

Italie : Toscane (R. LAWLEY).

**Gîtes
miocènes :**

EUROPE :

France	}	Ouest de la France (V).
		Bassin d'Aquitaine (Bu).
		Bassin du Rhône et Hérault (Bu, V).
		Corse ⁽²⁾ .
Suisse (Bu, V).		
Allemagne du Sud	}	Pays de Bade (V).
		Wurtemberg (V).
Autriche	}	Bassin intra alpin de Vienne.
		Burgenland.
Hongrie : Comitat de Nograd.		
Portugal : Environs de Lisbonne.		
Espagne : Catalogne (V) (M. LERICHE, 1910 a, p. 474).		
Italie	}	Piémont et Ligurie (Bu, V).
		Vénétie.
		Versant adriatique des Apennins : Emilie, Pouilles (V).
		Calabre.
		Sicile (V).
		Sardaigne.
Malte (Bu, V).		

AFRIQUE :

Maroc : Région de Rabat (V) (C. ARAMBOURG in G. LECOINTRE, p. 62).
 Congo : Enclave portugaise de Cabinda.
 Angola : Saint-Paul de Loanda (Bu).
 Afrique orientale portugaise : District d'Inhambané.
 Madagascar : Région septentrionale (M. COLLIGNON et J. COTTREAU, p. 32).
 Egypte : Isthme de Suez (Remanié dans le Pliocène).

AMÉRIQUE :

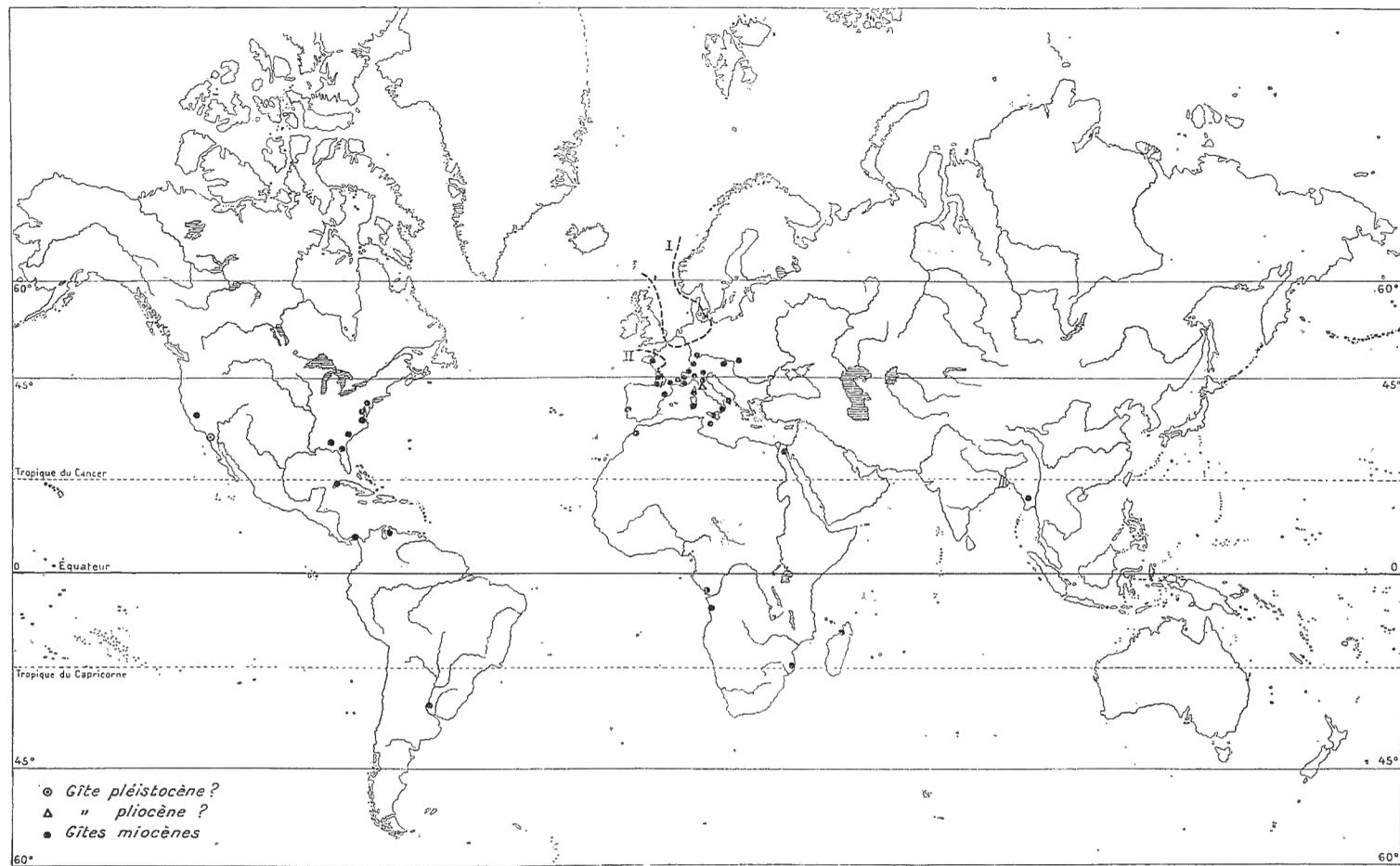
Etats-Unis	}	Versant atlantique : New-Jersey, Maryland, Virginie, Caroline du Nord, Caroline du Sud, Floride, Alabama.
		Versant pacifique : Californie.
Grandes Antilles : Cuba.		
Amérique centrale : Panama.		
Amérique du Sud	}	Venezuela : Etat de Falcon (Bu).
		République Argentine : Parana (Province d'Entre-Rios).

ASIE :

Birmanie (V).

⁽¹⁾ Le type conservé au Musée de Neuchâtel est la dent figurée par L. Agassiz sous le n° 18 [Voir A. JEANNET, Les Poissons fossiles originaux conservés à l'Institut de Géologie de l'Université de Neuchâtel. *Bulletin de la Société neuchâtoise des Sciences naturelles*, t. LII (1927), pp. 116-117; 1928]. Cette dent est indiquée par Agassiz (t. III, p. 238) comme lui ayant été communiquée par « feu M. Schübler » et ayant appartenu au Musée de Tubingue.

⁽²⁾ D'après des matériaux provenant de Bonifacio et appartenant à la collection Peron (Muséum d'Histoire naturelle, Paris). Espèce déjà signalée en Corse par Locard (1877) et par A.-Smith Woodward (Catalogue, vol. I, p. 450; 1889).



CARTE N° 10. — Distribution stratigraphique et géographique d'*Hemipristis serra*.

Les lignes de gros traits marquent les limites de la mer du Nord (I) et du golfe armoricain (II), à l'époque miocène.

ADEMHALINGSMECHANISME BIJ HET REPTIEL *UROMASTIX*

DOOR

Raoul BOELAERT (Gent).

De longenventilatie der Reptielen verschilt van de ademhalings-wijze der Vogels en der Zoogdieren — die door de physiologen het best gekend is — door haar « triphasisme » waarvan de verklaring langen tijd onbekend bleef. Maar ook deze, evenals bij de laatste groepen, geschiedt door een *costaal* mechanisme. Dusdanig onderscheidt zij zich dan ook van de ademhalingswijze, die bij de huidige Amphibieën bestudeerd werd, en waar de inademing in de longen een soort *inslikking* is van buccale lucht, nadat de neusgaten gesloten werden.

Zekere onderzoekers melden ons, dat zij bij sommige Reptielen overblijfsels dezer oude « Schluckatmung » gevonden hebben; maar hun beweringen bleken niet overtuigend: 't is bij voorbeeld een fout, het bestaan ervan te hebben aangenomen bij de schildpadden; HEINEMANN (1877) vermeldde er bij Iguana, wanneer de gewone ademhaling van 't dier belemmerd werd door op de flanken te drukken. SIEFERT (1881) en BABAK (1902) beschrijven ze, in uitzonderlijke gevallen, bij Iguana en Lacertilia; maar, gelijk het korte overzicht van BABAK (blz. 847) het refereert, zouden het uitsluitend « opblazende bewegingen » (aufblähende Bewegungen) zijn, die niet tot de longenventilatie zouden dienen, en slechts in zeer anormale omstandigheden, als bij verstikking, voorkomen.

Daarom vind ik het interessant te mogen melden, dat ik, bij het Reptiel *Uromastix acanthinurus*, normale — en veelvuldig naast de costale ademhaling voorkomende — buccale ademhalings-bewegingen heb gevonden, die geheel analoog zijn aan deze van de Amphibieën.

I. — HET BUCCO-PHARYNGIAAL MECHANISME

Het meest opvallende phenomeen van die « Schluckatmung » — dit wat het eerst mijn aandacht op zich trok — is het opzwellen van de romp en het daarmee gepaard-gaande verdwijnen der plooiën van de ingekrompen huid, bij een

ADEMHALINGSMECHANISME BIJ HET REPTIEL *UROMASTIX*

DOOR

Raoul BOELAERT (Gent).

De longenventilatie der Reptielen verschilt van de ademhalings-wijze der Vogels en der Zoogdieren — die door de physiologen het best gekend is — door haar « triphasisme » waarvan de verklaring langen tijd onbekend bleef. Maar ook deze, evenals bij de laatste groepen, geschiedt door een *costaal* mechanisme. Dusdanig onderscheidt zij zich dan ook van de ademhalingswijze, die bij de huidige Amphibieën bestudeerd werd, en waar de inademing in de longen een soort *inslikking* is van buccale lucht, nadat de neusgaten gesloten werden.

Zekere onderzoekers melden ons, dat zij bij sommige Reptielen overblijfsels dezer oude « Schluckatmung » gevonden hebben; maar hun beweringen bleken niet overtuigend: 't is bij voorbeeld een fout, het bestaan ervan te hebben aangenomen bij de schildpadden; HEINEMANN (1877) vermeldde er bij Iguana, wanneer de gewone ademhaling van 't dier belemmerd werd door op de flanken te drukken. SIEFERT (1881) en BABAK (1902) beschrijven ze, in uitzonderlijke gevallen, bij Iguana en Lacertilia; maar, gelijk het korte overzicht van BABAK (blz. 847) het refereert, zouden het uitsluitend « opblazende bewegingen » (aufblähende Bewegungen) zijn, die niet tot de longenventilatie zouden dienen, en slechts in zeer anormale omstandigheden, als bij verstikking, voorkomen.

Daarom vind ik het interessant te mogen melden, dat ik, bij het Reptiel *Uromastix acanthinurus*, normale — en veelvuldig naast de costale ademhaling voorkomende — buccale ademhalings-bewegingen heb gevonden, die geheel analoog zijn aan deze van de Amphibieën.

I. — HET BUCCO-PHARYNGIAAL MECHANISME

Het meest opvallende phenomeen van die « Schluckatmung » — dit wat het eerst mijn aandacht op zich trok — is het opzwellen van de romp en het daarmee gepaard-gaande verdwijnen der plooiën van de ingekrompen huid, bij een

Uromastix, die men op zijn rug legt en een tijdje zacht in de hand vasthoudt ⁽¹⁾. Dit opzwellen kan, zooals ik het later nog zal zeggen, het volume van het dier met 120 cm³ vermeerderen. Dit gebeurt dan stootsgewijze, en elk der achtereenvolgende volumeveranderingen is vergezeld van een groote beweging van de keelbodem, en gebeurt in afwezigheid van inademingsbewegingen der ribben. Dit herinnert een verwittigde waarnemer de welbekende inademingsbewegingen der keel en de opzwellen der longen, die, in analoge omstandigheden, bij een pad, als reactie op het drukken op de flanken, waargenomen worden.

Feitelijk bestaat elke keelbeweging in een groote verticale schommeling der trapezovormige streek, begrepen tusschen de mandibula's, de dikke masseter-spieren en het sternum. Maar 't is een zeer gecompliceerde beweging in dien zin, dat de achterste basis van de trapezius een veel groter verplaatsing ondergaat dan de kleinere voorste basis, en ook, omdat de twee analoge verplaatsingen niet gelijktijdig plaats grijpen, wat een soort schommeling geeft aan de beschouwde streek. Daarbij komt nog dat, gedurende de stijgende phase der schommeling, de middenstrook der trapezius evenals de twee laterale stroken (wederzijds van de achterste hoornen van het hyoidsysteem en de masseters gelegen) naar buiten uitpuilen, klaarblijkelijk wegens een minderen weerstand dezer deelen aan de vermeerdering van druk in de keelholte. Dit laatste verschijnsel toont dus reeds aan, dat de opstijgende phase van de keelschommeling een inslikking is; de graphische methode bewijst nu dat dezelfde phase gepaard gaat met een opzwellen van de romp.

De twee eerste graphieken van het diagramma I, waar, gemakkelijks halve voor de lezer, in een enkele figuur, de gegevens van een groot aantal synchronische krommen samengevat zijn, geven een graphische voorstelling van deze feiten ⁽²⁾ :

⁽¹⁾ Er grijpt hier een door reflex ontstane immobilisatie (catalepsie) plaats, waarvan we veelvuldig gebruik gemaakt hebben, om bij een rustig dier verschillende proeven, o. a. inschrijvingen, te kunnen nemen.

⁽²⁾ Dergelijke schema's bekwamen we door de samenstelling van meerdere identische curven, waarop we min of meer veel synchrone ordinaten hadden aangeduid. We hebben die synchrone punten op rechte ordinaten gesteld, de verticale verplaatsingen brachten we tot een zelfde schaal terug en ook de abcislijn der snelheden tot een voor de lezer gunstige grootte.

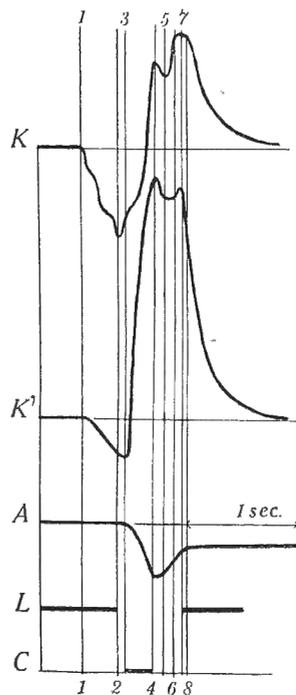


FIG. 1. — Diagramma van het tweede type van het inslikingsmechanisme: synchronisme der verschillende componenten.

K, de beweging van het centrum der ovaalvormige basis der tong; K', de schommelingen van een punt, insgelijks op de mediale lijn gelegen, en 1 cm. vóór het sternum; A, bewegingen van een punt van het abdomen, op de mediale lijn en op de helft der lengte gelegen; L en C, conventionele lijnen, die respectievelijk de sluiting van larynx en choanen aangeven. Hoogten 8 maal vergroot.

Kromme *K* beschrijft de schommeling van een punt op de mediale lijn gelegen van de ovaalvormige basis der tong;

Kromme *K'*, deze van een punt insgelijks op de mediale lijn en 1 cm. voor het sternum gelegen (dus tot de pharynxbodern behoorende).

Wordt er bijgevoegd de graphiek *A*, die de samenvatting van een aantal curven weergeeft betreffende de beweging van een punt, op de mediale lijn van het abdomen gelegen : dergelijke krommen werden synchroon genomen met de curven *K'*. Deze laatste graphiek geeft dus de inademings- en uitademingsphasen van de longen-ventilatie weer.

Daaruit blijkt dat het stijgen van de keelbodern gepaard gaat met een dalen van het abdomen, t. t. z. een inpompen van lucht in de longen.

Opdat zoo 'n inpompen mogelijk zij, dienen de choanen gesloten te worden; want de uitwendige neusopeningen kunnen niet door kleppen dicht gemaakt worden. Immers kan, bij het samendrukken in de bucco-pharyngiale holte der in te slikken lucht, op geen enkele wijze een luchtstoot door de neusgaten aangeduid worden. Dit sluiten der choanen moet dus aan de tong toegeschreven worden. De mogelijkheid daartoe blijkt uit het feit, dat de korte dik-vleezige tong in het monddak past als een positief in een negatief, en uit de nog zeer primitieve toestand van het secundaire monddak (fig. 2).

En dat wel werkelijk bij het dier de reflex bestaat, om de tong dicht tegen het verhemelte te brengen, kan men goed merken door het dier de mond open te houden. Men ziet dan dat het vruchteloze pogingen doet, om deze doelmatige beweging uit te voeren.

Dat nu zoo 'n sluiten der choanen door de tong op het gepaste oogenblik geschiedt, zal de vergelijking van curve *K* en *K'* van figuur 1 ons duidelijk maken : voor het einde der daling van de pharynx-bodem (*K'*, 1-3), die een aanzuigen van lucht ten gevolge heeft, begint (op ordinaat 2) de basis der tong reeds te stijgen (*K*, 2-3) (stijging die tegen het monddak eindigt!), alvorens pas de stijging van de meer naar achter gelegen pharynx-bodem komt, die het eigenlijke inslikken van lucht ten gevolge heeft.

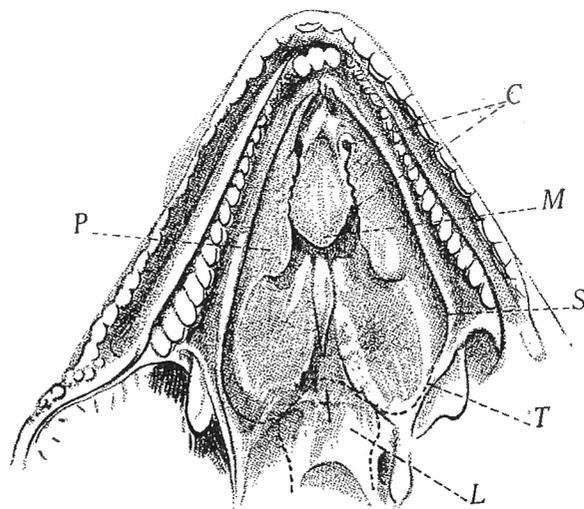


FIG. 2. — *Uromastix acantinus*: zicht op het monddak. *M*, middelplaat; *P*, processus palatinus; *S*, lipplooi van Busch; gestippelde lijnen: projectie van tong (*T*) en larynx (*L*).

Het onderzoeken der menigvuldig genomen graphieken leidde ons tot de ontdekking van drie typen van inslikkingsbewegingen: nl. een inslikking die niet door een longen-uitademing gevolgd is; een tweede type, waar wel een longen-uitademing volgt; en een derde type, waar een longen-uitademing de inslikking voorafgaat.

EERSTE TYPE

De inslikking is niet door een longen-uitademing gevolgd.

Dit type kon ik, gelijk de andere, afleiden uit de graphieken, waarvan, in het diagramma van figuur 3, een synthese gegeven wordt.

Men bemerkt op de curve K' een eerste phase (1-2) die overeenkomt met een opzuigen van lucht in de bucco-pharyngiale holte (« aspiratie » phase bij de

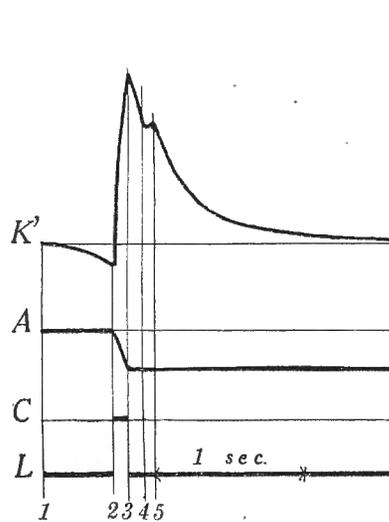


FIG. 3.

FIG. 3. — Verklaring als figuur 1. — Eerste type van het inslikkingsmechanisme. Hoogte 4 maal vergroot.

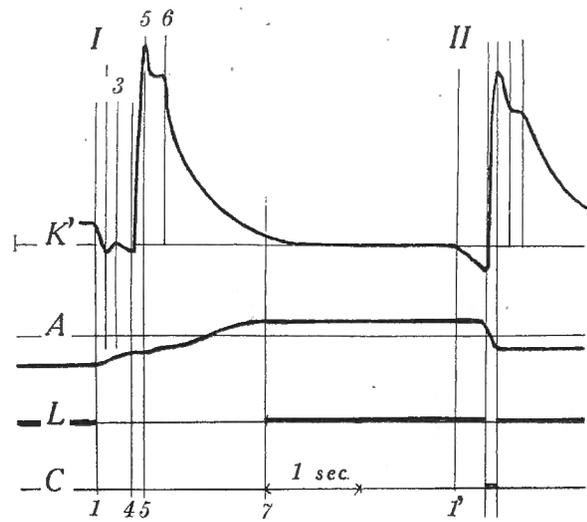


FIG. 4.

FIG. 4. — Verklaring als figuur 1. — Derde type van het inslikkingsmechanisme. Hoogte 4 maal vergroot.

Amphibieën!); in 2 begint een snel stijgende beweging (2-3), die samenvalt met een opzwellen van de romp (kromme A): de interpretatie der graphieken van figuur 1 legde ons de rol die de larynx en de tong spelen uit.

Op te merken valt dat, bij dit type, het verder verloop der kromme K' , na de inslikkingsbeweging, een horizontaal gedeelte vertoont dat, mijns inziens, te wijten is aan een tweede min hevige contractie van een bepaalde spiergroep die, door interferentie met de verslappende spieren, een horizontale geeft ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ Is deze contractie heviger dan kan ze een tweede stijgen van de keelbodem veroorzaken, wat dan aan de kromme K' van figuur 3 een uitzicht geeft als kromme K' van figuur 1. Zelfs vindt men zeer hevige dergelijke samentrekkingen die dan ook de keelbodem hooger trekken dan hij het door de eerste contractie werd.

TWEEDE TYPE

De inslikking is wel door een uitademing gevolgd.

Niet altijd sluit de larynx zich onmiddellijk na de inslikking, zoodat, bij het loslaten der spiergroepen van de pharynx-bodem, lucht uit de longen terug keert in de niet meer door de tong geslotene bucco-pharyngiale holte ⁽¹⁾.

Eigenaardig is nu, dat, telkenmale een dergelijke luchtstroom van uit de longen door de larynx stroomt, de tweede samentrekking van de keelbodern (fig. 1, *K'*, 5-7) veel heviger is, zoodanig dat de keelbodern opnieuw naar omhoog getrokken wordt, wat de uitgeademde lucht uit de bucco-pharyngiale holte verdrijft. Deze regeling verbetert aldus de ventilatie dier holte. Een dergelijke bestatiging zullen we nog kunnen maken bij het bestudeeren van het derde type.

DERDE TYPE

Een uitademing is door een inslikking gevolgd.

Op de graphiek A van figuur 4 lezen we dat, in 1, een longen-uitademing begint die betrekkelijk lang duurt (door het feit dat de larynx zich slechts gering opende). En gelijk wij het reeds zagen bij het bestudeeren van het tweede type, antwoordt ook hier de keelbodern op zijn passieve verplaatsing naar beneden, door een snelle samentrekking ⁽²⁾ (curve *K'*, 4-5) die de lucht langs de neusgaten verdrijft (want de longen-uitademing wordt er niet door onderbroken!).

Op deze samentrekking volgt dan het verslappen der spieren, gedurende dewelke de longen-uitademing altijd maar voortgaat, tot op het oogenblik (7), waar het abdomen ophoudt aan volumen te verminderen, wat moet te wijten zijn aan het sluiten van de larynx (lijn *L*).

⁽¹⁾ Figuur 1-A laat ons zien dat van 3 tot 4 de choanen moeten gesloten zijn, daar, bij middel van het naar omhoog toe trekken der keelbodern, lucht in de longen kan gepompt worden. Of nu op 4 de choanen onmiddellijk geopend worden kan men niet zeggen, maar zeker zijn we dat ze open zijn op 5 daar, door het naar omhoog toe trekken der keelbodern (5-7), geen lucht in de longen terug keert. Zeker moeten dus de choanen geopend worden tusschen 4 en 5.

⁽²⁾ Er is hier een détail die vatbaar is voor twee opvattingen, nl. voor wat de verklaring betreft van de, bij dit type steeds aanwezig zijnde, schommelingen van de keelbodern (*K'* 1-4), die het naar omhoog trekken ervan vooraf gaan! Het geval op zich zelf beschouwd, schijnen ze elastische schommelingen te zijn, die, bij het naar beneden drukken van de keelbodern, door de uit de longen stroomende lucht zouden ontstaan. Houdt men echter rekening met het geheele complex van de bewegingen, dat zoo regelmatig bij een inslikkings-verschijnsel terug keert, dan is men geneigd in die keelbewegingen (curve *K'*, 1-4) slechts elastische schommelingen te zien van 1 tot 3, en de tweede daling (3 tot 4) als de hier nog bewaarde opzuigende actieve beweging te aanzien. Het passieve gedeelte zou dus van 1 tot 3 strekken, en in 3 zou reeds de keelbodern actief reageeren!

Op te merken valt dat steeds een dergelijke longen-uitademing (die veel minder voorkomend is dan de twee vorige typen) door een inslikkingsmechanisme van het eerste type gevolgd is (II).

De aandacht dient hier in het bijzonder gevestigd op het feit, dat de longen-uitademing nog voort gaat gedurende het verslappen der spieren, wat de betrekkelijk groote bucco-pharyngiale holte vult met uitgeademde lucht die, alvorens ingeslikt te worden, met een weinig verse lucht wordt vermengd door de opzuigende beweging (1') die de inslikking (2) vooraf gaat.

In vele gevallen gebeurt die uitademing niet zoo langzaam, maar zeer snel integendeel (door het wijd open stellen van de larynx) (fig. 5, 9-10). Dan wordt

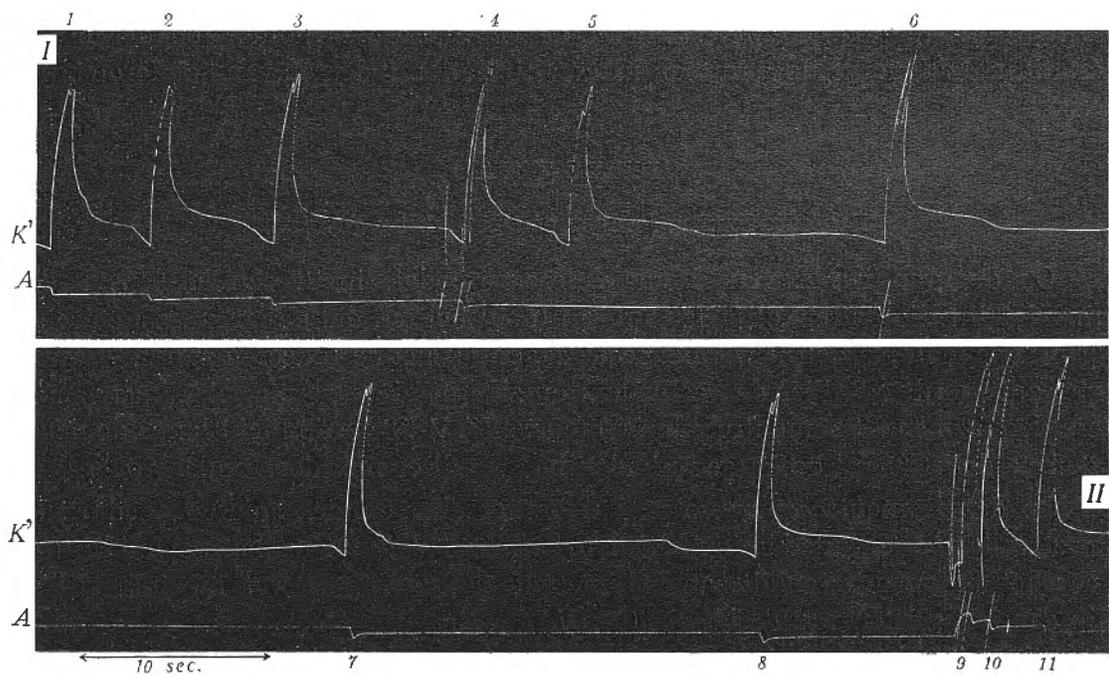


FIG. 5. — Twee opeenvolgende helften van een zelfde graphiek, de curven K' en A bevattende, die van het type I over II tot III overgaan. 1, 2 = type I; van 3 tot 8 = type II met heviger wordende uitademing; 9 en 10 = type III; 11 en 12 = type II. — Hoogte: voor K' , $\times 3 \frac{1}{2}$; voor A , $\times 2 \frac{1}{2}$.

de keelbodem zeer hevig door die luchtstoot naar beneden gedrukt en reageert met een tot twee, soms drie, snel op elkaar volgende inslikkingsbewegingen van een type, dat afhangt van de druk in de longen, en die dit plotselinge drukverval in de longen weer goed maken (¹).

In beide gevallen merken we dus dat, gedurende de eerste inslikking na de uitademing, een deel der uitgeademde lucht opnieuw wordt ingeslikt. Pas de volgende inslikkingen zullen verse lucht in de longen aanbrengen.

(¹) Hier had de keelbodem, gedurende de uitademing, de tijd niet, een keelbeweging ter ventilatie der bucco-pharyngiale holte uit te voeren.

Begrijpelijker wijze zal dit derde type veel min voorkomen dan de twee vorige, nl. slechts wanneer het dier sterk opgezwollen is.

Een dergelijke inrichting laat het dier toe, ineens, een groot deel der sterk opgeblazen longen te ledigen, en daarna van versche lucht te voorzien.

*
**

De genomen inscripties laten mij toe een zekere regelmaat te ontdekken in het gebruik dezer drie typen van bucco-pharyngiale ademhaling: bij het opzwellen van het dier zijn de eerste inslikkings-bewegingen niet door een uitademing gevolgd, maar die blijven niet lang uit; en zoo bereikt stilaan het dier zijn maximaal volumen, waarop dan ook de uitademing, die vrijwel plotseling gebeurt, de inslikking vooraf begint te gaan (fig. 5). Dit laatste type kan men vroeger verkrijgen door een druk uit te oefenen op de flanken van het dier. Dit beteekent dat de reflex dier verschillende typen van bucco-pharyngiaal ademen zijn oorzaak vindt in de druk die binnen in de longen heerscht.

Allen hebben dus dat gemeen, dat ze de inademing aan een keelbodemcontractie te danken hebben; alleen verschilt bij hen het vroeg- of laattijdig openen of sluiten van de larynx.

II. — DE COSTALE ADEMHALING

Zooals hooger gezegd vinden we bij de *Uromastix* ook een costale triphasische ademhalingswijze, waarbij dus alleen de thoracale holte van volumen verandert, en waarbij de ventilatie zeer gereduceerd is.

Zoo kon ik, bij een dier dat heelemaal ontzwollen en met gesloten oogen plat op de bodem uitgestrekt lag, vaststellen dat de amplituden der ribschommelingen zoo gering waren, dat het volumen der ingeademde lucht zeker niet de twee cm^3 kon overschrijden. Daarbij merkte ik dat die costale ademhalingsbewegingen in dergelijke gevallen niet door keeloscillaties vergezeld waren, zoodanig dat er vóór de glottis een bucco-pharyngiale holte bestaat met een aanzienlijk volumen (min of meer 4 cm^3), dat als schadelijke ruimte bij de longenventilatie werkt. En houdt men dan rekening met het zeer kleine rythme dezer ademhalingswijze (min of meer vier maal per minuut), dan blijkt de geringe waarde ervan voor de gaswisseling.

Dergelijke ademhaling kon ik dan ook maar waarnemen wanneer het dier lag te rusten, of wanneer hem de bucco-pharyngiale ademhaling onmogelijk was, als bij het eten; maar dan met een sneller rythme.

Ook kon ik het dier dwingen volgens een costaal mechanisme te ademen, door het op een staafje hout te laten bijten: plotselinge ontsnappingen van lucht ledigden langzamerhand de longen van het opgezwollen dier (door het open stellen van de larynx). Telkenmale was dit wel van keelcontracties begeleid, maar lucht inslikken ging niet, met een opengehouden mond. Aldus viel het abdomen vol plooiën, een korte pauze trad in, en weldra nam het dier een triphasische cos-

tale ademhaling aan, triphasisme waarvan de pauze klein, ja soms tot nul gereduceerd was (t.t.z. diphasisch werd).

Nog te vermelden is dat naast de bucco-pharyngiale- en costale ademhalingswijze, somtijds, maar betrekkelijk zelden, een versmelting van deze beide mechanismen waar te nemen is : nadat een costale inademing de thoracale ribben tot op een zekere hoogte bracht, worden de ribben nog door een drie tot vier inslikkingen op een hooger niveau geheven. Na een pauze grijpt dan een uitademing plaats en begint die cyclus opnieuw.

Dergelijke manier van ademen kon ik opmerken wanneer het dier plat op de bodem lag met open oogen; maar de minste verontrusting gaf aanleiding tot een zuiver bucco-pharyngiaal mechanisme!

Wanneer gebruikt de Uromastix een of ander dezer verschillende ademhalingsmechanismen?

Een langdurig observeeren an het dier deed mij besluiten dat het eene of andere mechanisme gebruikt wordt naar gelang de activiteit van het dier (dus naar gelang de nood aan ventilatie), en deze laatste wordt sterk door de temperatuur der omgeving beïnvloed.

Bij een zeer rustig dier (b. v. bij een temperatuur onder de 25°C, waarbij het gewoonlijk slaapt), vond ik steeds het costale mechanisme, en dit met een rythme van vier ademhalingsbewegingen per minuut en met een zeer geringe amplitudo, zoodanig dat, naar ik schatten kon, maximaal slechts 2 cm³ vernieuwd kon worden van de longeninhoud, die op zijn beurt hier sterk gereduceerd was (min of meer 6 cm³) ⁽¹⁾.

Houdt men dan nog rekening met de grootte des bucco-pharyngiale holte (min of meer 4 cm³), die hier een schadelijke ruimte is voor de longen ventilatie (daar hier de ventilerende keelbewegingen, die zoo veelvuldig bij Reptielen voorkomen, totaal ontbreken), dan blijkt er uit de zeer geringe waarde van het thoracale mechanisme voor de gaswisseling.

Lag het dier, alhoewel nog rustig, met open oogen rond te kijken, dan merkte ik dat het respiratorisch oppervlak der longen vergroot werd door op iedere inademing drie tot vier inslikkingen te doen volgen, waarbij deze in de longen versche lucht brachten.

Verschrikt men dan het dier, of zat het recht op zijn voorste pooten rond te kijken, dan gebruikte het een zuiver bucco-pharyngiaal mechanisme, dat hem toeliet de longeninhoud naar gelang zijn behoefte te regelen.

En wanneer men het dier opjaagt, ziet men het alleen het mechanisme gebruiken dat zijn longen tot een maximum opzwelt. Hooger zegde ik reeds, dat het volumen der longen met 120 cm³ kan toenemen, wat hun inhoud van 6 op

⁽¹⁾ Gemeten bij een geconserveerd exemplaar.

120 cm³ brengt. Bemerkt men nu dat de oppervlakte der gladde zakken, zonder alveolen, ongeveer evenredig is met de macht $\frac{2}{3}$ van hun volumen, dan kan men berekenen dat zij, bij een maximale opzwellings der longen, ongeveer $7 \frac{1}{2}$ maal grooter wordt.

En zoo komt men tot een onverwachte bestatiging : dat, bij Uromastix, het systeem der longenventilatie der Amphibieën voordeeliger uitkomt dan het typische mechanisme der meeste Reptielen.

Waarschijnlijk moeten zich bij deze laatste andere factoren hebben doen gelden : de ontwikkeling der longalveolen, een grootere kracht van 't costaal-apparaat... misschien nog andere, waarop de aandacht der morphologen niet getrokken werd?

Ik heb natuurlijk nagegaan, of een dergelijk mechanisme min of meer bewaard was bij andere Lacertilia, die ik me levend kon aanschaffen.

Eerst en vooral bij andere Crassilingua, wier tong bij het eerste opzicht de mogelijkheid schijnt te bezitten de rol te spelen die ik beschreven heb bij de Uromastix, bleek snel een bucco-pharyngiaal mechanisme niet te bestaan.

Van deze groep heb ik een tweede vorm kunnen onderzoeken, nl. *Agama agilis*; bij dit dier kon ik geen spoor vinden van het inslikkings-mechanisme.

Ook heb ik aan het archaisch Reptiel, *Sphenodon*, gedacht, bij hetwelk GOEPPERT (1903, blz. 315) een zeer primitief secundair monddak beschrijft, maar reeds met een ductus naso-pharyngeus : « Zunge und Gaumenbildungen (Gaumenfortsatz und Grenzleisten) dienen gemeinsam zur Begrenzung der Nasen-Kehlkopfbahn ». De tong zou dus door zich tegen het monddak aan te leggen, de choanen hier niet kunnen sluiten.

Anderzijds schrijft NEWMAN (1877, blz. 229) bij een levende *Sphenodon* gezien te hebben, dat gedurende de inademingsbeweging der ribben, terzelfdertijd de bucco-pharyngiale holte aanzienlijk vergroot en met inademingslucht gevuld wordt. Wat opvallend is bij die beschrijving is het synchronisme der twee bewegingen, dat elke gedachte aan een inslikking uitsluit.

Het is waar, zooals dezelfde schrijver het zegt, dat die schikking het dier toelaat, een aanzienlijke luchtvoorraad onder water mee te nemen; maar, mijns inziens, zou dit een mechanisme vereischen dat de neusgaten sluit! Spijtig dat de staat van het geconserveerde exemplaar, dat onze verzameling bezit, me niet toelaat een dergelijke vraag op te lossen.

Ik zou er nu nog kunnen bijvoegen, dat andere Reptielen die ik levend kon onderzoeken, nl. : *Gecko*, *Lacerta*, *Eumeces*, *Cameleo*, *Pseudopus*, en andere meer die ik in de dierentuin van Antwerpen ging bekijken, niets van een inslikkingsmechanisme vertoonen.

Bij de huidige stand mijner onderzoekingen, blijft dus de Uromastix de eenige in dit geval.

RESUME

Je trouve chez *Uromastix*, conjointement avec le mode costal triphasique, propre aux Reptiles, une ventilation pulmonaire où l'inspiration est obtenue par déglutition d'air bucco-pharyngien, comme chez les Amphibiens. La fermeture des conduits nasaux, indispensable à cette manœuvre, est le fait de la langue, large et charnue, qui s'applique sur la voûte du palais (fig. 2).

Semblable manœuvre, généralement précédée d'une « aspiration » (graphique *K'* des schémas 2 et 3) est suivie d'une expiration pulmonaire (fig. 1, graph. *A*) ou non (fig. 3), selon que la fermeture du larynx (graphique *L*) se produit après ou avant la fin de la phase inspiratrice. Ces manœuvres répétées peuvent conduire à un gonflement de l'abdomen, qui fait passer le contenu des poumons de 6 à 126 centimètres cubes. Dans un 3^e type de manœuvre (fig. 4, *I*) le larynx reste entr'ouvert pendant un intervalle de près de 1 3/4 seconde, et la contraction de la gorge, qui se produit en même temps, ne conduit qu'à la ventilation du grand espace nuisible (3 cm³) situé devant le larynx.

On peut amener l'animal à respirer selon le procédé propre aux Reptiles, en empêchant l'occlusion des choanes, par la fixation d'un mors entre les mâchoires: on observe alors une respiration costale, qui s'accélère avec les mouvements de l'animal, où, les pauses disparaissant entre les manœuvres, celles-ci deviennent diphasiques; entretemps, des ouvertures répétées du larynx ramènent le volume des poumons à sa valeur réduite.

Il est curieux de constater que le mode costal, qui d'ailleurs ne s'accompagne pas d'oscillations de la gorge, ne s'observe guère que dans les circonstances où les besoins respiratoires sont réduits. Et si l'on remarque que, dans le mode par déglutition, la surface des poumons peut acquérir, par le gonflement de ces organes, une valeur au moins sept fois plus grande qu'à l'occasion de la ventilation costale, on est obligé d'admettre que chez ce Reptile où les poumons sont encore des sacs sans alvéoles, le mode respiratoire propre aux Amphibiens est supérieur au procédé costal, qui a progressé dans le groupe des Reptiles.

BIBLIOGRAPHIE

1877. HEINEMANN, C., *Ueber die Atmungsbewegungen der Reptilien*. Pflügers Archiv, Bd. 15.
1877. NEWMAN, *Notes on the Physiology and Anatomy of the Tuatara*. Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute, vol. X.
1896. SIEFERT, E., *Ueber die Atmung der Reptilien und Vögel*. Pflüg. Arch., Bd. 64.
1902. LANGLOIS, J. P., *La lutte contre la chaleur chez les animaux poikilothermes*. Compte rendu de la Soc. de Biol., t. LIV.
1903. GÖPPERT, E., *Die Bedeutung der Zunge für den secundären Gaumen und den Ductus naso-pharyngeus*. Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch, Bd. 31, H. 2 u. 3.
1914. BABAK, E., *Ueber die Atembewegungen und ihre Regulation bei den Eidechsen (Leguanen)*. Pflüg. Arch., Bd. 156.
1914. — *Die Mechanik und Innervation der Atmung*. (Handb. der Vergl. Physiologie, Winterstein), Bd. 1, Reptilien.

LES MODIFICATIONS NUCLEAIRES
AU DEBUT DE L'ONTOGENESE D'ARION EMPIRICORUM
ET LEUR
INFLUENCE SUR LE RAPPORT NUCLEO-PLASMIQUE

PAR

H. LAMS (Gand).

L'activité vitale d'une cellule, c'est-à-dire son métabolisme, dépend de son protoplasme. Cependant, dans toute cellule, à côté du protoplasme actif, il existe toujours une quantité plus ou moins considérable de matières de réserve, inertes, ou de parties différenciées que l'on désigne sous le nom de paraplasme. Dans l'œuf, ce paraplasme consiste surtout en produits d'élaboration, de graisses, de glycogène, de boules et plaquettes vitellines, de grains mitochondriaux, de vacuoles remplies de substances nutritives diverses, le deutoplasme ovulaire. Un œuf alécithe n'existe pas; et il est impossible d'estimer avec précision la quantité de protoplasme vraiment actif dans les œufs, qu'ils soient oligo-, pan- ou télolécithes. Le noyau, milieu fermé aux matériaux de réserve, est en équilibre, non seulement avec ce protoplasme actif, qui fournit les éléments de sa croissance, mais encore avec le volume de toute la cellule. Entre le volume cellulaire et le volume nucléaire, il existe une relation constante, le rapport nucléo-plasmique (RNP), que l'on exprime par une fraction dont le numérateur représente le volume du noyau et le dénominateur le volume de la cellule, moins celui du noyau. Dans le cas particulier de l'œuf, ce dénominateur correspond au volume du cytoplasme, plus celui du deutoplasme.

HERTWIG, en 1903, avait défini le RNP, un rapport de masses; mais comme la masse suppose la connaissance de la densité et qu'une évaluation en poids du noyau et du cytoplasme est impossible, à cause du manque d'homogénéité de ces corps, on a le droit de supposer que HERTWIG a obtenu ses résultats en tenant compte des volumes.

En 1923, LE BRETON et SCHAEFFER ont essayé d'établir le RNP en se basant sur des analyses chimiques et sont arrivés à des conclusions intéressantes, mais applicables seulement au développement d'embryons déjà bien constitués (poulet, porc, souris). Les auteurs reconnaissent d'ailleurs (p. 79) qu'« une étude complète des variations du rapport nucléo-plasmatique d'une espèce donnée devrait évidemment s'étendre de l'œuf à l'adulte. Le plan est vaste; les recherches nécessitées par une telle étude doivent être sérieuses en tenant compte des possibilités expérimentales. On comprend que pour des raisons pratiques, la détermination chimique du RNP soit impossible chez les Mammifères durant la segmentation de l'œuf et l'organogénèse ».

Pendant une courte période de la vie embryonnaire, nous avons essayé, chez *Arion empiricorum* (Fér.), d'établir le RNP de l'œuf, depuis la fin de l'accroissement, pendant la maturation, la fécondation et le début de la segmentation. Dans un travail antérieur (1910), nous avons signalé (p. 104) que, durant la période d'accroissement, le développement du noyau marche de pair avec celui du cytoplasme et que le RNP reste constant. Nous avons établi celui-ci en calculant les volumes respectifs des ovocytes ovariens et de leurs noyaux, nous basant sur la définition de BOVERI (1905, Zellenstudien, p. 68) : « Die Konstante, die wir als nicht weiter analysierbar hinzunehmen haben, ist die feste Proportion zwischen Kernmenge und Protoplasmamenge, die Kernplasmarelation. » ERDMANN (1908) insistait également sur l'importance de ce rapport entre deux divisions cellulaires : « Die Kernplasmarelation (der Quotient zwischen Kern- und Plasmamasse) wird durch die Assimilation der Zelle während der Zeit, welche zwischen zwei Teilungen liegt, verändert. » Depuis 1910, quelques travaux sur cette question ont été publiés, mais ils ont trait au RNP pendant la segmentation de l'œuf; il n'en existe pas, à notre connaissance, où l'auteur ait étudié le RNP entre le moment où l'œuf, ayant atteint le maximum de son volume, cesse de s'accroître, et celui où il commence à se segmenter, période où l'assimilation a cessé et pendant laquelle se produisent des modifications nucléaires très importantes qui se succèdent comme suit : vésicule germinative; deux mitoses de maturation; apparition des deux pronucléi; première mitose de segmentation; noyaux dans les deux premiers blastomères. Morphologiquement, ces grands bouleversements nucléaires sont bien connus.

BRACHET (1921, p. 65) en apprécie les conséquences dans les termes suivants : « Si petit qu'il soit, l'œuf est toujours une très grosse cellule; son cytoplasme est abondant et, quelle que soit la quantité de deutoplasme qui l'encombre, la masse du protoplasme est beaucoup plus grande que dans n'importe quelle autre cellule du corps. Son noyau, au contraire, est, après la fécondation, un noyau ordinaire qui ne contient pas plus de chromatine qu'un autre, appartenant à un tissu quelconque; en conséquence, il y a dans l'œuf un profond déséquilibre dans la proportion respective des éléments nucléaires et protoplasmiques. Or, dans un organisme adulte, la taille des cellules est une constante, en ce sens

que chromatine et protoplasme s'y trouvent dans des rapports déterminés de proportionnalité. La différence, toujours légère d'ailleurs, qui existe entre les tissus tient aux produits de différenciation inclus dans le corps cellulaire. Quand ces rapports changent de façon appréciable et définitive, la cellule se divise ou elle meurt. Telle est la notion que l'on désigne sous le nom de rapport nucléoplasmatique (*Kernplasmarelation* de R. HERTWIG et de BOVERI). Nous ne sommes naturellement pas en mesure de l'exprimer en une formule mathématique, — l'application des mathématiques n'est pas encore possible en embryologie, — mais il apparaît cependant avec une netteté suffisante. »

Nous espérons, par le présent travail, prouver qu'une application, même fort discrète, des mathématiques à des faits embryologiques peut conduire à des résultats inattendus. D'autre part, nous avons été vivement impressionné par les critiques de LE BRETON et SCHAEFFER (1923, p. 35). A la fin du chapitre II de leur travail, ces auteurs écrivent : « Nous pensons avoir montré dans ce chapitre ce qu'est, dans l'esprit des morphologistes, le rapport nucléoplasmatique, la manière imparfaite dont ils l'atteignent et l'intérêt des questions biologiques qu'il pose. L'importance de ces questions est telle qu'aucune imperfection de conception ou de méthode ne parvient à la masquer. » BOVERI, plus encore que HERTWIG, a créé une fâcheuse confusion entre volumes et masses; il est certain que, dans aucun cas, les cytologistes ne possèdent les données nécessaires pour déterminer les masses et que les rapports de volumes devraient s'appliquer à des cellules sans inclusions ni réserves. « Il est regrettable, écrivent LE BRETON et SCHAEFFER, que les morphologistes n'aient pas utilisé plus souvent un autre rapport, accessible à leurs méthodes, et qui a un sens physiologique facile à percevoir : c'est le rapport $\frac{\text{aire de la sphère du noyau}}{\text{aire de la sphère cellulaire}}$. Ce rapport est en relation directe avec les lois qui régissent les échanges entre le protoplasme et le noyau. » Ces critiques sont justifiées et la suggestion est excellente.

Afin d'obtenir des résultats à l'abri de reproches, nous avons fait des mensurations sur des coupes d'œufs d'Arion, fixés et traités de la même façon, tous encore à l'intérieur de l'ovotestis, mais libres dans la lumière des canaux de la glande génitale. Les œufs y prennent une forme d'équilibre qui les rapproche sensiblement de la sphère. Nous avons tenu compte de l'épaisseur des coupes et fait quelquefois des reconstructions graphiques de la série des sections. Nous avons négligé les effets de rétraction dûs à la fixation, la déshydratation, l'enrobage, l'action de ces manipulations s'exerçant également sur tous les œufs d'un même ovotestis. Nous n'avons pas réduit les chiffres obtenus en μ , représentant la grandeur réelle des objets examinés, car il s'agit ici, avant tout, de proportions; les mensurations ont été faites sur des cellules grossies 900 fois.

Rappelons qu'à la fin de la période d'accroissement, l'ovulé atteint son plus grand volume et que les deux premiers blastomères, de même grandeur,

ont ensemble une taille égale à celle de l'œuf vierge ou fécondé. Nous n'avons pas continué les mensurations au delà de la première mitose de segmentation, car dès ce moment les cellules deviennent inégales; les unes se divisent plus vite que les autres et la morula se compose de blastomères très inégaux.

Pendant toute la période de son accroissement, le RNP de l'ovocyte reste constant (LAMS, 1910) : on peut donc le considérer comme l'expression de l'équilibre de son métabolisme cellulaire. Cependant, le noyau a déjà subi les remaniements préparatoires à la première mitose de maturation, hétérotypique, réductionnelle (synapsis, conjugaison des chromosomes, etc.); rien n'en reste visible pendant la croissance simultanée du cytoplasme et du noyau. Celui-ci a l'aspect d'un noyau au repos, dans lequel il est impossible de déceler la moindre individualité chromosomique.

Voici le résultat de nos mensurations : l'œuf peut être considéré comme une sphère dont le rayon (R. ov) est 53,7 mm.; le noyau a un rayon (r. ov) de 24 mm. Chaque pronocléus est une sphère dont le rayon (r. pr) mesure 12 mm. Le noyau de chacun des deux premiers blastomères, au maximum de leur croissance, avant le début de la deuxième mitose de segmentation, a un rayon (r. bl) de 12 mm. Dans ces conditions, la surface du noyau de l'ovocyte

$$S \text{ n. ov.} = 4 \pi r^2 \text{ ov.} = 4 \pi \times 576 = 7238 \text{ mm}^2.$$

La surface de l'ovocyte

$$S \text{ ov.} = 4 \pi R^2 \text{ ov.} = 4 \pi \times 2884 = 36241 \text{ mm}^2.$$

Le rapport entre les deux surfaces

$$= \text{RNP} \frac{S \text{ n. ov.}}{S \text{ ov.}} = \frac{576}{2884} = \frac{1}{5}.$$

L'objection de LE BRETON et SCHAEFFER, « que les rapports de volume ne peuvent s'appliquer qu'à des cellules sans inclusions ni réserves », tombe dans le cas présent, car le volume de la cellule (œuf mûr, fécondé ou segmenté en deux blastomères) ne varie pas, malgré qu'il soit bourré de deutoplasme. Ce sont surtout les variations du noyau qui intéressent pendant cette période de la vie de l'œuf. Les volumes respectifs sont

$$V. \text{ n. ov.} = \frac{4}{3} \pi r^3 \text{ n. ov.} = \frac{4}{3} \pi \times 13824 = 57906 \text{ mm}^3.$$

$$V. \text{ ov.} = \frac{4}{3} \pi R^3 \text{ ov.} = \frac{4}{3} \pi \times 154854 = 648653,3 \text{ mm}^3.$$

D'où

$$\text{RNP} \frac{V. \text{ n. ov.}}{V. \text{ ov.} - V. \text{ n. ov.}} = \frac{13824}{154854 - 13824} = \frac{13824}{141030} = \frac{1}{10,2}.$$

Pour chaque pronucléus on obtient :

$$\text{Surface pr.} = 4 \pi r^2 \text{ pr.} = 4 \pi \times 144 = 1810 \text{ mm}^2.$$

$$\text{Volume pr.} = \frac{4}{3} \pi r^3 \text{ pr.} = \frac{4}{3} \pi \times 1728 = 7238 \text{ mm}^3.$$

Le RNP $\frac{\text{S. pr.}}{\text{S. ov.}} = \frac{144}{2884} = \frac{1}{20}$. Et puisqu'il y a deux pronucléi, mesurés au moment où ils ont le maximum de leur taille, le RNP $\frac{\text{S. pr.}}{\text{S. ov.}} = \frac{1}{10}$.

Le volume de chaque pronucléus étant

$$\frac{4}{3} \pi r^3 \text{ pr.} = \frac{4}{3} \pi \times 1728 = 7238 \text{ mm}^3,$$

les deux pronucléi ont un volume égal à

$$2 \left(\frac{4}{3} \pi \times 1728 \right) = 14476 \text{ mm}^3.$$

$$\text{Le RNP} = \frac{\text{V. 2 pr.}}{\text{V. ov.} - \text{V. 2 pr.}} = \frac{2 \left(\frac{4}{3} \pi \times 1728 \right)}{\left(\frac{4}{3} \pi \times 154854 \right) - 2 \left(\frac{4}{3} \pi \times 1728 \right)} = \frac{3456}{154854 - 3456} = \frac{1}{43,8}$$

(soit, en chiffres ronds $\frac{1}{44}$).

CONCLUSION

A la fin de la période d'accroissement, les échanges entre noyau et cytoplasme s'établissent de telle sorte qu'une surface nucléaire égale à 1 correspond à une surface cellulaire 5 fois plus grande [RNP (surf.) = 1/5]. Deux divisions de maturation se succèdent, éliminant une quantité négligeable de cytoplasme; il reste dans l'œuf un peu de chromatine; il y est entré une autre cellule, le spermatozoïde. Deux nouveaux noyaux se sont organisés : leur surface totale ne correspond qu'à la moitié de la surface du noyau ovulaire [RNP (surf.) = 1/10]. Le RNP (vol.) de l'œuf vierge étant 1/10,2, celui de l'œuf possédant deux pronucléi est 1/43,8. Alors que le volume du cytoplasme dans l'œuf vierge exigeait pour les besoins du métabolisme un volume déterminé de substance nucléaire, à ce même volume de cytoplasme dans l'œuf fécondé suffit un volume nucléaire 4,3 fois moindre (43,8 : 10,2 = 4,3).

Chaque pronucléus ayant un volume égal à 7238 mm³, le noyau ovulaire ayant un volume de 57906 mm³, chaque pronucléus ne vaut en volume que 7238/57906 = le 1/8 du noyau ovulaire. Les deux ensemble ne valent en volume que le quart de la vésicule germinative. L'œuf fécondé possède donc une quantité de substance nucléaire qui n'est que le quart de celle de l'œuf vierge.

Il est extraordinaire qu'un fait aussi évident n'ait pas attiré plus tôt l'attention des biologistes (et c'est un reproche que nous nous sommes adressé à nous-même). Il va de soi que nous avons essayé de vérifier l'exactitude de nos affirmations sur d'autres objets que l'Arion; les préparations d'œufs de cobaye, de souris, de rat, de chat et de chauve-souris nous permettent de confirmer nos résultats. Nous avons recherché et trouvé dans la littérature une preuve de la réalité des faits que nous avançons. KOSTANECKI (1898) la fournit par ses dessins, très soigneusement exécutés à la même échelle. Cet auteur a étudié la maturation et la fécondation chez un ver, *Myzostoma glabrum*. Les mensurations faites sur ses dessins démontrent clairement que le noyau de l'ovocyte, avant la première mitose de maturation, est quatre fois plus volumineux que les deux pronucléi pris ensemble. KOSTANECKI semble ne pas s'en être aperçu.

Rappelons ici l'affirmation que l'on trouve exprimée dans la plupart des traités d'embryologie : « Beide Vorkerne sind Halbkerne. » (ZIETZSCHMANN, 1924, pp. 49 et 50). La copulation, c'est-à-dire l'accolement des deux pronucléi, « équivaut à la reconstitution d'un noyau entier aux dépens des deux demi-noyaux mâle et femelle. » (BRACHET, 1921, p. 54, et 1935, p. 60). Tous les biologistes qui étudient la fécondation envisagent, en effet, les noyaux au seul point de vue des chromosomes qu'ils renferment, de leur nombre et de leur origine; ils ne tiennent aucun compte du volume ou de la surface de la masse nucléaire qui vit en symbiose avec le cytoplasme de l'œuf. VAN BENEDEN (1887, p. 28) s'exprime en ces termes : « L'élément nucléaire du zoosperme, aussi bien que l'ébauche du pronucléus femelle, ne sont donc, en se fondant sur le nombre des éléments chromatiques qu'ils représentent, que des demi-noyaux... Les deux éléments représentent ensemble un noyau complet. » En 1883 (p. 527) : « L'œuf pourvu de ses deux pronucléus se comporte comme une cellule unique et la somme des deux éléments nucléaires qu'il renferme équivaut à un noyau simple. La première cellule de l'embryon se trouve donc constituée dès le moment où les deux pronucléus sont formés. » Sans aucun doute, l'œuf fécondé est la première cellule de l'embryon; ses deux pronucléi équivalent à un noyau simple et celui-ci est complet au point de vue du nombre des chromosomes. Mais au point de vue du volume total du caryoplasme, comparé à celui de l'œuf vierge, les deux pronucléi ne valent ensemble qu'un quart de noyau, malgré le nombre normal somatique des chromosomes. DUBREUIL (1929, pp. 11 et 12) écrit également : « Le pronucléus mâle ne vaut que $N/2$ chromosomes; le pronucléus femelle ne vaut également que $N/2$ chromosomes. » Mais il s'abstient avec raison de leur accorder la valeur de demi-noyaux : nos mensurations prouvent que ce sont des huitièmes de noyau.

C'est une opinion généralement admise (voir *Traité d'Embryologie* de BRACHET, revu par DALCQ et GÉRARD, 1935, p. 73) que « l'œuf vierge est une cellule géante à rapport nucléo-plasmique très faible. La fécondation relève déjà ce rapport... » Ces deux affirmations méritent d'être soigneusement véri-

fiées. Nous avons constaté que l'œuf vierge d'Arion a un RNP (surfaces) égal à $1/5$ et un RNP (volumes) égal à $1/10,2$.

D'après GODLEWSKI (1925, p. 40), le RNP (vol.) pour l'œuf d'*Echinus* non mûr = $1/6,6$; au moment de la blastula, il est égal à $1/7$. Par contre, le RNP (vol.) de l'œuf mûr serait $1/400$. Dans un travail précédent (1918), GODLEWSKI arrive aux chiffres suivants, le calcul étant fait pour les volumes du noyau et du cytoplasme seul :

$$\begin{aligned} \text{Œuf non mûr d'Echinus : RNP} & \frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume du cytoplasme}} = \frac{41,5}{273} = \frac{1}{6,6} \\ \text{Œuf mûr d'Echinus : RNP} & \frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume du cytoplasme}} = \frac{1,1}{432} = \frac{1}{392} \end{aligned}$$

D'où il conclut (malgré une augmentation extraordinaire et inexplicable du cytoplasme) que le volume de la vésicule germinative s'est réduit de 41,5 à 1,1. Ce dernier chiffre ne représente certainement pas le volume du pronucléus femelle, mais l'amas de chromosomes restant dans l'œuf après la deuxième mitose de maturation. Or, ce conglomerat de chromatine n'est pas un noyau. GODLEWSKI néglige délibérément toutes les autres parties constituantes du caryoplasme et ne fait aucune mensuration de pronucléi.

Il serait exagéré de nier l'importance des chromosomes; mais, dans le noyau, peut-on accorder un rôle primordial à des éléments plutôt passifs, alors que le suc nucléaire constitue vraisemblablement la partie active de l'ensemble? Plus colorables que le reste du noyau, de forme bien définie, les chromosomes ont attiré l'attention au point que beaucoup d'embryologistes en ont fait les supports des caractères héréditaires de la cellule, et il en est qui considèrent un chromosome de forme spéciale comme la cause déterminante du sexe (n'en serait-il pas plutôt l'effet?). Cela rappelle les bioblastes d'ALTMANN, mitochondries de BENDA, qui ont été chargés jadis du fardeau héréditaire du cytoplasme. Ces grains sont aussi beaucoup plus colorables que le paramitome cytoplasmique qui les baigne et il y a des raisons pour admettre que, dans une préparation, « en général, ce qui est le moins vivant se colore le mieux. » (LAMS, 1936). Au point de vue héréditaire, les chondriosomes n'ont pas plus de valeur que les chromosomes. Nous partageons complètement l'opinion de DELLA VALLE et de BRACHET (1921, p. 45) : « Aucun doute n'est possible : dans une cellule qui n'est pas en division, la chromatine n'affecte pas dans le noyau la forme chromosomiale. Dès lors, cette forme prend la signification d'un état fonctionnel déterminé par certaines influences. Le nombre des chromosomes, leur aspect sont régis par la composition et l'état du cytoplasme dans lequel ils se trouvent (DELLA VALLE). » Nous pouvons même étendre ces conclusions en affirmant que le noyau tout entier est fonction du cytoplasme qui l'entoure : sa forme, ses dimensions, sa structure, la composition chimique de tout le caryoplasme (linine, chromatine, suc nucléaire, nucléoles, etc.) dépendent entièrement du cytoplasme. Non seulement le nombre et l'aspect des chromosomes, mais leur disposition et

leurs déplacements au cours de la mitose sont régis par l'état physico-chimique du cytoplasme. C'est également dans le cytoplasme qu'il faut chercher la cause de la mitose. Au cours de ce phénomène, on voit habituellement disparaître la membrane nucléaire et son contenu se mélanger au cytoplasme; les nucléoles et tous les éléments figurés semblent fondre; seuls apparaissent et persistent les chromosomes qui se divisent. Autour d'eux se reconstitue un noyau : telle est la règle générale. On en a conclu que toute cellule doit contenir un noyau; mais celui-ci ne doit pas nécessairement être visible. C'est ce qui arrive dans les spermatozoïdes vermiformes de *Murex brandaris*. Nous avons constaté (1934) qu'après la dernière mitose des spermatocytes, le caryoplasme reste dissous dans le cytoplasme de la spermatide; les chromosomes finissent par s'y désagréger de telle sorte que le spermatozoïde ne possède pas de noyau reconstitué; celui-ci existe, mais mélangé au cytoplasme, à l'état amorphe.

Nous nous sommes demandé si la quantité de chromatine, le volume total des chromosomes, après une mitose, en général, — et dans le cas de l'œuf d'Arion, après les deux mitoses de maturation, — pouvait avoir une influence sur le développement reconstitutif du pronucléus femelle. Nous savons que le nombre des chromosomes est réduit; après deux éliminations, il ne reste dans l'œuf que le quart (en volume) de la chromatine primitive. Ce quart représente un volume fort petit : on l'a cru suffisant pour reconstituer un demi-noyau. Or, nous venons de démontrer que le pronucléus femelle ne vaut qu'un huitième de noyau. La quantité de chromatine amenée par le spermatozoïde a un volume infiniment moindre que la chromatine femelle. Et cependant, les deux pronucléi ont rigoureusement la même taille. Au moment de la formation du premier fuseau de segmentation, les chromosomes mâles et femelles, en quantité égale, ont certainement un volume total plus grand que la chromatine mâle et femelle au début de la croissance des pronucléi (il y a eu synthèse de chromatine). Et néanmoins, le noyau de chaque premier blastomère a la même taille qu'un pronucléus. Dans la reconstitution du noyau après la mitose, la chromatine semble donc ne jouer qu'un rôle secondaire.

Des expériences de BOVERI (1905) ont cependant prouvé que des embryons d'oursin peuvent se développer aux dépens d'un fragment de cytoplasme ovarien anucléé, fécondé par un spermatozoïde ou d'un œuf parthénogénétique (LE BRETON et SCHAEFFER, 1923, p. 29); dans les deux cas, les larves hémicaryotiques ont des noyaux dont le volume n'est que la moitié de celui d'une larve ordinaire amphicaryotique; mais il y a deux fois plus de cellules et la larve a la même taille que la normale, ou bien il y a le même nombre de cellules et la larve n'a que la moitié de la normale. Des phénomènes analogues ont été observés dans les larves diplocaryotiques, ayant des noyaux dont le nombre des chromosomes est le double de la normale. Dans aucun cas, le RNP n'est troublé. Mais ces conclusions s'appliquent à des gastrulas assez avancées, composées de cellules qui ont dépassé le stade de la segmentation. Ce ne sont plus des blas-

tomères à la recherche d'un RNP normal, mais déjà des cellules somatiques possédant leur RNP définitif; celui-ci reste invariable. Aucune règle déduite des observations concernant la mitose normale n'est applicable à cette période de transition, qui s'étend depuis les mitoses de maturation jusqu'à la fin de la première segmentation.

Après les deux mitoses de maturation, il y a dans le cytoplasme de l'œuf un trouble tellement profond qu'il ne lui est plus possible de régénérer, autour de ce qui reste comme chromatine femelle, un noyau en équilibre avec son volume et sa surface cellulaires. Le spermatozoïde, qui avait subi les mêmes réductions de chromatine, n'est pas en état de compenser cette déficience. Tout ce que le cytoplasme ovulaire est encore capable de réaliser, c'est une synthèse nucléaire qui a la valeur (en volume) de deux huitièmes de noyau. Malgré cette insuffisance de substance nucléaire, qui a comme conséquence un RNP qui exclurait la possibilité d'une mitose dans une cellule somatique ordinaire, l'œuf fécondé se divise; il est vrai qu'il n'augmente pas de volume. L'équilibre du RNP ne sera cependant pas encore réalisé après la première mitose de segmentation: c'est ce que prouvent les mensurations que nous avons effectuées sur les deux premiers blastomères d'*Arion*, au moment qui précède la deuxième mitose de segmentation, quand les noyaux ont leur taille maximale. Ces deux cellules ayant ensemble le même volume que l'œuf fécondé, on peut exprimer le volume de chacune d'elles par la formule

$$\text{Vol. bl.} = \frac{\frac{4}{3} \pi R^3 \text{ ov.}}{2} = \frac{\frac{4}{3} \pi \times 154854}{2} = \frac{648653,3}{2} = 324327 \text{ mm}^3.$$

Le volume du noyau du premier blastomère est le même que celui d'un pronucléus, les deux sphères ayant un rayon de même longueur:

$$\text{Vol. n. bl.} = \frac{4}{3} \pi r^3 \text{ bl.} = \frac{4}{3} \pi \times 1728 = 7238 \text{ mm}^3.$$

$$\text{Le RNP} \frac{\text{Vol. n. bl.}}{\text{Vol. bl.} - \text{Vol. n. bl.}} = \frac{7238}{324327 - 7238} = \frac{7238}{317089} = \frac{1}{43,8} \left(\text{en chiffres ronds } \frac{1}{44} \right).$$

La surface de chaque blastomère est égale à la moitié de la surface de l'œuf augmentée de l'aire d'un cercle (plan de séparation entre les deux blastomères)

$$\text{Surf. bl.} = \frac{4 \pi R^2 \text{ ov.}}{2} + \pi R^2 \text{ ov.} = 3 \pi R^2 \text{ ov.} = 3 \pi \times 2884 = 27181 \text{ mm}^2.$$

La surface du noyau de chaque blastomère est la même que celle d'un pronucléus:

$$\text{Surf. n. bl.} = 4 \pi r^2 \text{ bl.} = 4 \pi \times 144 = 1810 \text{ mm}^2.$$

$$\text{Le RNP} \frac{\text{Surf. n. bl.}}{\text{Surf. bl.}} = \frac{4 \pi \times 144}{3 \pi \times 2884} = \frac{4}{3} \times \frac{1}{20} = \frac{1}{15}.$$

Chacun des premiers blastomères contient donc un noyau qui a le $1/44$ du volume de son cytoplasme et une surface égale au $1/15$ de la surface de la cellule.

Toutes proportions gardées, si l'on compare l'œuf vierge au premier blastomère, on constate que le noyau de ce dernier a un volume plus de quatre fois trop petit ($1/10,2$ et $1/44$) et une surface trois fois trop petite ($1/5$ et $1/15$) pour réaliser le même équilibre que celui qui existe dans l'œuf vierge. Si l'on compare l'œuf fécondé au premier blastomère, on remarque que le RNP, au point de vue volume, reste identique ($1/44$), mais que le RNP, au point de vue surface, est notablement diminué ($1/10$ et $1/15$).

GODLEWSKI (1918), étudiant le RNP au début de la segmentation, arrive à la conclusion que le passage de l'œuf fécondé au stade de deux blastomères n'est pas accompagné d'un accroissement de l'appareil nucléaire sous le rapport du volume et de la surface. S'agit-il de l'appareil nucléaire représenté par un noyau dans un blastomère ou par les deux, considérés comme un ensemble? GODLEWSKI ne fournit aucune précision à cet égard. Chez *Arion*, la chose est évidente : le diamètre du noyau dans chaque premier blastomère est égal à celui d'un pronucléus; les volumes et les surfaces de ces deux sphères sont donc identiques. Aussi bien pour l'œuf fécondé que pour le premier blastomère, le RNP (vol.) est $1/44$, mais le RNP (surf.) pour l'œuf fécondé est $1/10$, tandis que pour le blastomère il est $1/15$. Si la quantité de matière nucléaire dans les deux cellules est proportionnellement restée la même, au point de vue volume, par contre, dans le blastomère, cette quantité n'équilibre plus, par la surface qu'elle présente au contact du cytoplasme, une surface cellulaire en contact avec le monde extérieur, proportionnellement plus grande (15) que celle qui existe dans l'œuf fécondé (10).

Un tableau comparatif des RNP dans l'œuf vierge, l'œuf fécondé et le premier blastomère rend toutes ces différences particulièrement saisissantes :

RNP, au point de vue volume (en chiffres ronds), dans l'œuf vierge : $1/10,2$; l'œuf fécondé : $1/44$; le premier blastomère : $1/44$.

RNP, au point de vue surface, dans l'œuf vierge : $1/5$; l'œuf fécondé : $1/10$; le premier blastomère : $1/15$.

CONCLUSION

Alors qu'à la surface de l'œuf vierge correspond une surface nucléaire 5 fois plus petite que la sienne, à la même surface de l'œuf fécondé correspond une surface nucléaire 10 fois plus petite; dans le premier blastomère, la surface nucléaire est 15 fois plus petite que celle de la cellule : le RNP, calculé en raison de la surface, révèle donc un déséquilibre très accentué en faveur du cytoplasme. Alors que le volume de l'œuf vierge est équilibré par un volume nucléaire $10,2$ fois plus petit, à ce même volume de l'œuf fécondé doit suffire

un volume nucléaire 44 fois plus petit; dans le premier blastomère, également, au volume du cytoplasme correspond un volume nucléaire 44 fois plus petit.

Nous aurions voulu poursuivre chez *Arion* les mensurations des blastomères suivants, aux stades 4, 8, 16, etc... Malheureusement, dès la deuxième mitose, les cellules deviennent inégales; les mitoses se succèdent asynchroniquement, et nous ignorons le nombre des blastomères au moment où le découpage de l'œuf fécondé a pris fin, c'est-à-dire quand la segmentation est terminée. Tous les blastomères de la morula méritent alors le nom de cellules somatiques et celles-ci présentent toutes un RNP normal, que nous pouvons estimer être le même que celui de l'ovocyte au cours de sa période d'accroissement [$1/5$ (surfaces) et $1/10,2$ (volumes)].

Les constatations que nous avons faites n'infirmement pas celles qui sont à la base de nos connaissances de l'ontogénèse, c'est-à-dire la succession des phénomènes telle qu'elle a été établie et vérifiée par une génération d'embryologistes; mais, par les nouvelles précisions qu'elles apportent, l'interprétation qu'ils en ont donnée ne semble plus aussi simple qu'ils se l'imaginaient. Il est peut-être prématuré de généraliser les faits que nous avons signalés; nous en attendons la confirmation chez une multitude d'animaux différents.

Nous attirons encore l'attention sur le fait que, dans un noyau, il faut envisager l'ensemble du caryoplasme et ne pas attacher une importance exclusive aux chromosomes. Le nombre de ces éléments présente une fixité relative; mais il est prouvé que si le noyau en possède trop peu, leur nombre peut s'accroître, au cours de mitoses successives, jusqu'à atteindre le chiffre moyen, caractéristique de l'espèce animale en question. S'il y en a trop, le surplus est éliminé au cours d'une mitose; le fait a été prouvé à la suite d'expériences d'hybridation. Ce phénomène de régulation est resté jusqu'ici mystérieux. Sans aucun doute, « il faut, pour qu'une ontogénèse se déroule harmonieusement, que l'œuf fécondé ait un stock de chromosomes suffisant; c'est le spermatozoïde qui apporte à l'œuf mûr le complément qui lui est nécessaire. » (BRACHET, 1935, p. 67). Nous avons montré que ce stock, réellement nécessaire et suffisant, est englobé, dans le cytoplasme ovulaire, au sein de sphères nucléaires, dont la taille ne répond pas à celle dont la même quantité de cytoplasme avait besoin pour vivre avant la fécondation. Ce fait est-il en rapport avec le métabolisme cellulaire? Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible d'en fournir une explication plausible.

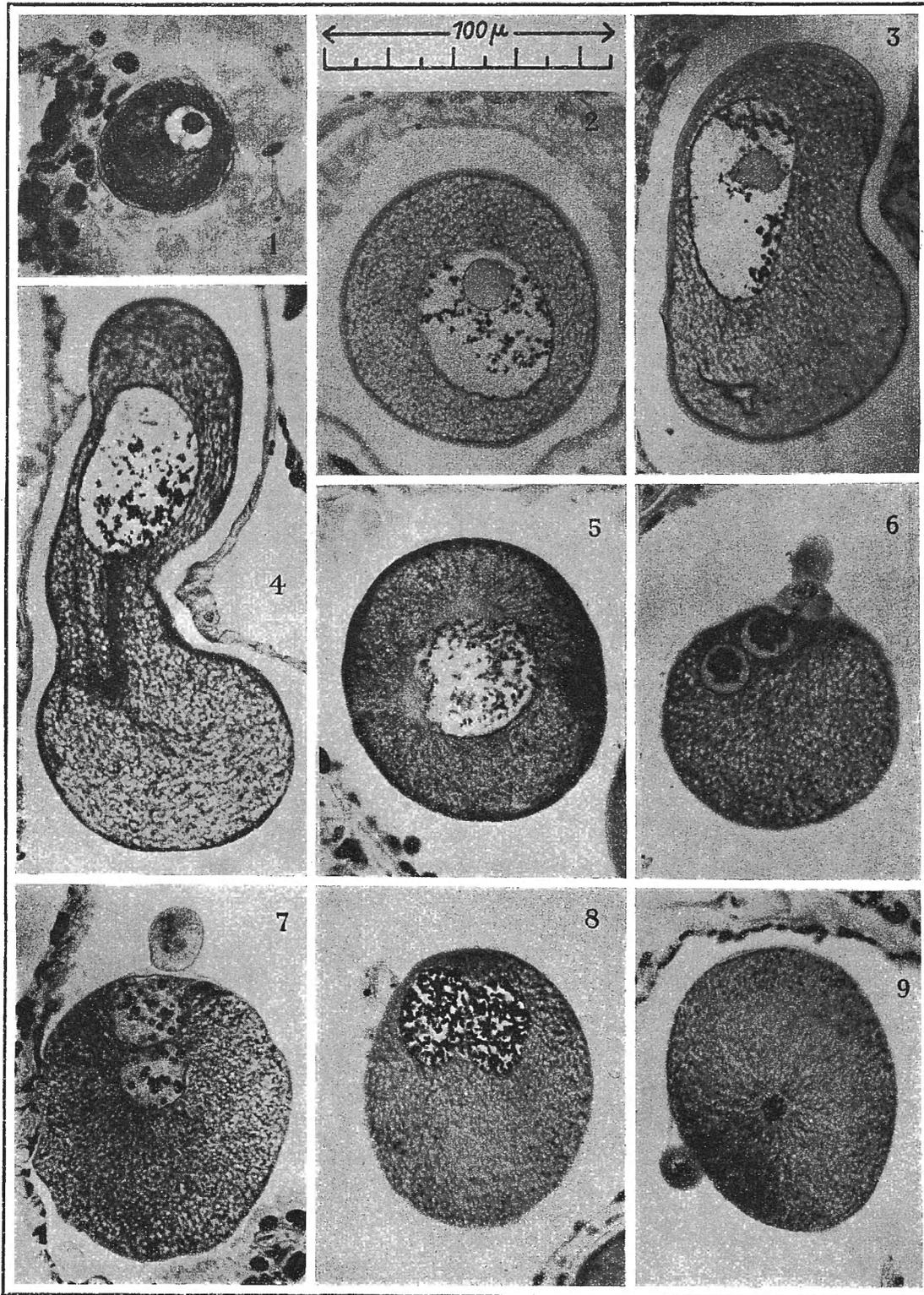
Laboratoire d'Histologie et d'Embryologie de l'Université de Gand.

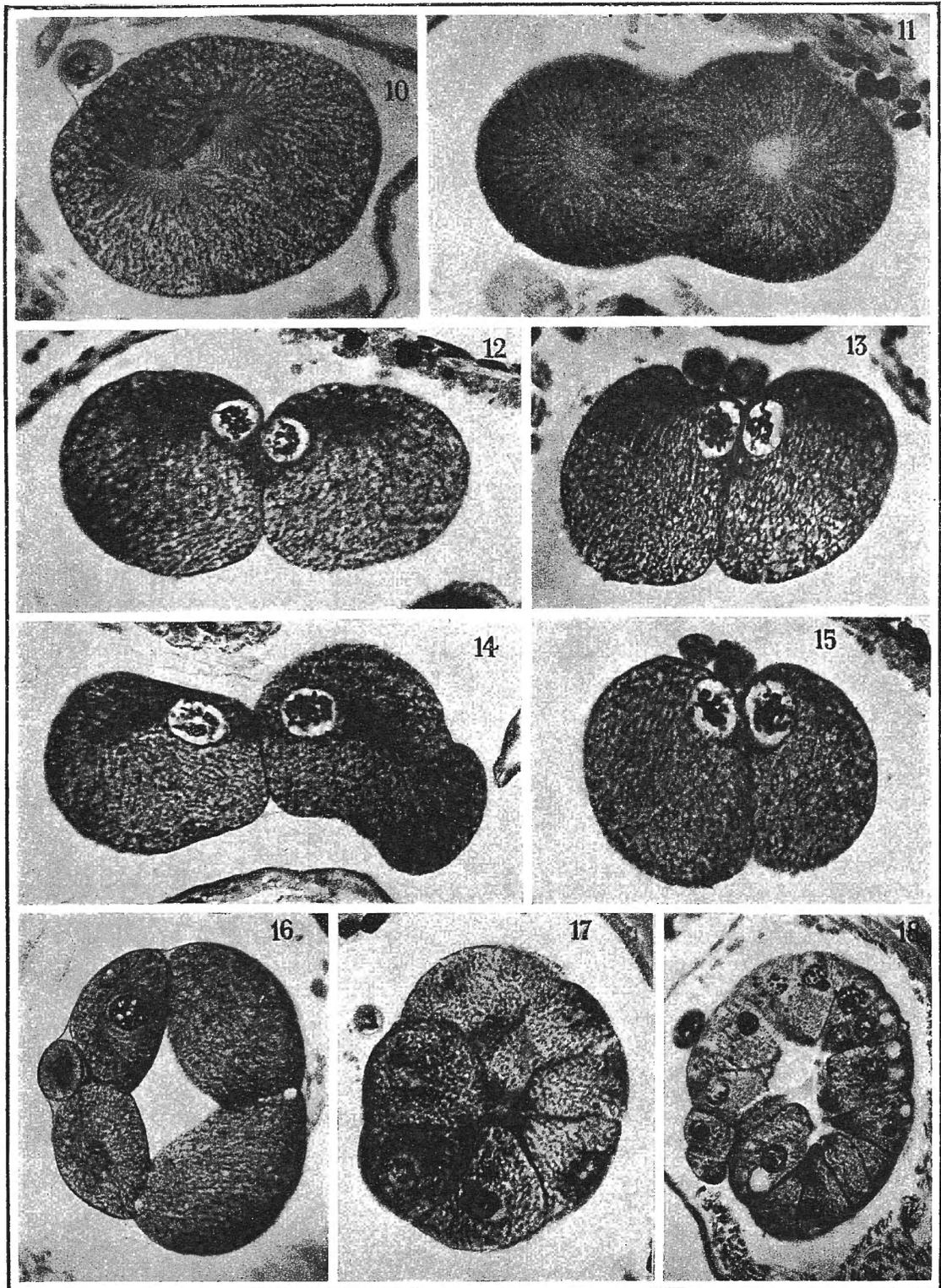
AUTEURS CITES

- BOVERI, Zellenstudien, Heft 5. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Iena, Fischer, 1905.
- BRACHET, Traité d'Embryologie des Vertébrés. Paris, Masson, 1921. Id. (revu par Daleq et Gérard), 1935.
- DUBREUIL, Leçons d'Embryologie humaine. Paris, Vigot, 1929.
- ERDMANN, Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigeli. (*Arch. für Zellforsch.*, Bd. 2, 1908.)
- GODLEWSKI, Der Eireifungsprozess im Lichte der Untersuchung der Kernplasmarelation bei Echinodermkeimen. (*Arch. für Entw. Mech.*, Bd. 44, 1918.)
- Les échanges nucléo-plasmiques. (*Réun. plén. Soc. de Biol.*, 24 avril 1925.)
- HERTWIG, Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse. (*Biol. Centralbl.*, Bd. 23, 1903.)
- KOSTANECKI, Die Befruchtung des Eies von *Myzostoma glabrum*. (*Arch. für mikr. Anat.*, Bd. 51, 1908.)
- LAMS, Recherches sur l'œuf d'*Arion empiricorum* (Fér.). (*Mém. publ. par la Cl. des Sc. de l'Acad. roy. de Belg.*, t. II, 1910.)
- L'amorphisme nucléaire au cours de la spermatogénèse atypique de *Murex brandaris* L. (*C. R. Assoc. des Anat.*, 1934.)
- Étude des caractères permettant de différencier la cellule vivante de celle atteinte de nécrobiose. Livre jubil. en l'honneur du Prof. M. Athias. (*Arch. port. des Sc. biol.*, 1936.)
- LE BRETON et SCHAEFFER, Variations biochimiques du rapport nucléo-plasmique au cours du développement embryonnaire. Paris, Masson, 1923.
- VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation (*Ascaris megalocephala*). (*Arch. de Biol.*, t. IV, 1883.)
- VAN BENEDEN et NEYT, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocephalé. (*Bull. Acad. roy. de Belg.*, t. XIV, n° 8, 1887.)
- ZIETZSCHMANN, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere. Berlin, Schoetz, 1924.

EXPLICATION DES PLANCHES

Les deux planches jointes à ce travail se composent de photographies de coupes d'ovules vierges et fécondés et de blastomères d'*Arion empiricorum*. Malgré les centaines de cellules examinées, il n'a pas toujours été possible de trouver des coupes de sphères (noyau et cellule) parfaitement arrondies et présentant toutes deux leur diamètre maximal sur une même coupe. Il est rarissime d'observer deux blastomères sectionnés au niveau de leur plus grand diamètre et contenant en même temps chacun un noyau coupé exactement en son milieu (photo 12). Nous n'avons pas réussi à trouver une coupe réunissant ces conditions et où les noyaux, au maximum de leur volume, avaient la taille des pronucléi. Lorsqu'il y a quatre blastomères, les chances de trouver sur une coupe les quatre noyaux dans chaque cellule diminuent dans des proportions énormes.





Nous nous sommes évertué à photographier, avant tout, les noyaux à l'endroit où ils présentaient leur plus grande surface de section. Le lecteur ne peut donc point, sans commettre d'erreur, mesurer les dimensions du noyau et de la cellule en se servant de nos photographies et établir ainsi un RNP. Il eût été plus simple de faire des dessins de reconstitutions de coupes; les images auraient été fort démonstratives; mais nous avons estimé qu'elles n'auraient pas présenté le caractère documentaire que nous nous efforçons de souligner dans le cas présent.

Nous remercions particulièrement notre assistant, Dr G. VANDEBROEK, qui nous a obligeamment aidé à la confection des négatifs. Aucune photographie n'a été retouchée.

Quelques mots d'explication rendront les images plus compréhensibles.

La photo 1 représente la coupe d'un jeune ovocyte d'*Arion* pendant la période d'accroissement; on y remarque le noyau excentrique contenant un gros nucléole nucléinien; le cytoplasme se compose d'une masse centrale enveloppée d'une couche filamenteuse. Dans les photos 2, 3 et 4 d'ovules à la fin de leur accroissement, le noyau est gigantesque; le nucléole est devenu plasmatique. La photo 4 est un bel exemple de la plasticité de l'œuf: en glissant dans un canal étroit, il devient cylindrique; son noyau se déforme. Collé contre la couche des cellules folliculeuses d'où l'ovule s'est détaché (photo 2, partie supérieure), on distingue la tête punctiforme d'un spermatozoïde, auquel fait suite un fragment de flagelle. Le spermatozoïde pénètre dans l'ovule avant la première mitose de maturation; à deux endroits, dans le cytoplasme de l'ovule de la photo 3, on remarque des filaments enchevêtrés, coupes de la queue du spermatozoïde. L'ovule de la photo 5 contient un noyau à surface bosselée; la coupe passe à travers deux masses protoplasmiques claires adjacentes au noyau et contenant les sphères de la première mitose de maturation. Dans la masse supérieure, on distingue un centriole. C'est à ce moment que le noyau a son plus grand volume. Photo 6: le premier globule polaire est expulsé; le second est encore attaché à l'œuf, au niveau du pronucléus femelle. Le pronucléus mâle est dans le voisinage immédiat de ce dernier. La photo 7 montre que ces deux pronucléi se sont accrûs. C'est au stade représenté dans la photo 8 qu'apparaissent les sphères attractives de la première mitose de segmentation; les membranes nucléaires des pronucléi disparaissent partiellement. Que reste-t-il de ces volumineuses sphères au moment de la mitose? Un amas minuscule de chromosomes, dont la photo 9 donne une vue polaire.

Les photos 10 et 11 montrent deux stades successifs à la fin de la première mitose de segmentation; les noyaux se constituent. Le corpuscule intermédiaire ébauché (photo 11) est encore visible entre les deux blastomères de la photo 12. Les images 12, 13, 14 et 15 représentent deux blastomères dont les noyaux n'ont pas encore atteint leur taille définitive. Dans la photo 16, on voit les quatre premiers blastomères, deux petits et deux grands, délimitant une cavité de segmentation. Cette dernière n'est pas visible sur la photo 17 d'une morula à seize blastomères. La blastula de la photo 18 se compose d'un nombre considérable de blastomères; son volume global n'est pas plus grand que celui d'un œuf fécondé; le RNP normal, propre aux cellules somatiques, n'est pas encore atteint.

STUDIEN ÜBER HETEROSPERME SEEIGELMEROGONE NEBST BEMERKUNGEN ÜBER EINIGE KEIMBLATTCHIMÄREN

VON

SVEN HÖRSTADIUS (Stockholm).

INHALTSVERZEICHNIS

A. EINLEITUNG	803
I. Der Kern als Vererbungsträger	803
II. Versuche über plasmatische Vererbung	805
a) Ueber reziproke Bastardierungen... ..	806
b) Versuche mit unvollständiger Ausschaltung	808
c) Merogonieversuche	809
1. An Echinodermen	810
2. An Amphibien	813
3. Botanische Merogone	814
B. PROBLEM UND METHODIK... ..	814
C. VORVERSUCHE MIT VERSCHIEDENEN ARTKOMBINATIONEN	822
I. <i>Sphaerechinus granularis</i> — <i>Paracentrotus lividus</i> oder <i>Psammechinus microtuberculatus</i>	822
II. <i>Psammechinus miliaris</i> — <i>Echinus esculentus</i>	823
III. <i>Psammechinus miliaris</i> — <i>Paracentrotus lividus</i>	823
D. SYSTEMATISCHE STELLUNG DES <i>Paracentrotus lividus</i> UND <i>Psammechinus microtuberculatus</i>	824
E. DIE NORMALE ENTWICKLUNG DER KÖRPERSTÄBE	825
I. <i>Psammechinus microtuberculatus</i>	825
II. <i>Paracentrotus lividus</i>	828
III. Vergleich der beiden Arten... ..	832
F. HYBRIDEN	833
I. <i>Psammechinus microt.</i> ♀ × <i>Paracentrotus liv.</i> ♂	833
II. <i>Paracentrotus liv.</i> ♀ × <i>Psammechinus microt.</i> ♂	835

G. HOMOSPERME MEROGONE	836
I. <i>Psammechinus microt.</i> Zytoplasma + <i>Psammechinus microt.</i> Kern.	837
II. <i>Paracentrotus liv.</i> Zytoplasma + <i>Paracentrotus liv.</i> Kern.	839
H. HETEROSPERME MEROGONE	839
I. <i>Paracentrotus liv.</i> Zytoplasma + <i>Psammechinus microt.</i> Kern.	839
II. <i>Psammechinus microt.</i> Zytoplasma + <i>Paracentrotus liv.</i> Kern.	842
I KEIMBLATTCHIMÄREN NORMALER KEIME + HETEROSPERMER MEROGONE.	844
I. Präsumtives Ektoderm <i>Parac.</i> + Mikromeren aus <i>Parac.</i> Zytopl., <i>Psamm.</i> Kern.	844
II. Präs. Ektoderm, Entoderm, Mesoderm und sekundäres Mesenchym <i>Parac.</i> + Mikromeren /Skelettbildnerzellen/ <i>Parac.</i> Zytopl., <i>Psamm.</i> Kern... ..	845
III. Präs. Ektoderm <i>Psamm.</i> + Mikromeren <i>Psamm.</i> Zytopl., <i>Parac.</i> Kern... ..	845
K. KRITISCHE BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE DER KAPITEL E-I.	847
I. Wärmeversuche an <i>Paracentrotus</i>	849
II. Beobachtungen an Körperstäben in Halblarven	851
L. UEBER EINIGE KEIMBLATTCHIMÄREN... ..	858
I. Meridionalhälften <i>Psammechinus microt.</i> + <i>Paracentrotus liv.</i>	859
II. Gesamtes präs. Ektoderm <i>Psamm. microt.</i> + gesamtes präs. Ento- mesoderm <i>Paracentrotus liv.</i>	861
III. Präsumtives Ektoderm einer Spezies + Mikromeren einer anderen. /Versuche mit <i>Psamm. microt.</i> , <i>Parac. liv.</i> , <i>Sphaerechinus granu-</i> <i>laris</i> und <i>Echinocardium cordatum</i>	862
IV. Schlussfolgerungen und Diskussion	865
M. DISKUSSION DER ERGEBNISSE	869
N. ZUSAMMENFASSUNG	875
O. LITERATURVERZEICHNIS	877

A. — EINLEITUNG

Vor einigen Jahren habe ich in einer kurzen vorläufigen Mitteilung (1932) über Versuche mit heterospermen Seeigelmerogonen berichtet. Diese Larven, die also aus Zytoplasma einer Spezies und Kern einer anderen bestanden, wurden so weit gezüchtet, dass ein Speziesmerkmal zum Vorschein kam. Es stellte sich heraus, dass das fragliche, positive Merkmal durch den Spermiumkern bedingt wurde, aber überraschenderweise auch, dass dieser Charakter ausserdem, obwohl schwächer, durch das Zytoplasma überführt werden konnte. Dieses Ergebnis wollte ich in den folgenden Jahren weiter nachprüfen. Keine andere Artkombination war aber so günstig wie die von mir in Neapel verwendete: *Paracentrotus lividus* und *Psammechinus microtuberculatus*. Inzwischen habe ich in der Literatur einige Angaben gefunden, nach welchen es fraglich scheint, ob der studierte Charakter als artscheidendes Merkmal zuverlässig sei. Hierüber wurden im Sommer 1935 neue Beobachtungen gemacht. Es stellte sich dabei heraus, dass Gebilde, welche dem betreffenden, für *Psammechinus microtuberculatus* kennzeichnenden Merkmal ähneln, unter gewissen experimentell abgeänderten Verhältnissen in Larven von *Paracentrotus* hervorgerufen werden können. Hat es da einen Sinn, die Ergebnisse ausführlich vorzulegen? Ich glaube es, und zwar aus mehreren Gründen. Es steht doch fest, dass die fraglichen Gebilde bei meinen Versuchen in Neapel 1931-1932 unter den damals gegebenen Bedingungen weder in den Kontrollkulturen, noch in den homospermen Merogonen von *Paracentrotus* auftraten, wie sie auch sonst bei guten Entwicklungsbedingungen es nicht tun. Deshalb dürften die Versuche doch etwas besagen. Schon die Tatsache, dass es gelang, die heterospermen Merogone zu freischwimmenden Larven zu züchten, die befähigt waren, Nahrung aufzunehmen, scheint mir eine ausführliche Schilderung der Ergebnisse zu rechtfertigen. Dies um so mehr, als entsprechende Versuche bei den Amphibien bis jetzt gescheitert sind. Schliesslich sei daran erinnert, dass viele von den ersten experimentellen Untersuchungen über die Rolle von Kern und Zytoplasma bei der Vererbung an Seeigeln ausgeführt wurden (BOVERI, HERBST u. a.). Weitere Untersuchungen an demselben Material dürften vielleicht auch aus diesem Grunde von Interesse sein.

I. — Der Kern als Vererbungsträger.

Die herrschende Auffassung, dass der Kern der Geschlechtszellen und nicht ihr Zytoplasma oder beide, die elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen überträgt, wurde zuerst durch folgende Erwägungen gewonnen. Die Nachkommen erben im allgemeinen gleich viel von den Eltern, und die beiden Arten von Geschlechtszellen sind gleichwertig betreffs ihres Vererbungsver-

mögens. Da nun bloss die Kerne, und besonders die Chromosomen, im Ei und Spermium einander ähnlich, dagegen die vorhandenen Zytoplasmamengen ungeheuer verschieden sind, und da man in den Reifungsteilungen einen Prozess fand, durch welchen eine Verdoppelung der Vererbungssubstanz bei der Befruchtung verhütet wird, bildete sich die Anschauung heraus, dass nur der Kern, und besonders die Chromosomen, als Vererbungsträger in Betracht kommen könnten. Gegen diese Schlussfolgerungen wurden jedoch mehrere Einwände erhoben, siehe HERBST, 1926, S. 992.

Ausser diesen auf spekulativen Wege gewonnenen Indizien für die Lokalisation der Erbanlagen im Kern liegt auch eine Reihe von experimentellen Beweisen vor. Zuerst sind die von BOVERI und HERBST an Seeigeln angestellten Versuche zu erwähnen. Wenn der Spermakern, statt mit dem weiblichen Vorkern, erst mit einem der Blastomerenkerne verschmilzt, wird ein Teil der Larve haploid, mit nur mütterlicher Kernsubstanz, der andere Teil diploid, mit sowohl väterlicher als mütterlicher Kernsubstanz (BOVERI, 1888). HERBST (1907, 1909, 1912) fand in solchen Bastarden, dass die kleinkernigen, haploiden Teile der Larven rein mütterliche Eigenschaften zeigten, während das Skelett der diploiden Bezirke eine deutliche Bastardnatur hatte. Dieser Versuch beweist, nach HERBST, dass es eben der Kern ist, und nicht die übrigen Teile des *Spermiums*, der als Vererbungssubstanz des Spermiums wirkt, denn das Zentrosoma, das Mittelstück und der Schwanz können aus verschiedenen Gründen nicht in Frage kommen, vgl. HERBST, 1926, s. 1000.

Wir wenden uns nun Versuchen zu, die den Beweis erbringen, dass auch im *Ei* der Kern und nicht das Zytoplasma die Vererbungssubstanz beherbergt. Nach Behandlung unbefruchteter *Sphaerechinus*-Eier mit CO₂ oder NH₃ traten Spindeln, aber nur Monasterbildungen auf. Es konnten Eier mit verdoppeltem oder vierfach vergrössertem Kern entstehen. Nach artfremder Besamung zeigten die Larven eine ausgesprochene Matroklinie. Die väterlichen Chromosomen waren nicht eliminiert worden. Die Verschiebung der Vererbungsrichtung musste also auf der grösseren Menge der mütterlichen Kernsubstanz beruhen (HERBST, 1906, 1909, 1913, 1926; HINDERER, 1914; LANDAUER, 1922). Gelegentlich gefundene Rieseneier, mit sowohl Zelleib als Kern von doppelter Grösse, wurden kreuzbefruchtet (BOVERI, 1914; HERBST, 1914). Die Bastarde waren viel mutterähnlicher als solche aus normalgrossen Eiern, und zwar in demselben Masse wie die obenerwähnten Monaster-Eier mit verdoppeltem Kern. Da nun der Zelleib bei diesen letzteren von normaler Grösse, bei jenen aber verdoppelt ist, die Kerne aber von gleicher (doppelter) Grösse sind, kann daraus gefolgert werden, dass die Vererbungsrichtung durch die Quantität der Geschlechtskerne bestimmt wird. Auch durch einen Vergleich von Bastardlarven aus isolierten Furchungszellen mit gleichgrossen Bastardlarven, welche aus Eifragmenten gewonnen wurden, die erst nach der Isolierung befruchtet wurden, wies BOVERI (1914) nach, dass die Grösse des mütterlichen Zytoplasmas ohne Bedeutung für die Vererbungsrichtung ist, denn in

diesen beiden Fällen wird die Relation von Ei- zu Spermazytoplasma verschieden, während das Verhältnis Eikern : Spermakern in beiden Fällen 1 : 1 ist.

Eine bedeutsame Stütze für die Auffassung, dass die Vererbungssubstanz im Kern zu suchen ist, wird vom Mendelismus und der Chromosomenforschung geliefert, indem wir bekanntlich im Kern morphologische Vorgänge verfolgen können, welche in direkte Beziehung zu dem Erbgang bei Kreuzungen gesetzt werden können.

II. — Versuche über plasmatische Vererbung.

Im Zytoplasma hat man vergebens nach Gebilden gesucht, die, wie die Chromosomen im Kern, die Anforderungen erfüllen, welche man an ein Substrat für mendelnde Faktoren stellen muss. Das eigentliche Zytoplasma, und mit ihm die in ihm liegenden Mitochondrien, wird ja in ungeheuer verschiedenen Mengen auf Eizelle und Spermium verteilt. Wie der Kern durchläuft auch der Golgische Binnenapparat bei der Zellteilung einen besonderen Teilungsvorgang, die sog. Dictyokinese, wobei die netzförmigen Gebilde in kleine Stückchen zerfallen. Die Verteilung dieser kleinen Elemente scheint aber nicht streng gleichförmig zu erfolgen. Ausserdem hat man bei den Pflanzen nicht mit Sicherheit homologe Gebilde nachweisen können, und schliesslich fehlt der Golgiapparat oft bei reifen Spermien (obwohl in den früheren Stadien der Spermienentwicklung vorhanden) (vgl. JACOBS, 1927). Aus diesen Gründen kann auch der Golgiapparat nicht als Träger mendelnder Vererbung in Frage kommen.

Nach alledem, was wir oben angedeutet haben, scheint es also unwiderleglich bewiesen, dass die Vererbung der mendelnden Eigenschaften durch die Chromosomen bedingt ist. Es fehlt aber auch nicht an Angaben, die dem Zytoplasma eine grössere oder geringere Rolle bei der Ueberführung der elterlichen Merkmale zuerteilen. Während die Anhänger des sog. Kernmonopols die Chromosomengarnitur, das Genom (Winkler), als Vererbungsträger ansehen, sprechen andere von einem genetischen Element des Zytoplasmas, dem Plasmom (Fr. von Wettstein) oder den Plasmagenen (Winkler). Wenn von einem Kernmonopol gesprochen wird, kann aber nicht gemeint sein, dass der Kern allein für die Vererbung verantwortlich sei. Der Kern allein kann nichts leisten, das Zytoplasma ist das Substrat, in welchem durch den Einfluss der Kerngene die Differenzierung realisiert wird. Die Bedeutung des Plasmas in dieser Hinsicht wird nun durch den Umstand unterstrichen, dass ein Kern, der in ein allzu fremdes Plasma hineingelangt, nicht einen typischen Ablauf der Entwicklungsvorgänge realisieren kann.

Die Ergebnisse, die eine ev. plasmatische Vererbung zeigen sollen, wurden auf zwei Wegen gewonnen, teils durch den verschiedenen Ausfall reziproker Bastardierungen, teils durch Versuche, den Kern der einen Art und das Zytoplasma der anderen mehr oder weniger auszuschalten.

A) ÜBER REZIPROKE BASTARDIERUNGEN

Nicht immer fallen reziproke Bastardierungen gleich aus. Wenn die Kerne gleich sind, muss die Ursache dazu im Plasma oder seinen Einschlüssen liegen. Wir sehen hier von den Fällen von Scheinvererbung (Correns) ab, wo chemische Stoffe oder Symbionten direkt mit dem Ei-Plasma auf das neue Individuum übertragen werden. Bei den weiss-grünen Mosaikpflanzen hat CORRENS (1928) gefunden, dass die Buntheit auf einer direkten Uebertragung von Plastiden, gesunden und kranken, beruhen, oder dass es sich um echte Vererbung handeln kann. Dazwischen stehen aber ausserdem solche Fälle, wo die primäre Ursache der Buntheit wahrscheinlich in einem krankhaften Zustand des Plasmas liegt, welcher direkt weitergegeben wird. Die Plasmawirkung bestünde also hier in einem krankhaften Zustand. Eine angebliche Plasmawirkung auf Plastiden könnte so gedeutet werden, dass die Plastiden, die von der Mutter kommen, nicht unter dem Hybridenkern gut arbeiten können (EAST 1934).

Unter den Tieren sind nicht viele Fälle von tatsächlicher Plasmawirkung bei reziproken Bastarden bekannt. KÜHN (1927) fand aber bei der Schlupfwespe *Habrobracon juglandis*, dass in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen die Pigmentierung ausser von Kerngenen auch von der Beschaffenheit des Zytoplasmas abhängt. Schon früher hatte GOLDSCHMIDT (1911-1913, 1924 ausführlich veröffentlicht) Aehnliches betreffs der Raupenzeichnung von *Lymantria dispar* gefunden. Die geographischen Rassen von *Lymantria dispar* sind verschieden. Wenn das Zytoplasma der gekreuzten Rassen gleich ist, mendeln die Eigenschaften, wenn ungleich, zieht das Zytoplasma der Phänotypus in seine Richtung. Auch andere genkontrollierte, quantitative Eigenschaften, wie die Dauer der Ueberwinterungszeit von der Eiablage bis zum Ausschlüpfen der Larve, die Dauer der Larvenzeit, die Geschwindigkeit der Differenzierung der Gonaden, werden vom Plasma beeinflusst (Goldschmidt). Auch die Geschlechtsbestimmung hängt vom Zytoplasma ab. In *Lymantria* werden die ♀-Faktoren von der Mutter vererbt; durch Kreuzungsserien konnte Goldschmidt nachweisen, dass dies nicht auf dem Y-Chromosom, sondern auf dem Zytoplasma beruht. Es handelt sich um einen zytoplasmatischen Zustand, der in verschiedenen Rassen ungleich stark ist und deshalb auf die in den Chromosomen gelegenen geschlechtsbestimmenden Faktoren mehr oder weniger stark einwirkt.

Unter den Pflanzen sind viele Fälle von ungleichen reziproken Bastarden beschrieben. Die wichtigsten werden hier kurz gestreift. Ausführlichere, zusammenfassende Darstellungen findet man bei CORRENS 1928, F. VON WETTSTEIN 1927b, EAST 1934 und GOLDSCHMIDT 1934.

Eine deutliche Matroklinie, die sich in der Blattbreite, in der Verzweigung, in dem Verhalten der Stengelspitze, in den Blumenblättern und den Antheren sowie im Fertilitätsgrad äussert, wurde bei reziproken Hybriden einiger *Epilobium*-Arten gefunden (Lehmann, Renner, Kupper, Schwemmle, Geith, Åkermann,

Michaelis, 1933). Ähnliches gilt für Kreuzungen zwischen *Vicia faba major* und *V. f. minor* (SIRKS 1931). EAST (1934) bemerkt jedoch in seinem Referat, dass die erhaltenen Unterschiede nicht als Beweis für eine Plasmenwirkung im Sinne v. Wettsteins gedeutet werden dürfen, und stellt sich in derselben Weise kritisch gegen die Ergebnisse an *Epilobium*. F. VON WETTSTEIN (1927, 1928, 1930) hat Laubmoose bastardierte, und zwar in einer systematisch immer weiter entfernten Serie. Er benutzte weiter die Methode, Teilstücke des diploiden Sporophyten regenerieren zu lassen, wobei eine diploide geschlechtliche Generation entsteht, die ihrerseits nach der Befruchtung einen tetraploiden Sporophyt hervorbringt. Durch mehrmalige Wiederholung dieses Vorganges und durch Bastardierungen konnten Moospflanzen mit den Genomen der Arten in den verschiedensten Mengenverhältnissen und Kombinationen erhalten werden. v. Wettstein kommt zu dem Ergebnis, dass bei den art- und gattungsfremden Bastarden eine grosse Zahl mendelnder Gene und ausserdem ein für jede Art spezifisches Plasmon für die Ausbildung der Merkmale massgebend sind. Die Plasmone machen sich um so mehr geltend, je weiter entfernt die gekreuzten Arten sind. Bei der Kreuzung verschiedener Sippen derselben Art konnte überhaupt kein Einfluss des Plasmons nachgewiesen werden, die Merkmalsausbildung wurde von den mendelnden Genen beherrscht. Bei *Satureia hortensis* und *Cirsium oleraceum* treten sowohl zwittrige als weibliche Pflanzen auf. CORRENS (zit. nach 1928) wies nach, dass die Zwitter zwittrige Nackkommen geben, die Weibchen nur weibliche. Das Geschlecht folgt der Mutter, obwohl das Chromatin bei fortgesetzten Kreuzungen allmählich ausgetauscht wird, wie andere Eigenschaften zeigen. F. v. Wettstein hat dies durch eine Plasmonwirkung erklären wollen. Es sei darauf aufmerksam gemacht, dass es sich hier um eine Hemmungserscheinung handelt: es dürfte im Zytoplasma ein Stoff vorhanden sein, der die Entwicklung der männlichen Organe verhindert. Eine Plasmawirkung haben auch CHITTENDEN und PELLEW (1927) als Erklärung für eine « male sterility » bei *Linum usitatissimum* angenommen. Bei *Nicotiana* hat EAST (1932) ähnliche Verhältnisse gefunden, und bei zwei Rassen von Mais, aus Peru und U. S. A., konnte RHOADES (1933) konstatieren, dass die Chromosomen der männlich sterilen Rasse gegen solche der fertilen völlig ausgetauscht wurden, und doch diese Pflanzen männlich steril blieben.

GOLDSCHMIDT (1933) gibt für die sog. Plasmonwirkungen eine andere Erklärung. Er verneint, dass es Plasmagene gibt, d. h. Erbsubstanzen im Plasma, die als feste Einheiten durch die Generationen hindurch weitergegeben werden und für die Entstehung bestimmter Erbeigenschaften so verantwortlich sind wie sonst die Gene des Kernes. Statt dessen erwägt GOLDSCHMIDT die Möglichkeit, « dass zwei Rassen oder Arten nicht in Plasmagenen, sondern in irgendeiner generellen physiko-chemischen Eigenschaft ihres Artplasmas verschieden sind, und dass die Kerngene, auch völlig identische, wenn gezwungen, mit dem fremden Plasma zusammenzuarbeiten, einen anderen Effekt hervorrufen, als mit dem arteigenen. Das spezifische plasmatische Substrat, in dem die Gene ihre determinatorische

Wirkung entfalten, würde also das Endprodukt in irgendeiner Weise spezifisch beeinflussen »:

Ich bin nicht kompetent, über das vorliegende, zum grossen Teil botanische Material ein Urteil zu fällen. Es dürfte jedoch aus dem Obigen hervorgehen, dass das Zytoplasma für die Richtung, in welcher die Merkmale sich ausbilden, nicht belanglos ist. Zugunsten der Goldschmidtschen Auffassung spricht, soweit ich sehe, dass die Verschiebung der Differenzierung nach der plasmatischen Seite hin, jedenfalls oft, durch Hemmungserscheinungen zustande kommt, was also bedeuten würde, dass die fremden Chromosomen sich mit dem neuen Plasma nicht völlig haben auswirken können. So fand F. VON WETTSTEIN bei seinem Variieren der Zahl und Art der Genome (vgl. oben), dass die Gen-Wirkung im eigenen Plasma genau der Gen-Menge proportional ist, im fremden Plasma aber die Wirkung ihrer Zahl gehemmt wird. Bei gattungsfremder Bastardierung waren nur diejenigen Nachkommen lebensfähig, die hauptsächlich solche Chromosomen enthielten, welche der Gattung gehörten, die als Mutter diente.

Dieser Umstand, dass Zellen mit nur plasmafremden Chromosomen nicht lebensfähige Individuen geben, ist die Ursache davon, dass die Versuche, ausdifferenzierte Keime mit Plasma einer Art und Kern einer anderen hervorzubringen, bis jetzt gescheitert sind.

B) VERSUCHE MIT UNVOLLSTÄNDIGER AUSSCHALTUNG

Als eine Zwischenstufe, ehe wir zu den Merogonieversuchen kommen, stellen sich die Versuche HARDERS (1927) an Hutpilzen (*Pholiota*) und HÄMMERLINGS (1934) an der Schirmalge *Acetabularia* dar. Bei den reziproken Bastardierungen variierte die Plasmamenge infolge der gewaltigen Grössenunterschiede der Sexualzellen, während der Chromosomensatz (der Bastardkerne) gleich blieb. In den Versuchen Harders und Hämmerlings wird der Kern der einen Spezies ausgeschaltet, derjenige der anderen wirkt in einem Plasmagemisch beider Arten. In den Merogonieversuchen schliessen wir dann den Kern der einen, das Zytoplasma der anderen Art aus.

Bei der Befruchtung des fraglichen Hutpilzes tritt nicht nur ein Kern, sondern auch Plasma über. Eine Vereinigung der beiden gleichwertigen Kerne findet erst vor der Sporenbildung statt. Durch Abtöten des einen Kernes in dem Bastardmyzel mittels eines Mikromanipulators wurde ein Vegetationskörper erhalten, der aus einem haploiden Kern A und einem Gemisch von Plasma A + B bestand. Die Ausdifferenzierung dieses Myzels ging nach verschiedenen Richtungen hin. Viele Merkmale, wie Sexualität, Schnallenbildung, Fruktifikation und gewisse Farbstoffbildungs- und Hemmungserscheinungen, wurden vom Kern bestimmt. Dieser Versuch ist aber nicht rein, wenn es sich darum handelt, die Entwicklung einer kernbedingten Eigenschaft in einem fremden Plasma zu prüfen, denn es ist ja auch kerneigenes Plasma vorhanden. Sodann wurden, betreffs der Bildung von Pseudoschnallen, Farbstoffen und gewissen habituellen Merk-

malen, Nachwirkungen des Plasmas derjenigen Spezies, deren Kern beseitigt worden war, beobachtet, welche Nachwirkungen aber wieder verschwanden. Schliesslich konnte ein dauernder Einfluss des Plasmas auf den Habitus festgestellt werden. Die Plasmawirkung konnte weitgehend variieren, was darauf zurückgeführt wird, dass die Mischung der Plasmen bei der Befruchtung quantitativ verschieden erfolgen kann. Es wurde aber festgestellt, dass die Entwicklung in der Richtung derjenigen Art gehen konnte, deren Kern fehlte. Die neuen Individuen zeigten also dauernd B-Merkmale, durch das B-Plasma bedingt.

Sehr wichtig sind die Ergebnisse HÄMMERLINGS (1934) an *Acetabularia*. Diese Schirmalge ist einkernig, der grosse Kern liegt im Rhizoid. Kernlose *A. mediterranea*-Stiele wurden auf *A. Wettsteinii*-Rhizoide verpflanzt, und vice versa. In fünf sicheren Fällen wurde von dem kernlosen *medit.*-Transplantat unter Einwirkung des kernhaltigen *Wettst.*-Rhizoids ein typischer *Wettst.*-Hut ausgebildet; in einem sicheren Fall gab die entgegengesetzte Kombination das entsprechende Resultat. Es war vorher durch Regenerationsversuche sowohl mit kernhaltigen als mit kernlosen Stücken (welch letztere sich weitgehend entwickeln und monatelang leben konnten!) festgestellt, dass die Formbildung von Kernstoffen bedingt ist. Besonders einleuchtend sind die Fälle, wo nach der Transplantation von kernlosen *A. medit.*-Vorderenden zuerst *medit.*-Bildungen entstanden (unter Einwirkung der im Plasma mitgeführten Kernstoffe), während später (wenn diese aufgebraucht waren) ein *Wettst.*-Hut unter Einwirkung des artfremden Kernes erzeugt wurde. Hämmerling hält die Möglichkeit für ausgeschlossen, dass diese Differenzierung in lauter *Wettst.*-Plasma erfolgt, das etwa das Plasma des *medit.*-Transplantats verdrängt oder resorbiert hat. Seine Schlussfolgerung ist die, dass der Kern im artfremden Plasma in reiner Form die seinen Potenzen entsprechende Art der Formbildung induziert hat. Es wurde hier, im Gegensatz zu den Ergebnissen HARDERS, kein Einfluss eines Plasmons beobachtet. Hämmerling folgert des weiteren, dass die Kernstoffe Genprodukte sind. Alles, was im Plasma von *Acetabularia* vor sich geht, ist von Genen bedingt, und es liegt kein Grund vor anzunehmen, dass das Plasma von *Acetabularia* als genetisch konstitutives Element aufzufassen sei.

C) MEROGONIEVERSUCHE

In den achtziger Jahren stellte RAUBER (1886) als erster einen Versuch an, um auf einem direkten Wege zu prüfen, wo die Vererbungsfaktoren lokalisiert sind. Er war ein Gegner des Kernmonopols und sprach die Ueberzeugung aus, « dass dem Kern nicht ausschliesslich das Vererbungsgeschäft zufällt, sondern theilweise. Dasselbe gilt von dem Protoplasma. Auch dieses hat theilweise Vererbungsfunctionen. Die totale Vererbung wird aber bewirkt durch beide Theile zusammen, durch den Kern und das Protoplasma. Ich halte somit den Standpunkt für einen einseitigen, der das Ganze der Vererbung allein dem Kern aufbürden will » (a. a. O., S. 170). Er nahm nun mit einer feinen Spritze den Kern eines befruchteten Froscheies heraus und steckte ihn in ein

gleichfalls entkerntes Krötenei ein, und umgekehrt. Die Eier entwickelten sich aber nicht weiter, was uns wohl kaum erstaunlich ist.

1. An Echinodermen.

Einige Jahre später stellte sich BOVERI (1889) dieselbe Aufgabe, Organismen herzustellen, die aus Kern einer Spezies und Zytoplasma einer anderen zusammengesetzt sein sollten, um dadurch also *direkt* die Frage zur Entscheidung zu bringen, ob der Kern oder das Zytoplasma Vererbungsträger sei. Er ging aber einen anderen Weg als Rauber. Auf Versuche von O. und R. HERTWIG (1887) fussend, gelang es Boveri nachzuweisen, dass kernlose Eibruchstücke von Seeigeln nach Befruchtung mit Sperma derselben Spezies sich zu Plutei entwickeln können. DELAGE (1899) nannte später die Entwicklung eines kernlosen Eifragmentes mit nur väterlichem Kern Merogonie. Wenn arteigenes Sperma benutzt wird, sprechen wir von homospermer Merogonie. Nachdem Boveri gefunden hatte, dass gewöhnliche Bastarde *Sphaerechinus granularis* ♀ × *Psammechinus (Parechinus) microtuberculatus* ♂ betreffs des Skelettes eine zwischen den beiden Eltern stehende Mittelform darstellen, ging er weiter und befruchtete kernlose Eibruchstücke von *Sphaerechinus* mit Sperma von *Psammechinus* (heterosperme Merogonie). Die Eifragmente wurden durch Schütteln gewonnen, und es gelang Boveri nicht, isolierte kernlose Eibruchstücke artfremd zu besamen und zur Entwicklung zu bringen. In den Mischkulturen, durch die Befruchtung sowohl der kernhaltigen als der kernlosen Fragmente erhalten, fand nun Boveri teils Larven, die einen intermediären Typus aufwiesen, teils Plutei von rein väterlichem Aussehen, und er schloss daraus, dass die intermediären aus kernhaltigen Eibruchstücken stammten und folglich als Bastarde anzusehen wären, während die rein väterlichen Formen heterosperme Merogone darstellen müssten. Auch die Kerngrösse der vaterähnlichen Larven sprach zugunsten ihrer Merogonnatur. Hierdurch sollte also bewiesen worden sein, dass die elterlichen Eigenschaften durch den Kern übertragen werden.

Dieses Ergebnis erweckte ein grosses Aufsehen, blieb aber nicht unwidersprochen. SEELIGER (1894) fand, dass die von ihm in Triest gezüchteten Barstarde derselben Arten neben intermediären Formen auch ein rein väterliches Skelett haben konnten. Die von Boveri als Merogone gedeuteten Plutei könnten also in der Tat ebensowohl Bastarde sein. In derselben Richtung ging eine Untersuchung MORGANS (1895). BOVERI erwiderte in einer ausführlicheren Arbeit (1895), hierzu, dass er in Neapel immer nur intermediäre, keine rein väterlich aussehenden Bastarde erhielt. Dies könnte dadurch erklärt werden, dass der Unterschied zwischen den beiden Larvenarten in Neapel viel grösser als in Triest sei (a. a. O., S. 434). Die Kerngrösse wäre ein genügendes Kriterium für die Beurteilung der Merogonnatur einer Larve.

Die Gegner des Boverischen Standpunktes brachten neue Beweise, dass die Bastarde rein väterlich aussehen können, und zeigten ausserdem, dass artgleich befruchtete Keime stark variieren können, wodurch z. B. in extremen Fällen

Psammechinus- oder *Paracentrotus*-Plutei auf Grund des Auftretens überzähliger Stäbe den *Sphaerechinus*-Larven gleichen oder, umgekehrt, die letzteren infolge des Fehlens gewisser Stäbe sich dem einfacheren Typus der erstgenannten nähern können (SEELIGER, 1896, STEINBRÜCK, 1902).

VERNON (1900) fand, dass die Bastarde im Sommer dem *Sphaerechinus*-Typus näher stehen als im Winter, und schrieb dieses Verhalten dem verschiedenen Reifungsgrad der Geschlechtszellen zu. HERBST (1906) sprach der Temperatur in der fraglichen Hinsicht eine direkte Rolle zu, während KÖHLER (1914, 1916) wieder das Hauptgewicht auf den Reifungsgrad der Gameten legte.

Volle Klarheit in der strittigen Frage, ob Boveris « Organismen ohne mütterliche Eigenschaften » wirklich als heterosperme Merogone zu betrachten wären, wurde durch eine posthume Schrift BOVERIS (1918) gebracht, in welcher er nach sehr eingehenden Untersuchungen seine früheren Ergebnisse als unrichtig stempelt und die damaligen Versuchsfehler analysiert.

Es stellte sich heraus, dass echte heterosperme Merogone *Sphaerechinus* Zytoplasma + *Psammechinus* oder *Paracentrotus* Kern sich nicht weiter als bis zum Anfang des Gastrulastadiums entwickeln können. Die von BOVERI als heterosperme Merogone bezeichneten Larven hatten in der Tat mehr oder weniger von dem weiblichen Kern enthalten. Dies wurde folgendermassen erklärt. Erstens kann die Kernmembran oft durch das Schütteln zersprengt werden und der Kernsaft in das Zytoplasma hinaustreten. Der chromatische Bestandteil bleibt als ein winziges, unregelmässiges Häufchen liegen, das aber im lebenden Ei nicht sichtbar ist. Eibruchstücke, die als kernlos beurteilt werden, können also in der Tat die volle Chromosomengarnitur enthalten, und BOVERI glaubt, dass « das Chromatin eines durch Schütteln aufgelösten Kerns in der gleichen Weise wie das eines intakten Eikerns die zur Mitose führende Metamorphose erleidet, so dass alles Weiterè normal verläuft » (a. a. O., S. 423). Hieraus erkläre sich, dass als Merogone betrachtete Larven jetzt bei den erneuten Versuchen in der Tat oft einen Kern von normaler Grösse, also nicht halber Grösse besässen, und ausserdem, dass sich diesmal neben den rein väterlichen Plutei auch solche vorfänden, die intermediäre Formen darstellten. Die angeblichen Merogone verhielten sich also wie die von Seeliger u. a. gezüchteten echten Bastarde und seien als solche anzusehen.

Zweitens sei es möglich, dass beim Schütteln ein kleines Stück der im vorigen Absatz erwähnten chromatischen Bestandteile des Kernes losgerissen wird und in ein als kernlos bezeichnetes Fragment gelangt, wo es genügen kann, um mütterliche Eigenschaften überzuführen.

Drittens kämen mitunter Eier mit Partialkernen vor, welche auf die Weise entstehen, dass sich nach der letzten Reifeteilung aus den Chromosomen Kernbläschen bilden, die sich nicht alle zu einem einheitlichen Kern vereinigen, sondern Partialkeime ergeben, die dauernd selbständig bleiben. Solche Partialkerne seien leicht zu übersehen, besonders wenn der Kernsaft infolge des Schüttelns ausgetreten ist.

BOVERI kommt nun zu dem Schluss, dass die von ihm 1889 beschriebenen Larven ohne mütterliche Eigenschaften der zweiten oder dritten Kategorie angehörten, denn erstens können wirklich kernlose *Sphaerechinus*-Fragmente sich mit *Psammechinus*- oder *Paracentrotus*-Sperma nur bis zum Anfang des Gastrulastadiums entwickeln, zweitens wurde gefunden, dass zwar die Kerne in einem Fragmentpluteus, der sich aus einem als kernlos isolierten Bruchstück entwickelt hat, kleiner als diploide waren (welcher Umstand zu der Beweisführung 1889 beigetragen hatte), aber nicht im Verhältnis 1 : 2, wie zu erwarten wäre, sondern etwa 6 : 8 oder 6 : 9. Sie waren also zu gross, was durch die Vereinigung des Spermakerns mit einem losgerissenen Kernstück oder einem Partialkern erklärt wird.

Die Methode, durch Schütteln erhaltene Fragmente auszusuchen und zu befruchten, sei also nicht zuverlässig. Dagegen meint BOVERI (1918, S. 430), wenn eine in der fraglichen Weise erhaltene Larve Kerne aufweist, die sich in ihren Oberflächen zu den Kernen von Larven aus kernhaltigen Fragmenten oder ganzen Eiern wie 1 : 2 verhalten, so könne die Kernlosigkeit jenes Fragments als über jeden Zweifel sichergestellt gelten. BOVERI stützt sich dabei auf seine früheren eingehenden Untersuchungen (1905). Ich meinerseits beweidle indessen, ob diese Kombination der Methoden einwandfrei ist. Die Grösse der von Boveri abgebildeten Kerne variiert ziemlich stark innerhalb jedes Individuums, und in einer früheren Arbeit (1901b, S. 166) hat sogar BOVERI selbst auf die erhebliche Variabilität der Kerngrösse hingewiesen. Aus diesem Grunde scheint es mir schon schwierig, Masse zu erhalten, die so exakt sind, dass sie etwas über die gewiss sehr geringfügigen Grössenverschiebungen aussagen können, die entstehen dürften, wenn z. B. nur ein einziges Chromosom sich mit dem männlichen Kern vereinigen sollte. Des weiteren hat SEELIGER (1894, S. 213; 1896, S. 511) den Nachweis geführt, dass die Kerne gleichaltriger Bastardlarven, die aus ganzen kernhaltigen Eiern hervorgegangen sind, in ihren Grössen überaus variieren, und dass die Unterschiede im Volumen der Kerne bei verschiedenen Larven häufig mehr als das Doppelte betragen. Ausserdem hat MORGAN gefunden (1894), dass die aus kernhaltigen Eifragmenten gewonnenen Furchungsstadien kleinere Kerne besitzen als die gleichwertigen aus ganzen Eiern stammenden Stadien, und dass demnach eine Abhängigkeit der Kerngrösse von der Zellgrösse besteht. Schliesslich hat es sich herausgestellt, dass die Kerngrösse von äusseren Umständen, z. B. der Temperatur, direkt abhängig sein kann (MARCUS, 1906; ERDMANN, 1909; GODLEWSKI, 1908; KÖHLER, 1912 u. a.). Aus alledem dürfte hervorgehen, dass die Kerngrösse allein kaum als ein zuverlässiges Beweismittel betrachtet werden kann.

Bei den miteinander näher verwandten Arten *Psammechinus* (Zytoplasma) und *Paracentrotus* (Kern) erhielt BOVERI (1914, S. 433) eine geringe Zahl von Zwergplutei, die kürzer und plumper als diejenigen aus kernhaltigen Fragmenten waren, und die er nach Kerngrösse und Zellenzahl als unzweifelhafte Mergone bezeichnet. Er meint aber, dass sie betreffs der Lokalisation der Erbfaktoren

nichts besagen können, weil er kein einziges durchgreifendes Merkmal anzugeben weiss, durch das sich ein *Paracentrotus*-Pluteus von einem *Psammechinus*-Pluteus unterscheiden liesse. Haben wir hier mit echten Merogonen zu tun, was mir im Hinblick auf meine unten zu besprechenden Ergebnisse nicht unmöglich scheint, so würde damit bewiesen sein, dass ein Kern wenigstens bis zum Pluteusstadium mit artfremdem Zyoplasma zu arbeiten vermag. Aber andererseits muss angesichts der im vorigen Absatz gestreiften Fehlerquellen betont werden, dass auch hier eine Täuschung vorliegen kann. Es kann gar nicht mit Sicherheit behauptet werden, dass Boveri hier echte Bastardmerogone vor sich gehabt hat. Auf die Boverischen Ergebnisse an *Psammechinus* und *Paracentrotus* kommen wir weiter unten zurück (S. 857).

Auch andere Forscher haben Merogonieversuche an Seeigeln angestellt. TAYLOR und TENNENT (1924) erhielten von 49 mit *Tripneustes*-Sperma befruchteten kernlosen *Toxopneustes*-Bruchstücken nur 15 Keime, welche die Furchung anfangen, und nur einer von ihnen erreichte das Blastulastadium, konnte aber nicht gastrulieren. FRY (1927) bekam von 869 merogonischen Bastarden *Echinarachnius* Zpl + *Arbacia* Kern nur 46 Blastulae, die auch nicht gastrulieren konnten, während die echten Bastarde Plutei gaben. ETHEL BROWNE HARVEY (1933) zentrifugierte Seeigeleier in einer Mischung von Seewasser und isotonischer Zuckerlösung. Die Eier bleiben während der Zentrifugierung in diesem Medium schwebend, wurden allmählich gestreckt und schliesslich geteilt. Der Kern näherte sich dem einen Pol und kam, nach Ansicht der Verf., ungeteilt in das eine Fragment zu liegen. Sowohl die kernhaltigen als die kernlosen Fragmente konnten sich nach Befruchtung entwickeln, die letzteren also merogonisch. Die besten Ergebnisse mit artfremder Befruchtung wurden mit *Sphaerechinus* ♀ und *Paracentrotus* ♂ erzielt. Einige von diesen merogonischen Bastarden, die also aus kernlosen Fragmenten stammen sollten, differenzierten sich zu Plutei mit Skelett und lebten sieben Tage. In Anbetracht der Erfahrungen von Boveri und mir (S. 822), dass echte Merogone dieser Kombination in der Tat nicht entwicklungsfähig sind, glaube ich, dass mit grosser Bestimmtheit gesagt werden kann, dass die fraglichen Keime mehr oder weniger von dem mütterlichen Chromatin besessen haben müssen. Es kann sich also hier nicht um völlig kernfreie Eifragmente handeln, die Keime müssen mehr den Charakter von Hybriden als von Merogonen haben.

Betreffs der vier angeblichen Bastardmerogone *Psammechinus-Antedon*, welche GODLEWSKI (1906) nach ausgedehnten Versuchen mit der Schüttelmethode erhielt und welche das Gastrulastadium erreichten, sei an den sicher berechtigten Einwand BOVERIS (1918) erinnert, dass das mütterliche Kernmaterial hier wohl nicht völlig entfernt worden war. Wir hätten also vielmehr mit einem Bastard zu tun.

2. An Amphibien.

An Amphibien sind Merogonieversuche mit der Spemannschen Schnürmethode (SPEMANN 1914) von BALTZER ausgeführt worden. Das *Triton*-Ei nimmt

normalerweise mehrere Spermien auf (physiologische Polyspermie). Wird ein solches Ei mittels einer feinen Haarschlinge in der Weise in zwei Hälften geschnürt, dass ein überzähliger Spermakern in die eine Hälfte, der Kopulationskern in die andere gelangt, so kann sowohl die haploide als die diploide Hälfte die Entwicklung beginnen. Die Differenzierung solcher haploiden Keime, die artfremd besamt wurden und infolgedessen also heterosperme Merogone darstellen, ist von BALTZER (1920, 1922, 1930, 1933) und seinem Mitarbeiter HADORN (1930, 1932, 1934, 1935) näher verfolgt worden. Die ersten Entwicklungsschritte werden normal ausgeführt. Auf einer bestimmten Entwicklungsstufe, für jede Artkombination verschieden, tritt aber ein Stillstand ein, der darauf zurückzuführen ist, dass die Kerne des Kopfmesenchyms erkranken. Die Merogone *Triton taeniatus* Plasma + *cristatus* Kern gaben das Augenblasenstadium, die Kombinationen *taeniatus* + *alpestris* und *taeniatus* + *palmatus* brachten es noch wesentlich weiter, so dass, im letzten Fall, sogar Extremitätenbuckeln angelegt wurden. Da beim Absterben der Merogone infolge der Erkrankung des Kopfmesenchyms die anderen Gewebe gesund waren, wurden Stücke von ihnen in normale Keime übergepflanzt (BALTZER 1930), wo sie sich weiter entwickeln konnten. HADORN (1930, 1932, 1935) hat nun die verschiedenen embryonalen Organbezirke einzeln auf ihre maximale Entwicklungsleistung geprüft. Stückchen der Merogone *palmatus* Plasma + *cristatus* Kern wurden ortsgemäss in *palmatus*-Keime implantiert. Die transplantierten bastardmerogonischen Gewebe konnten ganz wesentlich über das Maximalalter des Ganzmerogons hinaus gezüchtet werden. Die verschiedenen Organbezirke zeigten eine abgestufte Entwicklungsfähigkeit, am geringsten war sie für das Kopfmesenchym, am höchsten für Epidermis und Muskulatur. Die Entwicklung ging aber nicht bis zum Hervortreten der Speziesmerkmale.

Bastardmerogone von Amphibien wurden auch mit einer anderen Methodik von G. und Paula Hertwig hergestellt. Durch Radiumbestrahlung wurde der Eikern entwicklungsunfähig gemacht und das Ei danach artfremd besamt. Die Ergebnisse stimmten mit denen Baltzers überein (Lit. bei SCHLEIP, 1929, S. 723).

3. Botanische Merogone.

Betreffs botanischer Merogone verweise ich auf die Zusammenstellung von EAST (1934). Sie wurden nicht durch Fragmentierungen o. dgl. hergestellt, sondern durch Kreuzungen, und in einigen Fällen (*Vicia*-*Lens*, *Crepis*, *Nicotiana*) wird angegeben, dass danach nur die Chromosomen des Vaters erhalten blieben. Die Merkmale sollten mit der Spezies übereinstimmen, welche das Pollen geliefert hatte.

B. — PROBLEM UND METHODIK.

Da es also nicht gelungen war, weder bei den Seeigeln noch bei den Amphibien heterosperme Merogone mit entwickelten Speziesmerkmalen zu erzeugen, stellte ich mir schon 1926 die Aufgabe das Problem auf einem anderen Wege

anzugreifen. Ich ging von dem folgenden Gedanken aus. In den bis jetzt untersuchten Merogonen war der artfremde Kern immer haploid. Vielleicht wäre es möglich, dass ein diploider artfremder Kern in einem entkernten Ei mehr leisten könnte als die haploiden es getan hatten? Es ist ja bekannt, dass polyploide Individuen oft grösser und kräftiger als diploide sind. Andererseits war es jedoch wahrscheinlich, dass die Ursache der mangelhaften Entwicklung der heterospermen Merogone nicht eben in der Haploidität, sondern in anderen Umständen zu suchen sei. Ein Versuch in dieser Richtung schien mir indessen wünschenswert. Die Methode wurde folgendermassen geplant.

Rieseneier, durch die Verschmelzung von zwei Eiern entstanden, sind ja bei den Seeigeln mehrmals beobachtet worden. Da ich eben eine Methode zur Transplantation von Seeigelblastomeren ausgearbeitet hatte (1928), dachte ich mir die Möglichkeit, dass diese Methode mutatis mutandis auch dazu benutzt werden könnte, experimentell unbefruchtete Eier zur Verwachsung zu bringen. Solche Versuche wurden vergeblich von BIERENS DE HAAN (1913a) ausgeführt. Ich wollte den Kern eines Eies der Spezies A mitsamt einer möglichst kleinen Menge Zytoplasma entfernen. Das kernlose Ei sollte nachher mit einem kleinen, kernhaltigen Fragment eines reifen, unbefruchteten Eies der Art B zur Verwachsung gebracht werden. Das entstandene Verwachsungsei aus Zytoplasma A und B und weiblichem haploidem Kern B sollte mit einem Spermium B befruchtet werden. Durch Versuche an *Triton taeniatus* hat SPEMANN (1914) gezeigt, dass in Eiern, die durch unvollständige Durchschnürung in eine Hälfte, welche Ei- und Spermakern enthält, und eine kernlose Hälfte geteilt werden, welche Hälften noch durch eine Plasmabrücke zusammenhängen, ein Furchungskern bald durch diese Verbindungsbrücke in die kernlose Hälfte hinübertritt die sich ebenfalls zu entwickeln beginnt. Er wäre nun möglich, dass auch in einem doppelplasmatischen Seeigelei ein Furchungskern von dem Eiteil B in das artfremde Zytoplasma A hinüberwandern könnte. Würde nachher der Eiteil B weggeschnitten, so hätten wir vor uns ein Ei, nur wenig kleiner als ein normales, das aus Zytoplasma der Art A und diploiden Kernen der Art B bestünde.

Dieser Plan scheiterte aber daran, dass es mir bei Versuchen in Neapel 1929 nicht gelang, Eier zur Verwachsung zu bringen, auch nicht Eier derselben Art. Bei den Transplantationen von Blastomeren handelt es sich ja nur um eine Vereinigung ganzer Zellen in der Weise, dass sie aneinander haften. Hier hätten die Zellwände abgebaut werden und zwei Zellen zu einer verschmelzen sollen, was sich also damals als unmöglich erwies. Das Problem, Rieseneier herzustellen, dürfte in dessen nicht unlöslich sein, wenn nur eine geeignete Vorbehandlung gefunden werden könnte.

Ich wollte dann einen anderen Weg gehen. Es war ja möglich, dass gewisse Teile der Seeigellarve sich mit einem artfremden Kern besser entwickeln könnten als andere, wie BALTZER (1930) es bei Amphibien gefunden hat (vgl. auch von ÜBISCH 1934 b S. 377). War z. B. das Ektoderm weniger empfindlich für den Kernaustausch als das Ento-Mesoderm, so konnte man eine Larve zusammen-

setzen, deren Ento-Mesoderm sowohl aus Zytoplasma als aus Kern der Art A bestünde, deren Ektoderm aber aus einem heterospermen Merogon mit Zytoplasma A und Kern B stammte. Solch eine Larve wäre vielleicht lebensfähiger als die total merogonischen Larven. Liesse sich eine ektodermale Eigenschaft finden, welche ein Speziesmerkmal deutlich zeigte, so konnten wir hier die Rolle der Kerne im artfremden Zytoplasma studieren können.

Die technische Voraussetzung für die Anstellung dieses Versuches war durch meine Transplantationsmethode (1928) gegeben. Die Art und Weise der Ausführung des Versuchs ergab sich aus meinen in den Jahren 1929 und 1930 in Roscoff betriebenen Studien über die Determination im Verlaufe der Eiachse (1931, 1935).

Das Seeigeelei besteht im Sechzehnerstadium bekanntlich aus 8 animalen Mesomeren, 4 Makromeren und 4 vegetativen Mikromeren (Abb. 20 A). Im 64-Zellenstadium bilden die Makromerenablömmlinge zwei Kränze um je acht Zellen. Denjenigen Kranz, der an den Äquator grenzt, nennen wir *veg₁*, den anderen, der zwischen *veg₁* und den Mikromeren liegt, haben wir *veg₂* genannt (Abb. 20 B). Es stellte sich nun heraus, dass die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm nicht äquatorial verläuft, wie BOVERI (1901 a) und v. UBISCH (1925) es angegeben haben, sondern etwa mit der Furche zwischen *veg₁* und *veg₂* zusammenfällt (1931, 1935, von v. UBISCH bestätigt 1933). Es ist des weiteren festgestellt worden, dass die Mikromeren normalerweise die Skelettzellen liefern (BOVERI 1901 a, HÖRSTADIUS 1935), sowie dass nach Entfernung der Mikromeren *veg₂* vikariierend Skelettbildungszellen geben kann (DRIESCH 1893, HÖRSTADIUS 1928). Schliesslich wurde gefunden, dass vier Mikromeren, implantiert in präsumtives Ektoderm, z. B. in eine animale Hälfte oder in eine animale Hälfte + *veg₁*, d. h. das gesamte präsumtive Ektoderm (Abb. 20 C), einen Urdarm induzieren und zusammen mit dem präsumtiven Ektoderm eine vollständige Pluteuslarve bilden (1931, 1935).

Dank diesen Befunden war es nun möglich, die geplanten Versuche auszuführen, ohne gewissen Fehlerquellen zum Opfer zu fallen. Handelte es sich um die Transplantation des Ektoderms einerseits und des gesamten Ento-Mesoderms andererseits, so war die Grenze zwischen *veg₁* und *veg₂* zu verlegen. Sollten aber z. B. nur die Skelettbildnerzellen des Merogons zur Verwendung kommen, d. h. sollten sie allein sich als besonders entwicklungsfähig erweisen, so haben uns die obenstehenden Versuche gezeigt, dass man nicht einfach die Mikromeren eines normalen Eies gegen diejenigen eines merogonischen Bastardes austauschen darf. In dem Falle würden vielleicht Skelettbildner auch aus den *veg₂*-Zellen hervorgehen, wodurch ein Mischskelett resultieren würde, das uns zu falschen Schlussfolgerungen führen könnte. Einwandfrei konnte der Versuch nur sein, wenn das *veg₂*-Material des normalen Eies fortgelassen würde, d. h. man musste prospektives Ektoderm, z. B. eine animale Hälfte, oder eine animale Hälfte + *veg₁*, mit vier Mikromeren vereinen, wonach durch die Wirkung der Mikromeren, welche selbst die Skelettbildner liefern, ein Urdarm induziert wird und ein typischer Pluteus entsteht (Abb. 20).

Die Speziesmerkmale, die bei den Vererbungsversuchen an Seeigellarven hauptsächlich in Frage kommen, beziehen sich auf das Skelett. Bei *Paracentrotus* (*Strongylocentrotus*) *lividus* (Abb. 4 B) und *Psammechinus* (*Parechinus*, *Echinus*) *microtuberculatus* (Abb. 4 A) besteht das Skelett aus einfachen Stäben, zwei Oral-, zwei Anal-, zwei Quer- und zwei Scheitel- (oder Körper-)stäben, während bei dem vielfach benutzten *Sphaerechinus granularis* die Analstäbe Gitterstruktur aufweisen, d. h. aus, normalerweise, drei dicht aneinander verlaufenden, parallelen, durch zahlreiche Querbrücken verbundenen Stäben zusammengesetzt sind. Auch betreffs der Scheitelstäbe liegen Unterschiede vor. Bei *Paracentrotus* und *Psammechinus* gehören sie der analen Seite an, sind lang und enden mit keulenförmigen Anschwellungen (Abb. 4). Bei *Sphaerechinus*, wo sie verhältnismässig kürzer sind, finden sich ausserdem zwei abnormale Scheitelstäbe, welche am Scheitel miteinander und mit den analen Scheitelstäben in der Weise verbunden sind, dass hier ein viereckiger Rahmen entsteht.

Ehe eine Untersuchung über die Rolle von Kern und Zytoplasma bei der Ausdifferenzierung des Skelettes in chimärenartig zusammengesetzten Plutei z. B. mit Skelettbildnerkernen von *Sphaerechinus* und Ektoderm sowie Skelettbildnerplasma von *Paracentrotus* ausgeführt werden konnte, war zuerst zu analysieren, welche Bedeutung die Mikromeren einerseits und das Ektoderm andererseits für die Anordnung der Skelettstäbe und für ihren Charakter als einfache oder Gitterstäbe haben. HERBST und DRIESCH (Lit bei v. UBISCH 1931b, S. 183-188), haben festgestellt, dass die Bildung des Skeletts unter Wechselwirkung von Ektoderm und Skelettbildnerzellen vor sich geht. Eine nähere Analyse in der ange deuteten Richtung ist inzwischen von v. UBISCH in einer Reihe von Arbeiten ausgeführt worden (1931-1934). v. UBISCH steckte Mikromeren einer Art in das Blastozöl eines Ganzkeimes oder einer animalen Hälfte einer anderen Art. Solche Keime nennt v. Ubisch Keimblattchimäre. Er fand, dass im grossen ganzen die Mikromeren entscheiden, ob ein Gitterskelett oder nur einfache Stäbe gebildet werden, dass aber das Ektoderm die Anordnung der Stäbe bestimmt. Als ich 1931 endlich meine Versuche anfangen konnte, stellte es sich aber heraus, dass ein Ausgehen von den ersten, schon damals vorliegenden Ergebnissen v. UBISCHS sowie die von mir geplante Analyse für meine Untersuchungen nicht notwendig waren, denn es bot sich mir ein einfacherer Weg dar, wie wir bald sehen werden.

Da Boveri (oben S. 811) unter Benutzung der Schüttelmethode gefunden hatte, dass die echten Bastardmerogone *Sphaerechinus* Zytoplasma + *Paracentrotus* oder *Psammechinus* Kern sich nur bis zum Anfange des Gastrulastadiums entwickelten, und da diese Kombination besonders günstig war, weil wir hier den Gegensatz Gitterstäbe — einfache Stäbe haben, fand ich es wünschenswert, zu prüfen, ob die fraglichen Merogonbastarde sich bei Verwendung der Glasnadeltechnik wirklich nicht weiter züchten liessen. Bei der Entkernung der Eier ging ich folgendermassen vor.

Vor der Operation muss die Gallerthülle des unbefruchteten Eies entfernt werden. Dies wurde anfangs durch Schütteln oder schnelles Pipettieren ausgeführt. Hierbei besteht aber immer die Gefahr, dass kleine Stücke des Kerns abgesprengt werden könnten, wie Boveri es bei seinem allerdings viel kräftigeren Schütteln fand, durch welches er die Fragmente erhielt. Ich ging daher bald dazu über, die Gallerthülle mit sauer gemachten Seewasser aufzulösen (Warburg). 0,6 ccm einer etwa 0,6 Mol. HCl-Lösung (5,3 ccm Salzsäure sp. Gew. 1,19 auf 100 ccm Wasser) wurde mit 100 ccm Seewasser gemischt. Dies gibt ein Seewasser von p_{H} etwa 3-4. Das p_{H} wurde mit Methylorange geprüft, welcher Indikator zwischen p_{H} 3,1 und 4,4 von Rot in Gelb übergeht und also eine Orangefarbe haben soll, wenn das gewünschte p_{H} erreicht worden ist. Unbefruchtete Eier wurden vorsichtig, ohne heftiges Pipettieren, in das saure Seewasser überführt, nach einigen Sekunden wieder vorsichtig abpipettiert und ein paarmal in gewöhnlichem Seewasser gewaschen. Diese Behandlung genügt, um die Mehrzahl der Eier ihrer Gallerthülle zu berauben, und ihre Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit scheint dadurch nicht beeinträchtigt zu werden.

Zur Entkernung wurden solche reifen Eier ausgewählt, in denen der Kern möglichst nahe der Oberfläche lag, und der Schnitt wurde so gelegt, dass das kernhaltige Fragment so klein wie möglich wurde. Die Operation wurde mittels Glasnadeln ausgeführt (SPEMANN 1906). Um die Eier zur Orientierung festhalten zu können, wurden sie in eine mit rauhen Rändern versehene Rinne, die mit einer Nadelspitze in eine Zelluloidscheibe eingeritzt wurde, gebracht, wo sie nicht so leicht der Glasnadel entgleiten (HÖRSTADIUS 1928).

Wenn der Kern nahe der Oberfläche liegt, kann das kernhaltige Stück sehr klein gemacht werden (Abb. 1). Unmittelbar nach der Durchschneidung sehen die Teilstücke etwas gestreckt aus, besonders das kleinere Fragment, das zwei spitze Enden aufweist, aber bald runden sich die Fragmente völlig ab. Nach Besamung fangen sowohl die kernhaltigen als die entkernten Bruchstücke die Furchung an. Der Kern wird bei der Operation gar nicht geschädigt, er liegt nachher völlig intakt im kleinen Fragment.

Unser Verfahren stimmt also weitgehend mit dem von Fry (1924, 1925, 1927) benutzten überein.

Da der Kern des reifen Eies nicht an eine bestimmte Stelle oder einen bestimmten Bezirk gebunden ist (BOVERI 1918, S. 427), kann wohl das bei der Operation fortgeschnittene Plasmastück jedem äusseren Teil des Eies entsprechen. Es fragt sich; welche Folge für die Entwicklung diese Materialentnahme haben kann. Wir haben an anderem Ort (1935) unsere Ergebnisse über die Einwirkung der Materialentnahme an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Quantitäten ausführlich dargelegt. Nach Fortnahme kleinerer Stücke, bis über die Hälfte des präsumtiven Ektoderms, wird zwar kein Ektoderm regulatorisch gebildet, aber das vorhandene Material genügt, um dem Pluteus ein Ektoderm

zu geben, das fast typisch aussieht, und die Larve scheint völlig entwicklungs-fähig zu sein. Werden kleine Stücke, bis zur Hälfte des präsumtiven Ento-Meso-derms entfernt, so werden die Proportionen der Keimblätter durch Entodermi-sierung wiederhergestellt. Nur wenn das präsumtive Ento-Mesoderm noch stärker vermindert wird, tritt keine derartige Regulation ein, der Darmtractus wird entschieden zu klein, kann mehr oder weniger defekt werden, um schliesslich, wenn nur ganz wenig Ento-Mesodermmaterial vorhanden ist, sogar vom Ektoderm unterdrückt zu werden. Da der normale Keim zu etwa drei Vier-

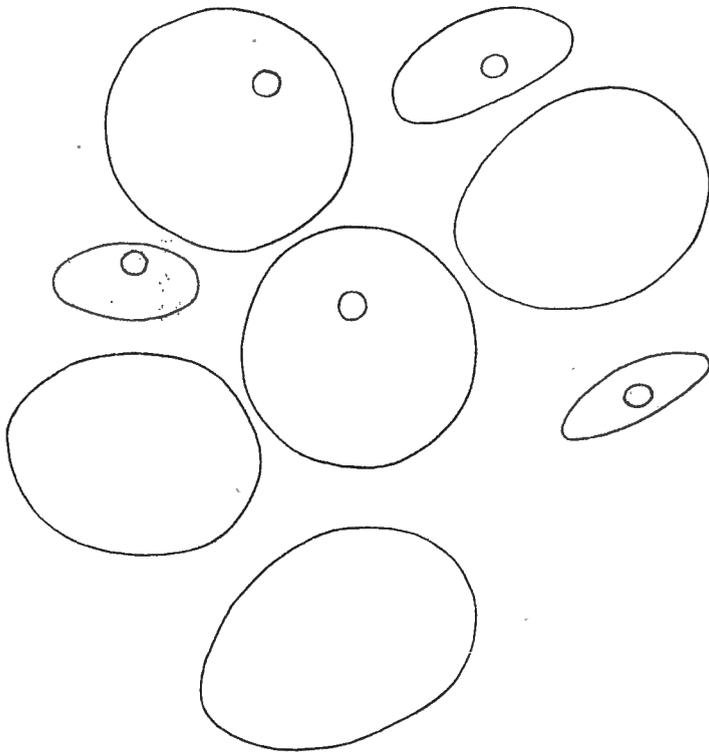


ABB. 1. — *Psammechinus microtuberculatus*.
Zwei reife, unbefruchtete Eier und drei entkernte Eier
mit den zugehörigen kernhaltigen Fragmenten. Vergr. 280/1.

teln aus Ektoderm und nur zu etwa einem Viertel aus Ento-Mesoderm besteht, dürfte aus dem Obigen erhellen, dass wir nur für den Fall, dass das abgetrennte, kernhaltige Stück rein vegetativ und ziemlich gross ist, auf Grund der Materialentnahme eine merkbare Verschlechterung der Entwicklungsfähigkeit des grossen Fragments zu erwarten haben.

BEVERI (1918, S. 428) hat selbst die Frage diskutiert, ob man mit Schneiden ein besseres Resultat als mit Schütteln erwarten könnte. Er hatte bei seinen ersten Versuchen im Jahre 1889 ein Schneideverfahren mit « einer kleinen Guillotine » [1901b, S. 163] angewandt; jedoch mit so schlechtem Erfolg, dass er nie mehr darauf zurückkam. DELAGE (1899) hat auch die Eier zerschnitten, aber

es ist sehr fraglich, ob er wirklich merogonische Larven erhalten hat, denn er glaubt die diploide Chromosomenzahl gefunden zu haben. GODLEWSKI (1906) hat Eier sowohl zerschüttelt als geschnitten. Da er aber nur einen Skalpell aufs Geratewohl durch einen Eierhaufen führte, hat diese Methode, wie Boveri bemerkt, vor der Schüttelmethode an Exaktheit nichts voraus, weil man nicht an einem Einzelei, das direkt beobachtet wird, arbeiten kann. WINKLER (1901) hat auch das Zerschneiden benutzt, aber mit schlechtem Erfolg. Winkler probierte ausserdem das folgende Verfahren, das aber gleichfalls ein Massenverfahren darstellt: Eier wurden dadurch entzweit, dass sie aus einer engen Pipette ausgetrieben wurden, vor deren Mündung ein feiner Faden gespannt war. Er gab aber der Schüttelmethode den Vorzug. Nach alledem findet BOVERI (a. a. O.) es fraglich, ob die Schneidmethode überhaupt so ausgebildet werden kann, dass die auf solche Weise hergestellten Fragmente ebenso lebensfähig sind wie die durch Schütteln gewonnenen. Trotz den aufgedeckten Fehlerquellen der Schüttelmethode fand BOVERI sie jedoch brauchbar, weil die Kerngrösse der Larven ein Kriterium gibt, ob echte Merogone vorliegen, vgl. oben S. 812.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass das Zerschneiden mit Glasnadeln dem Schütteln weit überlegen ist, da man bei der Operation den Kern die ganze Zeit beobachten und das entkernte Fragment sehr gross machen kann. Die ungünstigen Erfahrungen Boveris lassen sich wohl folgendermassen erklären. Wir wissen nicht, wie Boveri seine Schneidversuche angestellt hat. Ich habe gefunden, dass Eier verschiedener Seeigelarten sich nicht gleich leicht durchschneiden lassen. So platzen die Eier gewisser Arten sehr oft auch bei vorsichtiger Operation. Weiter, dass die Durchtrennung auch bei solchen Eiern, wo sie leicht gelingt, langsam und sorgfältig ausgeführt werden muss. Die Bruchstücke entwickeln sich im allgemeinen nur dann gut, wenn die Ränder der Wunde sich sofort bei der Operation schliessen. Ist das nicht der Fall und das geschieht besonders bei ungeschicktem Schneiden, quillt das Innenplasma leicht durch die Oeffnung der Eirinde hervor, und solche Eier entwickeln sich nicht oder, wie ich glaube, nur schlecht. Wahrscheinlich hat Boveri ein ungeeignetes Messerchen gehabt — die Glasnadeltechnik wurde ja erst 1906 von SPEMANN eingeführt. Dass die Schüttelmethode bessere Ergebnisse gab, ist wohl darauf zurückzuführen, dass die Eier sich zuerst strecken, dann sich verjüngen und erst nachher entzweit werden, wobei die Bruchstücke wahrscheinlich ringsum von der Eirinde umgeben werden.

Im Laufe der Furchung tritt oft ein Phänomen auf, das für die weitere Entwicklung sehr schädlich ist. In unsrer Arbeit 1928 (S. 13) haben wir angegeben, dass die durch eine Zerschneidung unbefruchteter Eier entstandene Oeffnung in der Oberflächenschicht nicht völlig geheilt wird, und dass dies zweierlei zur Folge hat: erstens kann die Membran nicht abgehoben werden, weil die Oeffnung die Entstehung des zur Membranabhebung nötigen Druckes verhindert, zweitens wird ein Plasmalobus durch die Oeffnung der wohl gebildeten, aber nicht abgehobenen Membran hinausgedrückt, wenn während der Furchung das

Volumen des Keimes zunimmt. Bei den jetzigen Versuchen habe ich aber gefunden, dass diejenigen Eibruchstücke, die befruchtet werden, in der Regel auch eine Membran abheben. Vielleicht rührt dies daher, dass ich nunmehr die Operation besser habe ausführen können.

Obgleich also die Membran hoch abgehoben werden kann, bleibt doch das Austreten von Plasmaloben nicht aus. Die Membran ist offenbar schwächer an der Stelle, die der Wunde entspricht, denn sie birst auf einer kurzen Strecke und lässt einen Plasmalobus oder einige Blastomeren austreten, wenn der Keim im Laufe der Furchung, verglichen mit der ungeteilten Eizelle, an Volumen beträchtlich zunimmt. Falls ein Plasmalobus einer der ersten, grossen Blastomeren hinausgepresst wird, tritt bald ein Kern in ihn ein, und er fängt an, sich zu furchen, ganz in Analogie zu den Durchschnürungsversuchen Spemanns (vgl. S. 815). Oder auch werden eine oder einige ganze Furchungszellen hinausgedrängt, die sich auch weiterentwickeln. In beiden Fällen wird also der Furchungskeim in zwei sich entwickelnde Teile aufgeteilt, die durch eine breitere oder engere Brücke zusammenhängen und an Grösse sehr variieren. Das hinausgepresste Stückchen kann sogar grösser als das zurückgebliebene sein. Diese Aufteilung des Keimes ist selbstverständlich sehr schädlich. Wenn die Teile sich trennen, wird die Entwicklungsfähigkeit der Partialkeime oft dadurch beeinträchtigt; wenn sie sich zusammenhalten, finden wir allerlei Missbildungen.

Um diesen Uebelstand zu beseitigen, versuchte ich die Eier aus der Membran hinauszupressen. Es wurde dabei mit der Glasnadel vorsichtig auf die Seite der Membran gedrückt, die dem Spalt und dem Plasmalobus gegenüber lag. Indem die Nadel dem Spalt immer näher geführt wurde, konnte der Keim langsam hinausgeschoben werden. Nach dieser Behandlung war die Gestalt des Keimes zuerst etwas länglich. Er rundete sich aber in einigen Minuten völlig ab. Da die Furchung bei solchen Eiern, die Plasmaloben austreten lassen, nicht normal verläuft, indem die frühen Blastomeren nicht die gleiche Grösse aufweisen und die Furchungsebenen wohl oft atypisch sein können, ging ich bald dazu über, die Eier schon kurz nach der Befruchtung hinauszupressen, also ehe ein Plasmalobus gebildet worden war. Mit einem leichten Druck wurde die Membran in der Wundlinie zum Platzen gebracht und danach das Ei in der eben beschriebenen Weise hinausgepresst. Solche Eier geben in den meisten Fällen durchaus typische Furchungsbilder — sofern nicht eben das mikromerenbildende Plasma entfernt worden ist, vgl. 1927, 1928 S. 18.

Eine gute Entwicklung der Merogone — wir sehen hier von der Schwierigkeit ab, die durch einen artfremden Kern bedingt wird — ist also vor allem zu erwarten, wenn nur wenig Zytoplasma, dabei nicht das vegetativste, entfernt wird, und wenn die Furchung einigermaßen normal verläuft, ohne Bildung schädlicher Auswüchse. Die Anforderungen einer befriedigenden Furchung werden nun erstens in den Keimen erfüllt, wo keine Plasmaloben gebildet werden, sondern die Blastomeren gänzlich innerhalb der Membran verharren, aber diese Fälle sind leider nicht zahlreich. Zweitens in den vor der Furchung hinausge-

schobenen Eiern. Da das Hinauspressen ziemlich umständlich und zeitraubend ist (Membranentfernen durch Schütteln oder schnelles Pipettieren ist wohl bei diesen kurz vorher operierten Eiern nicht ratsam, wäre ausserdem mit diesen einzelnen Eiern schwierig auszuführen), habe ich an einigen Operationstagen eine grössere Anzahl Eier, z. B. etwa hundert, entkernt und sie in der Membran gelassen, an anderen Tagen eine viel geringere Zahl Eier operiert, deren Membran aber entfernt wurde. Das Resultat betreffs einigermassen typischer Plutei war in beiden Fällen etwa dasselbe pro Tag.

Die Merogone wurden nicht auf ihre Kerngrösse untersucht. Ich habe mich aber nachträglich vergewissert, dass die Laryen aus kernhaltigen Eibruchstücken durchschnittlich etwa doppelt so grosse Kerne haben wie diejenigen aus entkern-ten, wie Boveri es fand.

Die Temperatur des Seewassers bei Neapel beträgt in den Wintermonaten 13°. Um den Versuchskeimen möglichst natürliche Bedingungen zu geben, wurden die Züchtungsschalen in einem Kühl- tisch mit fliessendem Wasser auf 13° gehalten.

Um im Folgenden die Merogone und die Hybriden leichter auseinanderhalten zu können, werden wir diese, wie gewöhnlich, mit \times , jene mit $+$ bezeichnen.

C. — VORVERSUCHE MIT VERSCHIEDENEN ARTKOMBINATIONEN

I. — *Sphaerechinus* + *Paracentrotus* oder *Psammechinus*.

Da eine Kombination *Sphaerechinus* + *Paracentrotus* (oder *Psammechinus*) besonders günstig sein musste, indem wir dann den Gegensatz Gitterstäbe-einfache Stäbe erhalten, fing ich mit der Prüfung an, ob solche Merogonbastarde sich nicht weiter züchten liessen, als es BOVERI gelungen war. Wurden kernlose Eibruchstücke von *Paracentrotus* oder *Psammechinus* mit Sperma von *Sphaerechinus* befruchtet (BOVERI, 1918, S. 431), so gelangten die Keime nicht über das Stadium junger Blastulae hinaus, die es höchstens zu einer schwachen, zitternden Bewegung innerhalb den sich erweiternden Befruchtungsmembran brachten und dann abstarben. Bei den Kombinationen *Sphaerechinus* Eiplasma + *Paracentrotus* oder *Psammechinus* Sperma ging die Entwicklung weiter. Die weitest differenzierten waren in der Gastrulation stehengeblieben (a. a. O., S. 441). Die Körperform wurde höchstens etwas prismaartig, der Urdarm ragte nur bis etwa ein Drittel der Körperhöhle hinein. Zwei winzige Dreistrahler waren das Aeusserste, was sie an Skelett hervorbrachten.

Unsere Erfahrungen gehen in derselben Richtung. Von 53 kernlosen Eibruchstücken von *Sphaerechinus* liessen sich nur 14 mit *Paracentrotus*-Sperma befruchten. Wie in den Boverischen Versuchen wurden die am weitesten differenzierten prismaartig betreffs ihrer Form. Der Urdarm erreichte fast halbe Grösse. Zwar wurden keine Kalkspicula angelegt, wie Boveri fand, aber statt

dessen senkte sich in einigen Fällen ein deutliches Stomodaeum ein. Die Lebensdauer war 5-6 Tage. 11 kernlose *Sphaerechinus*-Fragmente wurden mit Sperma von *Psammechinus* besamt. Nur zwei fingen die Entwicklung an, blieben aber im Blastulastadium stehen. Wurden andererseits kernlose Bruchstücke von *Paracentrotus*- oder *Psammechinus*-Eiern mit *Sphaerechinus*-Sperma befruchtet, so starben die Keime, wie in den Boverischen Versuchen, schon in einem frühen Blastulastadium ab.

Die Kombination *Paracentrotus*-*Psammechinus* gab zu meiner Ueberraschung oft gute Plutei (ich kannte damals noch nicht die Arbeit Boveris 1918, vgl. oben S. 812). Da die in dieser Arbeit zu schildernden Versuche mit diesen beiden Arten ausgeführt wurden, kommen wir im nächsten Kapitel darauf zurück.

II. — *Psammechinus miliaris* + *Echinus esculentus*.

Nachdem ich so gute Ergebnisse mit den obenerwähnten Arten gehabt hatte, wollte ich versuchen, andere Kombinationen zu finden, die vielleicht noch günstiger wären. Ich dachte dabei in erster Linie an *Echinus esculentus* und *Psammechinus miliaris*, von welchen beiden Arten es SHEARER, DE MORGAN und FUCHS (1914) gelungen war. Hybriden bis zu grossen Seeigeln zu züchten. Während eines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Plymouth im Sommer 1932 ging ich ans Werk. Zu meinem Erstaunen stellte es sich aber heraus, dass, obwohl ich selbst gewöhnliche Bastarde bis zur Metamorphose züchten konnte, die heterospermen Merogone mit *Psammechinus miliaris* Zytoplasma und *Echinus esculentus* Kern kaum über das Blastulastadium hinaus kamen. Zur Kontrolle hergestellte homosperme *P. miliaris*-Merogone gaben Plutei. Mit *E. esculentus*-Sperma wurden die Blastulae kränklich, mehr oder weniger von dunklen Zellen angefüllt und starben bald ab. Nur in zwei Fällen invaginierte, nach drei Tagen, ein kleiner Urdarm (die Bastarde waren schon Plutei), der aber nicht mehr als ein Drittel der normalen Länge erreichte. Fünf Tage nach der Befruchtung waren diese Keime noch skelettlos, nach acht Tagen fanden sich aber ein paar kleine Dreistrahler vor. Keine weitere Differenzierung trat ein. Diese heterospermen Merogone haben sich also nicht weiter entwickelt als die Kombination *Sphaerechinus*-*Paracentrotus*.

III. — *Psammechinus miliaris* + *Paracentrotus lividus*.

Psammechinus miliaris und *Psammechinus microtuberculatus* stehen einander sehr nahe. Die Kreuzung von *Paracentrotus* mit *Psammechinus miliaris* geht aber nicht so gut von statten wie mit *Psamm. microtuberculatus*, und auch die Bastardmerogone entwickeln sich schlechter, wie ich bei Versuchen in Roscoff im Sommer 1934 fand. Während die Kreuzung *P. microtuberculatus* × *Paracentrotus* in beiden Richtungen gelingt, obwohl mit verschiedener Frequenz,

konnten gewöhnliche Bastarde nur mit *P. miliaris* Ei und *Paracentrotus* Sperma erhalten werden. Die Eier (sowie kernlose Eifragmente) von *Paracentrotus* liessen sich nicht durch *P. miliaris*-Sperma zur Entwicklung anregen.

Die Befruchtung gelang bei 7 von 20 entkernten *P. miliaris*-Eiern. Sämtliche sieben Keime wurden mehr oder weniger Pluteus-ähnlich, aber das Skelett wurde nur kümmerlich entwickelt und fehlte in drei Larven vollständig. Die drei besten Plutei sind in Abb. 2 wiedergegeben. Sie hätten sich nicht weiter differenzieren können, denn sie sahen schlecht aus und lagen schon ziemlich unbeweglich auf dem Boden.

Es steht ausser allem Zweifel, dass von den geprüften Kombinationen die Arten *Psammechinus microtuberculatus* und *Paracentrotus lividus* für unseren Zweck die günstigsten sind.

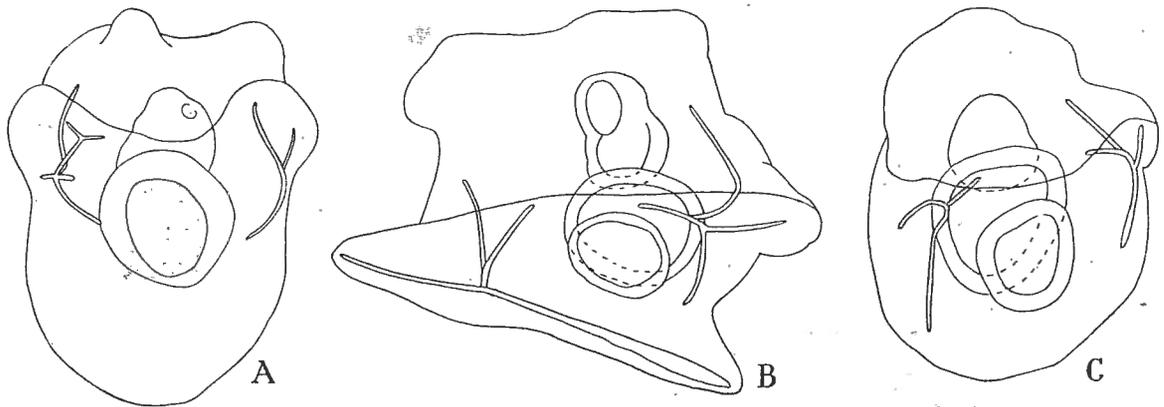


ABB. 2.

Heterosperme Merogone *Psammechinus miliaris* Zytopl.+*Paracentrotus lividus* Kern. Vergr. 265/1.

D. — SYSTEMATISCHE STELLUNG DES PARACENTROTUS LIVIDUS UND PSAMMECHINUS MICROTUBERCULATUS

Psammechinus und *Paracentrotus* gehören beide der Familie *Echinidae* an. Wie aus der Abb. 3 hervorgeht, sind sie schon äusserlich sehr verschieden. *Parac. lividus* ist etwa doppelt so gross als *Psamm. microtuberculatus*, und seine Stacheln sind verhältnismässig grösser. *Psamm.* misst im allgemeinen nicht mehr als 35 mm im Durchmesser, *Parac.* erreicht etwa 70. Die Farbe von *Psamm. microt.* ist grünlich, mit rötlichen Stachelspitzen. *Parac. liv.* variiert in verschiedenen Exemplaren, von dunkel olivgrün bis bräunlich oder dunkel violett. Betreffs der anatomischen Unterschiede sei Folgendes erwähnt (vgl. MORTENSEN, 1913, 1927). Die Ambulacralplatten von *Psamm.* haben 3 Porenpaare pro Platte, die von *Parac.* 5-6 Paare. Die Primärstacheln sind bei *Psamm.* nur wenig grösser als die sekundären, bei *Parac.* sind die primären ziemlich deutlich zu unterscheiden. Die Klappen der globiferen Pedicellarien haben bei *Psamm.* jederseits mehrere Zähne unter dem Endzahn, bei *Parac.* ist nur ein Zahn jederseits unter

dem Endzahn vorhanden. Bei *Psamm.* ist die Mundhaut mit dicken, grünlichen Platten bedeckt, bei *Parac.* hat sie nur kleine Platten ausserhalb der Buccalplatten, ist also ziemlich nackt. Der Unterschied der beiden Arten ist somit im ausgewachsenen Zustand erheblich.

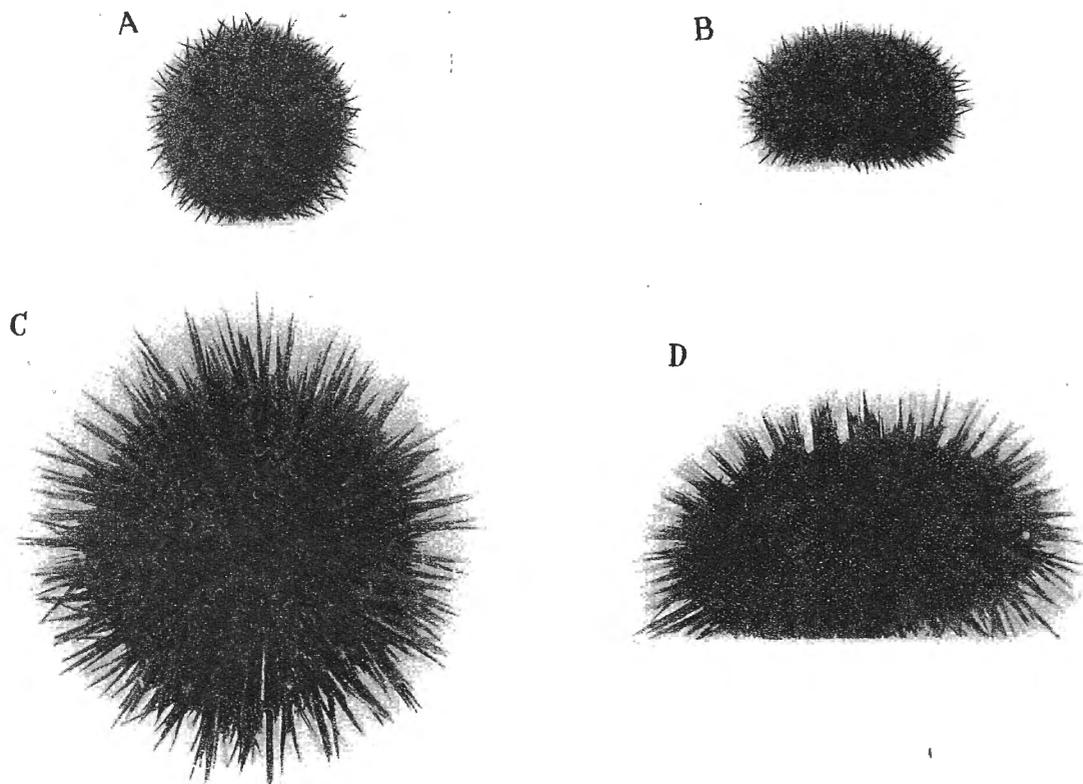


ABB. 3. — A, B, *Psammechinus microtuberculatus*; C, D, *Paracentrotus lividus*
(bei derselben Vergrösserung).

E. — DIE NORMALE ENTWICKLUNG DER KÖRPERSTÄBE

I. — *Psammechinus microtuberculatus*.

Das Aussehen einer Pluteuslarve, drei Tage alt, geht aus der Abb. 4 A hervor. Die zwei langen, in der Abbildung sowie beim Schwimmen nach unten gerichteten Stäbe sind die sog. Körper- oder Scheitelstäbe, die in den sog. Scheitel hineinwachsen. Wenn wir die Körperstäbe von der Ansatzstelle der Analstäbe nach unten gegen den Scheitel zu verfolgen, sind sie zuerst eine lange Strecke von etwa gleichem Durchmesser. Dann verdicken sie sich allmählich, um sich schliesslich ziemlich schnell zu verjüngen, bis sie mit einer Spitze endigen. Solche Stäbe (Abb. 4) werden seit alters keulenförmig genannt. Sie sehen also,

könnte man sagen, wie ein Speer aus, dessen Durchmesser überall rundlich ist. Die Körperstäbe sind in diesem Alter ganz eben an der Oberfläche.

Schon am nächsten Tag hat sich das Bild verändert — vier Tage alte Larven. Das speerspitzförmige Ende fängt an, sich an der Spitze zu verbreitern. An der Oberfläche der Körperstäbe treten kleine Zacken auf, die meistens spitz und nach unten (scheitelwärts) gerichtet sind. Gleichzeitig mit der allgemeinen Verdickung des Stabendes entstehen hier auch Zacken, die aber oft grösser als die übrigen sind, sich verzweigen können und höckerartig werden (Abb. 5 A-D).

Nach fünf Tagen haben die Stabenden sich deutlich verändert. Statt mit einer kleinen Spitze endigt der Körperstab jetzt mit einer medialwärts gerichteten, dicken, unregelmässigen, oft mehr oder weniger verzweigten Keule. Die Entwicklung der Keulen gegeneinander hin geht aus der Abb. 5 H-K hervor, wo

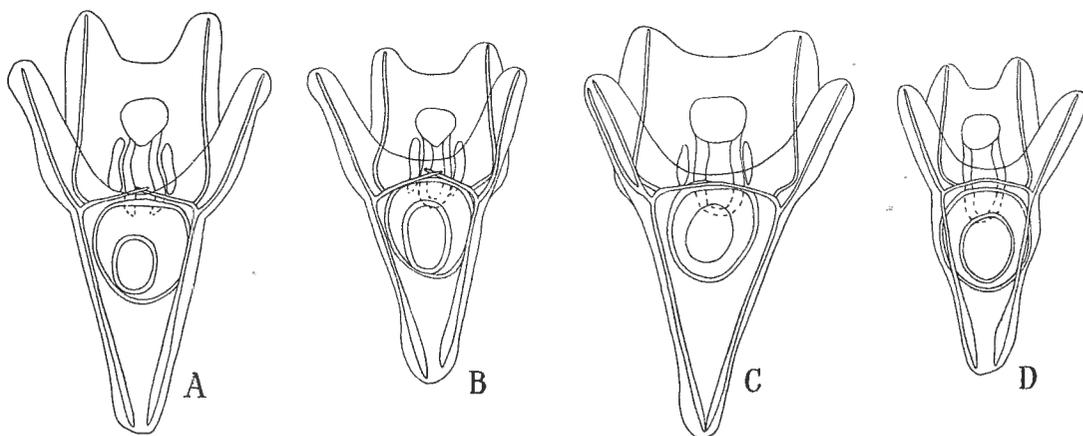


ABB. 4. — Drei Tage alte Plutei. — A, *Psammechinus microtuberculatus*.
B, *Paracentrotus lividus*. — C, *Psamm. microt.* ♀ × *Parac. liv.* ♂.
D, *Parac. liv.* ♀ × *Psamm. microtub.* ♂. Verg. 160/1.

die Körperstäbe von der analen oder abanaln Seite abgebildet sind. Betrachten wir sie aber von der rechten oder linken Seite, so finden wir, dass sie sich in beiden Richtungen, sowohl anal als abanal, verbreitern (Abb. 5 F-G). Schon in diesem Stadium kann man oft sehen, dass diese Verbreiterung in der Tat eine Gabelung bedeutet, indem jeder Stab einen Zweig medial-analwärts und einen medial-abanalwärts entsendet.

In den acht und neun Tage alten Larven sind diese Keulen, Höcker und Verästelungen noch ausgesprägter (Abb. 5 L-O, Q-S). Die Gabelung wird besser illustriert durch die Abb. 5 P, welche wir nach SEELIGER (1896, Fig. 25) wiedergeben: sie stellt die Verzweigung der Scheitelstäbe einer 20 Tage alten Larve, von der Scheitelspitze aus gesehen, dar. Die Gabelung ist oft bei weitem nicht so regelmässig wie in dieser Zeichnung, wie wir aus mehreren unserer Abbildungen ersehen können. Die Aeste können von verschiedener Dicke und Länge sein oder auch fehlen. Im allgemeinen sind die abanalwärts gerichteten Zweige die gröss-

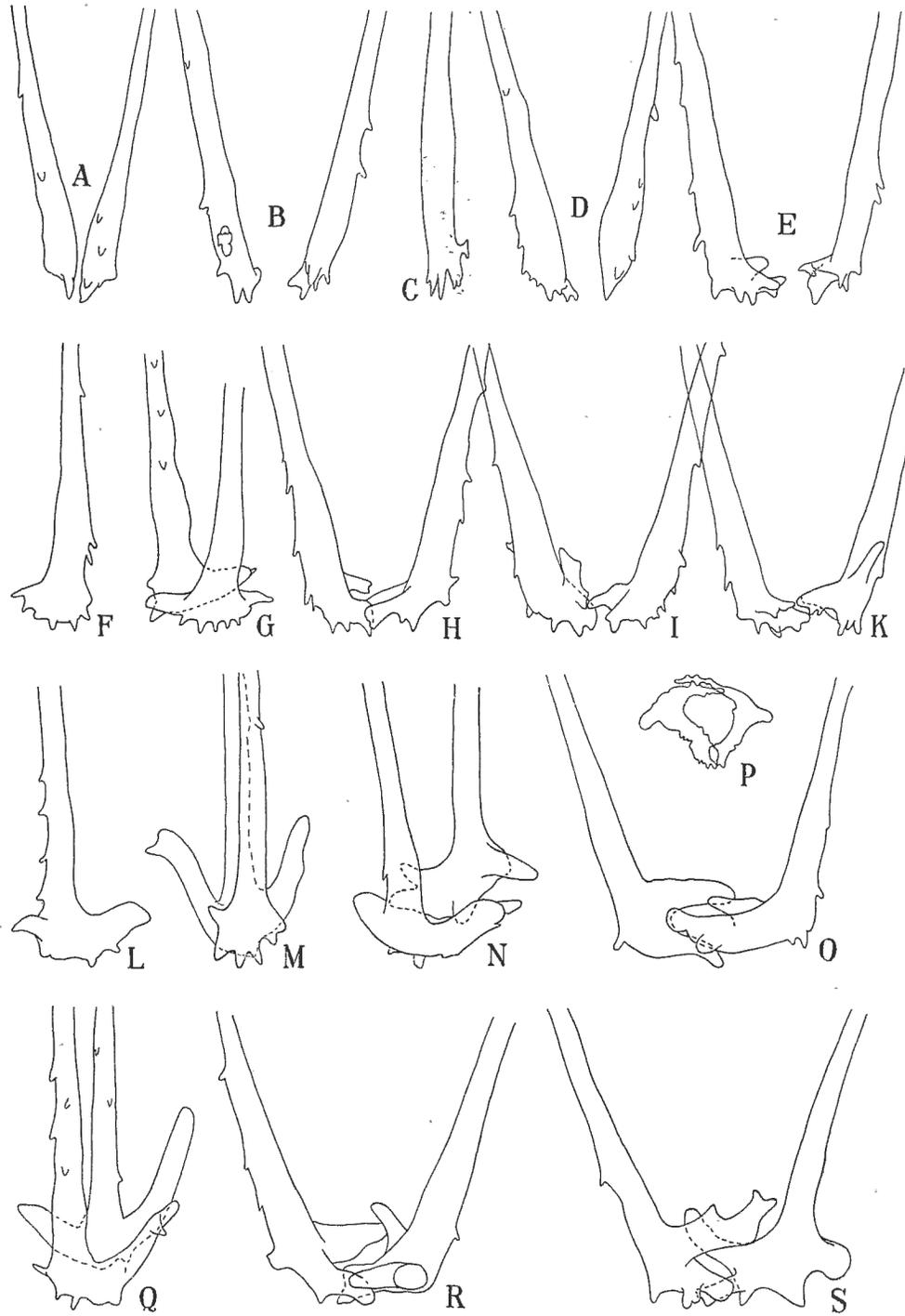


ABB. 5. — Körperstabenden von *Psammechinus microtuberculatus*. — A, E, H, O, R, S, von der Analseite; B, D, I, K, von der Abanalseite; C, L, N (schräg), Q, von links; F, G, M, von rechts. P (nach SEELIGER, 1896) zeigt die beiden Körperstäbe einer 20 Tage alten Larve vom Scheitelpol aus gesehen. A-D aus 4. E-K aus 5, N-O, R, S aus 8, und L, M, Q aus 9 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

ten (Abb. 5 L, N, Q). Dann kommen fast immer auch allerlei andere Verästelungen, Höcker und Zacken vor. Die Verzweigung kann sogar hirschgeweihartig werden. Im einzelnen bietet die Art der Verästelung und Keulenbildung so grosse Mannigfaltigkeiten dar, dass sie nicht ausführlich besprochen werden kann. Kaum zwei Larven sind einander gleich.

Die Abbildungen von elf und zwölf Tage alten Larven stimmen im grossen ganzen mit denen von acht und neun Tagen überein (Abb. 6 A-E). Auch in einer grossen, 25 Tage alten Larve, in welcher die hinteren Dorsalfortsätze, sowie der dorsale Skelettbogen schon angelegt waren, sahen die Keulen der Körperstäbe ähnlich aus (Abb. 6 F).

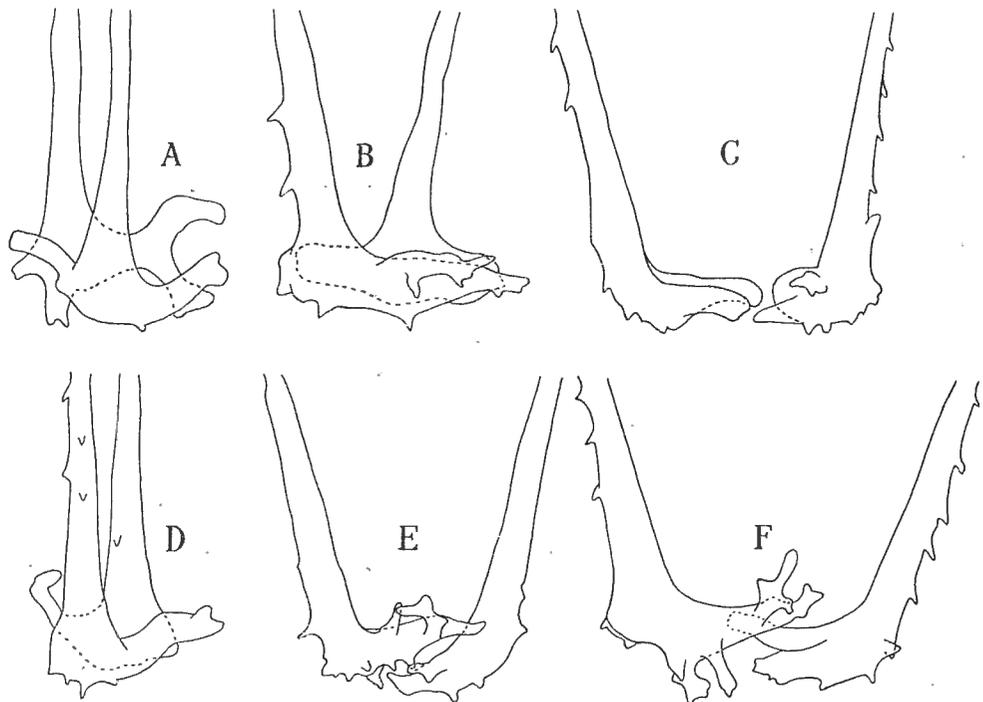


ABB. 6. — Körperstabenden von *Psammochinus microtuberculatus*. — C, E, F, von der abanalen; A, B (schräg), D, von der linken Seite. — A, C-E aus 11-12, B aus 18, F aus 25 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

II. — *Paracentrotus lividus*.

Die jungen Plutei sind kleiner als diejenigen von *Psamm.*, sonst sind aber die Larven dieser beiden Arten einander sehr ähnlich (Abb. 4 B). Auch die Körperstäbe stimmen in diesem Alter (drei Tage) miteinander überein, indem sie einfach keulenförmig und ohne Zacken sind.

Während die *Psamm.* schon am vierten-fünften Tage die charakteristischen Verdickungen, Höcker und Verästelungen erhielten, sehen wir aus den Abbildungen (Abb. 7 u. 8) von sieben bis dreizehn Tage alten Larven, dass die

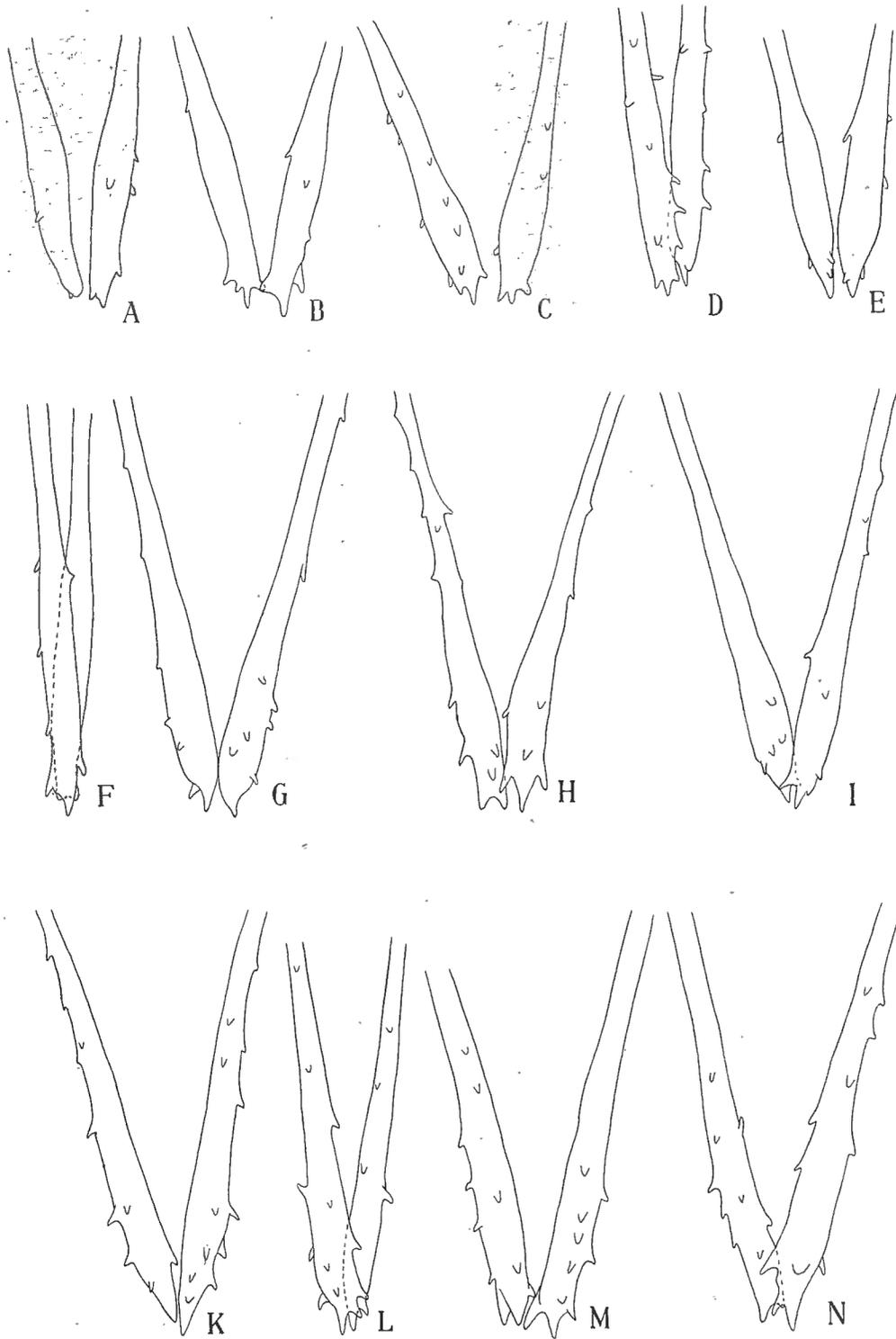


ABB. 7. — Körperstäben von *Paracentrotus lividus*. — B, C, H, I, M, von der analen; A, E, G, K, N, von der abanal; D (schräg), F, von der linken, L (schräg) von der rechten Seite. — A-F aus 7, G-N aus 9 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

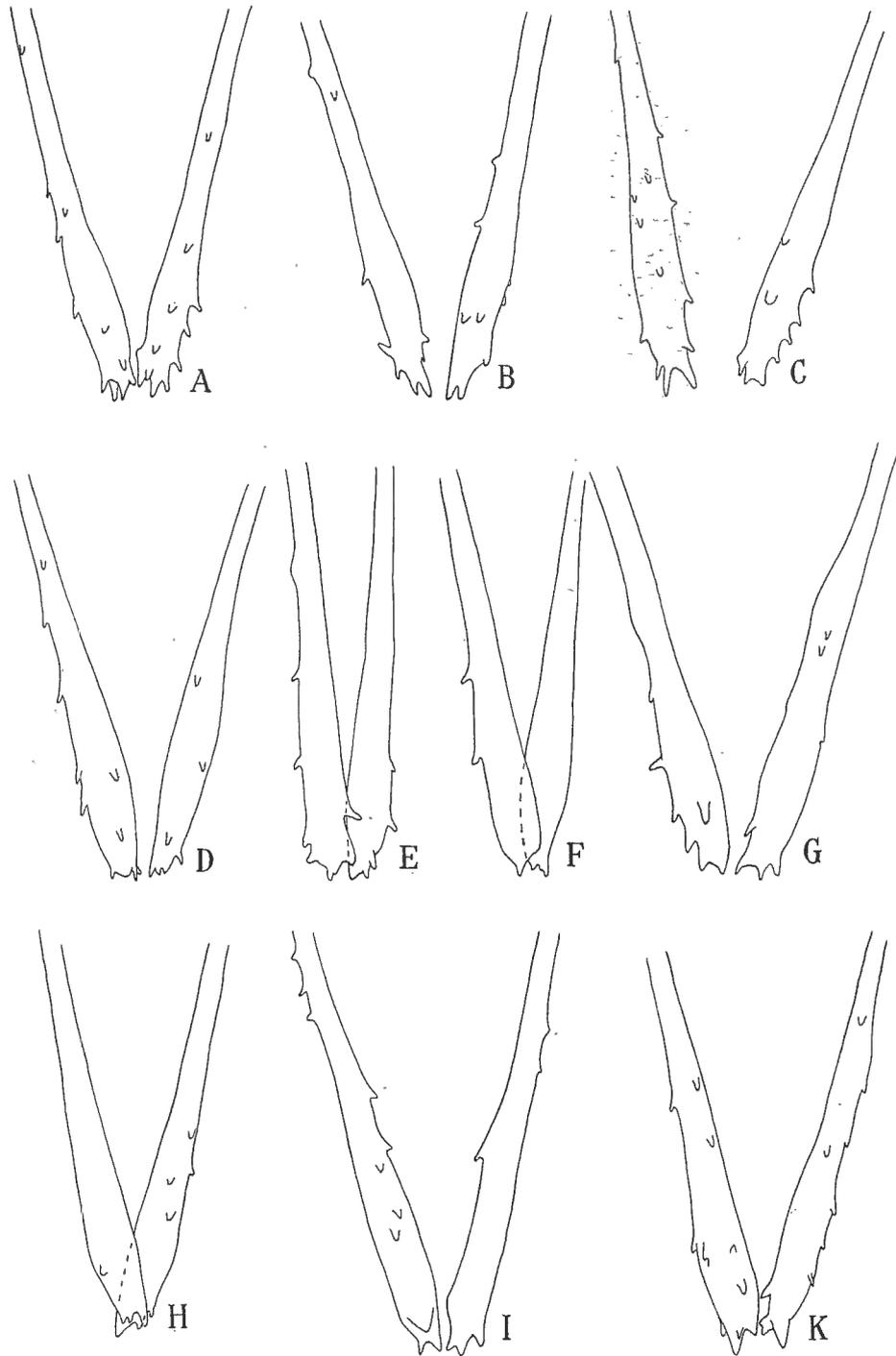


ABB. 8. — Körperstabenden von *Paracentrotus lividus*. — B, D, G, I, K, von der analen ; A, C, H, von der abanal Seite. — E und F, schräg links-anal. — A-G aus 12-13, H-K aus 20-21 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

einfache Keulenform bei *Parac.* beibehalten wird. Die Keulen können ziemlich mächtig werden, um sich dann plötzlich zu einer Spitze zu verjüngen. Die Stäbe sind mit kleinen Zacken besetzt. Diese Zacken werden am Ende der Keule oft etwas grösser und können so nahe aneinander sitzen, dass ihre Basen verschmelzen. Hierdurch, sowie durch einige besonders grosse Zacken, können wohl die Stäbe an ihrem Ende etwas unregelmässig verdickt werden (Abb. 7 L, M, 8 A, E, G, I, K), aber die hierdurch entstandenen Abweichungen von der typischen Keulenform können nicht mit den Höckern und Verästelungen bei *Psamm.* verglichen werden.

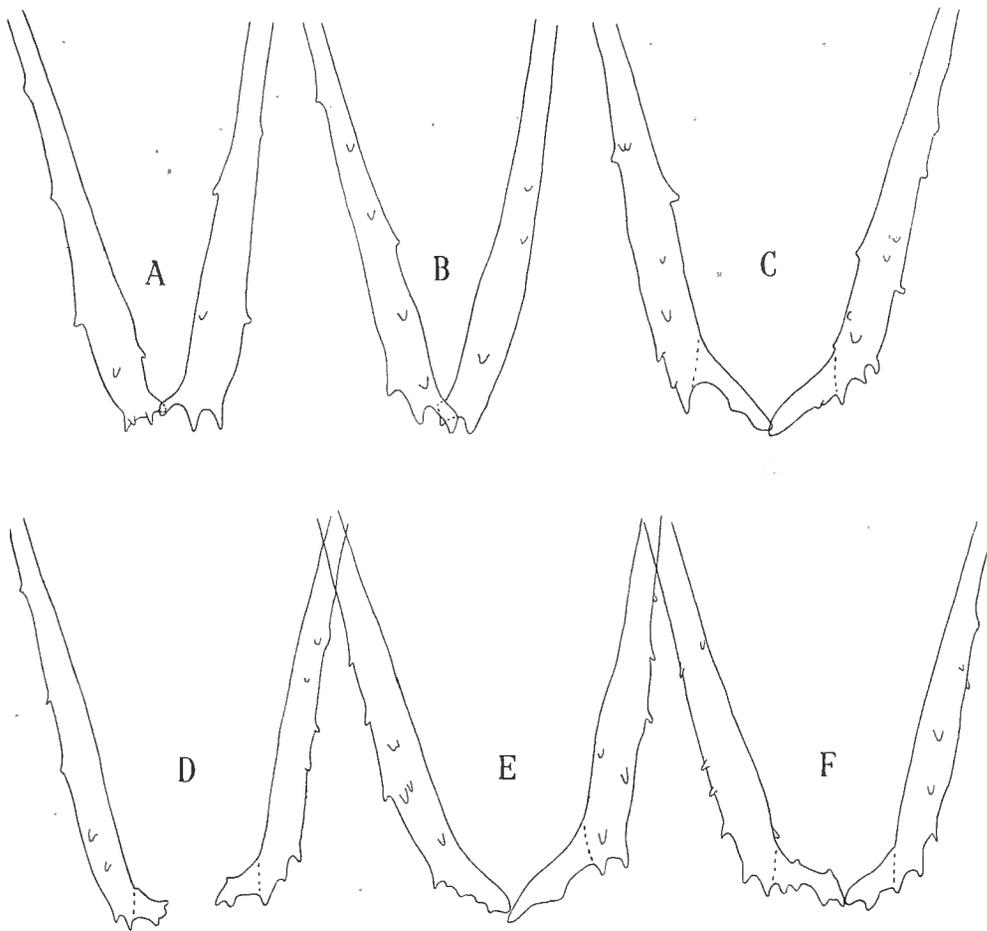


ABB. 9. — Körperstäben von *Paracentrotus lividus*. — A, B, D, von der analen; C, E, F, von der abanal Seite. — A, B aus 21, C-F aus 27 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

Noch nach 20-21 Tagen waren die Körperstäbe fast unverändert (Abb. 8 H-K, 9 A, B). In einigen Larven aber sah es aus, als ob nahe der Spitze ein Fortsatz schräg medialwärts-scheitelwärts herauswuchs (Abb. 9 A, B).

Nach 27 Tagen gaben die Körperstäbe ein ganz anderes Bild (Abb. 9 C-F). Man erhält zuerst den Eindruck, dass sie sich zu einander hingebogen haben.

Diese Biegung scheint mir nun auf die Weise zustande gekommen zu sein, dass der im vorigen Absatz angedeutete Fortsatz mächtig ausgewachsen ist. Ich glaube, man kann in jedem Fall raten, wo die ursprüngliche Stabspitze gelegen hat. In den Abbildungen habe ich durch eine punktierte Linie angegeben, wo ich mir die Grenze zwischen dem alten Stab und dem neuen Fortsatz vorstelle. Es sei besonders hervorgehoben, dass diese neuen Teile nur in der Ebene liegen, die durch die beiden Körperstäbe gelegt werden kann, und also nicht anal- oder abanalwärts abbiegen.

III. — Vergleich der beiden Arten.

Während die Enden der Körperstäbe bei *Psamm.* schon am vierten Tage anfangen, sich stark zu verdicken, Höcker auszubilden, sich zu gabeln oder zu verästeln, behalten die Körperstäbe bei *Parac.* drei Wochen lang die einfache Keulenform. Die bei *Parac.* in der vierten Woche entstehenden Gebilde ähneln bei oberflächlicher Betrachtung den Auswüchsen bei *Psamm.*, unterscheiden sich aber in Wirklichkeit von ihnen in mehreren Hinsichten. Sie werden etwa drei Wochen später angelegt. Sie liegen nur in derselben Ebene wie die Körperstäbe selbst, von links oder rechts aus betrachtet sehen sie also nur wie eine Verlängerung des Stabes aus, die übrigens nicht dicker als der ursprüngliche Stab ist. Dementgegen liegen die unregelmässigen Zweige und Höcker bei *Psamm.* nicht in der Ebene der Körperstäbe, sondern sind anal- oder abanalwärts gerichtet und werden oft dicker als der ursprüngliche Stab. Sie wachsen bei *Par.* in der Weise schräg nach unten (scheidenwärts) aus, dass der Körperstab, obwohl dadurch gebogen, doch etwas verlängert wird, während die Gabeläste bei *Psamm.* mehr senkrecht zum Körperstab stehen und, ebenso wie die Verdickungen, eigentlich oberhalb der ursprünglichen Stabspitze gebildet werden.

Es ist wichtig im Gedächtnis zu halten, dass die *Psamm.*-Plutei ein Stadium, etwa am dritten Tage, durchmachen, das mit dem Stadium übereinstimmt, das für *Par.* während der ersten drei Wochen charakteristisch ist. Nach meinen Erfahrungen von Züchtungen sowohl von Echiniden wie von Asteridenlarven können sie nicht nur sehr früh ihre weitere Differenzierung einstellen, um dann allmählich reduziert zu werden, sondern auch sogar an Körpergrösse zunehmen, ohne dass eine entsprechende weitere Differenzierung der Organanlagen stattfindet. Dies wird für das Merkmal, das wir hier berücksichtigen, zur Folge haben, dass zwar eine *Psamm.*-Larve eine *Zeitlang* weiterleben kann, scheinbar gesund, ohne dass doch die Körperstäbe verdickt und verzweigt werden. Das heisst, dass ein *Psamm.*-Pluteus sozusagen nicht über das *Par.*-Stadium hinaus gelangt. Wenn man von einem sich auf diese Weise verhaltenden Bastard sagt, dass er nur reine *Par.*-Merkmale zeigt, dass die Eigenschaften von *Psamm.* sich nicht geltend machen können, so ist das vom Gesichtspunkt der Vererbung nicht immer zutreffend. Auf diese Frage kommen wir unten zurück.

BOVERI (1895, S. 402 und 404) hat bei seinen ersten Merogonieversuchen diesen Unterschied der Arten nicht gekannt: « Ich habe wenigstens kein ein-

ziges Kriterium gefunden, um eine *Echinus*- von einer *Strongylocentrotus*-Larve unterscheiden zu können ». Und von *Psamm.* heisst es betreffs des Endes des Scheitelstabes : « Dieses ist in durchaus konstanter Weise zu einer mächtigen Keule angeschwollen, die, wie die übrigen Skelettbereiche auch, mit Spitzen und Zacken besetzt ist, aber niemals eine Tendenz zur Verästelung zeigt ». Es geht aus diesem Zitat hervor, dass BOVERI damals nur schlechte Larvenkulturen hatte, in welchen die Larven in ihrer Differenzierung nicht über unser Stadium von drei Tagen hinaus gekommen sind.

Die verästelten Keulen von *Psamm.* waren aber schon viel früher beschrieben und abgebildet worden, nämlich von JOH. MÜLLER (1852, S. 25). In älteren Larven fand er die früher keulenförmigen Körperstäbe so stark verästelt, dass sie einem Hirschgeweih glichen. In einer späteren Arbeit (1855, S. 4) bezeichnet er es als einen Unterschied der Larven von *Psamm.* und *Par.*, dass die Körperstäbe der ersteren verästelt, der letzteren keulenförmig sind. Die Entwicklung der Körperstäbe von einfachen Keulen zu verästelten Formen bei *Psamm.* wurde später von SEELIGER (1896) an Hand einer Reihe von Abbildungen beschrieben. Unsere Ergebnisse bestätigen vollkommen die Darstellung Seeligers. Auch VERNON (1898) hat die Verzweigung bei *Psamm.* gesehen. In seiner letzten Arbeit hat nun auch BOVERI (1918) den Unterschied der beiden Arten erkannt : « Bei *Parechinus* hinwiederum hat die Keule der Scheitelstäbe eine bei *Paracentrotus* in dieser Weise nicht vorkommende Neigung zu Astbildungen, manchmal so, dass sie tief gegabelt ist (.....), häufiger so, dass das angeschwollene Ende mit gröberen und feineren Zacken besetzt ist ».

In seiner Arbeit über Varianten, Bastarde und Chimären bezeichnet NÜMANN (1933) die von v. UBISCH 1932, Abb. 30, wiedergegebenen Scheitelstäbe von *Psamm. micr.* als extreme Varianten. Das Alter der fraglichen Larven wird nicht angegeben. Sie können wohl als extreme Varianten gelten, aber nur unter der Voraussetzung, dass sie aus jungen, 4, 5 Tage alten Larven stammen, und dass dies angegeben wird. Denn keiner von ihnen hat die Dicke und Grösse der Keulen erreicht, die wir als typisch für z. B. 8, 9 Tage alte Larven gefunden haben (Abb. 5). Der *Psamm.*-Charakter ist also noch ausgesprochener, als es aus den betreffenden Figuren v. Ubischs hervorgeht.

Wir werden jetzt unsere Ergebnisse so darstellen, wie sie in Neapel 1931-1932 erhalten wurden. Betreffs einiger weiteren Komplikationen im Bau der Körperstäbe, welche ich erst später gewahr wurde, verweise ich auf den Abschnitt « Kritische Besprechung der Ergebnisse ».

F. — HYBRIDEN

I. — *Psammechinus microtuberculatus* ♀ × *Paracentrotus lividus* ♂

Diese Kombination kann bis 100 % Befruchtung geben, und die Larven entwickeln sich sehr gut.

Wir geben zuerst einige Zeichnungen von 8-9 Tage alten Larven wieder. In diesem Alter waren von *Psamm.* schon längst dicke, verästelte Keulen aus-

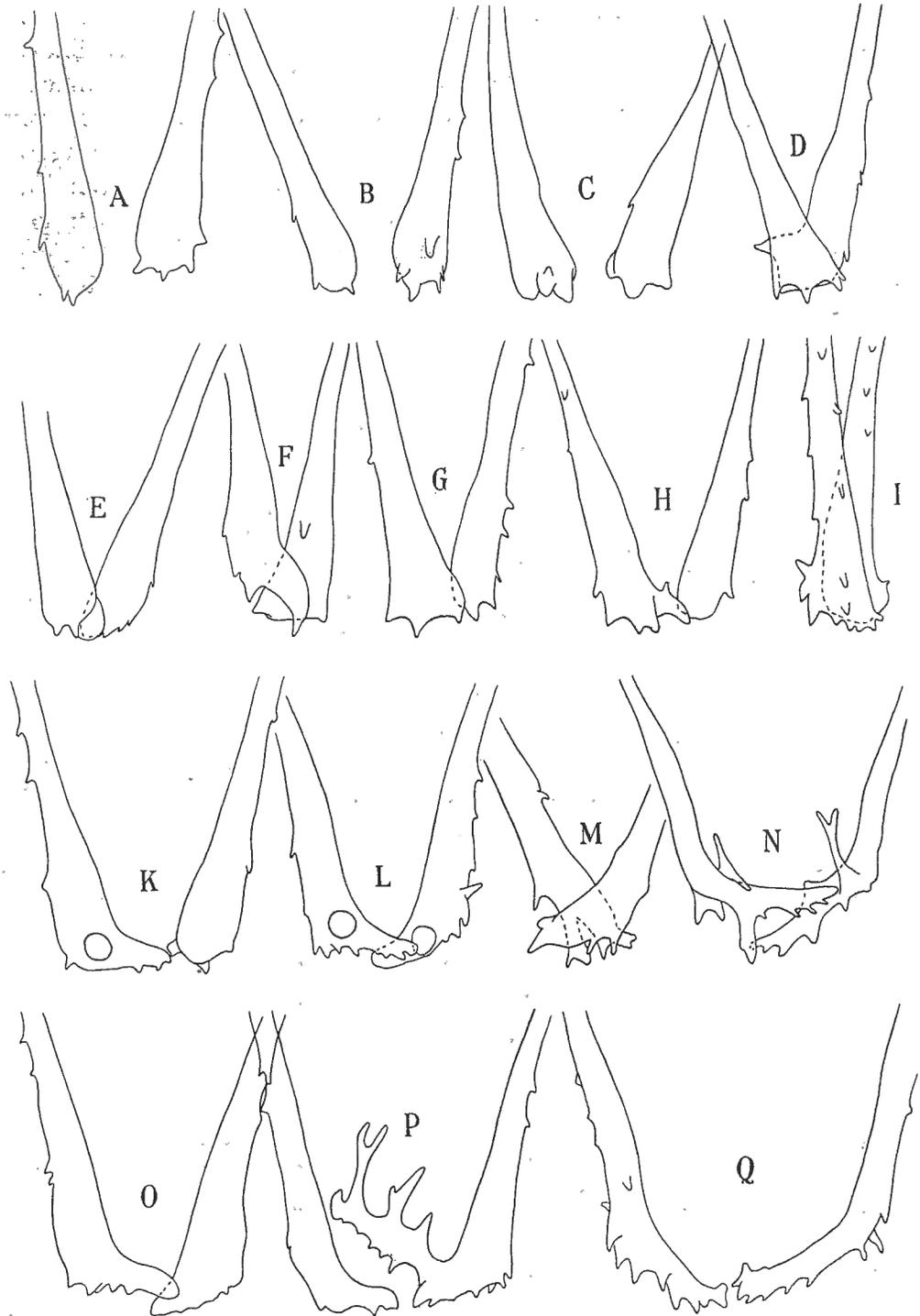


ABB. 10. — Körperstabenden aus Hybriden *Psammechinus microtuberculatus* ♀ × *Paracentrotus lividus* ♂. — A-D, M, Q, von der analen; E, H, L, N-P, von der abanalen; F-G (schräg); I, K, von der linken Seite. — A-I aus 8-9, K aus 11, L aus 13, M, N aus 18, O, P aus 23 und Q aus 26 Tage alten Larven. Vergr: 500/1.

gebildet. Die meisten Körperstäbe der Bastarde stellen in der Tat Zwischenformen dar. Im Anschluss an unsere Darlegungen im vorigen Abschnitt können wir nicht mit Sicherheit sagen, dass diejenigen Larven, welche einfache *Parac.*-Keulen haben, vom Vater dominiert werden, denn es handelt sich hier mit grösserer Wahrscheinlichkeit um solche Larven, die auf dem Stadium stehen geblieben sind, das auch bei *Psamm.* nur die *Parac.*-ähnlichen Keulen besitzt.

Die gut entwickelten Larven zeigen aber Zwischenformen (Abb. 10). In einigen Fällen sind die Stäbe im untersten Teil nur angeschwollen, in einer Weise, die wir bei *Parac.* nicht wiederfinden (Abb. 10 A-G). Oft breiten sich die Keulen aber seitlich aus, sowohl medial als anal und abanal (Abb. 10 H, I). Dieselbe starke Gabelung und Entwicklung wie bei *Psamm.* finden wir aber nicht. Einige Tage später (11-13 Tage) sind die Körperstäbe vielleicht in den gebogenen Teilen etwas länger geworden (Abb. 10 K, L).

Nach 18 Tagen fanden sich bei einigen ziemlich dünne Zweige (Abb. 10 M, N), andere blieben unverändert. Nach 23-26 Tagen (Abb. 10 O-Q) hatten einige der besten Larven lange, medialwärts gerichtete Auswüchse. Wahrscheinlich hat sich hier die *Parac.*-Neigung, zu dieser Zeit solche Auswüchse zu bilden, geltend gemacht.

Die Tendenz zur Gabelung der Körperstäbe ist bei diesen Bastarden viel geringer und im grossen ganzen ist die Verdickung und Verästelung der Körperstäbe schwächer als bei *Psamm.*

II. — *Paracentrotus lividus* ♀ × *Psammechinus microtuberculatus* ♂

Die Befruchtungsziffer ist nicht so hoch für diese Kombination wie für die vorige. Da ich nur anderthalb Monate für diese Untersuchung zur Verfügung hatte, ging mein Bestreben darauf aus, so viele Merogone wie möglich zu erhalten. Ich habe mir deshalb nicht Zeit genommen, die Befruchtungsziffer bei den Bastardierungen zu ermitteln. Betreffs der Möglichkeit, verschiedene Seeigelarten in Neapel zu kreuzen, sei auf die Arbeiten ELSTERS (1932, 1934, 1935) verwiesen.

Wie die *Psamm.*-Larven grösser als diejenigen von *Parac.* sind, sind auch die Bastarde mit *Psamm.* ♀ grösser als die der jetzt vorliegenden Kombination (Abb. 4 C, D). Auch diese Larven entwickeln sich sehr gut.

Die Abbildungen der Körperstäbe (Abb. 11 A-K) sind fast identisch mit denen der vorigen Kombination. Auch hier zeigen beide Stäbe Zwischenformen, oder der eine gleicht mehr *Psamm.*, der andere *Parac.* Auch hier finden wir in den ältesten Larven die Stäbe besonders stark medialwärts gebogen (Abb. 11 K, L). Die Erklärung dürfte wieder sein, dass die *Psamm.*-Tendenz, Auswüchse zu bilden, früher von *Parac.* gehemmt, jetzt von der *Parac.*-Eigenschaft, in einem späten Stadium medialwärts gerichtete Gebilde hervortreten zu lassen, unterstützt wird.

Eine Art Längsspaltung wie in der Abb. 11 F hat schon SEELIGER (1896) sowohl bei reinen *Psamm.*-Keimen wie bei Bastarden mit *Sphaerechinus* beschrieben und abgebildet.

Zusammenfassend lässt sich m. E. sagen, dass die Körperstäbe in den gut entwickelten Bastarden von *Psamm.* und *Parac.*, in beiden Richtungen gekreuzt, Zwischenformen darstellen.

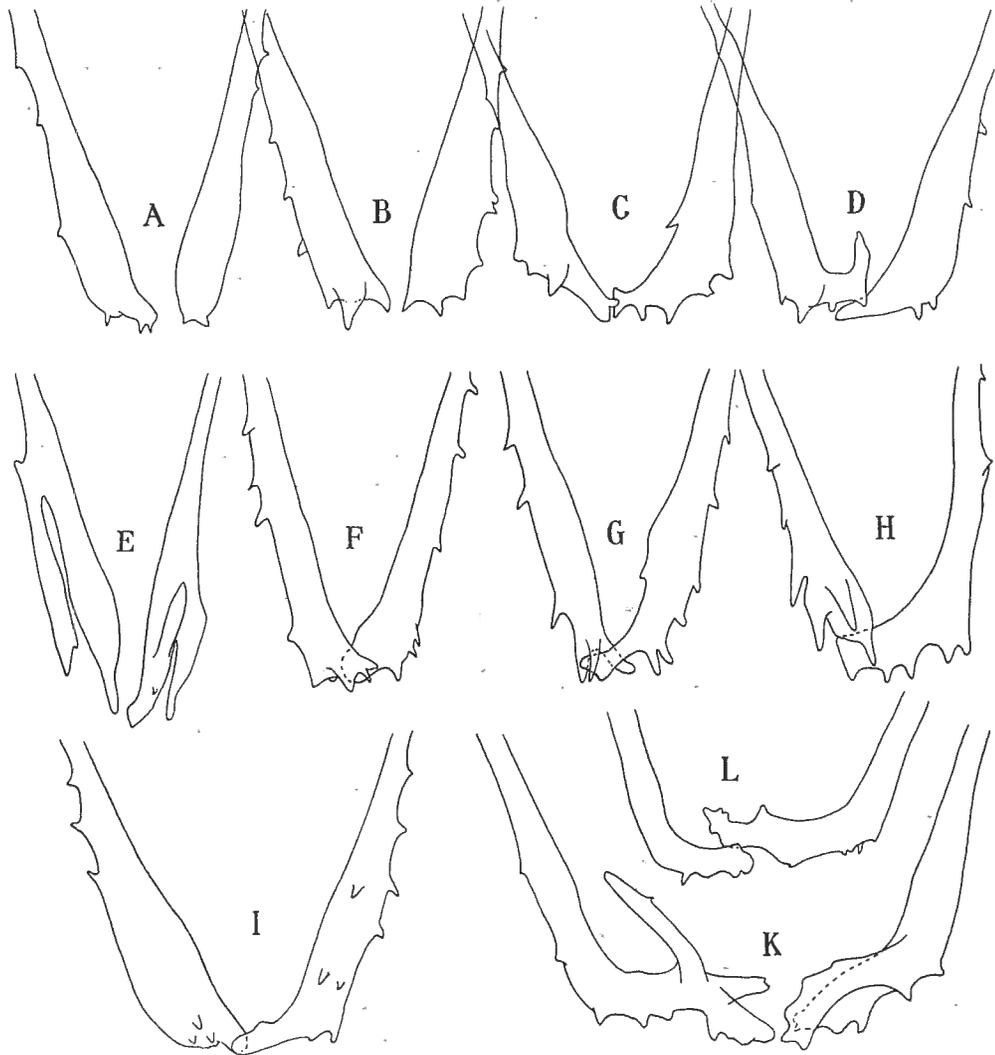


ABB. 11. — Körperstabenden aus Hybriden *Paracentrotus lividus* ♀ × *Psammechinus microtuberculatus* ♂. — A, C, E-G, L, von der analen; B, D H-K, von der abanalēn Seite. A-E aus 8-9, F-H aus 11, I-L aus 23 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

G. — HOMOSPERME MEROGONE

Ergebnisse an heterospermen Merogonen können erst dann eine Bedeutung gewinnen, wenn gezeigt worden ist, dass homosperme Merogone sich typisch entwickeln. Es muss also festgestellt werden, dass die Haploidität an und für

sich nicht zu Abnormitäten führt, und dass auch durch die Operation keine solche verursacht werden. Eier der beiden Arten wurden in der früher beschriebenen Weise entkernt und dann arteigen besamt. Die Befruchtungsziffer war etwa 100.

Man kann nicht erwarten, dass diese Keime sich ebenso gut wie Kontrollarven oder Hybride entwickeln werden. Erstens kann die haploide Chromosomengarnitur die Ursache einer Schwäche sein. Zweitens sind die Eier doch angeschnitten worden, wobei also nicht, wie bei Operationen in Furchungsstadien, Zellen voneinander getrennt werden, sondern eine Zelle durchschnitten wird. Drittens wird ja ein Stück des Zytoplasmas fortgenommen, das für die Entwicklung von besonderer Bedeutung sein könnte. Zwar haben wir S. 818 auseinandergesetzt, dass das Letzterwähnte wahrscheinlich nur selten zutrifft, aber die drei angedeuteten Ursachen zu einer mangelhaften Entwicklung sind doch zusammen sicher nicht bedeutungslos.

Es gilt also hier, wie bei den reinen Arten und den Bastarden, sich nicht von den einfachsten Typen leiten zu lassen, sondern nur die am besten differenzierten Larven zu berücksichtigen. Es gilt festzustellen, ob der positive Charakter, die Verdickungen und Verästelungen von *Psamm.*, überhaupt auftreten kann oder nicht.

I. — *Psammechinus microtuberculatus* Zytoplasma + *Psammechinus microtuberculatus* Kern.

Insgesamt 76 entkernte Eier (von 5 Eisätzen) wurden besamt. 39 von ihnen wurden in einem Alter von 8-13 Tagen abgezeichnet (Abb. 12). Die übrigen waren früher mehr oder weniger reduziert worden oder zugrunde gegangen. Von den 39 abgezeichneten Larven wiesen 11 nur *Parac.*-ähnliche Körperstäbe auf. Sie waren also nicht über die einfache Keulenform hinausgekommen. Die übrigen 26 besaßen alle mehr oder weniger ausgeprägte Verdickungen, Auswüchse und Verästelungen, die dem *Parac.* fremd sind, wohl aber zu dem *Psamm.*-Typus in Beziehung gesetzt werden können. In vielen Fällen ist die Uebereinstimmung mit den normalen *Psamm.*-Stäben vollständig. Man vergleiche z. B. die sich verbreiternden Keulen Abb. 13 A und Abb. 5 F, dann die Abb. 13 C und 5 M. Schliesslich einige Beispiele von älteren Larven (Abb. 13 H, I), deren Körperstäbe mit den vollentwickelten *Psamm.*-Stäben (Abb. 5 S) übereinstimmen. In anderen Larven aber werden die Charaktere weniger scharf ausdifferenziert. Ohne im « *Parac.*-Stadium » zu bleiben, erhalten sie doch nicht die typischen *Psamm.*-Merkmale, auch nicht in deren erster Anlegung. Die Stäbe können sich verzweigen, ohne zuerst die typische Verdickung durchzumachen (Abb. 13 F), oder bleiben auf einem « Jugendstadium » stehen, das an die Bastarde erinnert (Abb. 13 B, D, G). Es sieht aus wie « wollen, aber nicht können ».

Die Mehrzahl der einigermaßen gut entwickelten Larven haben also mehr oder weniger starke *Psamm.*-Charaktere entwickelt, bis zu vollkommen typi-

schen. Viele gleichen mehr Jugendstadien oder Bastarden. Einige weisen (infolge der Haploidität oder aus anderen Ursachen?) eine Verzweigung von dünnen Stäben auf, die man normalerweise nicht findet.

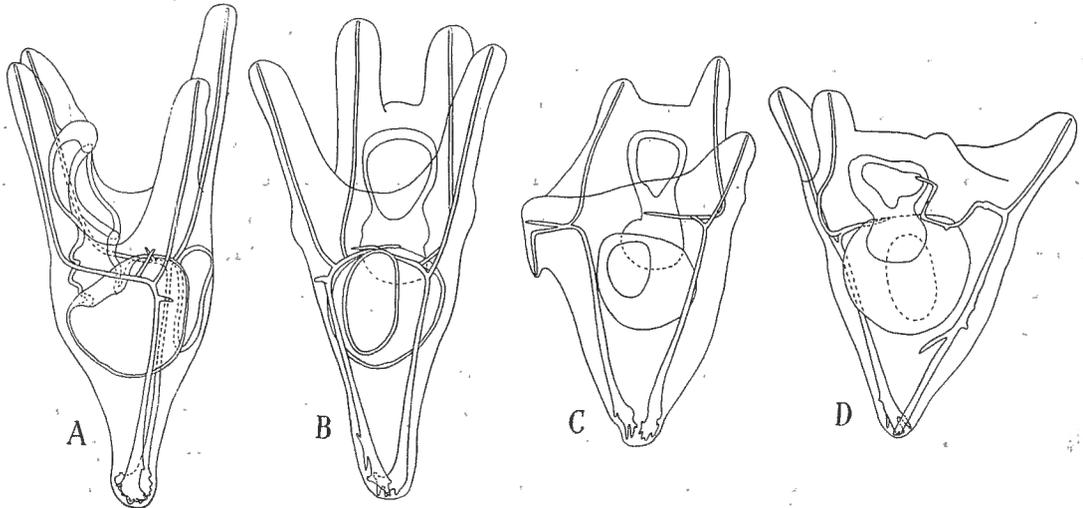


ABB. 12. — A, B, gut; C, D, weniger gut entwickelte homosperme Merogone von *Psammochinus microtuberculatus*. — Alter 8-11 Tage. — A, von rechts; B, C, anal; D, abanal. Vergr. 170/1.

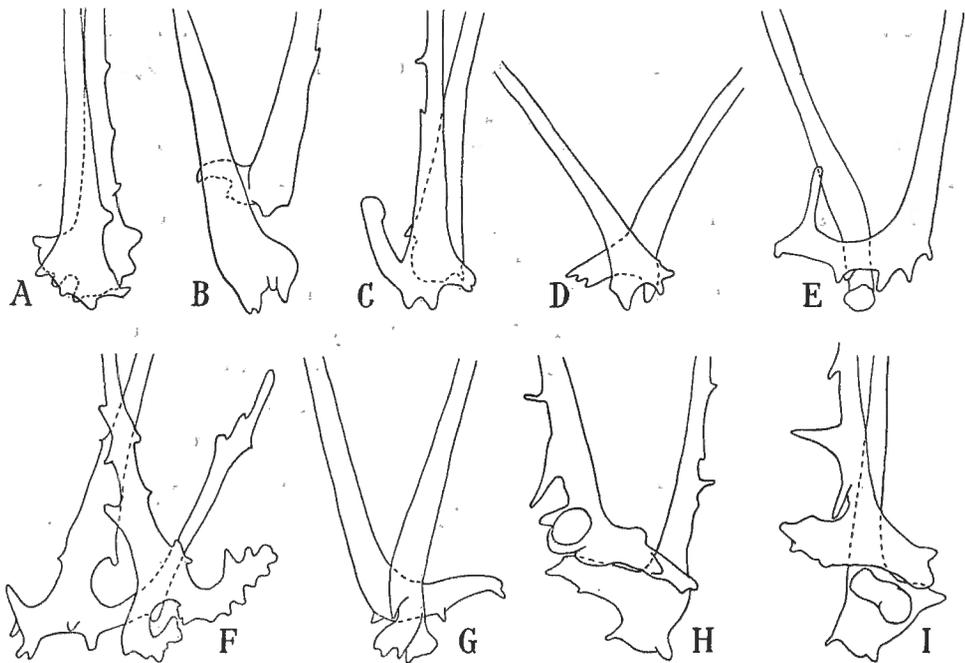


ABB. 13. — Körperstäbenenden von homospermen Merogonen *Psammochinus microtuberculatus*. — D, H, von der abanalen; B, C, I, von der linken, A, F, von der rechten Seite; E, G, schräg. — Alter A 8, B-G 10-11, H-I 13 Tage. Vergr. 500/1.

II. — Paracentrotus lividus Zytoplasma + Paracentrotus lividus Kern.

50 entkernte Eier wurden arteigen besamt. Die 13 besten Plütei, welche die dicksten Keulen hatten, wurden in einem Alter von 7 und 9 Tagen abgezeichnet (Abb. 14). Das Material ist leider nicht gross, aber eindeutig.

Die Stäbe sind alle vom *Parac.*-Typus (Abb. 15). In einigen Fällen sind die Zacken ungewöhnlich gross, entweder viele (Abb. 15 H) oder nur einer (Abb. 15 F, G). Von solchen Anschwellungen und Höckern wie bei *Psamm.* kann jedoch nicht die Rede sein.

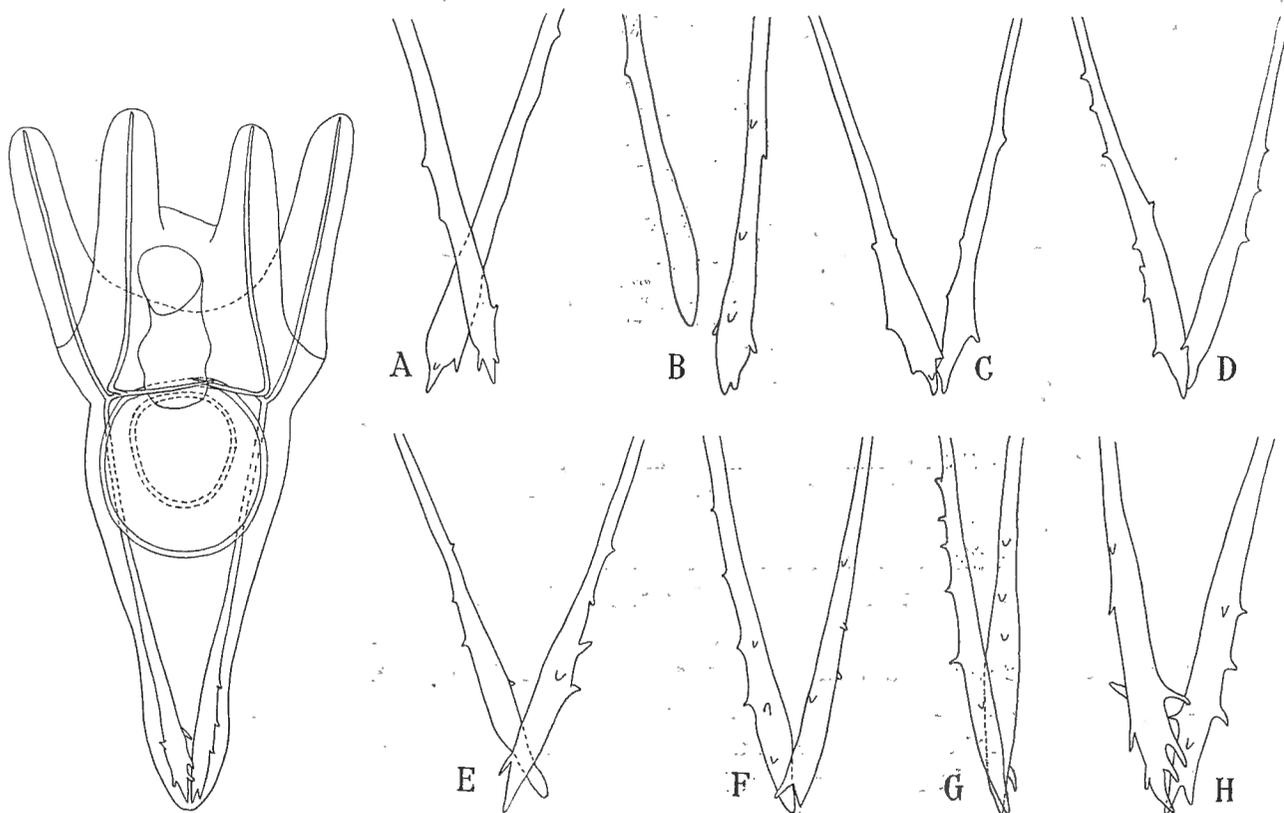


ABB. 14.

ABB. 15.

ABB. 14. — Homospermer Merogone *Paracentrotus lividus*, 9 Tage alt, von der Abanalseite. Vergr. 260/1.

ABB. 15. — Körperstabenden von homospermen Merogonen *Paracentrotus lividus*. A, D-F, von der analen; C, H, von der abanalen; B (schräg), G, von der linken Seite. — A, B 7, C-H 9 Tage alte Larven. Vergr. 500/1.

H. — HETEROSPERME MEROGONE

I. — Paracentrotus lividus Zytoplasma + Psammechinus microtuberculatus Kern.

Die einfache Keulenform als Artcharakter wird hier durch das Zytoplasma, die höckerigen Auswüchse durch den Kern repräsentiert. Falls das fragliche Merkmal durch den Kern allein überführt wird, könnten wir also in diesem Fall

verdickte und verzweigte Körperstäbe erwarten. Solche sind auch in verhältnismässig grosser Zahl aufgetreten.

Wie bei der Kreuzung *Parac.* ♀ + *Psamm.* ♂ werden nicht alle Eier befruchtet. In acht Versuchsserien wurden insgesamt 385 entkernte Eier besamt. Die Befruchtung gelang bei 233 von ihnen. Die Befruchtungsziffer variierte zwischen 25 und 96 %. Bei Zusatz von viel Spermien wurde eine grössere Anzahl Eier befruchtet, als es kurz vorher mit einer nur geringen Spermaquantität der Fall war (vgl. ELSTER, 1934). Ausser den erwähnten 233 befruchteten Eiern liegen noch 99 solche vor, so dass insgesamt 332 die Entwicklung begannen. Es wurde aber nicht notiert, wieviele entkernte Eier in den entsprechenden Versuchen besamt wurden. Die Befruchtungsziffer spielt ja aber für uns keine Rolle.

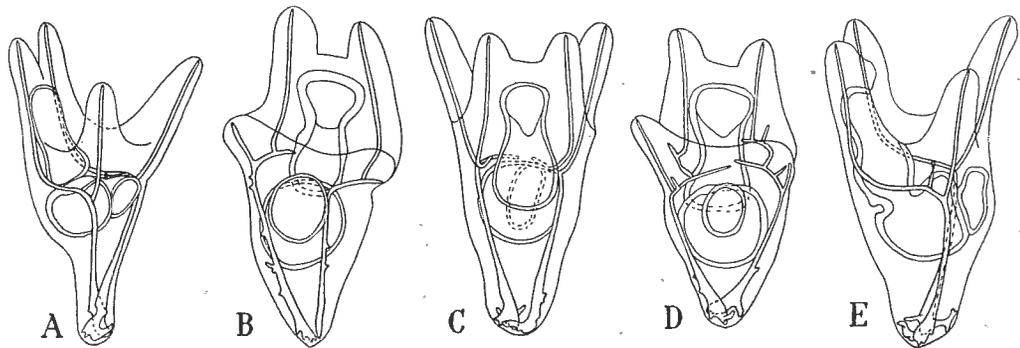


ABB. 16. — Heterosperme Merogone *Paracentrotus lividus* Zytopl. + *Psammecchinus microtuberculatus* Kern, 8-11 Tage alt. Vergr. 160/1.

Von den 332 Keimen haben sich nur verhältnismässig wenige zu guten Plutei entwickelt, nämlich 80, die in einem Alter von 7-15 Tagen abgezeichnet wurden (Abb. 16). Die übrigen haben sich schlecht differenziert. Sie sind früh zugrunde gegangen oder haben nur ein kümmerliches Skelett besessen, dessen Körperstäbe sich nicht in den Scheitelpol hinein erstreckten und infolgedessen überhaupt keine Keulen hervorbringen können. Die besten Larven haben sich zwei Wochen entwickeln können, sie nahmen Nahrung auf, wuchsen und schwammen munter umher.

Da nur 80 der 332 Keime sich einigermaßen gut entwickelt haben, ist es nicht verwunderlich, dass 31 der 80 Plutei auf dem « Jugendstadium » mit einfachen Keulen (*Parac.*-Form) stehen geblieben sind. Wir geben hier in den Abb. 17 diejenigen Körperstäbe der übrigen 49 Plutei wieder, welche das *Psamm.*-Merkmal am schönsten aufweisen. Wir ersehen aus dieser Abbildung, dass alle die für *Psamm.* kennzeichnenden Charaktere: Verdickung und Gabelung der Stäbe, Entstehung von Höckern und Zweigen, uns hier begegnen. Es steht wohl ausser allem Zweifel, dass wir hier deutliche *Psamm.*-Merkmale vor uns haben, durch den Kern (eigentlich: das Spermium) in Zusammenarbeit mit artfremdem Zytoplasma bedingt. In anderen Larven ähneln die Stäbe mehr jüngeren Stadien

von *Psamm.* wo die Charaktere wohl ausgeprägt sind, aber noch nicht ihre volle Höhe erreicht haben, oder auch älteren Stadien von Bastarden (vgl. Abb. 17, 10 u. 11). Selbstverständlich finden wir dann alle Uebergänge zu dem reinen *Parac.*-Typus = dem Jugendstadium von *Psamm.* Schliesslich kommen auch solche, etwas abweichende, dünne, aber doch verzweigte Formen vor, welche wir schon unter den haploiden *Psamm.*-Larven kennenlernten.

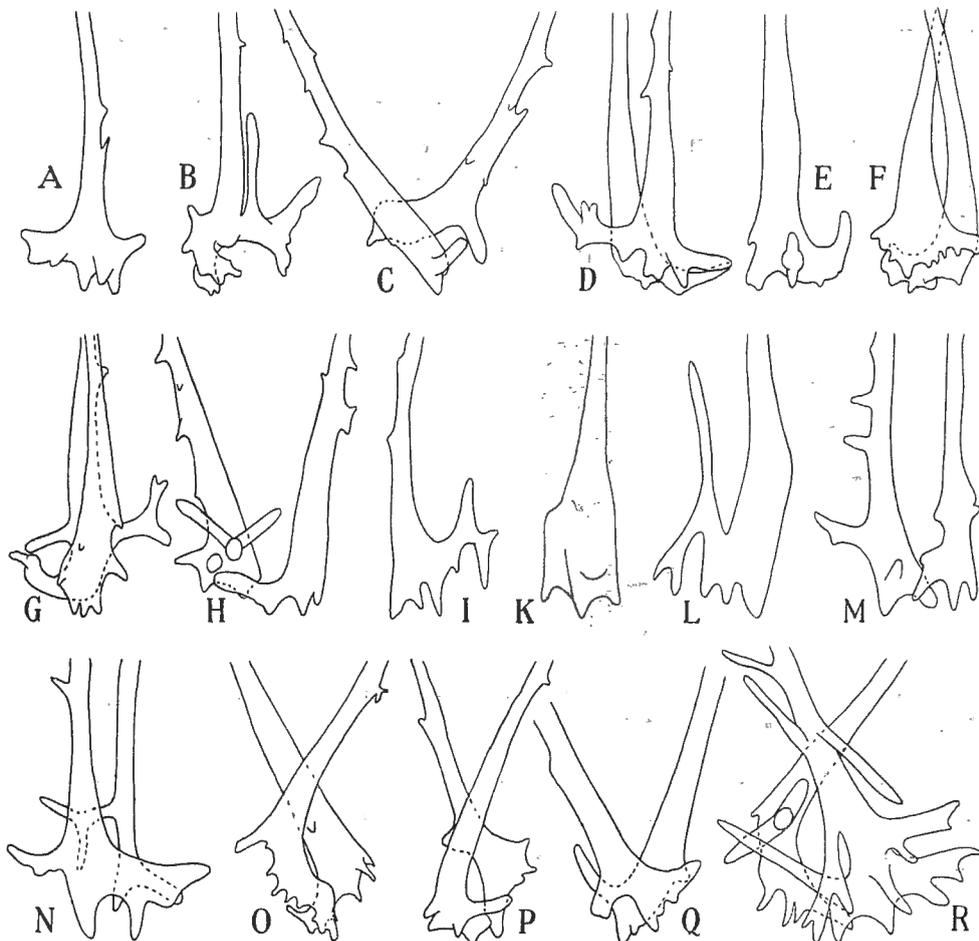


ABB. 17. — Körperstabenden von heterospermen Merogonen *Paracentrotus lividus* Zytopl. + *Psammechinus microtuberculatus* Kern. — C, P, anal; H, O, Q, abanal; L, schräg anal-rechts; M, schräg abanal-links; D, E, I, K, N, R, von links; A, B, F, G, von rechts. E aus 6, L aus 7, D, G, H aus 8, C, F, I, K, O, Q aus 9, M, N aus 10, A, B, P, R aus 11 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

Soviel ich weiss, ist hier zum ersten Mal gezeigt worden, dass ein heterospermer Merogon wochenlang leben und Nahrung aufnehmen kann; und dass ein Artcharakter in ihm ausdifferenziert wird. Letzterer ist in diesem Falle dem Kern gefolgt.

II. — *Psammechinus microtuberculatus* Zytoplasma + *Paracentrotus lividus* Kern.

Das Zytoplasma gehört also der Species mit höckerigen Körperstäben an, der Kern stammt aus der Art mit einfachen Keulen. Wird das fragliche Merkmal durch den Kern auf die Nachkommen überführt, sollten alle Körperstäbe die einfache Keulenform besitzen.

374 entkernte *Psamm.*-Eier wurden besamt, fast alle auch befruchtet. Die Befruchtungsziffer ist also hier höher als bei der vorigen Kombination. Dies steht in Uebereinstimmung mit der Tatsache, dass auch bei Bastardierung die *Psamm.*-Eier sich leichter als die *Parac.*-Eier befruchten lassen. Uebrigens sei hervorgehoben, dass ich in den Versuchen mit entkernten Eiern, sei es bei homo- oder (mit *Psamm.*-Eiern) bei heterospermer Besamung, oft eine höhere Prozentzahl befruchteter Eier als in den Kontrollen erhielt. Das Ei scheint nach der Operation für das Spermium zugänglicher zu sein als vor derselben.

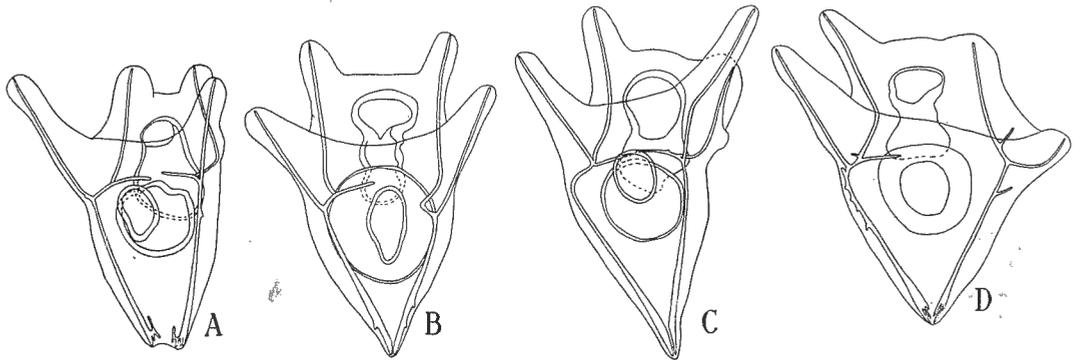


ABB. 18. — Heterosperme Merogone *Psammechinus microtuberculatus* Zytopl. + *Paracentrotus lividus* Kern. — A, C 9, D 10 und B 12 Tage alt. Vergr. 160/1.

Von den 374 Keimen haben sich nur 66 zu Plutei entwickelt, die an Grösse zunahmen und ein gutes Skelett besaßen, dessen Körperstäbe in den Scheitel hineinreichten. Sie wurden in einem Alter von 7-20 Tagen abgezeichnet (Abb. 18).

Zu meinem Erstaunen stellte es sich heraus, dass nicht alle Plutei nur einfache Keulen erhielten. In vielen traten Auswüchse und Verdickungen auf, die ich damals weder bei normalen noch bei haploiden *Parac.* gefunden hatte, und die in einigen Fällen stark an die typischen *Psamm.*-Merkmale erinnerten (Abb. 19). Andere Bildungen waren den schlichteren Zweigen und Höckern ähnlich, die wir schon von den haploiden *Psamm.*-Kulturen oder von den heterospermen Merogonen mit *Psamm.*-Kern her kennen.

Während in der vorigen Kombination, dem Kern folgend, die Mehrzahl der Plutei den *Psamm.*-Typus erhielten, blieben diesmal 42 Larven *Parac.*-ähnlich; während nur 22 sich mehr oder weniger dem *Psamm.*-Typus näherten. In Abb. 19 A-D geben wir einige der einfachen Keulen wieder. In Abb. 19 E haben

sich die Stäbe gerade am Ende stark verdickt. Gegenstücke zu diesen Gebilden finden wir in normalen *Psamm.*-Larven bei dem Uebergang vom Jugendstadium zum *Psamm.*-Typus und in Bastarden. Besonders *Psamm.*-artig sieht nun die Larve Abb. 19I aus, in welcher die beiden Stäbe mit medialwärts gerichteten, verzweigten Auswüchsen versehen sind, sowie der Körperstab Abb. 19F. Aehnliche, obwohl schwächer ausgebildete Verdickungen und Höcker finden wir in Abb. 19G, H. Die Stäbe Abb. 19M zeigen eine eigentümliche Verzweigung

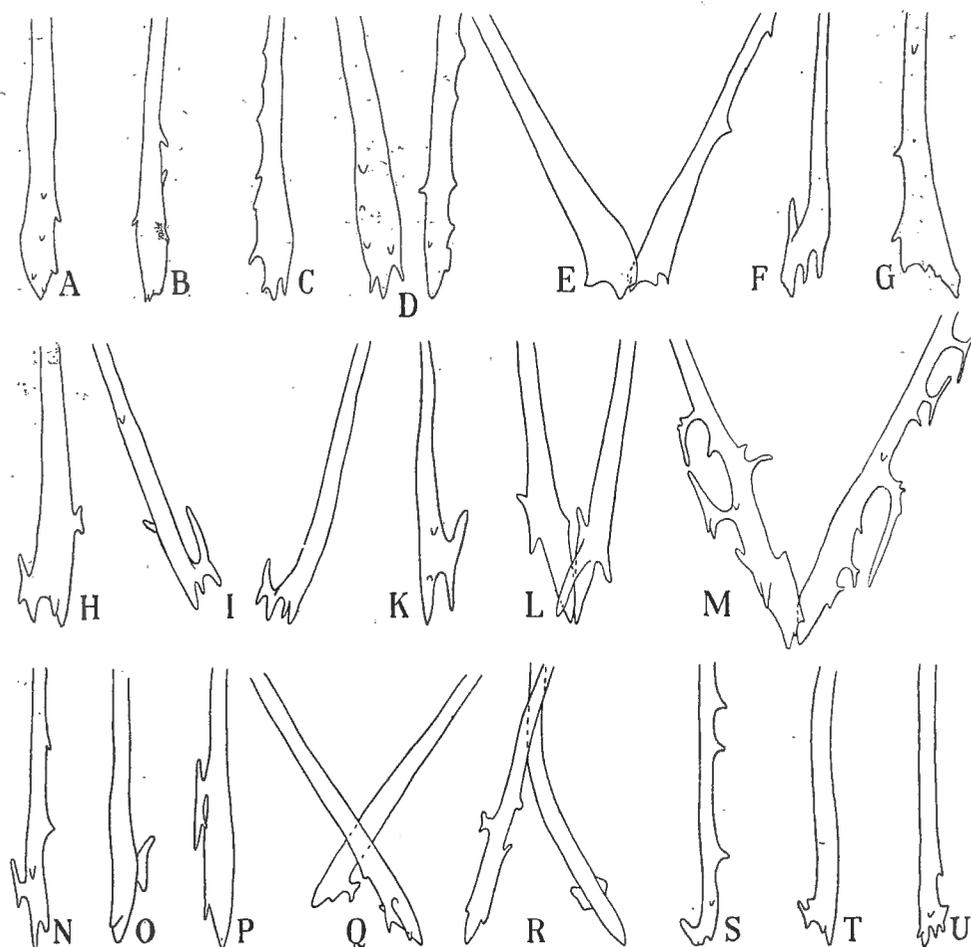


ABB. 19. — Körperstabenden von heterospermen Merogonen *Psammechinus microtuberculatus* Zytopl. + *Paracentrotus lividus* Kern. — B, E, G, I-L, N, O, Q, von der analen; A, C, F, M, P, S, T, von der abanalen; D, R, U, von der linken, H, schräg von der rechten Seite. — H, I, L-P, R, T aus 8-9, A-G, Q, U aus 10, K, S aus 12 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

worauf wir S. 851 zurückkommen. Mehrmals begegnet uns etwas oberhalb der Spitze ein medialer Auswuchs, der sich sofort in zwei Aeste spaltet, die dem Körperstab parallel gerichtet sind (Abb. 19 K, L, N-R).

In diesem Versuch haben wir also positive Charaktere gefunden, die nicht

der Spezies des Kernes angehören, sondern für die Spezies des Zytoplasmas kennzeichnend sind, oder jedenfalls, um uns vorsichtig auszudrücken, bei der Spezies des Kernes normalerweise nicht vorkommen. Eine nähere Diskussion des Wertes dieser Ergebnisse verschieben wir bis auf S. 847.

I. — KEIMBLATTCHIMÄREN NORMALER KEIME + HETEROSPERMER MEROGONE

Da es sich also gezeigt hatte, dass die heterospermen Merogone sich überraschend gut entwickelten, war der zuerst geplante Versuch, Keimblattchimären von normalen Keimen und heterospermen Merogonen herzustellen (vgl. S. 815), eigentlich überflüssig. Ich habe jedoch einige solche Plutei gezüchtet. Die Ergebnisse sind erwähnenswert. Wir wissen schon (S. 816), wie solche Versuche ausgeführt werden müssen, um einwandfrei zu sein.

I. — Präsumtives Ektoderm *Parac.* + Mikromeren *Parac.* Zytoplasma, *Psamm.* Kern.

Vor dem Implantieren in das gesamte präsumtive Ektoderm (Abb. 20) wurden die Mikromeren mit Nilblausulfat gefärbt, damit festgestellt werden könnte,

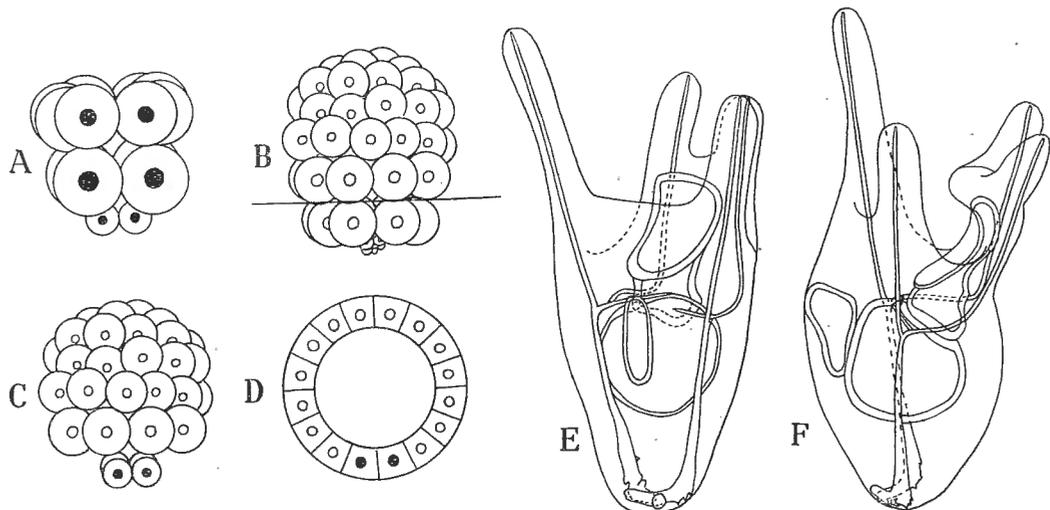


ABB. 20. — Chimären aus dem gesamten präsumtiven Ektoderm von *Paracentrotus lividus* und den Mikromeren von einem heterospermen Merogon *Paracentrotus* Zytoplasma + *Psammechinus microtuberculatus* Kern. — A-D zeigt schematisch die Operation. Zytoplasma und Kerne von *Parac.*, weiss; Kerne von *Psamm.*, schwarz; Zytopl. von *Psamm.* (in Abb. 21 A) punktiert.

Die Mikromeren eines Merogons werden im 16-Zellenstadium (A) abpräpariert und in das präsumtive Ektoderm (B) eines *Parac.*-Keimes implantiert (C). — Obwohl nur die Kerne der Skelettzellen von *Psamm.* stammen (D), sieht der Pluteus dank der Form der Körperstabenden wie ein *Psamm.*-Pluteus aus (E, F). Vergr. E, F 160/1.

dass die Skelettbildnerzellen alle aus den Mikromeren entstehen. Denn bei « sub-äquatorialen » Eiern, d. h. solchen, in welchen die dritte, äquatoriale Furche vegetativ verschoben liegt, können Skelettbildnerzellen auch aus *veg*₁ gebildet

werden — siehe HÖRSTADIUS 1935 S. 322. Nur drei Keime dieser Zusammensetzung wurden hergestellt (Abb. 20). In allen war das primäre Mesenchym blau, das sekundäre aber ungefärbt, das letztere war also von den Mikromeren induziert worden.

Nach zehn Tagen war eine Larve gestorben und eine hatte sich zu einem Pluteus entwickelt, der jetzt nicht mehr ganz gesund aussah, und in dem die Körperstäbe überhaupt keine keulenförmige Anschwellung erhalten hatten. Die dritte stellte einen schönen Pluteus dar, der wie eine *Psamm.*-Larve aussah. Sie wurde drei Tage später abgezeichnet (Abb. 20 E-F). Die beiden Körperstäbe haben grosse, medial-ventralwärts gerichtete Auswüchse, die aber in analer Ansicht nicht beide so deutlich hervortreten, weil der eine mehr medial, der andere mehr anal ausgewachsen ist. Die lebende, stetig kreiselnde Larve machte jedoch vollkommen den Eindruck einer *Psamm.*-Larve, und doch gehören nur die Kerne der Skelettbildnerzellen dieser Spezies an!

II. — Präsumtives Ektoderm, Entoderm, Mesoderm und sekundäres Mesenchym Parac. + Mikromeren (Skelettbildnerzellen) Parac. Zytoplasma, Psamm. Kern.

In zwei der drei Keime fiel die Vitalfärbung der Mikromeren zu schwach aus, um mit Sicherheit entscheiden zu können, ob die Skelettbildnerzellen nur von den implantierten, bastardmerogonischen Mikromeren herrührten, die in einen *Parac.*-Keim an Stelle seiner Mikromeren eingesetzt worden waren. In dem dritten Keim war die Färbung befriedigend, das primäre Mesenchym blau. In der elf Tage alten Larve hatte der eine Körperstab sich überhaupt nicht verdickt, der andere aber verbreiterte sich in derselben Weise, die für junge *Psamm.*-Plutei kennzeichnend ist.

III. — Präsumtives Ektoderm Psamm. + Mikromeren Psamm. Zytoplasma, Parac. Kern.

In den beiden obenstehenden Versuchen war es eigentlich nicht notwendig, genau zu untersuchen, ob die Skelettbildnerzellen nur aus den implantierten Mikromeren stammten. Wir wollten sehen, ob die im Verhältnis zu *Parac.* positiven *Psamm.*-Merkmale nur durch die Kerne der Skelettbildnerzellen bedingt sein konnten. Und da dies der Fall war, konnte es nicht einer Beimischung von *Parac.*-Skelettbildner zugeschrieben werden, denn solche hätten, wenn vorhanden, nur die Ausbildung der *Psamm.*-Merkmale verhindert oder abgeschwächt. In der jetzt in Frage stehenden Kombination dürfen aber keine Skelettbildner des normalen Keimes in Tätigkeit sein, denn sie könnten dann zur Entstehung von Höckern führen, welche die zu prüfenden Skelettbildnerzellen nicht hätten bilden können. Wenn das fragliche Merkmal durch den Kern auf die Nachkommen überführt wird, sollten wir hier eine Larve vom *Parac.*-Typus erhalten, obwohl die ganze Larve mit Ausnahme der Kerne der Skelettbildnerzellen *Psamm.* repräsentiert.

Leider erfüllen unsere zwei Larven nicht diese Forderung. Sie wurden früher als die obenerwähnten hergestellt, dabei die Mikromeren nicht gefärbt. Die beste der Larven geben wir jedoch hier wieder (Abb. 21). Nehmen wir an, dass nur die implantierten Skelettbildner mit im Spiele gewesen sind, so würden die für *Parac.* ungewöhnlich grossen Zacken und die Verdickung und Spaltung wie in den Merogonen *Psamm.* Zytoplasma + *Parac.* Kern dem Einfluss des Zytoplasmas zuzuschreiben sein. Sie erinnern an ähnliche Gebilde bei den erwähnten Bastardmerogonen. Dies ist der Grund, weshalb wir die Abb. 21 wiedergeben. Haben sich aber Skelettbildnerzellen, die regulatorisch aus dem

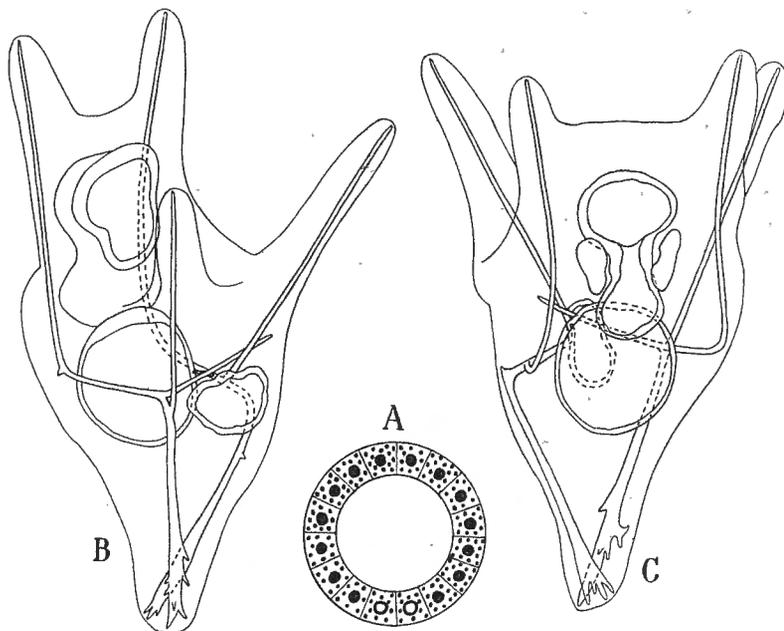


ABB. 21. — Chimäre aus dem gesamten präsumtiven Ektoderm von *Psammechinus microtuberculatus* und den Mikromeren von einem heterospermen Merogon *Psam. micr.* Zytopl. + *Paracentrotus lividus* Kern. — A, Schema der Zusammensetzung des Keimes: *Psamm.* Kerne, schwarz; Zytopl., punktiert; *Parac.* Kerne, weiss. — Obwohl Zytoplasma und Kerne der Larve mit Ausnahme der Kerne der Skelettbildner von *Psamm.* herrühren, sieht sie (B, C) in der Hauptsache wie ein *Parac.*-Pluteus aus. — Die Körperstäbe sind aber etwas atypisch. Vergr. B, C 160/1.

Psamm.-Fragment gebildet wurden, an dem Aufbau des Skelettes betätigt (was mir aber wenig wahrscheinlich ist), so haben wir hier mit einem Mischskelett zu tun, das für unser Problem nichts besagt. Als Beweismaterial kann diese Larve also nicht gelten. Wir sehen jedoch, dass eine Keimblattchimäre auch dieser Zusammensetzung sehr lebensfähig ist.

Die in den Abschnitten 1-111 beschriebenen Experimente wurden nicht in der vorl. Mitt. (1932) erwähnt, aber im Jahre 1932 in Vorträgen in Oxford und Münster i. W. vorgelegt.

K. — KRITISCHE BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE.

Bei einer Bewertung der Ergebnisse fragt es sich zuerst, ob die Methode, die Merogone zu erhalten, einwandfrei ist. Ich möchte diese Frage bejahen. Während und nach der Operation sieht man den Kern deutlich, er wird nicht angerührt und bleibt unverändert im kleinen Fragment liegen. Der einzige Einwand, der, soweit ich sehe, erhoben werden kann, betrifft das eventuelle Vorkommen von Partialkernen (BOVERI, 1918, S. 426, vgl. oben S. 811). Schütteln und schnelles Pipettieren wurde vermieden, der Kern kann nicht durch solche gewaltsame Bewegungen zersprengt worden sein. Es kann sich nur um solche Partialkerne handeln, die nach Boveri in der Weise entstehen, dass die Chromosomen nach der Bildung des zweiten Richtungkörpers nicht einen einheitlichen Eikern bilden, sondern zwei oder mehrere Partialkerne, die dauernd selbständig bleiben. Es war nun hauptsächlich in einem gewissen Eissatz, dass Boveri solche Partialkerne in grösserer Anzahl fand, aber er betont, dass sie als gelegentliche Ausnahmen auch in anderen Eissätzen beobachtet werden können. In dem hellen Eiplasma von *Psammechinus* wird selbst ein sehr kleiner Partialkern der Beobachtung kaum entgehen können, meint BOVERI.

Die Eier von *Paracentrotus* sind nicht ganz so durchsichtig wie diejenigen von *Psammechinus*, ihr Kern ist jedoch sehr gut sichtbar. Aus diesem Grunde glaube ich nicht, dass ich ev. Partialkerne übersehen habe. Solche habe ich hauptsächlich nur in einem Eissatz gefunden, und dieser wurde dann nicht verwendet. Ein weiterer Umstand, der uns wohl dazu berechtigt, von den Partialkernen als Fehlerquelle abzusehen, ist der, dass die positiven Ergebnisse sich nicht in einigen wenigen Serien konzentriert finden, sondern in fast allen Serien ähnlicher Art vorkommen.

Es sei hier wieder betont, dass wir nur mit wirklich gut entwickelten Plutei rechnen dürfen, und dass das Ausbleiben der positiven Merkmale der einen Art nicht ohne weiteres als ein Ueberhandnehmen der anderen Art bezeichnet werden darf, sondern ebensowohl als ein Stillstand in der Differenzierung betrachtet werden kann. Es scheint mir, dass dieser wichtige Gesichtspunkt von den Forschern, welche die Vererbungsrichtung der Seeigelbastarde untersuchten (vgl. oben S. 809-813) nicht genügend berücksichtigt wurde.

Welche Schlussfolgerungen aus den Versuchen gezogen werden können, hängt davon ab, ob der benutzte Speziescharakter wirklich als ein solcher angesehen werden darf. Nach dem Abschluss der Untersuchungen und der Veröffentlichung der kurzen vorläufigen Mitteilung (1932) habe ich bei dem Durcharbeiten der Protokolle und der Durchmusterung der Literatur gefunden, dass diese Frage nicht so klar liegt, wie ich glaubte. Wir haben S. 833 gesehen, dass Joh. Müller und Boveri den Unterschied der Körperstäbe von *Paracentrotus* und *Psammechinus* hervorgehoben haben. In Gegensatz dazu steht aber die Angabe STEINBRÜCKS (1902), dass auch bei reinen *Paracentrotus*-Plutei die Körperstäbe höckerig oder

verzweigt sein können. Steinbrück wendet sich gegen die Aussage Joh. Müllers, dass derartige Verzweigungen sich nur bei alten *Paracentrotus*-Larven finden (vgl. unsere vier Wochen alten Larven), und dass die bei jüngeren Larven stets keulenförmige, unverzweigte Endigungsweise der Körperstäbe ein Hauptunterscheidungsmerkmal gegenüber derjenigen von *Psammechinus microt.* biete. STEINBRÜCK (a. a. O., S. 7) weist auf seine Abb. 12-14 hin. « Fig. 12 stellt einen am Ende gabelig getheilten Scheitelstab dar, in Fig. 13 besitzt derselbe einen ziemlich starken, abwärts gerichteten Fortsatz, und Fig. 14 zeigt schliesslich noch einen ziemlich stark verästelten Scheitelstab. » Eine Längsspaltung wie die in der erwähnten Fig. 12 kann nun als Abnormität bei *Paracentrotus* auftreten, ist aber nicht mit der typischen Höckerbildung oder Verzweigung zu vergleichen. Solche Gebilde wie die der Fig. 13 und 14 STEINBRÜCKS hatte ich aber nie bei *Paracentrotus* gesehen, obwohl ich im Laufe meiner vieljährigen Studien an Seeigellarven solche zu Tausenden in den Kontrollkulturen beobachtet habe. Mein Freund Prof. J. RUNNSTRÖM hat mir mitgeteilt, dass er in den vielen Jahren, wo er mit Seeigelplutei gearbeitet, und wobei er auch besonders die Skelettbildung unter den verschiedensten Bedingungen untersucht hat, wohl viele Missbildungen des *Paracentrotus*-Skelettes erhalten, nie aber, weder in den Versuchsserien noch in den Kontrollkulturen, solche höckerige oder verzweigte Körperstäbe gesehen hat, wie sie für *Psammechinus* charakteristisch sind.

Zwar kann Steinbrück bestätigen, dass die *Paracentrotus*-Larven in den allermeisten Fällen keulenförmige Scheitelstabenden besitzen, wie Joh. Müller, Runnström und ich selbst es immer gefunden haben, aber er meint, dass die drei erwähnten Figuren beweisen, dass von dieser Regel abweichende, wenn auch nur selten anzutreffende Ausnahmen vorkommen. Diese seien um so höher zu veranschlagen, als die abgebildeten Körperstäbe Larven zugehören, welche ein Alter von nur vier Tagen besaßen. Solche verzweigte Körperstäbe hatte übrigens auch Seeliger nach mündlicher Mitteilung an STEINBRÜCK (1902, S. 8) bei jüngeren *Paracentrotus*-Larven schon beobachtet. Wie lassen sich nun diese Widersprüche erklären?

Eine Möglichkeit wäre die, dass Steinbrück in der Tat auch Bastarde vor sich gehabt hat. Denn das Material Steinbrücks war von Seeliger in Triest fixiert worden, und Seeliger selbst arbeitete mit *Psammechinus microtuberculatus*. Da aus den Arbeiten einiger zeitgenössischen Forscher hervorgeht, dass sie nicht die Methode, in Bezug auf Spermien steril zu arbeiten (MORGAN 1894, BOVERI 1895), kannten, so könnte man sich vorstellen, dass Kreuzungen unfreiwillig stattgefunden hatten.

Eine andere Möglichkeit wäre die, dass die von STEINBRÜCK beschriebenen Gebilde in der Tat innerhalb der Variabilitätsgrenzen der *Paracentrotus*-Larven liegen, obwohl sie nicht unter normalen Umständen auftreten. Einen Fingerzeig geben hier einige Wärmeversuche v. UBISCHS (1932) und NÜMANN'S (1933). Bei 13°, etwa die Temperatur des Seewassers, entwickelten sich die Larven

von *Psammechinus miliaris* normal, bei 22,5° traten allerlei überzählige Zacken und Aeste auf. Es schien mir nun notwendig, zu untersuchen, ob nicht *Paracentrotus* bei erhöhter Temperatur eben solche Auswüchse bilden könnte, wie sie Steinbrück erhielt. Es sei betont, dass Seeliger das fragliche Material in Triest Ende Mai gesammelt hatte, wo die Temperatur schon hoch ist.

I. — Wärmeversuche an *Paracentrotus*.

Die Temperatur des Meerwassers in Roscoff betrug 16-18°. In den vier Sommern, während deren ich experimentell mit Seeigellarven in Roscoff gearbeitet habe, wurden alle versuche bei Zimmertemperatur ausgeführt. Diese schwankte zwischen 16° und 21°. Um die eventuelle Wirkung einer höheren Temperatur auf die Skelettstäbe zu prüfen, wurden Eier kurz nach der Befruchtung in einen Thermostat auf 28° gebracht. Es stellte sich heraus, dass die Furchung bei dieser Temperatur nur selten normal verlief, sie war in den meisten Fällen sehr unregelmässig. Oft blieben Teile des Eies ungefurcht, Plasmaloben konnten austreten, usw. Die Mehrzahl derjenigen Keime, die das Blastulastadium erreichten, waren mit dunklen Zellen angefüllt. Oft hatten nur Fragmente des Eies sich weitergefurcht, so dass Zwergblastulae entstanden waren. Nur wenige entwickelten sich zu Plutei. Bemerkte sei, dass verschiedene Eisätze sich verschieden empfindlich zeigten.

Da nun diejenigen Keime, die ein einigermaßen gesundes Blastulastadium erreichten, auch Plutei wurden, ging ich dazu über, die Furchung sich bei Zimmertemperatur abspielen zu lassen und die Keime erst als schwimmende Blastulae in den Thermostat zu setzen. Bei dieser Methode entwickelten sie sich typisch bei 27-28°.

In den meisten Fällen wichen die Körperstäbe auch bei dieser Temperatur nicht von der einfachen Keulenform ab. Ich konnte Hunderte von Larven durchmustern, ohne irgendwelche Ausnahmen zu finden. Aber ab und zu konnten Stäbe mit Höckern und Zweigen beobachtet werden, wie sie Abb. 22 darstellt. Auch betreffs dieser Erscheinung war die Frequenz wechselnd in verschiedenen Eisätzen, so dass solche Gebilde in einigen Eisätzen ziemlich zahlreich waren. Gleichzeitig mit diesen Höckerbildungen, die ich nicht früher bei *Paracentrotus* kannte, trat aber oft eine andere Veränderung auf, die als ganz abnorm bezeichnet werden muss. Statt zu konvergieren, konnten die Körperstäbe weit divergieren, und zwischen ihren Enden erstreckte sich ein gerader Stab, der also den stark verbreiterten Scheitelteil der Larve einnahm und senkrecht zur Medianebene lag (Abb. 22 I) (vgl. Heffner 1908). In solchen Larven waren die Körperstäbe kaum verdickt, dagegen die beiden Enden dieses quergestellten Scheitelstabes keulenartig angeschwollen. Sie konnten auch mit Höckern versehen sein (Abb. 22 K).

Die Höcker und Auswüchse, die uns hier an den Körperstäben begegnen,

dürften derselben Art sein wie diejenigen, welche Steinbrück erhielt. Sie zeigen gewisse Aehnlichkeiten mit den Merkmalen bei *Psammechinus*, noch mehr mit solchen, die wir im folgenden kennenlernen werden. Es sei aber bemerkt, dass sie erst bei einer hohen Temperatur entstehen. Bei der von uns benutzten Temperatur treten oft gleichzeitig ganz abnorme Skelettverhältnisse auf. Des weiteren sei hervorgehoben, dass unsere Versuche in Neapel in einem Kühltisch bei

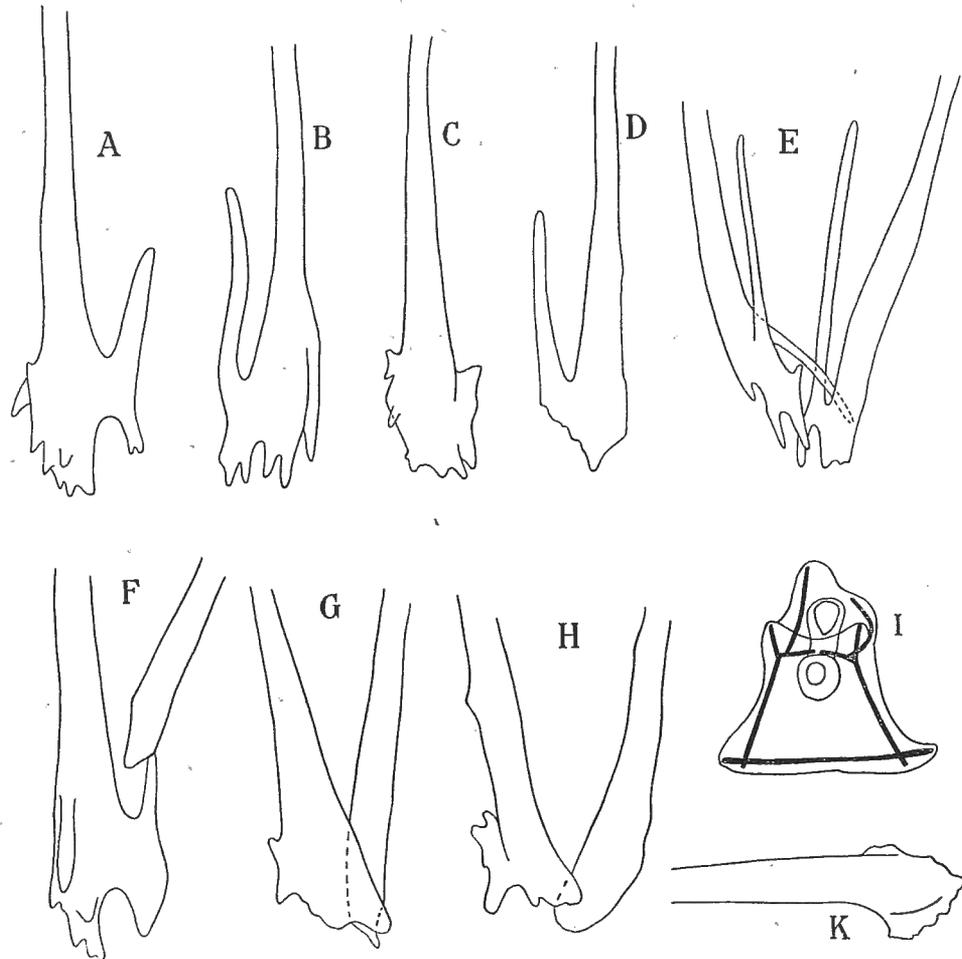


ABB. 22. — Körperstäbe aus 4-5 Tage alten *Paracentrotus lividus*-Larven, die in Roscoff bei einer Temperatur von 23° gezüchtet wurden. — I, ein *Pluteus* mit quergestelltem, überzähligem Körperstab.; K, das Ende eines solchen.

der Temperatur des Meerwassers, 13°, ausgeführt wurden. NÜMANN (1933, S. 474) hat gefunden, dass sowohl *Psamm. miliaris* als *P. microtuberculatus* bei Temperaturen, denen sie normalerweise in der Natur ausgesetzt sind, nicht merklich variieren. Erst bei einer höheren Temperatur tritt die Kalkabscheidung in Uebermass ein. Betreffs *Paracentrotus lividus* wissen wir (HÖRSTADIUS 1925), dass die Furchung (die nach dem oben Gesagten für Wärme beson-

ders empfindlich ist) im Winter zwischen 8° und 23° normal verläuft. Wir können uns also zwischen ziemlich weiten Temperaturgrenzen bewegen. Die Wintereier können sogar bis 28° aushalten, aber die Furchung wird dann mehr oder weniger anormal. Da nun unsere Versuchslarven in einem Kühltisch bei 13° gehalten wurden und ausserdem die Zimmertemperatur im Winter sicher nie 23° erreichte, darf man wohl annehmen, dass die in unseren Mero-gonieversuchen erhaltenen Auswüchse bei Larven mit *Parac.* Kern nicht als durch Wärme hervorgerufen zu betrachten sind. Zwar ähneln die Stäbe Abb. 19 M, 25 F, f_1-f_7 solchen Temperaturvarianten, wie sie v. Ubisch und Nümann beschrieben haben. Aber diese Autoren haben mit *Psammechinus* gearbeitet, während wir bei *Paracentrotus* nicht solche überzählige Zacken an der ganzen Aussenseite der Körperstäbe, sondern die in der Abb. 22 wiedergegebenen Verdickungen und Zweige an den Enden der Stäbe als charakteristisches Resultat der Wärmewirkung gefunden haben. Dies spricht dafür, dass wir in den fraglichen Abb. 19 M, 25 F, f_1-f_7 eher mit einem *Psamm.*-Merkmal, durch *Psamm.*-Kern oder -Plasma bedingt, zu tun haben.

II. — Beobachtungen an Körperstäben in Halblarven.

Auch unter anderen Bedingungen erhielt ich im Sommer 1935 in Roscoff Auswüchse an den Körperstäben, und zwar in Halblarven, die erst zu Anfang der Gastrulation, oder etwas früher, durch einen medianen Schnitt isoliert wurden. Diese Operation wurde in Verbindung mit einer Untersuchung über die zeitliche Determination im Seeigelei ausgeführt. Während früh isolierte Rechts- und Linkshälften mehr oder weniger vollständige Plutei geben, differenzieren sich die spät isolierten zu wahren Halblarven, mit nur einem Skelettstück, einem Oral- und einem Analfortsatz. In solchen Larven kann man nun nach einigen Tagen einen oder einige regulatorische Auswüchse des Skeletts finden. Es ist ja nur ein Skelettstück angelegt worden, und ein zweites scheint nicht entstehen zu können. Dafür kann aber der Querstab nach der defekten Seite hinüberwachsen und sich dort umbiegen oder gabeln und weiterwachsen, so dass hier ein Ersatz für den Körper- und den Analstab geschaffen wird (Abb. 23 B₁, E₂). Gleichzeitig kann aber auch vom distalen Teil des Körperstabes ein Ast auswachsen, der wohl auch als ein Substitut des fehlenden Körperstabes aufgefasst werden muss (Abb. 23 A). In anderen Fällen begegnen uns Auswüchse, wie sie Abb. 23 B-I wiedergibt. Ich stelle mir vor, dass auch diese Gebilde als eine Postgeneration (Roux), somit als eine Folge eines regulatorischen Wachtstums entstanden sein könnten.

Ausser der Möglichkeit der Bildung von Höckern und Auswüchsen durch Wärme und in Halblarven haben wir auch zu berücksichtigen, dass die Körperstäbe von *Paracentrotus* in der vierten Woche schräg medialscheitelwärts wachsen. Wir haben aber S. 832 betont, dass diese Erscheinung kaum mit der Ver-

dickung, Verzweigung und Höckerbildung bei *Psammechinus* verglichen werden darf, da sie viel später eintritt und sich morphologisch bedeutend von ihr unterscheidet.

Nehmen wir zuerst vorläufig an, dass der *Psamm.*-Typus der Keulen im Verhältnis zu *Parac.* ein speziesunterscheidendes Merkmal darstellt. Unsere Ergebnisse lassen sich dann folgendermassen zusammenfassen. Wir dürfen nur Plutei berücksichtigen, die sich gut entwickeln, denn auch normale *Psamm.*-Larven

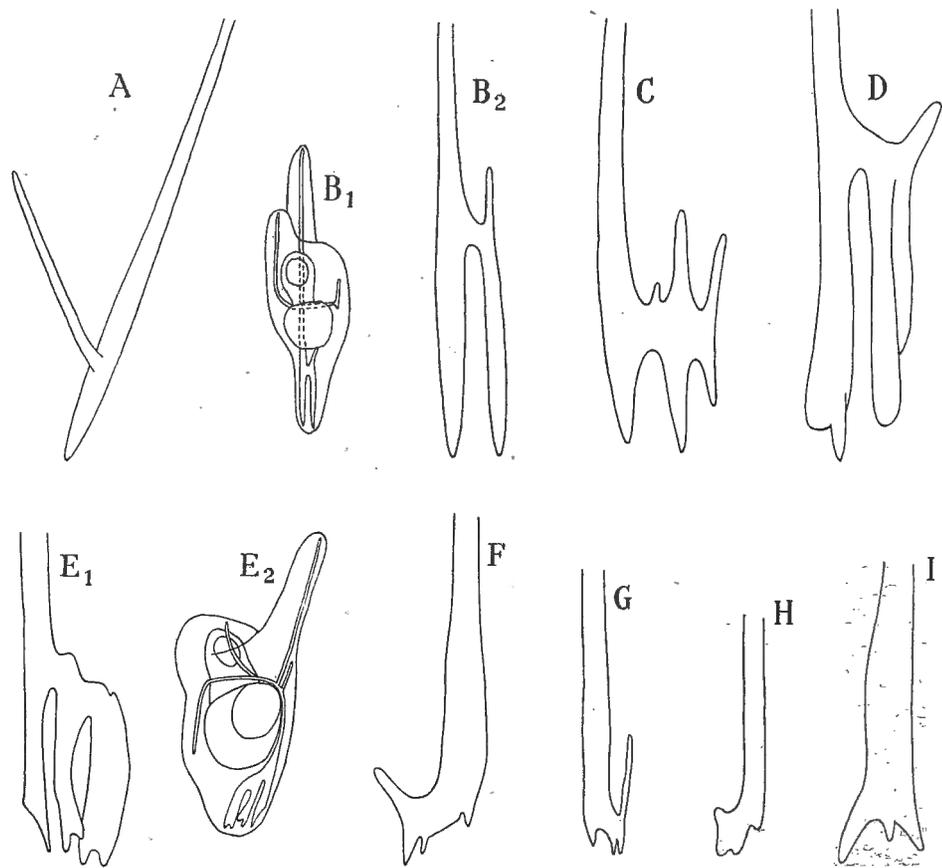


ABB. 23. — Körperstäbe aus Halblarven (Rechts- und Linkshälften), welche zu Anfang der Gastrulation oder kurz vorher durch einen medianen Schnitt isoliert wurden. Auswüchse nach der skelettlosen Seite hin. — In B und E sieht man, wie auch der Querstab nach der skelettlosen Seite hinüberwächst und sich dort umbiegt. B-D, F-H operiert 16 Stdn. nach der Befruchtung, zu Anfang der Gastrulation, E und I 14, A 12 Stdn. nach der Befruchtung. — Die Larven abgezeichnet in einem Alter von vier bis sieben Tagen.

können im « *Parac.*-Stadium » stehenbleiben. Die guten Bastarde geben, in beiden Richtungen gekreuzt, Mittelformen. Haploide Larven differenzieren sich wie die diploiden, wenschon sie oft ihre Weiterentwicklung viel früher einstellen. Die Bastardmerogone konnten 1-3 Wochen gezüchtet werden. Sie können gesund aussehen, schwimmen munter umher und nehmen Nahrung auf. In der Kombination *Parac.* Zytoplasma + *Psamm.* Kern tritt der positive *Psamm.*-Charakter

deutlich hervor, er ist also von dem Kern (dem Spermium) bedingt. Aber auch in der entgegengesetzten Kombination (*Psamm.* Zytoplasma + *Parac.* Kern) erhalten wir ein positives Merkmal, obwohl schwächer und mit geringerer Frequenz. Die Ueberführung des *Psamm.*-Merkmals muss also hier durch das Zytoplasma stattgefunden haben. Die fragliche Eigenschaft wurde also teils durch den Kern, teils — schwächer — durch das Zytoplasma überführt.

Es ist also gelungen, in einem heterospermen Merogon eine Eigenschaft des Vaters zur Entwicklung zu bringen. Ist sie durch den Kern oder auch durch das Zytoplasma des Spermiums eingeführt worden? Hierauf können wir keine andere Antwort geben, als dass wir auf die Befunde anderer Forscher hinweisen, welche S. 804 referiert wurden und besagen, dass es eben der Kern, und nicht die übrigen Teile des Spermiums, ist, der als Vererbungssubstanz des Spermiums wirkt. Im entgegengesetzten Versuch (*Psamm.* Zytopl. + *Parac.* Kern) brauchen wir uns nicht um das Zytoplasma des Spermiums zu kümmern. Das Spermium repräsentiert nämlich diesmal die negative Eigenschaft, die positive wird allein durch das Eizytoplasma vertreten. Dieser Versuch ist also « reiner » als der erstwähnte.

Die in den Bastardmerogonen mit *Psamm.* Kern erhaltenen Gebilde (Abb. 17) scheinen oft mit den Körperstäben bei *Psamm.* vollkommen übereinzustimmen. Kann nun aber von den dünneren Auswüchsen in der Kombination *Psamm.* Zytopl. + *Parac.* Kern gesagt werden, dass sie *Psamm.*-Merkmale entsprechen? Sie unterscheiden sich ja oft beträchtlich von den normalen *Psamm.*, wie ein Vergleich der Abb. 19 und 5 dartut. Dass sie jedoch vielleicht in eine direkte Beziehung zu den *Psamm.*-Eigenschaften gesetzt werden könnten, dafür spricht das Verhalten, das in den Abb. 24 u. 25 illustriert wird. Hier geben wir noch einmal die am reichsten differenzierten Körperstäbe *Psamm.* Zytopl. + *Parac.* Kern wieder. Neben sie haben wir die Körperstäbe aus anderen Serien gestellt, welche unseren fraglichen Bastardmerogonen am meisten gleichen. Sie sind aus normalen *Psamm.*-Kulturen, aus Bastardkulturen, aus haploiden *Psamm.*-Kulturen und aus Kulturen der Bastardmerogone mit *Psamm.* Kern ausgewählt. Für alle diese Larven ist es also kennzeichnend, dass sie einen *Psamm.*-Kern haben, in der Mehrzahl der Fälle in haploidem Zustand. Bemerkenswert ist die erstaunliche Aehnlichkeit der Merogone *Psamm.* Zytopl. + *Parac.* Kern mit den ausgewählten Larven der anderen Serien. In einigen Fällen sehen die Körperstäbe fast identisch aus! Nur sind sie in den Merogonen mit *Parac.* Kern etwas kleiner und dünner.

Die Befunde Seeligers sowie die unsrigen bei erhöhter Temperatur und in Halblarven haben nun aber die Verhältnisse bedeutend kompliziert. Die dabei erhaltenen Gebilde stimmen jedoch nicht mit den typischen Körperstäben von *Psamm.* in ihrer vollen Entwicklung über ein, wie wir aus einem Vergleich der Abb. 22 und 23 mit Abb. 5 L-S und 6 ersehen. Die typische Verdickung und das typische Auswachsen der Stäben den medialwärts finden wir hier nicht wieder. Dagegen haben wir dieses Merkmal so deutlich in den Bastarden (Abb. 10 u. 11), den homospermen *Psamm.*-Merogonen (Abb. 13) und den hete-

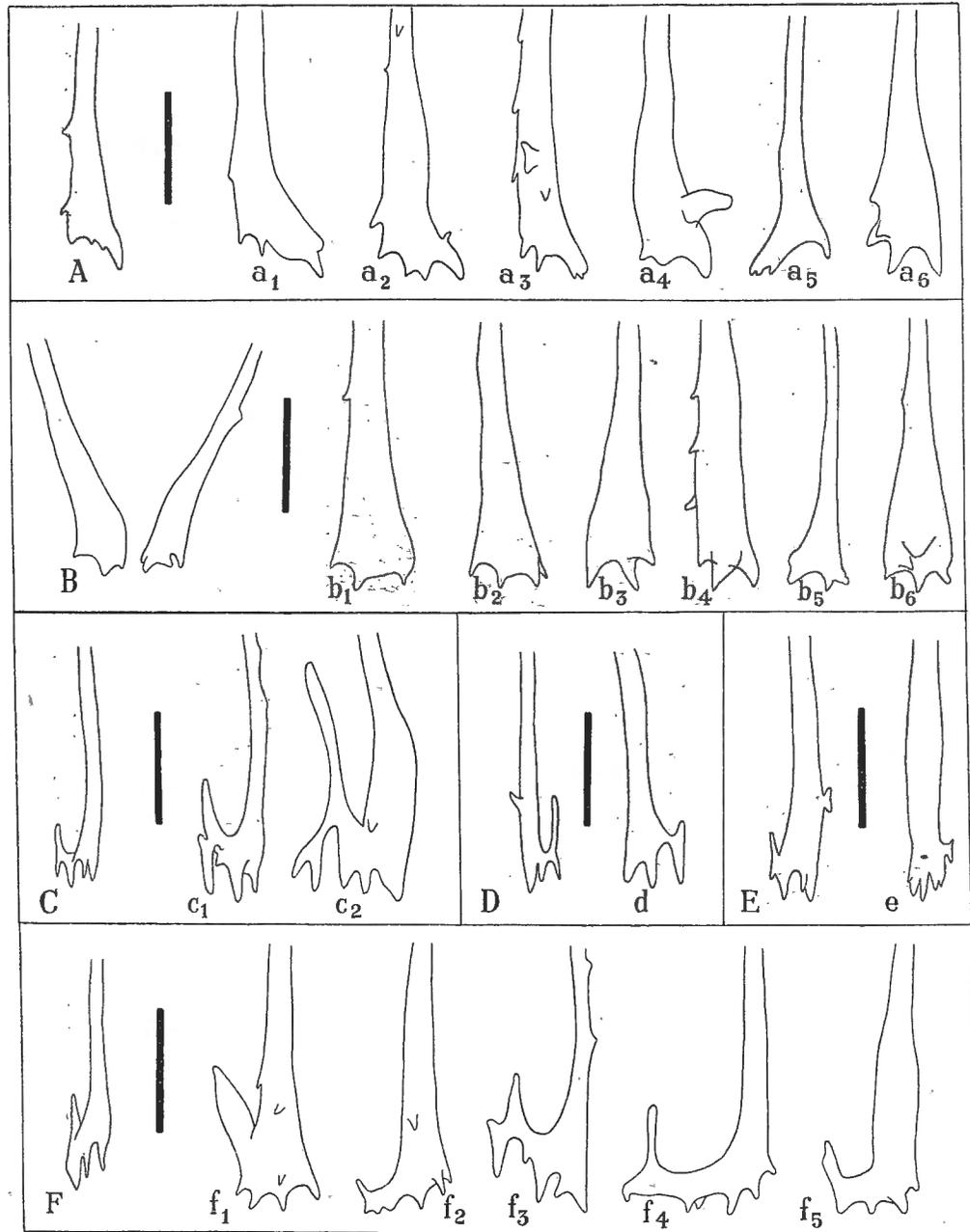


ABB. 24. — A-F, Körperstabenden aus heterospermen Merogonen *Psammechinus microtuberculatus* Zytopl. + *Parac.* Kern. Die Stabenden rechts von den dicken Linien (a_1 - f_5) stellen aus verschiedenen Versuchsserien ausgewählte Stabenden dar, welche A-F sehr gleichen und aus Larven stammen, in welchen der *Psamm.*-Kern, haploid oder diploid, repräsentiert ist. — Aus *Psamm.* Kontrolle: a_1 , e , f_1 . Aus Hybriden *Psamm.* ♀ × *Parac.* ♂: a_1 - a_3 , b_1 - b_2 . Aus Hybriden *Parac.* ♀ × *Psamm.* ♂: b_1 , f_5 . Aus haploiden *Psamm.*: a_5 - a_6 , b_3 , b_5 , f_4 . Aus heterosp. Merog. *Parac.* Zytopl. + *Psamm.* Kern.: b_6 , c_1 , c_2 , d , f_2 , f_3 .

rospermen Merogonen mit *Parac.* Zytoplasma und *Psamm.* Kern (Abb. 17) gefunden, dass ich überzeugt bin, dass wir hier in diesen heterospermen Merogonen mit einem vom Kern bedingten Speziesmerkmal zu tun haben.

Vergleichen wir aber unsere atypischen Körperstäbe in wärmebehandelten Larven (Abb. 22) und in Halblarven (Abb. 23) mit den Körperstäben aus unseren Merogonen mit *Psamm.* Plasma und *Parac.* Kern, so fällt die ausserordentliche Aehnlichkeit auch in diesem Falle auf. Beachtenswert sind besonders die Auswüchse, die mehr oder weniger oberhalb des Stabendes entspringen und sofort Aeste abgeben, die dem Körperstab parallel laufen (Abb. 22 A, E, F; vgl. auch Nümann, 1933, S. 479). Die Körperstäbe in den Merogonen mit Kern von *Parac.*, der ja einfache Keulen hat, und Plasma von *Psamm.* zeigen also einerseits überraschende Aehnlichkeiten mit Stäben aus solchen Kombinationen, wo der *Psamm.*-Kern repräsentiert ist (im allgemeinen haploid, vgl. oben), andererseits ebenso grosse Uebereinstimmungen mit Gebilden, die in reinen *Parac.*-Larven unter gewissen Umständen hervorgerufen werden können.

Wie sind diese Verhältnisse zu deuten? Die besonderen Auswüchse und Verdickungen in den Merogonen *Psamm.* Zytoplasma + *Parac.* Kern können als *Psamm.*-Merkmale betrachtet werden, die durch das Zytoplasma überführt werden, während die ähnlichen Gebilde bei *Parac.* ganz anderer Art wären, die nur bei erhöhter Temperatur atypisch oder in Halblarven als ein Regulationsphänomen auftreten. Es ist aber bei dieser Deutung bemerkenswert, dass die fraglichen Gebilde einander so ähnlich sein können, obwohl sie nichts genetisch miteinander zu tun haben. Andererseits könnten wir die betreffenden Auswüchse als ein *Parac.*-Merkmal bezeichnen, es würde sich also um eine Eigenschaft handeln, die innerhalb der Variationsgrenzen liegt. Müssten dann nicht alle solche Stäbe, die wir in den Abb. 24 und 25 aus verschiedenen Kombinationen zusammengestellt haben, und die denen aus Wärme- und Halblarven ähneln, als *Parac.*-Differenzierungen betrachtet werden? Warum trat dann diese Eigenschaft nicht in den Kontrollen oder in den homospermen *Parac.*-Merogonen auf? Und wenn diese schwächeren Auswüchse als *Parac.*-Merkmale aufgefasst werden, wie gelangen wir dann zu den typischen *Psamm.*-Stäben in den heterospermen Merogonen mit *Psamm.*-Kern (Abb. 17)? Sind sie hier stärker ausgebildet als jemals bei *Parac.* selbst, obwohl der *Parac.*-Kern nicht dabei ist, oder anderfalls, wenn diese typischen *Psamm.*-Stäbe als vom *Psamm.*-Kern bedingt angesehen werden, sollten die Zwischenstadien zwischen den einfachen Keulen und den fraglichen *Psamm.*-Stäben *Parac.*-Formen und nicht schwächer ausgebildete *Psamm.*-bedingte Stäbe sein? Das finde ich absurd. Die schwächeren Merkmale müssten in diesem Fall als schwache *Psamm.*-Merkmale betrachtet werden. Eine dritte Möglichkeit ist die, dass der *Parac.*-Kern unter gewissen, nicht optimalen Umständen kleinere Verdickungen und Auswüchse verursacht, wie wir sie bei den Wärme- und Halblarven und bei den Bastardmerogonen mit *Parac.*-Kern und *Psamm.* Plasma kennen. Diese Eigenschaft sollte also dann z. B. einerseits

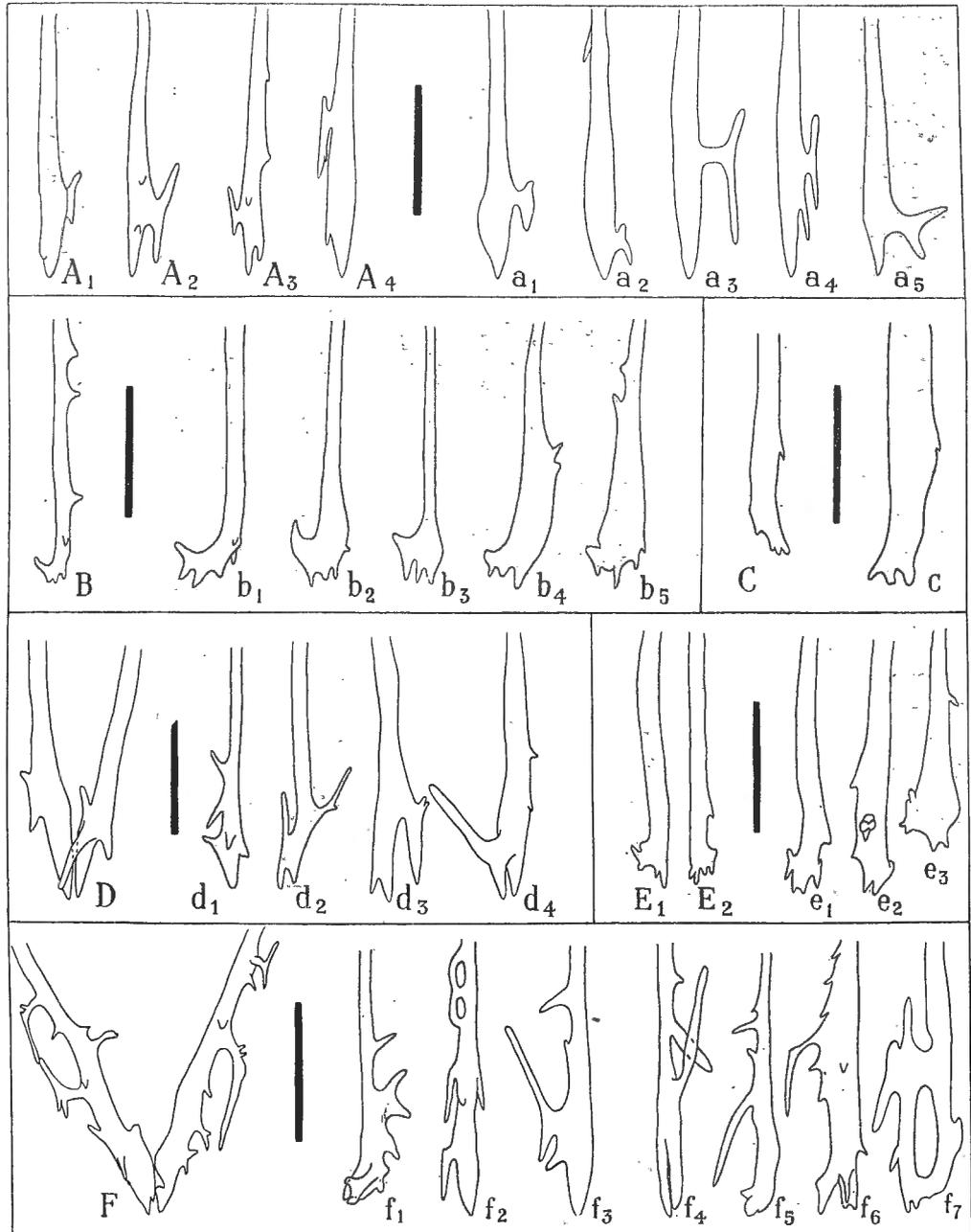


ABB. 25. — A-F Körperstabenden aus heterospermen Merogonen *Psammechinus microtuberculatus* Zytopl. + *Paracentrotus lividus* Kern. Die Stabenden rechts von den dicken Linien (a-f) stellen aus verschiedenen Versuchsserien ausgewählte Stabenden dar, welche A-F sehr gleichen und aus Larven stammen, in welchen der *Psamm.*-Kern, haploid oder diploid, repräsentiert ist. — Aus *Psamm.* Kontrolle: e_2 . Aus Hybriden *Psamm.* ♀ × *Parac.* ♂: c. Aus Hybriden *Psamm.* ♀ × *Parac.* ♂: b_1, b_2, e_3, f_6 . Aus haploiden *Psamm.*: $a_1, b_3, d_1-d_3, e_1, f_1, f_2$. Aus heterosp. Merog. *Parac.* Zytopl. + *Psamm.* Kern.: $a_2-a_5, b_4, b_5, d_4, f_3-f_5, f_7$.

durch Wärme, andererseits durch die Einwirkung des fremden Plasmas, das im Verhältnis zum Kern einen Aussenfaktor darstellt, ausgelöst werden. Zu einer solchen Auffassung ist NÜMANN, (1933) auf Grund einiger Wärmeversuche gekommen. Wir haben aber S. 851 hervorgehoben, dass die zahlreichen Auswüchse Abb. 25 F, f_1-f_7 eher auf ein Hervortreten normalerweise latenter *Psamm.*-Eigenschaften als auf *Parac.*-Charaktere, die durch den *Parac.*-Kern kontrolliert werden, deuten. Schliesslich konnten die Auswüchse in den Bastardmerogonen mit *Parac.*-Kern in Beziehung zu der *Parac.*-Eigenschaft gesetzt werden, dass die Körperstabe nach 3-4 Wochen medial-scheitelwärts wachsen (Abb. 9). Ich glaube aber nicht, dass diese Vorgänge etwas miteinander zu tun haben. Dieses Auswachsen setzt erst spät ein, in Zusammenhang mit dem weiteren Wachstum und der weiteren Differenzierung der Larve, und die entstandenen schrägen Keulen sind anderer Art, indem es hier die Stabenden sind, die schräg weiterwachsen, ohne dass die Keulen dicker als vorher werden. Sie ähneln also weder den atypischen *Parac.*, noch den *Psamm.*-Keulen.

Es scheint mir, dass nur die erste und die dritte der hier skizzierten Möglichkeiten in Frage kommen können. Die Ablehnung der zweiten führt uns wieder dazu, die Merkmale in den Bastardmerogonen mit *Psamm.*-Kern als wahre *Psamm.*-Merkmale zu betrachten. Dagegen müssen wir die Frage offen lassen, ob die schwächeren Auswüchse in den heterospermen Merogonen mit *Parac.*-Kern durch das *Psamm.*-Plasma überführt worden sind, oder ob sie irgendwelche abnormen Bildungen oder sonst latente, atypische *Parac.*-Merkmale darstellen.

Ich neige also zu der Auffassung, dass für die heterospermen Merogonen bewiesen worden ist, dass der *Psamm.*-Charakter durch das Spermium überführt und zu voller Entwicklung gebracht werden kann. Unbeantwortet muss aber die Frage gelassen werden, ob auch das Zypoplasma denselben Charakter, obwohl schwächer, überführen kann. Doch sagen die Versuche etwas auch betreffs der Bedeutung des Zytoplasmas aus. Es hat sich ja aus unseren Versuchen ergeben, dass unter den vorhandenen Umständen die fraglichen Auswüchse weder in den Kontrollkulturen, noch in den homospermen *Parac.*-Merogonen entstanden. Das Zytoplasma muss also in jedem Falle eine Rolle welcher Art es auch sei, gespielt haben. Auch wenn es sich zeigen sollte, dass bei weiteren Versuchen homosperme *Parac.*-Merogone Höcker bilden können, so haben sie es doch nicht bei den unsrigen getan.

Die Versuche haben schliesslich gezeigt, dass heterosperme Merogone sich weiter entwickeln können, als frühere Ergebnisse es an die Hand gegeben haben, sogar in gewissen Hinsichten (z. B. Nahrungsaufnahme) weiter, als wir es bei anderen tierischen Bastardmerogonen kennen. Zwar hat schon BOVERI (1918, S. 433) den Schluss gezogen, « dass ein Spermatozoon auch mit kernlosem Eiplasma einer anderen Species ein normales Produkt liefern kann ». Er hatte nämlich im Jahre 1896 einen und im Winter 1912 eine geringe Zahl von Zwergplutei *Psamm.* Eifragment + *Parac.* Spermium erhalten, welche nach Kerngrösse

und Zellenzahl als merogonisch bezeichnet werden. Aber es ist doch sehr unsicher, wie wir S. 812 des näheren auseinandersetzen, ob man mit der Schüttelmethode und nachfolgender Bestimmung der Kerngrösse die Natur der Larven ermitteln kann. Es kann sich also hier, ebenso wie in den anderen Fällen Boveris (S. 811), um Bastardlarven handeln.

L. — ÜBER EINIGE KEIMBLATTCHIMÄREN.

In der Absicht, die Formbildung, besonders die Entwicklung des Skeletts und der Fortsätze, zu analysieren, hat v. Ubisch versucht, durch Transplantation sog. Keimblattchimären zu erzeugen. Die gewünschte Operation wäre dann in idealer Weise ausgeführt, wenn es gelänge, das prospektive Ektoderm in normaler Orientierung auf das prospektive Entomesoderm zu verpflanzen. « Es wäre dann zu erwarten, dass nach Ausbildung der Blastula das aus Entomesoderm der einen Art bestehende Material invaginiert würde und so eine Larve entstände, deren gesamtes Ektoderm der einen Art, deren Darm und Skelett der anderen Art angehörte, also eine *Keimblattchimäre* (v. UBISCH 1931 b, S. 190). »

Es war schon BIERENS DE HAAN (1913 a, b) gelungen, artfremde Seeigelkeimfragmente zur Vereinigung zu bringen, aber nur betreffs der nahe verwandten Arten *Psamm. microtuberculatus* und *Parac. lividus*. Bei den Kombinationen *Sphaerechinus* mit *Psamm.* oder mit *Parac.* oder mit *Arbacia* gelang ihm die Verwachsung nicht. Es konnten Zwillingbildungen entstehen, in welchen im günstigsten Falle jeder Komponent sich zu einem Pluteus entwickelte. Oft trennten sich die beiden Partner nachträglich. Einheitliche Riesenplutei wurden nicht beobachtet. Die Orientierung der Fragmente bei der Verwachsung war willkürlich.

v. UBISCH (1931, S. 192) benutzte die von mir (1928) ausgearbeitete Transplantationsmethode. Er hat aber anscheinend die Fragmente nicht richtig orientiert, sogar nicht orientieren können, weil er meistens mit solchen Fragmenten (Blastomeren des 2-, 4- und 8-Zellenstadiums) arbeitete, die eine genaue Orientierung nicht erlauben. Es war in den meisten Fällen, wie er selbst bemerkt, auch nicht bekannt, ob die Fragmente animal, vegetativ oder teils animal, teils vegetativ waren. Die Transplantationsversuche können nun auch aus dem Grunde nicht als gelungen bezeichnet werden, weil die Keime frühzeitig abstarben. Bei 24 Verklebungen von arteigenen Fragmenten (*Parac.*) gelang die Verwachsung nur bei zwei, und diese Keime gingen schon im Gastrulastadium ein. v. Ubisch erhielt aber auch einige xenoplastische ⁽¹⁾ Verwachsungen.

⁽¹⁾ GEINITZ (1925) nennt solche Transplantationen homoplastisch, bei denen das Implantat der Art des Wirtes angehört, heteroplastisch solche, bei welchen das Implantat artfremd, aber gattungsgleich ist, und xenoplastisch solche, bei denen das Implantat einer anderen Gattung, Familie oder Ordnung angehört. Bei den Seeigeln wurden keine heteroplastischen Transplantationen im angegebenen Sinne ausgeführt. v. Ubisch nennt aber

5 von derselben Kombination wie Bierens de Haan (*Psamm.-Parac.*), aber ausserdem 6 *Parac.-Sphaerechinus* und 2 *Psamm.-Sphaerechinus*. Diese starben aber sämtlich auch im Blastula- oder Gastrulastadium ab. Im Vergleich zu den Ergebnissen Bierens de Haans bedeuten also diejenigen v. Ubischs insofern einen Fortschritt, als hier Zellen von *Sphaerechinus* sich mit solchen von *Psamm.* und *Parac.* vereinigen konnten, obwohl die hieraus entstandenen Keime sich, ebenso wie die reinen *Parac.*-Keime, nicht über das Gastrulastadium hinaus entwickeln konnten.

Als ich Kollege v. Ubisch im Frühling 1931 in Neapel traf, bat er mich, auch einige xenoplastische Transplantationen zu versuchen. Da ich damals mit anderen Arbeiten beschäftigt war (1935), habe ich nicht viel Zeit darauf verwenden können. Das Resultat meiner Versuche war folgendes.

v. UBISCH (1931, S. 193) gibt an, dass es nicht genügte, die kleine Glaskugel, welche den zur Verwachsung nötigen Druck ausüben soll (Hörstadius 1928, S. 8), nur eine Viertelstunde auf den Fragmenten liegen zu lassen, wie ich dies angegeben habe; es war vielmehr nötig, die pressende Kugel mehrere Stunden auf den Fragmenten ruhen zu lassen. Meine Erfahrung ging in derselben Richtung. Es wurde kontrolliert, dass keine Zellen während der Transplantation abstarben.

I. — Meridionalhälften *Psammechinus-Paracentrotus*.

Zuerst wurden Meridionalhälften von *Psamm.* und *Parac.* miteinander verklebt. Dabei wurden die Keime im Sechzehnerstadium halbiert, so dass jede Hälfte aus vier Mesomeren, zwei Makro- und zwei Mikromeren bestand. Eine Hälfte von *Psamm.* wurde dann in richtiger Orientierung auf eine Hälfte von *Parac.* gelegt. Die *Parac.*-Hälfte war vorher vitalgefärbt worden. Die Verwachsung gelang in 3 Fällen von 8.

Im Gastrulastadium war die blaue *Parac.*-Hälfte etwas kleiner als die *Psamm.*-Hälfte. Der Urdarm war einheitlich, der Wimperschopf typisch. Alle drei entwickelten sich zu Plutei. In einem degenerierte der *Parac.*-Teil. Die beiden anderen sind in der Abb. 26 wiedergegeben. In der Abb. 26 B gibt sich der Doppelcharakter der Larve durch den bis zur Analöffnung gespaltenen Scheitelteil zu erkennen. Es ist aber bemerkenswert, wie einheitlich der Darmtractus und das Skelett sind. Der erstere ist zu gleichen Teilen von den beiden Komponenten gebildet. Die Skelettstücke sind ziemlich weit voneinander angelegt worden, die besondere Länge der Zwischenstäbe ist wohl eine Folge davon. Als überzählige Bildung findet sich nur eine Zacke an der Basis des linken Analstabes.

Die Larve Abb. 26 A ist äusserlich ganz einheitlich. Die Farbgränze verlief median. Die Fortsätze des *Parac.*-Teiles sind besser entwickelt als die anderen.

die Vereinigung sowohl gattungs- als familienfremder Keime oder Keimteile heteroplastisch und spricht nur bei ordnungsfremder Transplantation von einer xenoplastischen Operation. Wir werden in dieser Arbeit die ursprüngliche Terminologie nicht abändern.

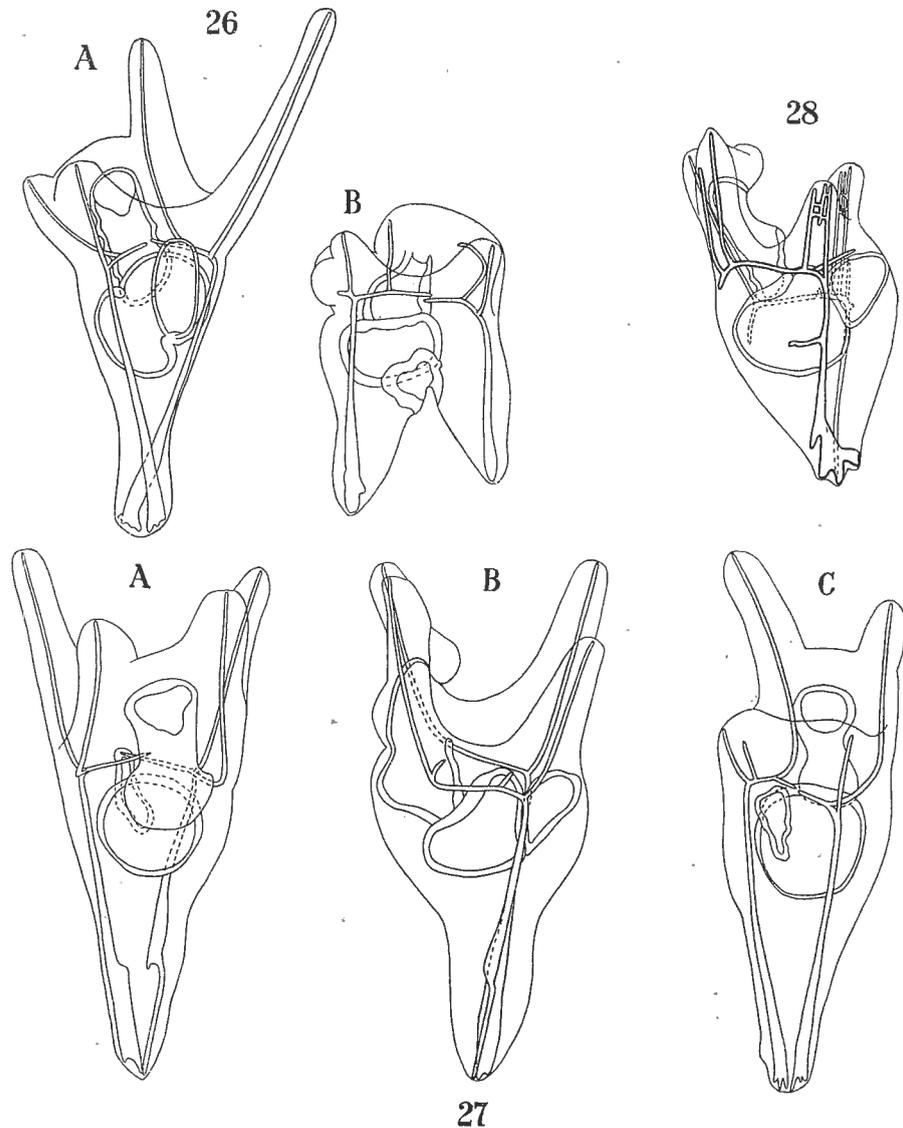


ABB. 26. — Plutei, die aus seitlichen Meridionalhälften von *Psammechinus microtuberculatus* und *Paracentrotus lividus* zusammengesetzt sind. — In A hat die *Parac.*-Hälfte des Pluteus längere Fortsätze als die *Psamm.*-Hälfte ausgebildet.

ABB. 27. — Keimblattchimären, deren gesamtes präsumtives Ektoderm (die animale Hälfte + veg_1) *Psammechinus microtuberculatus* zugehört, und deren gesamtes präsumtives Entomesoderm (veg_2 + Mikromeren) aus *Paracentrotus lividus* stammt: — Im Pluteus A-B fällt die Ekto-Entodermgrenze mit der präsumtiven, folglich auch mit der *Psamm.*-*Parac.*-Grenze zusammen. In C hat sich die präsumtive Ekto-Entodermgrenze verschoben, so dass auch ein Teil des *Psamm.*-Materialies invaginiert hat.

ABB. 28. — Keimblattchimäre *Psammechinus microtuberculatus-Sphaerechinus granularis*. Vier Mikromeren von *Sphaer.* wurden in das gesamte präsumtive Ektoderm von *Psamm.* implantiert. Die familienfremden Mikromeren haben im präsumtiven Ektoderm einen Urdarm induziert. Das Skelett nimmt eine Zwischenstellung ein.

Im Darmkanal sind Oesophagus und Enddarm ganz einheitlich, nur der Mitteldarm zeigt median eine geringe Einschnürung, welche die Grenze der Komponenten angibt.

Schon im Winter 1926 habe ich eine Larve desselben Typus hergestellt. Sie wurde aber nicht näher abgezeichnet.

Diese Vorversuche haben also ergeben, erstens dass heteroplastische Transplantationen mit dieser Methode Pluteusstadien geben können, zweitens dass, im Gegensatz zu den Ergebnissen Bierens de Haans bei seinen willkürlichen Verschmelzungen, bei richtiger Orientierung der Teilstücke Einheitslarven entstehen können.

II. — Das gesamte präs. Ekt. *Psammechinus* + präs. Entomesod. *Paracentrotus*.

v. Ubisch hatte geplant, die vier animalen Zellen eines 8-Zellenstadiums in normaler Orientierung auf die vier vegetativen einer anderen Art zu verpflanzen, um damit Keimblattchimären zu erzielen, deren Ektoderm von der einen Art, deren Entomesoderm und Skelett von der anderen Art geliefert wird. Auch bei gelungener Orientierung und Transplantation hätte er aber das gewünschte Resultat nicht erreicht, da, wie wir oben S. 816 gesehen haben, die Ekto-Entodermgrenze nicht äquatorial, sondern zwischen veg_1 und veg_2 liegt. Um das gesamte präsumtive Ektoderm einer Art zu erhalten, muss also die animale Hälfte + veg_1 dieser Art mit veg_2 + den Mikromeren einer anderen Art vereinigt werden. Das Resultat ist auch in diesem Falle nur dann richtig, wenn das animale Fragment aus einem sog. äquatorialen Ei (HÖRSTADIUS 1935) stammt, denn in subäquatorialen Eiern, wo die dritte Furche und folglich auch die Furche zwischen veg_1 und veg_2 vegetativ verschoben wird, kann das als präsumtiv ektodermal angesehene Fragment ausserdem ein Stück präsumtives Entoderm enthalten, das auch gastrulieren kann.

In der angegebenen Weise haben wir versucht, echte Keimblattchimären mit präsumtivem Ektoderm *Psamm.* und präsumtivem Entomesoderm *Parac.* herzustellen. Das letzterwähnte Fragment konnte dank dem natürlichen Pigment wiedererkannt werden. Die Verwachsung ging nicht besonders leicht von statten. Das vegetative Stück wollte sich vor der Verwachsung zusammenrollen. Sechs Transplantationen waren gelungen. Zwei dieser Keime gingen frühzeitig ein, einer ging verloren. In einem blieb der Darm klein, ungegliedert. Die zwei besten Larven, welche gute Plutei darstellen, sind in der Abb. 27 wiedergegeben. In der Larve Abb. 27 A, B, liegt die Grenze der Gewebe der beiden Arten am Anus — wir haben also hier mit einer echten, vollständigen Keimblattchimäre zu tun. Der Darm sieht etwas klein aus, was wohl damit zusammenhängt, dass die Eier von *Parac.* kleiner als diejenigen von *Psamm.* sind, welche letztere das Ektoderm geliefert haben. Das Skelett ist insofern atypisch, als das Endstück des linken Körperstabes nicht verdickt worden ist. Obwohl die

Larve neun Tage alt ist, haben sich keine *Psamm.*-Keulen entwickelt, was auch nicht zu erwarten war, da die Skelettzellen aus *Parac.* stammen.

Die Larve Abb. 27 C ist keine echte Keimblattchimäre im wahrsten Sinne des Wortes, denn hier hat, in der Weise, wie wir oben betreffs subäquatorialer Eier andeuteten, auch ein Stück des *Psamm.*-Fragments invaginiert und den Enddarm mitsamt einem Teil des Mitteldarmes gebildet. Der Pluteus sieht ziemlich typisch aus, nur sind die Analfortsätze sehr kurz und ist ein überzähliger Analstab vorhanden. Auch hier sind die Keulen der Körperstäbe vom *Parac.*-Typus.

v. Ubisch hat seine Keimblattchimären in zwei Weisen hergestellt. Erstens werden Mikromeren einer Art in das Blastozöl eines Ganzkeimes einer anderen Art hineingesteckt. Es entsteht dann ein Mischskelett, teils aus den Skelettzellen des Wirtes, teils aus denen des Spenders gebildet. Da v. UBISCH (1931, S. 231) mit Recht die Skelettzellen als ein Keimblatt bezeichnet, kann er hier von Keimblattchimären sprechen, wobei aber zu bemerken ist, dass in diesem Falle kein Keimblatt völlig durch ein Keimblatt einer anderen Art ersetzt würde, sondern nur ein Keimblatt gemischter Herkunft ist. Zweitens hat v. Ubisch die Mikromeren in eine animale Hälfte (im Blastulastadium) einer anderen Art implantiert. Hier wird jedes der Keimblätter (Skelettbildner bzw. Ektoderm) nur von einer Art stammen, aber der Keim wird nicht vollständig. Es fehlen Entoderm, Mesoderm und sekundäres Mesenchym. Oben haben wir nun einen Pluteus kennengelernt, der vollständig ist, und dessen Ektoderm *Psamm.*, dessen gesamtes Entomesoderm *Parac.* angehörte.

Ich kann aus meinen Protokollen nicht ersehen, ob ich ähnliche Transplantationen mit Arten versuchte, die weniger nahe verwandt sind. Solche sind wohl schwierig, obwohl nicht ganz hoffnungslos, da doch v. Ubisch die erwähnten Verwachsungen von *Sphaerechinus* mit *Psamm.* und *Parac.* erhalten konnte. Es erhellt jedoch aus meinen Erfahrungen bei den folgenden Versuchen, dass die Schwierigkeiten gross sein müssen.

III. — Präs. Ekt. einer Spezies + Mikromeren einer anderen.

Anstatt bei der Transplantation alle präsumtiven Keimblätter zu verwenden, können wir, wie v. Ubisch, nur präsumtives Ektoderm und Mikromeren nehmen und doch vollständige Plutei erhalten, nämlich wenn wir die Implantierung früh genug ausführen (HÖRSTADIUS 1931, 1935), d. h. schon in einem frühen Furchungsstadium. Die Mikromeren geben auch diesmal die Skelettbildnerzellen, induzieren einen Urdarm, so dass ein typischer, obwohl etwas verkleinerter Pluteus entsteht, dessen sämtliche Keimblätter mit Ausnahme der Skelettzellen derselben Spezies angehören wie das benutzte präsumtive Ektoderm. Diese Methode hat den Vorteil, dass die beiden Komponenten nicht längs der Schnittfläche zur Verwachsung gebracht werden müssen, sondern die

Mikromeren werden nur in das schalenförmige animale Fragment hineingetan, das sich nachher um sie herum schliessen soll. Wir begegnen aber hier derselben Schwierigkeit, demselben eigenartigen Phänomen, das wir schon früher (HÖRSTADIUS 1935, S. 358, Abb. 41) bei Implantation von kernlosen Plasmastücken kennengelernt haben. Im Gegensatz zu intakten Zellen, welche leicht der Blastulawand einverleibt wurden, hat das frühe, schalenförmige Furchungsstadium ein Stück kernlosen Zytoplasmas derselben Spezies als einen Fremdkörper empfunden und ausgestossen, entweder so, dass der Rand des schalenförmigen Keimes sich gegen den Eindringling bog, ihn fasste, erhob und nach aussen stiess, oder auch so, dass der Verband der Blastomeren an einer Stelle lockerer wurde, so dass schliesslich das implantierte Plasmastück durch eine vorübergehende Oeffnung der Wand herausfiel. In dem späten Blastulastadium, in welchen v. Ubisch die Operation ausführt, hat man nicht diese Vorgänge zu fürchten, die Blastula stellt ja schon eine geschlossene Kugel dar, in welche die Mikromeren durch einen engen Schlitz eingesteckt werden, und der Verband der Zellen ist nunmehr sehr innig.

Diese Vorgänge traten bei ordnungsfremder Implantation auf. In 16 animale Hälften von *Sphaerechinus* wurden vitalgefärbte Mikromerengruppen von dem irregulären Seeigel *Echinocardium cordatum* hineingelegt. In 4 animale Hälften von *Echinocardium* wurden umgekehrt Mikromeren von *Sphaerechinus* hineingetan. In sämtlichen Fällen wurden nun die Mikromeren innerhalb einer oder zwei Stunden in einer der angedeuteten Weisen ausgestossen. In eine animale Hälfte, die noch nach dem Auswerfen eine tiefe Schale darstellte, wurden die Mikromeren aufs neue hineingelegt. Nach einiger Zeit waren sie zum zweiten Mal hinausgeworfen worden!

Das Hinauswerfen wird nun, wenn man statt einer animalen Hälfte das gesamte präsumtive Ektoderm, d. h. die animale Hälfte + *veg.*₁, nimmt, erschwert, weil die Oeffnung kleiner im Verhältnis zu dem Blastozöl wird. Auf diese Weise können nun vollständige Plutei erhalten werden, deren Skelettbildner einer anderen Art angehören, ohne dass eine Verwachsung längs einer grossen Fläche stattzufinden braucht.

Zunächst einige Fälle von ordnungsfremder Implantation. Mikromeren von *Paracentrotus* wurden mit dem präsumtiven Ektoderm von *Echinocardium cordatum* vereinigt. Die drei Blastulae wurden runzelig und sahen nicht gesund aus. Kein Urdarm wurde induziert, sie entwickelten sich, wie das isolierte präsumtive Ektoderm es normalerweise tut, d. h. sie gaben Blastulae mit Wimperschnur und Stomodaeum. Hier kam aber ausserdem ein Skelett hinzu, das von den implantierten *Parac.*-Mikromeren stammte und keine Gitterstäbe aufwies, welche für *Echinocardium* charakteristisch sind.

Hat also das Induktionsvermögen der Mikromeren in diesem Versuch versagt, so trat es bei der reziproken Kombination zutage. Zwar nicht in einer der Larven präsumt. Ekt. *Parac.* + Mikr. *Echinocardium*, welche weder Darm noch Skelett

aufwies, sondern nur Wimperschnur und Stomodaeum, obwohl die blauen primären *Parac.*-Mesenchymzellen im Innern lagen. In den anderen drei Keimen wurde aber ein Urdarm invaginiert. In zwei von ihnen war er nur ziemlich klein und unvollständig gegliedert, in dem dritten aber gross und typisch ausdifferenziert. Das Skelett wurde in der letzterwähnten Larve zwar als kleine Dreistrahler angelegt, aber bald reduziert. In den zwei anderen darmversehene Larven blieb das Skelett nur kümmerlich entwickelt. In dieser Kombination wurde also ein Darm induziert, aber das Skelett schlechter entwickelt als in der reziproken.

Da die gattungsfremde Kombination *Psamm.-Parac.* sowohl durch Transplantation Keimblattchimären als auch heterosperme Merogone gegeben hat, ist zu erwarten, dass sie auch mit dieser Methode gute Plutei liefern sollte. Da aber die Transplantation zum Ziel führte, habe ich auf diese Operation keinen besonderen Wert gelegt. Es wurden nur drei Implantierungen gemacht. Eine Gastrula mit zwei Dreistrahlern ging verloren. Die anderen wurden pluteusähnlich, aber das Skelett hatte eine Menge überzähliger Stäbe in verschiedenen Richtungen ausgebildet.

In das gesamte prä-s. Ekt. von *Psamm.* wurden Mikromeren von *Sphaerichinus granularis* hineingetan. Diese Seeigel gehören verschiedenen Familien an und zeigen den Unterschied einfacher Stäbe-Gitterstäbe. In einem der drei Keime sind die Mikromeren ausgefallen; er hat sich in typischer Weise zu einer Blastula mit Wimperschnur und Stomodaeum ausdifferenziert. Die zweite Larve erhielt auch Wimperschnur und Stomodaeum, ausserdem eine kleine Darmblase und drei Skelettanlagen. Die eine stellte nur einen einfachen Dreistrahler dar, die andere bekam auch einen vierten Ast, den Analstab, dessen Gitternatur schon in diesem Stadium ersichtlich war. Die dritte blieb winzig klein. Der dritte Keim entwickelte sich zu einem hübschen Pluteus (Abb. 28) mit einem guten Darmtractus. Das Skelett nimmt etwa eine Zwischenstellung zwischen *Sphaer.* und *Psamm.* ein. Die beiden Analstäbe sind zum Teil gitterartig gebaut, hintere Körperstäbe sind angelegt, wenigstens auf der linken Seite. Diese Züge erinnern an *Sphaer.* Andererseits könnten die unvollständige Gitterbildung, die unvollständigen hinteren Körperstäbe sowie das Aussehen des rechten vorderen Körperstabes (der linke ist ja nur schwach entwickelt) zugunsten eines Einflusses von *Psamm.* gedeutet werden, besonders die starke Verdickung des rechten Körperstabes. Hierbei müssen wir aber immer im Auge behalten, dass der Mangel an Gitterstruktur, die Kürze der hinteren Körperstäbe, die unvollständige Verzweigung der vorderen, welche in *Sphaer.* zusammen mit den hinteren einen viereckigen Rahmen bilden sollen, auf einer schlechten Kondition der ganzen Larve beruhen kann, wie wir dies betreffs der Ausdifferenzierung der *Psamm.*-Keulen mehrmals hervorgehoben haben. Und dass auch diese beste unsrer drei Larven sich vielleicht nicht in erstklassiger Kondition befindet, darf wohl nicht verwundern, da sowohl die Induktion des Darmes als die Bildung des Skeletts von Zellen besorgt wurden, die einem familienfremden Seeigel angehören. Die mangelhafte Entwicklung

der *Sphaer.*-Merkmale im Scheitelteil kann aber auch darauf beruhen, dass das Auswachsen der hinteren Körperstäbe und die Bildung des viereckigen Rahmens vom Ektoderm geleitet wird, und dieses ist ein reines *Psamm.*-Ektoderm, das diese Eigenschaften nicht besitzt (vgl. oben S. 817). Es kann auch eine Hemmungserscheinung seitens des *Psamm.* sein. Schliesslich kann es sich um ein Mischskelett handeln, nämlich falls das präsumtive Ektoderm von *Psamm.* aus einem sog. subäquatorialen Ei (HÖRSTADIUS, 1935, S. 309, vgl. auch. oben S. 861) stammt und infolgedessen selbst eine geringe Menge Skelettzellen geliefert hat. Auch ein Teil des Darmes könnte in dieser Weise entstanden sein. Dass er aber so gross geworden ist, muss auch unter dieser Voraussetzung aller Wahrscheinlichkeit nach einer Induktion zugeschrieben werden.

Da die Herkunft der Skelettbildner nicht durch Vitalfärbung festgestellt wurde, können wir nicht mit Bestimmtheit sagen, ob das Skelett aus lauter *Sphaer.*-Skelettzellen gebildet wurde und deshalb unvollständig ist, weil es entweder nur kümmerlich entwickelt ist oder wegen der Einflüsse des *Psamm.*-Ektoderms nicht anders werden konnte, oder ob es als ein sowohl aus *Sphaer.*- als aus *Psamm.*-Skelettbildner erzeugtes Mischskelett anzusehen ist. Der Darm muss als ganz oder teilweise induziert betrachtet werden.

IV. — Schlussfolgerungen und Diskussion.

Die oben geschilderten Versuche wurden nur gelegentlich, in sehr kurzer Zeit ausgeführt. Es scheint mir jedoch, dass sie einige neue Ergebnisse geliefert haben, die eine Mitteilung in dieser Arbeit rechtfertigen.

Es wurde zuerst, bei Vereinigung zweier Meridionalhälften von *Parac.* und *Psamm.*, gezeigt, dass mit unsrer Transplantationsmethode einheitliche Chimären erhalten werden können. Dann konnten wir, mit derselben Kombination, eine Keimblattchimäre in der von v. Ubisch als ideal bezeichneten Weise (vgl. oben S. 858) herstellen, wo das gesamte präsumtive Ektoderm der einen Art, das gesamte präsumtive Entomesoderm der anderen angehört (Abb. 27). Schliesslich konnten wir auch bei Implantation von familien- und ordnungsverschiedenen Mikromeren in das gesamte präsumtive Ektoderm in einem frühen Furchungsstadium dank der induzierenden Wirkung des Implantats mehr oder weniger gute Plutei erhalten. Diese enthalten also alle Keimblätter, aber hier gehören nur die Skelettbildner der einen Art, alle die übrigen Keimblätter der anderen an.

Transplantationen wurden nur mit den nahe verwandten *Parac.* und *Psamm.* ausgeführt, bei den übrigen Kombinationen wurde die Implantationsmethode benutzt. Die Verwachsung gelang nicht so leicht wie bei arteigener Transplantation. Bei der Kombination weniger verwandter Arten können die implantierten Mikromeren oft ausgestossen werden. Arteigene Mikromeren brauchen aber auch nicht in das Blastozöl eingesteckt zu werden, sie können direkt in die Wand einer Blastula (animal, vegetativ oder seitlich) eingefügt werden (HÖRSTADIUS, 1935).

Auch bei der Implantation der S. 844 erwähnten Mikromeren einer heterospermen Merogone in das gesamte präsumtive Ektoderm eines Ganzkeimes derselben Spezies wie der des Zytoplasmas der Merogone, konnten wir sie ohne Schwierigkeit in die vegetative Oeffnung einsetzen, wo sie ebenso leicht wie arteigene Mikromeren festwuchsen. Während also ganze artfremde Zellen nicht leicht verwachsen, hat die Wirkung des artfremden Kernes in den Mikromeren die Fähigkeit zur Verwachsung nicht beeinträchtigt.

Nur bei der Kombination *Psamm.-Parac.* konnten wir eine einigermaßen gute Entwicklung der heterospermen Merogone erhalten. Andere Kombinationen können wohl Bastarde und Keimblattchimären geben, aber keine lebensfähigen Merogone. Ueber diese Verhältnisse siehe die Diskussion unten S. 869.

SPEMANN (1919) hat bei den Urodelen seitliche Gastrulahälften verschiedener Individuen zur Verheilung gebracht. Die beiden zusammenliegenden Hälften des Organisationszentrums wirkten sich einheitlich aus, so dass solch ein Keim sich als ein normaler entwickelte. Wurde eine Hälfte von *Triton taeniatus* mit einer Hälfte eines Bastards von *Triton taeniatus* ♀ + *Triton cristatus* ♂ vereinigt, so war auch das Resultat eine Einheitslarve, aber die Speziesmerkmale blieben in jeder Keimhälfte herkunftsgemäss erhalten. Bei unsrer Kombination von Meridionalhälften haben wir auch Einheitslarven bekommen, wir haben sie aber nicht lange genug gezüchtet, um Speziesmerkmale finden zu können. Da der Unterschied das Skelett betrifft, wären wohl zwei artverschiedene Hälften kaum zu erwarten, weil die Skelettbildner im Blastozöl sich wahrscheinlich miteinander vermengen.

GEINITZ (1925) hat bei den Amphibien Organisatoren in Wirte anderer Art, Gattung, Familie und Ordnung verpflanzt. In den ersten Fällen hat das Implantat in dem Wirt eine sekundäre Embryoanlage induziert, wie bei arteigener Implantation. Bei Verwendung eines ordnungsfremden Organisationsorgans wurde auch eine sekundäre Embryoanlage hervorgerufen, aber der Organisator hat sich nicht mit Material des Wirtes zur Bildung chimärenartiger Organe ergänzt, sondern er hat sich selbst zu gewissen Organen differenziert, während auch die induzierte Embryoanlage dieselben Organe geliefert hat, welche also in doppelter Zahl vorkommen. Der ordnungsfremde Organisator hat also Organe induzieren können, aber seine Zellen haben nicht an ihrer Bildung teilgenommen. Dementgegen stehen neue Befunde von HOLTFRETER (1935), dahin gehend, dass tatsächlich ein einheitliches Zusammenarbeiten von xenoplastischen Amphibiengewebe möglich ist, obwohl dies offensichtlich nur unter Ueberwindung gewisser innerer Widerstände geschehen kann.

Bei der familienungleichen Kombination präsumt. Ekt. *Psamm.* + Mikr. *Sphaerechinus* sowie bei der ordnungsverschiedenen Kombination präsumt. Ekt. *Parac.* + *Echinocardium cordatum* wurden so grosse Urdärme invaginiert, dass wir sie nicht als Selbstdifferenzierung eines subäquatorialen Fragmentes (animale Hälfte + veg₁) rechnen können sondern sie als, ganz oder teilweise, induziert betrachten müssen. Es handelt sich aber hier nicht wie bei den Amphibien um die Bil-

dung einer zweiten, seitlichen Embryoanlage, sondern um eine Verstärkung des ursprünglichen vegetativen Gefälles, so dass eine Larve aus einem Fragment entsteht, das sonst nur Ektoderm geliefert hätte. Wir haben es jedoch hier mit einer ordnungsfremden Induktion eines Darmes zu tun. (Bei seitlicher Implantation von Mikromeren in einen Ganzkeim können auch bei den Seeigeln sekundäre Anlagen gleichzeitig mit der normalen Entwicklung hervorgerufen werden (HÖRSTADIUS, 1935.) Die zweite Frage, wenn wir unsere Ergebnisse mit denen GEINITZ' und HOLTFRETERS vergleichen, lautet: Sind die Zellen familien- oder ordnungsfremden Implantats mit den Zellen des Wirtes zur Bildung gemeinsamer Organe zusammengetreten? Bei der ordnungsverschiedenen Kombination *Parac.*+*Echinocardium cordatum* wurden die Mikromeren vitalgefärbt und wanderten später alle als Skelettbildnerzellen ins Blastozöl hinein. Der Urdarm bestand also aus lauter *Parac.*-Zellen. Bei der Kombination *Parac.*+*Sphaer.* kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, ob die Mikromeren völlig ins Blastozöl traten, oder ob ein Teil von ihnen ev. an der Bildung des Urdarms teilnahm. Die Frage bleibt offen. Können sich nun aber die Skelettbildner, falls sie verschiedener Herkunft sind, zu einem einheitlichen skelettausscheidenden Organ zusammenschliessen?

In seinen jahrelangen, mühsamen Untersuchungen über Keimblattchimären hat v. UBISCH (1931-1934) die Formbildung in der Seeigelentwicklung studiert. Er hat sich dabei mit darmlosen Keimen oder solchen mit einem Mischskelett begnügt. Unsere Ergebnisse sind nur deshalb angeführt, weil sie die Möglichkeiten zeigen, Keimblattchimären im wahrsten Sinne des Wortes herzustellen und Darminduktionen auch mit familien- und ordnungsfremden Mikromeren zu erhalten. Betreffs der Skelettbildung hat unser Material nicht viel über die Ergebnisse v. Ubischs hinaus zu sagen — wir erinnern jedoch an die Querbrücken in zwei von den drei Keimen mit *Sphaerechinus*-Mikromeren. Solche erhielt v. Ubisch nicht in seinen Kombinationen mit *Sphaerechinus*. Ich möchte aber diese Gelegenheit benutzen, um eine Schlussfolgerung v. Ubischs zur Diskussion aufzunehmen. Hierdurch gelangen wir zu dem Hauptthema dieser Arbeit zurück, nämlich der Frage nach der Rolle von Kern und Plasma bei der Entwicklung der Speziesmerkmale.

In seinen ersten diesbezüglichen Arbeiten findet v. UBISCH (1931 a, S. 181; b, S. 233); dass die Implantat- und Wirtsskelettbildner sich zu einer oft weitgehenden harmonischen Einheit zusammenschliessen können, so dass äusserst fein ineinandergreifende Mosaikskelette entstehen. Die Zusammenarbeit der beiden Skelettbildnersortimente kann so innig sein, dass Chimärenskelette entstehen, die stark an Bastardskelette erinnern. Im Endeffekt kommt es also fast auf dasselbe hinaus, ob sich Skelettbildnerzellen verschiedener Herkunft zu gemeinsamer Skelettbildung zusammenfinden, oder ob durch Kreuzbefruchtung eine Vereinigung der beiderseitigen für die Skelettbildung massgebenden Erbanlagen stattfindet. Hier wird also nur gesagt, dass ein Mischskelett von Mosaiknatur dasselbe Aussehen wie ein Bastardskelett annehmen kann.

In den späteren Arbeiten gibt aber v. Ubisch eine andere Deutung. Er geht von der Tatsache aus, dass die Skelettbildnerzellen ein Synzytium bilden, aus welchem die Kalkstäbe zunächst intrazellulär, später interzellulär ausgeschieden werden. Da die Skelettbildner der Bastarde und Keimblattchimären mit Mischskelett der qualitativen Zusammensetzung des Chromatins, nicht aber der Qualität des Plasmas nach übereinstimmen (die Bastarde haben nur mütterliches, die Keimblattchimären mit Mischskelett sowohl Wirts- als Spenderplasma) und doch beide intermediäre Skelette geben, so findet v. Ubisch, und auch NÜMANN (1933), dass für die Ausbildung des Skeletts das Chromatin von entscheidender Bedeutung ist. Er findet es des weiteren irrelevant, ob die Realisation der Anlagen von einem Bastardkern in einem Plasma der einen Spezies ausgeht, oder ob, wie in den Chimären, homozygote Kerne zweier Spezies auf eine gemeinsame Plasmamasse (welche also teilweise der einen, teilweise der anderen Art angehört) einwirken. v. Ubisch hat nun aber nicht, soweit ich aus seinen Arbeiten ersehen kann, etwa durch Vitalfärbungen festgestellt, dass in den Keimblattchimären mit gemischten Mikromeren tatsächlich ein gemeinsames Synzytium gebildet wird. Im Hinblick auf die Tatsachen, dass bei meinen Versuchen ordnungsfremde Mikromeren ausgestossen wurden, und dass bei den Amphibien die Zellen sich nicht leicht zur Bildung einheitlicher Organe zusammenschliessen (Geinitz, Holtfreter), finde ich diese Annahme etwas gewagt, solange sie nicht experimentell bewiesen wird. Andererseits finde ich sie aber nicht unwahrscheinlich, nämlich in Anbetracht der positiven Ergebnisse Holtfreters an Amphibien und vor allem der Transplantationen Hämmerlings (S. 809), bei welchen er Teile von Zellen der Schirmalgen *Acetabularia Wettsteinii* und *A. mediterranea* zur Verwachsung bringen konnte. Es scheint mir, dass die erste von v. Ubisch gegebene Erklärung ausreichend sein könnte, nämlich dass die intermediären Skelette als Mosaikskelette aufgefasst werden können. Schon 1928 (S. 80) habe ich gezeigt, dass das Skelett trotz der Implantation vier überzähliger, arteigener Mikromeren typisch ausdifferenziert wird (von v. UBISCH bestätigt 1931, S. 226), und die Deutung gegeben, dass Doppelbildungen deswegen nicht entstehen, weil die weitere Entwicklung, also das Auswachsen der Stäbe, unter dem Einfluss des Ektoderms steht. In Uebereinstimmung hiermit kann man sich vorstellen, dass bei der Entwicklung der Chimärenskelette in verschiedenen Fällen eine verschiedene Menge der Wirts- und der Spenderskelettbildner vom Ektoderm zur Skelettausscheidung aktiviert wird, wodurch eine grosse Variation entstehen kann. Die Annahme eines einheitlichen Synzytiums ist wohl nicht notwendig; da die Stäbe interzellulär gebildet werden, könnte es sich auch um einige dicht aneinander grenzende Synzytien handeln, deren jedes nur Kerne und Zytoplasma einer Spezies enthält. Diese Erklärung kann wohl auch in den Fällen ausreichen, wo der Wirt ein kompliziertes (Gitter-)Skelett, der Spender ein einfaches Skelett besitzt. Das Mischskelett sieht intermediär aus, weil es streckenweise aus « einfachen » Ske-

lettbildnern aufgebaut wird. Die Ausführungen Nümanns (1933), wonach der komplizierte Bau der Chimärenskelette in gewissen Fällen nur durch die Annahme eines gemeinsamen Synzytiums erklärt werden könne, finde ich nicht beweisend, besonders da er in anderen Larven von einem Mosaik spricht. Auch die Argumente Altrogges (1935) scheinen mir nicht entscheidend. Er meint, dass auch bei den Skeletten der Bastardchimären (d. h. Keime mit implantierten Bastardmikromeren) nichts gegen die Annahme eines genetischen Prozesses als Bildungsprinzip spricht. Er findet die genetische Natur des Bildungsprozesses so gut wie gesichert (a. a. O., S. 307-308). Mir scheint aber, dass in der Tat auch gegen die Mosaikhypothese keine gewichtigen Einwände erhoben werden können. Ich finde die Hypothese eines gemeinsamen Synzytiums vielleicht ebenso wahrscheinlich wie die eines Mosaik, aber ich würde es für ratsam halten, nicht an Hand der Chimärenskelette die Frage der Bedeutung der Genquantitätsverhältnisse für die Merkmalsausprägung in der Genetik zu diskutieren, solange nicht durch eingehende Untersuchungen mittels Vitalfärbungen tatsächlich bewiesen wird, dass einheitliche Synzytien gebildet werden und, wenn dies geschieht, ein Skelettmerkmal der einen Spezies in einem Bereich des Synzytiums auftritt, der aus Kern und Zytoplasma der anderen zusammengesetzt ist. Erst dann steht ein genetischer Vergleich mit den Bastarden auf festem Boden.

Betreffs der obenerwähnten Schlussfolgerung, die v. Ubisch auf diesem Wege weiter gezogen hat, dass nur das Chromatin bei der Ausdifferenzierung der Speziesmerkmale der Chimärenskelette von entscheidender Bedeutung sei, glaube ich, dass ein zytoplasmatischer Einfluss, falls er vorkommen könnte, so schwach sein würde, dass man kaum erwarten kann, ihn bei Chimärenskeletten, die in so mannigfaltigen Formen auftreten, konstatieren zu können. Denn hier sind ja die Kerne der beiden Spezies tätig und ausserdem allzu viele unsichere Faktoren mit im Spiel, wie die Einwirkung des Ektoderms, das Wohlbefinden der implantierten Skelettzellen in der fremden Umgebung, die Ungewissheit, wieviele Skelettzellen der einen oder der anderen Spezies aktiviert werden (vgl. oben), die Schwierigkeit, den Grad von Zwischenstellung, den das Chimärenskelett aufweist, zu beurteilen, usw.

M. — DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Unsere Ergebnisse berühren teils die Frage, inwieweit Zellen oder Kern und Zytoplasma von verschiedenen Spezies zusammenarbeiten können, teils das Problem, ob auch das Zytoplasma Vererbungsträger sei.

Betreffs der ersten Frage haben wir gesehen, dass echte Keimblattchimären durch Transplantation gattungsfremder Arten (*Psamm.* u. *Parac.*) hergestellt werden können. Die Transplantation gelingt aber nicht so leicht wie bei homo-

plastischer Transplantation. Werden aber Zellen einer Spezies mit Zellen eines Bastardmerogons, dessen Zytoplasma aus der fraglichen Spezies stammt, vereinigt, geht die Transplantation ebenso leicht wie eine homoplastische vonstatten. Der fremde Kern ändert also nicht den Charakter des Zytoplasmas in dieser Hinsicht ab, wenigstens nicht in der kurzen Zeitspanne, um die es sich hier handelt (von der Befruchtung bis zum 16-Zellenstadium). Mit den familienfremden *Sphaerechinus* und *Psammechinus* oder *Paracentrotus* erhielt v. Ubisch einige Verwachsungen (vgl. 859). Mit familienfremden und ordnungsfremden Kombinationen habe ich keine Transplantation versucht, nur Mikromeren nach der Einsteckmethode implantiert. Sowohl familienfremde als gattungsfremde Organisatoren konnten induzieren (S. 866). Wir wissen aus den Untersuchungen v. Ubichs, dass auch ordnungsfremde Mikromeren zusammen ein Mischskelett erzeugen können. Hierbei muss aber, meiner Ansicht nach, bis auf weiteres die Frage offen gelassen werden, ob ein einheitliches Synzytium entsteht oder nur ein Mosaik (S. 867-869). Schliesslich haben wir konstatieren können, dass ein Kern in gattungsfremdem Zytoplasma so gut gedeihen kann, dass die heterospermen Merogone wochenlang leben und Nahrung aufnehmen können (*Parac.-Psamm.*). Bei anderen Kombinationen lebten die Bastardmerogone nicht so lange.

Wir wissen, dass auch gewöhnliche Hybriden in verschiedenen Kombinationen sich verschieden weit entwickeln. Es erhebt sich die Frage, in welcher Hinsicht Kern und Plasma nicht zusammenarbeiten können. In vielen Hybriden werden die Chromosomen in den Furchungsstadien oder während der Gastrulation ausgestossen. BALTZER (1910) meint, dass es dann stets nur die väterlichen Chromosomen sind, die eliminiert werden, während DONCASTER und GRAY (1913, S. 505) wenigstens in einem Fall (*Echinus acutus* ♀ + *Echinus esculentus* ♂) zu der Annahme neigen, dass die eliminierten Chromosome von der Mutter stammen. Das Vorkommen der Elimination scheint nichts mit der näheren oder entfernteren Verwandtschaft der Arten zu tun zu haben, denn *Antedon*-Chromosomen werden im Ei von *Parac.* oder *Psamm. micr.* nicht ausgestossen, sondern machen die Teilungen mit (GODLEWSKI, 1906), und bei Befruchtung des *Sphaerechinus*-Eies mit Spermien von *Parac.* oder *Psamm.* tritt auch keine Elimination auf, während bei der reziproken Kombination *Parac.*- oder *Psamm.*-Ei mit *Spaer.*-Spermium 16-18 der väterlichen Chromosomen schon in den ersten Furchungsstadien eliminiert werden (BALTZER, 1910). Andererseits steht, wie SCHLEIP (1929, S. 527) betont, diese Verschiedenheit des Verhaltens der Chromosomen in keiner Beziehung zu ihrem Vermögen, in einem artfremden Eiplasma ihre Arteigenschaften zum Ausdruck zu bringen. Obwohl die *Antedon*-Chromosome in einem Bastard mit einem Seeigel nicht ausgestossen werden, können sie sich nicht auswirken, denn die Larve zeigt rein mütterliches Aussehen. Für eine gesunde Entwicklung einer Hybride ist wohl nicht nur die physiologische Bedingung massgebend, dass die Chromosomen nicht eliminiert werden und sich auswirken können. Es spielt wahrscheinlich auch die Anzahl und die Form

der Chromosomen eine Rolle. Wenn sie hierin zu stark abweichen, werden sie voraussichtlich bei den Mitosen früher oder später unregelmässig verteilt, was nach den bekannten Untersuchungen Boveris schädliche Wirkungen hat. Dass die Bastardmerogone *Parac.-Psamm.* sich besser als andere entwickeln, rührt nun vielleicht nicht nur daher, dass Kern und Plasma physiologisch gut zusammenarbeiten, sondern auch daher, dass die Chromatingarnituren so übereinstimmend sind. Nach BALTZER (1909) besitzen beide im haploiden Kern 18 Chromosomen, welche von den Spindelfasern in der Nähe der Mitte angegriffen werden und infolgedessen nach ihrer Spaltung Hakenform annehmen. Der einzige Unterschied soll darin bestehen, dass ein hufeisenförmiges Chromosom im haploiden *Psamm.*-Kern einem stäbchenförmigen in *Parac.* entspricht. *Sphaerechinus* dagegen, mit welcher Art die erwähnten nur kurzlebige Bastardmerogone geben, hat 20 Chromosome (BALTZER, 1910, S. 510), an deren Enden die Zugfasern sich ansetzen, so dass alle Tochterchromosomen sich zu geraden Stäben ausstrecken. In den Bastardmerogonen sind die Chromosomengarnituren einheitlich, wir haben also nicht eine unregelmässige Mischung mit den Chromosomen einer anderen Spezies zu fürchten. Es ist aber doch möglich, dass wir eben dem Umstand, dass die Chromosome in *Parac.* und *Psamm.* einander so ähnlich sind, die gute Entwicklung der Bastardmerogone zu verdanken haben. Sonst wären vielleicht im Laufe der Entwicklung Störungen deshalb aufgetreten, weil Plasma und Chromosomen bei der Zellteilung nicht vollkommen typisch zusammenarbeiten können.

Auf Grund seiner Versuche über die Entwicklung sowohl bastardmerogonischer als dispermer Eier ist BOVERI (1918) zu der Auffassung gekommen, dass in der Entwicklung zwei in Bezug auf die Mitwirkung des Kerns essentiell verschiedene Perioden zu unterscheiden sind: eine erste, in welcher die Konstitution des Eiplasmas massgebend ist, während vom Kern nur gewisse generelle Qualitäten gefordert werden; und eine zweite, in welcher die Chromosomen durch ihre spezifischen Eigenschaften zur Geltung kommen, und in welcher der Keim, wenn diese Wirkung ausbleibt oder eine unrichtige ist, zugrunde geht. Diese Auffassung gründet sich u. a. auf die folgenden Tatsachen. Zur Entwicklung bis zur Gastrula genügt in einem Merogon sogar ein Kern einer entfernt verwandten Art. Solche ein Bastardmerogon stellt aber die Entwicklung ein, wenn die Gastrulation beginnt, und bei homospermer Dispermie erkranken die Keime zu demselben Zeitpunkt. Im ersten Fall versagt der Kern, weil die Chromosome nicht auf das Plasma, in dem sie sich befinden, abgestimmt sind, im zweiten Fall, weil die Chromosomen, obgleich zu diesem Plasma passend, nicht zu der richtigen Kombination vereinigt sind. Daher müssen es spezifische Eigenschaften des Kernes sein, die nach der beginnenden Gastrulation in Wirksamkeit treten, dies aber nur im nahe verwandten Zytoplasma, oder wenn die arteigenen Kerne normal sind. Dass gewöhnliche Bastarde sich zu Plutei entwickeln, sogar oft mit rein väterlichen Skeletteigenschaften (vgl. S. 810),

während Bastardmerogone derselben Kombination nicht über das Blastulastadium hinausgelangen, würde sich also in der Weise erklären, dass das fragliche artfremde Chromatin nicht die spezifischen Eigenschaften besitzt, im Merogon die Lebensvorrichtungen zu besorgen, dass es aber im gewöhnlichen Bastard, wo diese unter Einfluss des weiblichen Chromatins ablaufen können, die Vererbungsrichtung bestimmen kann.

Bei einer Beurteilung dieser Hypothese fragt es sich zuerst, ob die rein väterlichen Skeletteigenschaften, mit welchen Boveri in gewöhnlichen Bastarden rechnet, wirklich von dem väterlichen Kern bestimmt werden, oder ob sie nicht nur als ein Resultat einer unvollständigen Differenzierung anzusehen sind, wo die väterlichen, d. h. hier die einfacheren, Eigenschaften bloss wegen der schlechten Kondition der Bastarde hervortreten.

Boveri gründet seine Hypothese zum Teil auf die Vorstellung, dass ein Bastardmerogon zu Anfang der Gastrulation die Entwicklung einstellt. Unsere Ergebnisse lassen sich kaum damit vereinbaren. *Parac.* oder *Psamm.* Zytopl. + *Sphaer.* Kern erreichten nur ein frühes Blastulastadium, brachten es höchstens zu einer zitternden Bewegung (S. 822). *Sphaer.* Zytopl. + *Psamm.* Kern stellten in einem späteren Blastulastadium die Entwicklung ein. Die meisten *Psamm. miliaris* Zytopl. + *Echinus esculentus* Kern wurden als Blastulae mit pathologischen Zellen angefüllt und starben vor der Gastrulation. Nur ein paar von ihnen invaginierten einen sehr kleinen Urdarm, und erhielten winzige Dreistrahler. Bei *Sphaer.* Zytopl. + *Parac.* Kern erreichte der Urdarm halbe Länge, die Larve wurde etwas prismaförmig und konnte kleine Dreistrahler sowie ein Stomodaeum ausdifferenzieren. Die Kombination *Psamm. miliaris* Zytopl. + *Parac.* Kern wurde pluteusähnlich, aber mit nur kümmerlich entwickeltem Skelett. *Psamm. microtuberculatus* und *Parac.* schliesslich gaben, in beiden Richtungen, gute Plutei. Diese Zusammenstellung scheint mir gegen die Annahme Boveris zu sprechen, denn hier tritt der Stillstand in der Entwicklung nicht nur zu Anfang der Gastrulation, sondern zu den verschiedensten Zeitpunkten ein.

In diesem Zusammenhang sei auf die folgenden Beobachtungen HIRSCHLERS (1918) aufmerksam gemacht. Hirschler fand, dass der Golgische Binnenapparat bei der Dotterbildung im Ei von dem gewöhnlichen netzförmigen (komplexen) Typus zu einem diffusen Typus überging, in welchem das Netz zu kleinen Stäbchen usw. zerfiel. In Blastulae und jungen Gastrulae von *Limnaea* fand er noch den diffusen Typus, in den folgenden Larvenstadien trat der komplexe Typus wieder auf. Dies geschah aber nicht gleichzeitig in den verschiedenen Geweben. So konnten die Nervenzellen, Nuchalzellen und Mesodermzellen der Körperhöhle schon den komplexen Typus zeigen, während die Epithelzellen und die Urniere sich in einem Uebergangsstadium befanden und die grossen Eiweisszellen in dieser Hinsicht noch diffus waren. Hirschler fand, dass der komplexe Typus erst dann auftritt, wenn das Dotter in den Zellen verbraucht wird. Hängt dies mit veränderten Stoffwechselfvorgängen zusammen? In den Bastardmero-

gonen von Seeigeln und Amphibien erkrankten Zellen früher oder später, verschieden in verschiedenen Kombinationen. Wir erinnern besonders an das Kopfmesenenchym der Amphibien (S. 814). Es würde vielleicht von Interesse sein, zu untersuchen, ob der Golgi-Apparat in den Bastardmerogonen typisch ausdifferenziert wird.

Betreffs der Vererbung sind wir zu dem Schluss gekommen, dass die charakteristischen *Psamm.*-Keulen (Abb. 5, 6) in intermediärer Form in Hybriden auftreten und in heterospermen Merogonen mit *Psamm.* Kern vollkommen typisch werden können (Abb. 17 A, B, D, N). Die fragliche Eigenschaft wird also mit dem Spermium überführt. In den reziproken Bastardmerogonen (*Psamm.* Zytopl. + *Parac.* Kern) traten Gebilde auf, deren Natur zweifelhaft ist. Wir können sie als *Psamm.*-Merkmale deuten, welche durch das Zytoplasma überführt werden. Wir können sie aber auch als atypische *Parac.*-Merkmale betrachten, welche vom Kern bedingt sind und hier durch das fremde Plasma, sonst nur unter gewissen Umständen, wie erhöhter Temperatur, ausgelöst werden. Die Frage wurde also offen gelassen, ob das Zytoplasma die fragliche Eigenschaft überführen kann.

Es sei aber hier die Gelegenheit benutzt, zu diskutieren, wie weit überhaupt ein Merogonieversuch uns führen kann, auch wenn er bei reziproken Kreuzungen einwandfreie Ergebnisse geben könnte.

Bei Tieren sind ja die Vererbungsversuche mit Bastardmerogonen bis jetzt gescheitert. Bei Pflanzen sind einige Fälle von Bastardmerogonie bekannt (vgl. S. 814), ausserdem die Versuche Harders und Hämmerlings mit unvollständiger Ausschaltung (S. 808 und 809). In Bezug auf eine Plasmawirkung sind alle diese Versuche negativ ausgefallen, mit Ausnahme derjenigen Harders, aber hier handelt es sich um ziemlich undeutliche Habitusmerkmale. Betreffs der Fälle von angeblicher Plasmawirkung bei reziproken Kreuzungen liefert GOLDSCHMIDT (1934) die folgende Zusammenstellung. Eine Plasmawirkung auf Gene ist mehrmals beobachtet worden. Die Wirkung äussert sich als eine Neigung in Richtung der Mutter oder als eine Hemmung gewisser oder aller Gene. Wenige oder keine solche Fälle sind bekannt bei Kreuzungen von Varietäten oder Mutanten derselben Spezies; die Wirkung wird stärker bei geringerer Verwandtschaft. Nicht alle Charaktere werden vom Zytoplasma beeinflusst; ausser um eine allgemeine Hemmung handelt es sich um Eigenschaften quantitativer Natur, wie Grösse, Pigmentierung, Form der Organe usw. Hieraus schliesst Goldschmidt (a. a. O.), dass das Zytoplasma nicht wie Gene wirkt, sondern eine allgemeine physikalisch-chemische Wirkung hat. Es sei wahrscheinlich kein einziger Fall bekannt, mit Ausnahme von Plastiden (vgl. S. 806), wo ein definitives, erbliches Merkmal allein durch das Zytoplasma bestimmt wird. Die Ursache zu der Plasmawirkung findet nun Goldschmidt darin, dass die Geschwindigkeit gewisser Prozesse sich im fremden Plasma ändert.

Diese Deutung hat GOLDSCHMIDT (1933) meinen Resultaten gegeben, wie sie

in meiner kurzen vorläufigen Mitteilung 1932 angeführt sind. Wir sehen hier von den komplizierteren Verhältnissen ab, die durch die Wärmeversuche usw. entstanden sind. Die Annahme, dass *Psamm.*-Merkmale zytoplasmatisch überführt werden, scheint mir nun nicht in der von Goldschmidt angegebenen Weise erklärt werden zu können, weil es sich hier um eine im Verhältnis zu der kerngebenden Spezies neue, positive Eigenschaft (höckerige bzw. schlichte Keulen), handelt.

Dagegen kann eine andere Erklärung gegeben werden für den Fall, dass ein Merkmal in einem Bastardmerogon zytoplasmatisch überführt wird, nämlich die, dass der Eikern vor seiner Entfernung, also auch vor der Befruchtung, auf das Zytoplasma determinierend gewirkt hat. Diese Deutung einer mütterlichen Vererbung wurde zuerst von FEDERLEY (1914) an Hand der Beobachtungen TOYAMAS (1912) an *Bombyx mori* gegeben. Die Eischale, das Dotter usw. werden im Körper der Mutter vor der Befruchtung produziert, sie werden also unter Einfluss des mütterlichen Genbestands gebildet, gehören aber scheinbar der neuen Generation an. In ähnlicher Weise wurde die Erblichkeit der Links- und Rechtsdrehung bei *Limnaea* (BOYCOTT and DIVER, 1923) von STURTEVANT (1923) gedeutet. Im *Bombyx* Ei haben GOLDSCHMIDT und KATSUKI (1931) ein rezessives Gen gefunden, welches veranlasst, dass der zweite Richtungskörper zurückgehalten wird. Es erfolgt eine Doppelbefruchtung, wonach somatische und geschlechtliche Mosaik auftreten. Auch andere Fälle sind bekannt. Diese Beobachtungen zeigen also, dass eine scheinbar plasmatische Vererbung in der Tat einer Genwirkung im Laufe des Eiwachstums oder wenigstens vor der Befruchtung entspricht. Dieser Gesichtspunkt ist auch auf unsere Merogonieveruche anwendbar (vgl. HUXLEY and DE BEER, 1934, S. 405). Es hat sich also herausgestellt, dass der kühne Gedanke Boveris, mit einem Schlag das Kern-Plasma-Problem zur Entscheidung zu bringen, sich nicht so einfach realisieren lässt. Aus dem angeführten Grunde wäre es also auch bei einwandfreien Ergebnissen erforderlich, mehrere Generationen zu züchten, um eine Beantwortung der aufgestellten Frage zu erhalten. Die Hoffnung scheint nicht gross, heterosperme Seeigelmerogone über die Metamorphose hinaus und bis zur Geschlechtsreife züchten zu können. Ein Versuch wäre jedoch wünschenswert.

Der Gedanke ist schliesslich ausgesprochen worden, dass man auch bei einwandfreier Plasmawirkung in einigen Generationen nicht vom Zytoplasma als autonomem Merkmalsträger sprechen darf, denn alle Fälle von Plasmawirkung könnten Produkte einer Genwirkung sein, nämlich in dem Sinne, dass das Genom sich ein Plasma selbst schafft. Kernfremdes Plasma sollte also vom Genom umgeformt werden können. Dann würde die Plasmawirkung in mehreren Generationen von Bastardmerogonen oder in Hybriden, die immer wieder mit der Spezies des Vaters rückgekreuzt werden, allmählich aufhören. Solche Fälle sind tatsächlich bekannt: male sterility bei Mais (RHOADES 1933), die Fertilität bei *Epilobium* (MICHAELIS 1933). Prinzipiell ähnlich wären die Verhältnisse bei Protisten, wo durch äussere Faktoren entstandene plasmatische Modifikatio-

nen im Laufe von 8-10 Generationen vom Kern zum Verschwinden gebracht werden (Jollos). In den Versuchen Harders (S. 808) an Pilzen und v. Wettsteins an Moosen (S. 806) wurde dagegen ein dauernder Einfluss des Plasmas beobachtet, im letzteren Falle trotz der 6-8 Jahre dauernden Einwirkung eines 1-3-fachen fremden Genoms. Hierzu bemerkt HÄMMERLING (1934), dass im Versuch Harders sich kein Sexualvorgang abspielt, der nach Jollos für die umformende Wirkung des Kernes wichtig ist, und dass im Versuch v. Wettsteins die plasmafremden Gene, vielleicht zu fremd sind, um umstimmend wirken zu können. In dem Falle bestände, nach Hämmerling, kein prinzipieller Unterschied zwischen Organismen ohne Plasmon (*Acetabularia* oben S. 809), solchen mit Plasmon (Moosen) und solchen mit nicht vollständig entwickeltem Plasmon (*Epilobium*), sondern nur ein gradueller, indem das Plasmon in allen Fällen genabhängig sei.

Es geht aus diesen Ueberlegungen hervor, dass man auf die alte Frage, ob auch das Zytoplasma autonomer Vererbungsträger sei, kaum eine einfache Antwort erwarten kann.

N. — ZUSAMMENFASSUNG

Merogone wurden in der Weise hergestellt, dass der Kern reifer, unbefruchteter Seeigeleier mitsamt möglichst weniger Plasmamenge mit einer Glasnadel weggeschnitten wurde, wonach das entkernte Ei arteigen oder artfremd befruchtet wurde. Heterosperme Merogone verschiedener Kombinationen lebten verschieden lang. *Paracentrotus lividus* oder *Psammechinus microtuberculatus* Zytoplasma + *Sphaerechinus granularis* Kern erreichten nur ein frühes, *Sphaer.* Zytopl. + *Psamm. microt.* Kern ein späteres Blastulastadium. Die meisten *Psamm. miliaris* Zytopl. + *Echinus esculentus* Kern starben auch vor der Gastrulation, nur ein paar von ihnen invaginierten einen sehr kleinen Urdarm und erhielten winzige Dreistrahler. Bei *Sphaer.* Zytopl. + *Parac.*-Kern erreichte der Urdarm halbe Länge, die Larve wurde etwas prismaförmig und konnte kleine Dreistrahler sowie ein Stomodaeum ausdifferenzieren. *Psamm. miliaris* Zytopl. + *Parac.*-Kern wurde pluteusähnlich, aber mit nur kümmerlichem Skelett (Abb. 2). *Psamm. microt.* und *Parac.* gaben, in beiden Richtungen, gute Plutei, die Nahrung aufnahmen und bis drei Wochen gezüchtet wurden. Diese Ergebnisse sprechen gegen die Hypothese Boveris, dass im Kern zwei verschiedene Bestandteile mit verschiedenen Aufgaben gemengt sind, wovon der eine, generelle Bestandteil die erste Entwicklungsperiode leitet, welche bei den Echinodermen bis zum Beginn der Gastrulation reicht und bei allen Echinodermen etwa gleich ist, während der andere Bestandteil spezifisch ist und zur Zeit der Gastrulation seine Wirkung einsetzt. Boveri hat diese Hypothese zum Teil auf die Vorstellung gegründet, dass ein Bastardmerogon zu Anfang der Gastrulation die Entwicklung einstellt. Unsere Ergebnisse zeigen aber, dass die Bastardmerogone gewisser Kombinationen schon in einem frühen Blastulastadium absterben,

andere wochenlang als gute Plutei munter umherschwimmen und Nahrung aufnehmen können.

Die folgenden Ergebnisse wurden mit den beiden Arten *Paracentrotus lividus* und *Psammechinus microtuberculatus* gewonnen.

Psamm. erhält nach einigen Tagen stark verdickte, schräg medianwärts gerichtete, oft gespaltene Keulen an den Enden der Körperstäbe (Abb. 5, 6). *Parac.* hat normalerweise einfache Keulen (Abb. 7, 8). Nach etwa vier Wochen wachsen sie aber schräg median-scheitelwärts, doch ohne weitere Verdickungen (Abb. 9). Bei stark erhöhter Temperatur können auch die *Parac.*-Keulen unregelmässige Verdickungen und Auswüchse erhalten (Abb. 22). In Halblarven, die durch einen medianen Schnitt kurz vor der Gastrulation isoliert werden, können die Körperstäbe regulationsweise mediane Auswüchse bilden (Abb. 23). Sämtliche Versuche wurde etwa bei der Temperatur des Seewassers ausgeführt, die weit unterhalb der oberen Temperaturgrenze einer normalen Entwicklung liegt.

Es ist zu beachten, dass die *Psamm.*-Keule ein *Parac.*-Stadium durchläuft (Abb. 4, 5). In der Entwicklung zurückgebliebene *Psamm.*-Larven oder -Bastarde können also *Parac.*-ähnlich aussehen. Man darf nur die bestentwickelten Larven berücksichtigen.

Gewöhnliche Bastarde *Parac.* ♀ × *Psamm.* ♂ und *Psamm.* ♀ × *Parac.* ♂ geben intermediäre Keulen (Abb. 10, 11).

Homosperme Merogone beider Species können sich wie die normalen, diploiden Keime entwickeln (Abb. 12-15).

Heterosperme Merogone *Parac.* Zytopl. + *Psamm.*-Kern geben in den bestentwickelten Larven Keulen, die vollkommen *Psamm.*-typischen sind (Abb. 16, 17), und die verhältnismässig viel dicker und stärker medianwärts entwickelt werden als die Gebilde, welche in Wärme- oder Halblarven von *Parac.* erhalten werden können. Wir haben hier also Organismen vor uns, die aus Plasma von *Parac.* und Kern von *Psamm.* bestehen, und in denen ein Speziesmerkmal sich dem Kern gemäss ausdifferenziert.

Ein Teil der heterospermen Merogone *Psamm.* Zytopl. + *Parac.*-Kern erhält Auswüchse an den Körperstäben (Abb. 19). Diese Auswüchse stimmen einerseits mit solchen überein, die in Larven, wo der *Psamm.*-Kern repräsentiert ist, vorkommen (Abb. 24, 25), andererseits mit solchen, die in Wärme- oder Halblarven entstehen können (Abb. 22, 23). Die Frage wird offen gelassen, ob die fraglichen Auswüchse durch das *Psamm.*-Plasma überführt werden, oder ob sie durch den *Parac.*-Kern bedingt sind, hervorgerufen durch ungünstige Verhältnisse (das fremde Zytoplasma bzw. Wärme).

Es wurden Plutei hergestellt, deren Plasma und Kerne aus *Parac.* stammten mit Ausnahme nur der Kerne der Skelettbildnerzellen, und vice versa. Solche Larven glichen Plutei derjenigen Spezies, welche die Kerne der Skelettzellen geliefert hatte (Abb. 20, 21).

Zwei seitliche Meridionalhälften von *Psamm.* und *Parac.* konnten zu einer

Larve vereinigt werden (Abb. 26). Echte Keimblattchimären aus dem gesamten präsumtiven Ektoderm *Psamm.* + dem gesamten präsumtiven Entomesoderm *Parac.* wurden hergestellt (Abb. 27). Versuche mit Keimblattchimären aus den Arten *Psamm. microt.*, *Parac. liv.*, *Sphaer. granularis* und *Echinocardium cordatum* zeigten u. a., dass allzu fremde Mikromeren nach der Implantation möglichst wieder ausgestossen werden, und dass sogar ordnungsfremde Mikromeren einen Urdarm induzieren können. Die Deutung der Mischskelette in Keimblattchimären (v. UBISCH) wurde diskutiert (S. 867-869).

Es wird darauf hingewiesen, dass die beiden Arten *Parac.* und *Psamm. microt.*, deren Plasma und Kern in den heterospermen Merogonen so gut zusammenarbeiten können, in ihren Chromosomengarnituren weitgehend übereinstimmen (BALTZER). — Der Wert von Merogonieversuchen wird diskutiert (S. 873-875).

*Aus dem Zootomischen Institut Stockholm
und den Zoologischen Stationen zu Neapel, Plymouth und Roscoff.*

LITERATUR

- ALTROGGE, HEINRICH, 1935, Ueber reziproke Bastardchimärenkombinationen von *Echinocardium cordatum* und *Parechinus microtuberculatus*. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 133.) — BALTZER, F., 1909, Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*. (*Arch. f. Zellf.*, Bd. 2.) — IDEM, 1910, Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. (*Arch. f. Zellf.*, Bd. 5.) — IDEM, 1920, Ueber die experimentelle Erzeugung und die Entwicklung von Tritonbastarden ohne mütterliches Kermaterial. (*Verh. schweiz. naturf. Ges. Neuenburg.*) — IDEM, 1922, Ueber die Herstellung und Aufzucht eines haploiden Triton *taeniatus*. (*Verh. schweiz. naturf. Ges. Bern.*) — IDEM, 1930, Ueber die Entwicklung des Tritonmerogons *Triton taeniatus* ♀ × *cristatus* ♂. (*Rev. suisse Zool.*, vol. 37.) — IDEM, 1933, Ueber die Entwicklung von Tritonbastarden ohne Eikern. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*) — BIERENS DE HAAN, J. A., 1913a, Ueber homogene und heterogene Keimverschmelzungen bei Echiniden. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 36.) — IDEM, 1913b, Ueber die Entwicklung heterogener Verschmelzungen bei Echiniden. Ebenda, Bd. 37. — BOVERI, THEODOR, 1888, Ueber partielle Befruchtung. (*Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München*, Bd. 4.) — IDEM, 1889, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. (*Ges. Morph. u. Phys. München.*) — IDEM, 1895, Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 2.) — IDEM, 1901a, Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. (*Z. Jahrb. Abt. Anat.*, Bd. 14.) — IDEM, 1901b, Merogonie (Y. Delage) und Ephebogenesis (B. Rawitz), neue Namen für eine alte Sache. (*An. Anz.*, Bd. 19.) — IDEM, 1905, Zellenstudien, V. Jena. — IDEM, 1914, Ueber die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. (*Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg*, N. F., Bd. 43.) — IDEM, 1918, Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partiell-merogonischer Seeigelbastarde. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 44, S. 417-471.) — BOYCOTT A. E., and DIVER, C., 1923, On the Inheritance of Sinistrality in *Limnaea peregra*. (*Proc. R. Soc. London*, vol. 95.) — CHITTENDEN, R. F. u.

- PELLEW, 1927, A suggested interpretation of certain cases of anisogony. *Nature*, vol. 119.
- CORRENS, C., 1928, Ueber nicht mendelnde Vererbung. (*Z. ind. Abst. u. Vererb.*, Suppl.-bd. 1: *Verh. d. V. int. Kongr. f. Vererb.-wiss. Berlin, 1927.*) — DELAGE, Y., 1899, Études sur la Mérogonie. (*Arch. d. Zool. exp. et gén.*, sér. 3, t. 7.) — DONCASTER, L. u. GRAY, J., 1913, Cytological observations on the early stages of segmentation of *Echinus* hybrids. (*Quart. J. Micr. Sc.*, vol. 58.) — DRIESCH, HANS, 1893, Entwicklungsmechanische Studien, VII-X. (*Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd. 11.) — EAST, E. M., 1932, Studies on Self-Sterility, IX. *Genetics* 17. — IDEM, 1934, The nucleus-plasma problem. (*Am. Naturalist*, Bd. 48.) — ELSTER, HANS-JOACHIM, 1932, Studien über die Physiologie der Befruchtung. (Vorl. Mitt.) (*Zool. Anz.*, Bd. 97.) — IDEM, 1934, Beiträge zur Physiologie der Befruchtung. (*Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München*, Jahrg. 43.) — IDEM, 1935, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Physiologie der Befruchtung bei Echinoideen. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 133.) — ERDMANN, RH., 1909, Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigel. (*Arch. f. Zellf.*, Bd. 2.) — FEDERLEY, H., 1912, Ref. von Toyama, 1912, 1913, in (*Z. ind. Abst. u. Vererb.*, Bd. 12.) — FRY, HENRY, J., 1924, Cell dissection by hand. (*Anat. Rec.*, vol. 28.) — 1925, Asters in artificial parthenogenesis. (*J. Exp. Zool.*, vol. 43.) — IDEM, 1927, The cross fertilization of enucleated *Echinarachnius* eggs by *Arbacia* sperm. (*Biol. Bull.*, vol. 53.) — GEINITZ, B., 1925, Embryonale Transplantation zwischen Urodelen und Anuren. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 106.) — GODLEWSKI, M. E., 1906, Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 20.) — IDEM, 1908, Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äussere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. (*Arch. Entw.-mech.*, 26.) — GOLDSCHMIDT, R., 1924, Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation, I. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 101.) — GOLDSCHMIDT, R. u. KATSUKI, K., 1931, Vierte Mitteilung über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyx mori*. (*Biol. Zentrbl.*, Bd. 51.) — GOLDSCHMIDT, R., 1933, Protoplasmatische Vererbung. *Scientia* (Milano). — IDEM, 1934, The influence of the cytoplasm upon gene-controlled heredity. (*Am. Naturalist*, vol. 68.) — HADORN, ERNST, 1930, Ueber die Organentwicklung in bastardmerogonischen Transplantaten bei Triton. (*Rev. suisse Zool.*, t. 37.) — IDEM, 1932, Ueber Organentwicklung und histologische Differenzierung in transplantierten merogonischen Bastardgeweben. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, 125.) — IDEM, 1934, Ueber die Entwicklungsleistungen bastardmerogonischer Gewebe von Triton palmatus ♀ × Triton cristatus ♂ im Ganzkeim und als Explantat in vitro. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 131.) — IDEM, 1935, Chimärische Tritonlarven mit bastardmerogonischen und normalkernigen Teilstücken. (*Rev. suisse Zool.*, t. 42.) — HÄMMERLING, J., 1934, Ueber Genomwirkungen und Formbildungsfähigkeit bei *Acetabularia*. (*Roux, Arch. Entw.-mech.*, Bd. 132.) — HARDER, RICHARD, 1927, Zur Frage nach der Rolle von Kern und Protoplasma im Zellgeschehen und bei der Uebertragung von Eigenschaften. (Nach mikrochirurgischen Untersuchungen an Hymenomyzeten.) (*Zeitschr. f. Botanik*, Bd. 19.) — HARVEY, ETHEL BROWN, 1933, Development of the parts of sea-urchin eggs separated by centrifugal force. (*Biol. Bull.*, vol. 64.) — HEFFNER, B., 1908, Ueber experimentell erzeugte Mehrfachbildungen des Skeletts bei Echinidenlarven. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 26.) — HERBST, C., 1906, Vererbungsstudien. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 21-22.) — IDEM, 1907, *Ebenda*, Bd. 24. — IDEM, 1909, *Ebenda*, Bd. 27. — IDEM, 1912, *Ebenda*, Bd. 34. — IDEM, 1913 (*Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss.*, Abt. B, 8. Abh.) — IDEM, 1926, Die Physiologie des Kernes als Vererbungssubstanz. (*Handbuch d. norm. u. pathol. Physiologie*, Bd. 17.) — HERTWIG, O. und R., 1887, Ueber die Befruchtungsvorgänge und Teilungsvorgänge des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. (*Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. 37.)

— HINDERER, TH., 1914, Ueber die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluss von Kohlensäure. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 38.) — HIRSCHLER, J., 1918, Ueber den Golgischen Apparat embryonaler Zellen. (*Arch. mikr. Anat.*, Bd. 91.) — HOLTFRETER, JOH., 1935, Experimental erzeugte Chimären aus den Organanlagen von Frosch- und Molchkeimen. (*Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München*, Jahrg. 44.) — HÖRSTADIUS, SVEN, 1925, Temperaturanpassung bei den Eiern von *Paracentrotus lividus* Lk. (*Biologia Generalis*, Bd. 1.) — IDEM, 1927, Studien über die Determination bei *Paracentrotus lividus*. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 112.) — IDEM, 1928, Ueber die Determination des Keimes bei Echinodermen. (*Acta Zoologica*, Bd. 9.) — IDEM, 1931, Ueber die Potenzverteilung im Verlaufe der Eiachse bei *Paracentrotus lividus* Lk. (*Ark. f. Zool.*, Bd. 23.) — IDEM, 1932, Heterosperme Merogone mit Speziesmerkmalen. (Vorl. Mitt.) Naturwiss. 20. Jahrg. — IDEM, 1935, Ueber die Determination im Verlaufe der Eiachse bei Seeigeln. (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, vol. 14.) — HUXLEY, JULIAN, S. and DE BEER, G. R., 1934, *The Elements of Experimental Embryology*. Cambridge. — JACOBS, WERNER, 1927, Der Golgische Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme. (*Ergebn. d. Biol.*, Bd. 2.) — KOEHLER, O., 1912, Ueber die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifezustand der Eier. (*Arch. Zellforsch.*, Bd. 8.) — IDEM, 1914, Ueber die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden, insbesondere über den Einfluss des Reifegrades der Gameten auf die Vererbungsrichtung. (*Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B.*, Bd. 20.) — IDEM, 1916, Ueber die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden. (*Z. ind. Abst. Vererb.*, Bd. 15.) — KROHN, 1853, Ueber einige niedere Thiere. (*Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med.*) — IDEM, 1853, Ueber die Larve des *Echinus brevispinosus*. (*Ibid.*) — IDEM, 1854, Beobachtungen über Echinodermenlarven. (*Ibid.*) — KÜHN, A., 1927, Die Pigmentierung von *Habrobracon juglandis* Ashmed, ihre Prädetermination und ihre Vererbung durch Gene und Plasmon. (*Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl.*) — LANDAUER, W., 1922, Ueber die Verschiebung der Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastardlarven unter dem Einfluss von Ammoniak. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 52.) — MARCUS, H., 1906, Ueber die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. (*Arch. Entw.-mech.*, 22.) — MICHAELIS, P., 1933, Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des *Epilobium luteum-hirsutum*-Bastardes. (*Z. ind. Abst. u. Vererb.*, Bd. 65.) — MORGAN, T. H., 1894, Experimental Studies on Echinoderm Eggs. (*Anat. Anz.*, Bd. 9.) — IDEM, 1895, The Fertilization of non-nucleated Fragments of Echinoderm Eggs. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 2.) — MORTENSEN, TH., 1913, Die Echiniden des Mittelmeeres. (*Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd. 21.) — IDEM, 1927, Handbook of the Echinoderms of the British Isles. — MÜLLER, JOH., 1852, Ueber Larven und die Metamorphose der Echinodermen. 4. Abhandlung. *Ech.*, t. VI, 1-6.) — IDEM, 1855, Ueber die Gattungen der Seeigellarven. 7. Abhandlung. — NÜMANN, WILHELM, 1933, Untersuchungen der Skelette an Varianten, Bastarden und Chimären von regulären und irregulären Seeigeln (*Echinus miliaris*, *Echinus microtuberculatus*, *Echinocyamus pusillus*, *Echinocardium cordatum*). (*Z. ind. Abst. u. Vererb.*, Bd. 65.) — RAUBER, A., 1886, Personaltheil und Germinaltheil des Individuum. (*Zool. Anz.*, Bd. 9.) — RHOADES, MARCUS, M., 1933, The Cytoplasmic Inheritance of Male Sterility in *Zea Mays*. (*Journ. of Genetics*, vol. 27.) — SCHLEIP, W., 1929, Die Determination der Primitiventwicklung. Leipzig. — SEELIGER, OSWALD, 1894, Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 1.) — IDEM, 1896, Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 3.) — SHEARER, C., DE MORGAN, W. u. FUCHS, H. M., 1914, On the experimental hybridization of Echinoids. (*Phil. Trans. R. Soc. London*, sér. B, vol. 204.) — SIRKS, M. J., 1931, Beiträge zu einer genotypischen Analyse der

Ackerbohne *Vicia faba* L. (*Genetica*, Bd. 13.) — SPEMANN, H., 1906, Ueber eine neue Methode der embryonalen Transplantation. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, n° 16.) — IDEM, 1914, Ueber verzögerte Kernversorgung von Keimteilen. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, 24. Jahresvers. Freiburg.) — IDEM, 1919, Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. (*Naturwiss. Jahrg.* 7.) — STEINBRÜCK, HERBERT, 1902, Ueber die Bastardbildung bei *Strongylocentrotus lividus* (♂) und *Sphaerechinus granulatus* (♀). (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 14.) — STURTEVANT, A., 1923, Inheritance of direction of coiling in *Lymnaea*. (*Science*, vol. 58.) — TAYLOR, C. V. u. TENNENT, D. H., 1924, Preliminary report on the development of egg fragments. (*Carnegie Inst. Year Book*, n° 23.) — TOYAMA, K., 1912, On certain characteristics of the Silk-worm which are apparently non-Mendelian. (*Biol. Cbl.*, 32.) — IDEM, 1913, Maternal Inheritance and Mendelism. (*Journal of Genetics*, vol. 2.) — UBISCH (VON), LEOPOLD, 1925, Entwicklungsphysiologische Studien an Seeigelkeimen. I. Teil. (*Zeit. wiss. Zool.*, Bd. 124.) — IDEM, 1931a, Ueber Keimblatt-Chimären. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*) — IDEM, 1931b, Untersuchungen über Formbildung mit Hilfe experimentell erzeugter Keimblattchimären von Echinodermlarven. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 124.) — IDEM, 1932a, (Idem, II. Teil. *Ebenda*, Bd. 126.) — IDEM, 1932b, (Idem, III. Teil *Ebenda*, Bd. 127.) — IDEM, 1933a, (Idem, IV. Teil. *Ebenda*, Bd. 129.) — IDEM, 1933b, (Idem, V. Teil. *Ebenda*, Bd. 129.) — IDEM, 1933c, Keimblattchimären. (*Naturwiss.* 21. Jahrg.) — IDEM, 1934a, Entwicklungsphysiologische Faktorenanalyse an Seeigelkeimen. (*Rev. suisse Zool.*, t. 41.) — IDEM, 1934b, Untersuchungen über Formbildung. VI. Teil. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 131.) — VERNON, H. M., 1898, The Relations between the Hybrid and Parent Forms of Echinoid Larvae. (*Phil. Trans. R. Soc. London*, ser. B, vol. 190.) — IDEM, 1900, Cross fertilization among Echinoids. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 9.) — WETTSTEIN (VON), FRITZ, 1927a, Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. (*Ergebn. d. Biol.*, Bd. 2.) — IDEM, 1927b, Ueber plasmatische Vererbung sowie Plasma- und Genwirkung. (*Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl.*, Jahrg. 1926.) — IDEM, 1928, Ueber plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma. (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 46.) — IDEM, 1930, Ueber plasmatische Vererbung, sowie Plasma- und Genwirkung, II. (*Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl.*) — WINKLER, H., 1901, Ueber Merogonie und Befruchtung. (*Jahrb. wiss. Bot.*, Bd. 36.)